

ERGEBNISSE DER BIOLOGIE

HERAUSGEGEBEN

VON

K. v. FRISCH · R. GOLDSCHMIDT
MÜNCHEN BERLIN-DAHLEM

W. RUHLAND · H. WINTERSTEIN
LEIPZIG Breslau

REDIGIERT VON

H. WINTERSTEIN
Breslau

NEUNTER BAND

MIT 107 ABBILDUNGEN



BERLIN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1932

ISBN-13:978-3-642-89205-9 e-ISBN-13:978-3-6412-91061-6
DOI: 10.1007/978-3-6412-91061-6

ALLE RECHTE, INSBESONDERE DAS DER ÜBERSETZUNG
IN FREMDE SPRACHEN, VORBEHALTEN.

COPYRIGHT 1932 BY JULIUS SPRINGER IN BERLIN.

SOFTCOVER REPRINT OF THE HARDCOVER 1ST EDITION 1932

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Fraenkel , Privatdozent Dr. Gottfried, Frankfurt a. M. Die Wanderungen der Insekten. (Mit 36 Abbildungen)	1
Parker , Professor Dr. G. H., Cambridge (Mass.), U. S. A. The Movements of the Retinal Pigment. (With 13 illustrations)	239
Krijgsman , Dr. B. J., Buitenzorg (Java) Neuere Ansichten über die Permeabilität von nichtlebenden und lebenden Membranen	292
Du Buy , Dr. H. G., und Dr. E. Nuernbergk, Utrecht Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. Erster Teil. (Mit 58 Abbildungen)	358
Namenverzeichnis	545
Sachverzeichnis	556
Inhalt der Bände I—IX	570

Die Wanderungen der Insekten.

Von GOTTFRIED FRAENKEL, Frankfurt a. M.

(Zoologisches Institut der Universität).

Mit 36 Abbildungen.

Inhaltsübersicht.

	Seite
A. Vorbemerkungen	4
B. Einleitung	6
C. Spezieller Teil	8
I. Die Wanderheuschrecken	8
1. Einleitung	8
2. Übersicht über Erscheinung und Vorkommen der Wanderungen	9
3. Die wandernden Larven	13
a) Beginn der Wanderungen	13
b) Die Lebensgewohnheiten der wandernden Larven im Laufe des Tages.	14
a) Die wandernden Larvenzüge von <i>Schistocerca gregaria</i>	14
β) Die Larvenzüge anderer Arten	17
γ) Wie kommen die einzelnen Reaktionen während des Tages zustande?	20
c) Die Erscheinung der Wanderung der Larvenzüge.	22
d) Das Problem der Zugrichtung (Larven)	26
4. Die wandernden Imagines.	29
a) Arten der Flüge	29
b) Angaben über die Flüge selbst	30
c) Das Problem der Zugrichtung (Imagines)	33
d) Das Verhalten der Imagines im Laufe des Tages.	35
5. Zur Kausalanalyse der Heuschreckenwanderungen	36
a) Der Zusammenhang zwischen Massenentwicklung und Wanderung	37
b) Die Phasentheorie von UVAROV (1921 und 1928)	38
c) Besondere Instinkte der Wanderheuschrecken	41
a) Der Aggregationsinstinkt.	42
β) Der Imitationsinstinkt.	43
γ) Der Wanderinstinkt.	44
6. Ansichten über die Ursachen und Gründe der Heuschreckenwanderungen	44
7. Anhang zu Orthopteren.	47
II. Die Wanderungen der Libellen (Odonata).	48
1. Einleitung: Berichte über Libellenwanderungen	48
2. Calopterygidae	50
3. Aeschnidae	51
4. Libellulidae	53

	Seite
a) <i>Libellula quadrimaculata</i> L. und <i>Libellula depressa</i> L.	53
a) Tabellarische Übersicht und Allgemeines über die Wanderungen der Gattung <i>Libellula</i>	53
β) Libellenzüge im Gebiet der belgisch-friesischen Nordseeküste	56
γ) Libellenzüge durch Mitteldeutschland	58
δ) Libellenzüge im Gebiet der Ostsee	61
ε) Libellenzüge in Osteuropa	62
b) Wanderungen anderer Vertreter der Libellulidae	63
5. Wanderungen verschiedener, meist unbestimmter Arten in außereuropäischen Ländern	66
6. Die Voraussetzungen für die Entstehung von Libellenwanderungen (speziell von <i>L. quadrimaculata</i>).	68
7. Die Beziehung der Flugrichtung zum Winde	71
III. Die Wanderungen der Schmetterlinge (Lepidoptera)	72
A. Imagines	72
1. Tabellarische Übersicht über das Vorkommen von Wanderungen bei Schmetterlingen	74
2. Darstellung der wichtigsten Wanderer unter den Schmetterlingen	83
a) <i>Catopsilia florella</i>	83
b) <i>Catopsilia sennae</i> und <i>C. statira</i>	84
c) <i>Catopsilia pyranthe</i> , <i>C. pomona</i> und <i>C. crocale</i>	85
d) <i>Belenois severina</i> und <i>B. mesentina</i>	86
e) <i>Belenois java teutonia</i>	87
f) <i>Pieris brassicae</i>	88
g) <i>Pieris monuste</i>	91
h) <i>Danais plexippus</i>	92
i) <i>Pyrameis cardui</i>	97
k) <i>Libythea labdacca</i>	104
l) <i>Libythea bachmanni</i>	104
m) <i>Sphingidae</i>	105
n) <i>Lymantria monacha</i>	107
o) <i>Plusia gamma</i>	108
p) <i>Alabama argillacea</i>	109
q) <i>Urania fulgens</i> und <i>Urania leilus</i>	110
3. Schmetterlingswanderungen regional betrachtet	111
a) Wanderungen in Europa und der paläarktischen Region	111
b) Wanderungen in Ost- und Südafrika	112
c) Wanderungen im tropischen Westafrika	114
d) Wanderungen auf Ceylon	114
e) Wanderungen in Südindien	118
f) Wanderungen in den übrigen Teilen von Britisch-Indien	120
g) Wanderungen im malayisch-australischen Gebiet.	121
h) Wanderungen in Amerika	122
a) Wanderungen in Nordamerika.	122
β) Wanderungen im tropischen Mittel- und Südamerika	123
γ) Wanderungen in Argentinien	125
4. Allgemeines über Schmetterlingswanderungen	125
B. Wanderungen von Raupen	129
IV. Die Wanderungen der Dipteren	132
1. Nematocera (Mücken).	132
a) Mycetophilidae (der Heerwurm).	132
b) Simuliidae	134

	Seite
c) Bibionidae	134
d) Chironomidae	135
e) Culicidae	135
2. Brachycera (Fliegen)	137
a) Tabanidae	137
b) Syrphidae	137
c) Ephyridae	137
d) Muscidae	138
V. Die Wanderungen der Käfer (Coleoptera)	138
a) Carabidae	138
b) Cantharidae	139
c) Coccinellidae	140
d) Chrysomelidae	143
e) Ipidae	145
f) Scarabaeidae	145
g) Käfer auf hoher See	146
h) Massenanschwemmung von Käfern an Küsten	147
i) Massenfunde von Käfern auf Bergen	147
VII. Die Wanderungen der Hymenopteren	147
VII. Die Wanderungen der Rhynchoten	149
1. Hekroptera (Wanzen)	149
a) Geocorisae (Landwanzen)	149
b) Hydrocorisae (Wasserwanzen)	150
2. Homoptera (Pflanzensauger)	152
a) Cicadina (Zikaden)	152
b) Aphidina (Blattläuse)	153
VIII. Aus Vertretern verschiedener Insektenordnungen gemischte Züge	155
1. Die gemischten Insektenwanderungen nach Süden an der nord-amerikanischen Ostküste und im Inneren des Kontinentes	155
2. Gemischte Insektenzüge in den Alpen	158
3. Gemischte Wanderzüge von <i>Pieris brassicae</i> und Libellen	161
4. Weitere Fälle von gemischten Insektenwanderungen	161
D. Allgemeiner Teil	161
I. Forschungs- und Beobachtungsmethoden	161
1. Direkte Methoden	161
2. Indirekte Methoden	162
a) Regelmäßiges Vorkommen bzw. Abwesenheit zu bestimmten Jahreszeiten	162
b) Unregelmäßiges Auftreten fern vom Verbreitungsgebiet	163
c) Insektenflüge über dem Meere	164
d) Auftreten auf Inseln	164
e) Insektenleichen im Spülsaum der Küsten	164
f) Insektenvorkommen im Hochgebirge, namentlich auf Gletschern	165
3. Experimentelle Methoden	165
II. Der Charakter der Insektenzüge	166
1. Sind die Wanderungen der Insekten tatsächlich als gerichtete Bewegungen über weite Strecken aufzufassen?	166
2. Sind die Insektenwanderungen aktive oder passive Vorgänge?	168
3. Sind Insektenwanderungen regelmäßig eintretende Vorgänge?	171
III. Auslösungsursachen und teleologische Bedeutung der Insektenwanderungen	174
1. Die Insektenzüge als jahreszeitliche Wanderungen in Analogie zum Vogelzug	174

	Seite
2. Insektenwanderungen und Nahrungsmangel	179
3. Wanderung und Fortpflanzung	184
a) Wanderung und sexuelle Reife	184
b) Wanderung als Suche nach Eiablageplätzen	186
IV. Über Instinkte bzw. psychologische Faktoren, die an den In-	188
sektenwanderungen beteiligt sind	188
1. Massenansammlung und Wanderung	190
2. Der Aggregationsinstinkt bei den Wanderern	191
3. Der Imitationsinstinkt	192
4. Der Wanderinstinkt	192
V. Der Einfluß klimatischer Bedingungen auf Entstehung der In-	193
sektenwanderungen	193
1. Die Temperatur	193
a) als unmittelbar wirkender Faktor	195
b) als mittelbar wirkender Faktor	196
2. Feuchtigkeit und Trockenheit	198
3. Beziehungen zwischen Wanderung und Barometerdruck	198
4. Beziehungen zwischen Gewitter und Wanderung	199
VI. Das Problem der Zugrichtung	199
1. Der Wind als orientierender Faktor	199
a) Heuschrecken	200
b) Libellen	200
c) Schmetterlinge	202
d) Übrige Insektenordnungen	203
e) Die Mechanik der Orientierung zum Winde	205
2. Andere Erklärungsversuche für die Zugrichtung	206
3. Die Zugrichtung der wandernden Heuschreckenlarven	206
4. Die Kontur des Untergrundes und die Frage der Zugstraßen	207
VII. Wanderung und geographische Verbreitung	207
VIII. Die wirtschaftliche Bedeutung der Insektenwanderungen	210
Literatur	212

A. Vorbemerkungen.

Über das Gesamtgebiet der Insektenwanderungen existiert bis heute noch keine einzige zusammenfassende systematische Darstellung. Wenige ältere Zusammenfassungen, so die Arbeiten von DE SERRES (1842), VAN BEMMELEN (1857), BACH (1858), CORNELIUS (1865) (besonders wichtig) und SAJO (1897 u. 1899) bringen lediglich eine Aufzählung der in der Literatur bis dahin niedergelegten Beobachtungen. Das gleiche gilt für die um die Jahrhundertwende in den Entomolog. Record erschienenen Aufsätze des englischen Lepidopterologen J. W. TUTT über: „The Migration and Dispersal of Insects“ (1902 als Sonderdruck erschienen), welche die gründlichste und wichtigste Bearbeitung des Gesamtgebietes darstellen. Hier ist das gesamte bis dahin vorliegende Material gesammelt, aber nicht systematisch durchgearbeitet. Das Verdienst, in neuester Zeit die Aufmerksamkeit der Entomologen auf die interessanten und in vielfacher Hinsicht wichtigen Erscheinungen der Insektenwanderungen gelenkt zu haben, gebührt dem englischen Entomologen C. B. WILLIAMS, der seit etwa 15 Jahren, mit besonderer Betonung der Schmetterlinge, Angaben

und Beobachtungen über Insektenzüge sammelt und auch selbst in Westindien, Mittelamerika, Ägypten und Ostafrika sehr wertvolles Material zusammengetragen hat.

Erst aus allerneuester Zeit existieren für wenigstens einige Teilgebiete ausgezeichnete systematische Monographien. 1928 erschien das Buch von B. P. UVAROV: *Locusts and Grasshoppers*, die erste moderne Wanderheuschreckenmonographie. Allerdings sind die speziell mit dem Wandern zusammenhängenden Tatsachen nur verhältnismäßig kurz behandelt. Das Gesamtgebiet der Schmetterlingswanderungen erfuhr eine glänzende systematische Darstellung in dem 1930 erschienenen Buch von C. B. WILLIAMS: *The Migration of Butterflies*.

Hinsichtlich des Vorkommens von Wanderungen sind die verschiedenen Insektenordnungen in sehr ungleichem Maße erforscht. Am besten sind wir in jeder Hinsicht durch die oben erwähnten Bücher von WILLIAMS und UVAROV über die Wanderungen der Schmetterlinge und Heuschrecken unterrichtet. Das sehr wichtige Gebiet der Libellenwanderungen ist abgesehen von den oben erwähnten älteren Darstellungen niemals in zusammenhängender Weise bearbeitet worden. Eine wesentlich geringere Rolle spielen Wanderungen bei Coleopteren, Dipteren und Rhynchoten. Entsprechend dem verschiedenen Stadium, in dem sich die Erforschung des Wanderns bei den verschiedenen Insektenordnungen heute befindet, ist es im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht als tunlich erschienen, die einzelnen Insektenordnungen nach einheitlichem Gesichtspunkt und in gleicher Ausführlichkeit darzustellen. Während aus den Ordnungen der Coleopteren, Dipteren und Rhynchoten, bei denen Wanderungen selten sind, im allgemeinen jeder bisher beobachtete Fall einzeln angeführt wurde und diese Art der Darstellung auch noch größtenteils bei den Libellen, deren Wanderungen noch niemals in systematischem Zusammenhang bearbeitet wurden, durchgeführt wurde, war aus leicht verständlichen Gründen eine gleiche Ausführlichkeit bei Wanderheuschrecken und Schmetterlingen nicht möglich. Abgesehen davon, daß eine solche Darstellung den Rahmen der vorliegenden Arbeit vollständig gesprengt hätte, erschien sie in Anbetracht der ausführlichen Monographien von UVAROV und WILLIAMS als überflüssig. Von den Wanderheuschrecken wurde im wesentlichen eine allgemeine Biologie des Wanderns gebracht, ein detailliertes Eingehen auf die Wanderungen der einzelnen Arten würde wahrscheinlich in Anbetracht der unübersehbaren Literatur viele Tausend Seiten in Anspruch nehmen. Ähnliches in Bezug auf eine eingehende Darstellung der einzelnen Arten gilt auch für die Schmetterlinge. Die sehr konzentriert geschriebene Monographie WILLIAMS umfaßt allein 473 Seiten. In der vorliegenden Arbeit wurden lediglich in einer Tabelle die bisher beim Wandern beobachteten Arten verzeichnet und nur die wichtigsten Wanderer ausführlicher behandelt, weiterhin sind die Schmetterlingswanderungen in den wichtigsten Wan-

dergebieten der Erde nach ökologisch-geographischen Gesichtspunkten dargestellt.

In einem allgemeinen Teile wurde versucht, wohl zum ersten Male für das Gesamtgebiet der Insektenwanderungen, das ganze vorliegende Material unter einheitlichen Gesichtspunkten darzustellen.

Das Literaturverzeichnis ist nach einzelnen Ordnungen getrennt. Jedoch wurden Arbeiten allgemeinen Inhalts und solche, in denen Wanderungen verschiedener Ordnungen behandelt sind, in einen gesonderten Teil zusammengestellt. Hinsichtlich der Vollständigkeit der Literaturangaben gilt ähnliches, wie oben bereits über den Text gesagt ist. Von Libellen, Dipteren, Coleopteren und Rhynchoten (mit Ausnahme der Aphiden) wurden sämtliche erreichbaren Literaturangaben zusammengestellt, für Schmetterlinge im wesentlichen die Literatur, die im Texte und bei den Vorarbeiten verarbeitet wurde. Das viel vollständigere Verzeichnis WILLIAMS umfaßt mehr als doppelt so viele Angaben. Endlich für die Wanderheuschrecken wurden nur die wesentlichsten, allgemein biologisch orientierten Arbeiten, die für die Darstellung verwendet sind, verzeichnet. Ein viel ausführlicheres Verzeichnis, das aber nur etwa 400 Nummern von der auf 2000 Nummern geschätzten Literatur umfaßt, bringt UVAROV. Bezüglich der Handhabung des Literaturverzeichnisses sei hier besonders auf die Bemerkungen auf S. 212 zu Beginn desselben verwiesen.

Die äußerst mühevoll Materialsammlung, die größtenteils in den meisten entomologischen Fachzeitschriften der Erde, und teilweise in systematischen Werken, Reiseliteratur und populärer Literatur erfolgte, ist nur dadurch in relativ kurzer Zeit beendet geworden, daß sie im wesentlichen in Berlin an der Preußischen Staatsbibliothek, der Bibliothek des Zoologischen Museums, der Deutschen Entomologischen Gesellschaft und des Deutschen Entomologischen Instituts der K. W. Gesellschaft, außerdem an der Senckenberg-Bibliothek Frankfurt a. M. durchgeführt wurde. Für Hinweise und Hilfe bin ich zahlreichen Fachgelehrten zu größtem Danke verpflichtet, namentlich den Herren Prof. W. BISCHOFF-Berlin, Dr. W. HORN-Berlin, Prof. v. LINGERKEN-Berlin (Coleopteren), Dr. KORSCHESKY-Berlin (Coccinellidae), Dr. E. SCHMIDT-Berlin (Libellen) sowie Prof. A. SEITZ-Frankfurt a. M. (Lepidopteren).

Systematiker bitte ich um Nachsicht bezüglich etwaiger Verstöße gegen die Nomenklatur. Für einen Laien auf diesem Gebiete ist es unmöglich, bei der Fülle des Stoffes überall das Richtige zu treffen.

B. Einleitung.

Als Tierwanderungen werden in der Literatur sehr verschiedenartige Vorgänge bezeichnet. Ganz allgemein begreift man darunter mehr oder weniger genau in eine bestimmte Richtung erfolgende Ortsbewegungen von Tieren. Im einzelnen Falle kommen aber diese Ortsbewegungen auf

sehr verschiedene Weisen zustande. So werden folgende Reaktionen als Wanderungen bezeichnet:

1. Tiere bewegen sich in bestimmten Perioden ihres Lebens *aktiv* in einer bestimmten Richtung über eine gewisse Entfernung. Diese Ortsveränderungen erfolgen jedenfalls über eine weit größere Strecke, als bei den täglichen der Nahrungssuche usw. gewidmeten Bewegungen zurückgelegt werden. Sofern eine aktive, nicht zufällige Rückkehr zum Ausgangsorte stattfindet, so erfolgt sie in einer anderen Wanderperiode, jedenfalls nicht am selben Tage. Hierunter fallen die bekannten Wanderungen von Vögeln, Fischen, Lemmingsen und auch die in dieser Arbeit behandelten Insektenwanderungen.

2. Tiere werden *passiv* durch äußere Kräfte, z. B. Stürme, Meeresströmungen, Verkehrsmittel des Menschen (Schiffe, Eisenbahnen), Transport der Wirtstiere bei Parasiten, Transport der Futterpflanze bei Pflanzenschädlingen, über Strecken verfrachtet, welche sie außerhalb ihres gewöhnlichen Verbreitungsgebietes führen, wobei unter Umständen Gegenden neu von ihnen besiedelt werden können. Diese passiven Ortsbewegungen werden in der Literatur ebenfalls vielfach als Wanderungen bezeichnet. So existiert ein Buch von L. KRÜGER, Insektenwanderungen zwischen Deutschland und den Vereinigten Staaten von Nordamerika, Stettin 1899, welches fast ausschließlich das Schicksal von Insekten, namentlich Pflanzenschädlingen, behandelt, die auf passivem Wege von Europa nach Nordamerika und umgekehrt gelangt sind.

3. Wenn ein Tier passiv in neue Gegenden gelangt, deren Bedingungen für seine Behauptung zusagen, verbreitet es sich langsam im Laufe von Jahren oder Jahrzehnten über das ganze Gebiet. Beispiele hierfür ist das Schicksal vieler europäischer Insekten in Nordamerika, so z. B. von *Pieris rapae*, *Lymantria dispar*, *Ceratitis capitata*.

Dieses langsame Vordringen wird vielfach als Wanderung bezeichnet. Ein hiermit vergleichbarer Vorgang ist vielleicht das Vordringen der Bismarrratte in Europa.

4. Wohl zu unterscheiden von Wanderungen sind tägliche Exkursionen, meist zum Zwecke der Nahrungssuche, welche stets wieder zum Ausgangsort zurückführen. Hier sind die Verhältnisse besonders klar bei den nestbauenden Hymenopteren und Termiten. Es würde auch wohl niemandem einfallen, diese Exkursionen als Wanderungen zu bezeichnen. Nur bei den sogenannten Treiberameisen des tropischen Amerikas und Afrikas verleitet die Großartigkeit der Erscheinung des Heerzuges sowie die frühere Annahme, sie besäßen keine permanenten Nester, viele Beobachter dazu, ihre Züge irrtümlich als Wanderungen aufzufassen.

In der vorliegenden Arbeit sollen nur die unter 1. als aktive Ortsveränderungen bezeichneten Reaktionen als Wanderungen aufgefaßt und behandelt werden. Diese Beschränkung ist wünschenswert im Sinne einer klaren einheitlichen Definition und entspricht zugleich der Auffassung

und Anwendung des Begriffes Wanderung durch die Mehrzahl der Forscher. Alle Fälle von passiver Verbreitung, langsamem Vordringen oder täglichen Exkursionen bleiben in der Darstellung programmgemäß unberücksichtigt. Die Fassung des Themas entspricht ungefähr der von WILLIAMS zu Eingang seines Buches über Schmetterlingswanderungen gegebenen Definition: „Migration is a periodic, more or less unidirectional, continued movement, assisted by the efforts of the animal, and in a direction over which it exerts a control, which results in the animal passing away from its previous daily field of operations.“

Wenn so auch theoretisch ganz eindeutig ist, welche Reaktionen nach der oben gegebenen Definition in dieser Arbeit als Wanderungen bezeichnet werden sollen, so ist es im einzelnen Falle vielfach schwierig oder unmöglich, zwischen aktiver Wanderung einerseits und passiver Verbreitung oder täglichen Exkursionen andererseits zu unterscheiden. Deshalb sind auch viele Beispiele aufgenommen, in denen der Charakter der Richtungsbewegungen nicht klar zutage tritt. Die Unterscheidung ist vor allem in solchen Fällen schwierig, in denen nicht bekannt ist, ob die Insekten vom Wind verfrachtet sind oder nicht. Dies gilt für die zahlreichen Fälle von Vorkommen auf dem Meere, im Spülsaum der Küsten, auf hohen Bergen und Gletschern. Aber es wäre grundfalsch, alle Wanderungen, die mit dem Winde erfolgen, als passive Verfrachtungen aufzufassen. Denn vielfach fliegt das Tier aktiv los und der Wind spielt dabei lediglich die Rolle, daß durch ihn die zurückgelegte Strecke vergrößert und daß die Flugrichtung beeinflußt wird. Daß es sich hierbei um aktive Wanderungen handelt, ist manchmal, z. B. bei Wanderheuschrecken und Aphiden, daran zu erkennen, daß die Insekten auch bei Windstille wandern. Jedoch ist es in vielen Fällen, namentlich bei den nicht typischen Wanderern wie Coleopteren, Dipteren, Hymenopteren und Rhynchoten schwierig, eine Grenze zu ziehen zwischen aktiver Wanderung und passiver Verbreitung, und der Vollständigkeit halber sind solche zweifelhaften Fälle mit angeführt.

C. Spezieller Teil.

I. Die Wanderheuschrecken.

1. Einleitung.

Die Wanderheuschrecken nehmen im Gesamtgebiete der Insektenwanderungen eine ausgezeichnete Stellung ein. Sie stellen nämlich das bei weitem bestbekannte und besterforschte Beispiel dar. Infolge der großen wirtschaftlichen Bedeutung der Schäden, welche die Wanderheuschrecke ständig in vielen Ländern der Erde verursacht, ist die Beschäftigung mit dem Heuschreckenproblem seit langer Zeit sehr intensiv gewesen und hat zu einer fast unübersehbaren Literatur geführt, die von UVAROV (1928) auf über 2000 Nummern geschätzt wird. Ein sehr großer

Teil dieser Literatur ist leider an kaum zugänglichen Orten publiziert, und teilweise in schwer zugänglichen Sprachen (wohl über 400 Nummern in russischer Sprache). Eine allgemeine Übersicht über das ganze Gebiet ist überhaupt heute nur ermöglicht durch einige zusammenfassende Arbeiten der letzten Zeit, in erster Linie durch das 1928 erschienene Buch des wohl besten Kenners des Gebietes: B. P. UVAROV, *Locusts and Grasshoppers*, 352 S., London 1928. Die Existenz dieses Buches enthebt mich der im Rahmen der vorliegenden Arbeit ganz undurchführbaren Aufgabe einer Gesamtdarstellung des Heuschreckenproblems. Vielmehr will ich mich in meiner Darstellung beschränken auf die unmittelbar mit dem *Wandern* zusammenhängenden Tatsachen und Fragen. Vollkommen versagen muß ich mir eine monographische Darstellung der einzelnen Arten (die bei UVAROV in sehr übersichtlicher Weise durchgeführt ist), sowie eine Behandlung des sehr wichtigen Problems der Massenvermehrung.

Die für eine Darstellung der speziellen Wanderungsbiologie verwertbare Literatur ist verhältnismäßig klein. Eingehende Untersuchungen mit biologisch-physiologischer Fragestellung sind nur an wenigen Arten bisher durchgeführt worden, viele wichtige Fragen sind erst in allerjüngster Zeit in Angriff genommen worden. In meiner Darstellung werde ich mich in erster Linie auf folgende Arten beziehen: *Doclostaurus maroccanus* (LA BAUME 1918), *Schistocerca gregaria* (VOSSELER 1904, KÜNCKEL 1905, FRAENKEL 1929, 1931), *Locusta migratoria* (NIKOLSKI 1925), *Melanoplus spretus* (RILEY ec. 1877), die sehr wichtige russische Literatur ist mir größtenteils nur durch die Bücher von UVAROV und NIKOLSKI zugänglich.

2. Übersicht über Erscheinung und Vorkommen der Wanderungen.

Etwa 15 verschiedene Arten der Familie *Acrididae* sind als Wanderheuschrecken bekannt. Mit Ausnahme der arktischen und subarktischen Region der Erde sowie bestimmter, meist abgelegener Inseln wird jeder Teil der Erde ständig oder gelegentlich von Wanderheuschrecken heimgesucht. Angesichts der Tatsache, daß Wanderheuschrecken unter sehr verschiedenen ökologischen Bedingungen leben und drei verschiedenen Unterfamilien angehören, ist es erstaunlich, daß das Verhalten der wandernden Schwärme in vielen Punkten ähnliche und in manchen Einzelheiten ganz eng übereinstimmende Züge aufweist. Es ist geradezu möglich, eine für fast alle Fälle zutreffende allgemeine Biologie der Wanderheuschrecke aufzustellen:

Jede Art besitzt ein Verbreitungsgebiet, in dem sie in solitärem Zustande ständig vorkommt und sich vermehrt. Unter ganz besonderen und im einzelnen meist heute noch unbekanntem Bedingungen vollzieht sich im Gebiet der Dauerbrutstätten eine Massenvermehrung. Bereits im Larvenzustand schließen sich die in Massen auf engem Raume zusammenlebenden Tiere in Schwärme zusammen und wandern in einer bestimmten Richtung. Die Imagines setzen die Wanderungen in Schwärmen fort. Diese Wanderungen

können auf das Gebiet der Dauerbrutstätten beschränkt bleiben, jedoch in den meisten Fällen führen sie weit darüber hinaus in Gebiete, in denen die betreffende Art nicht ständig heimisch ist; nach kürzerer oder längerer Zeit verschwindet sie dort vollkommen, um dann nach einer bestimmten Periode

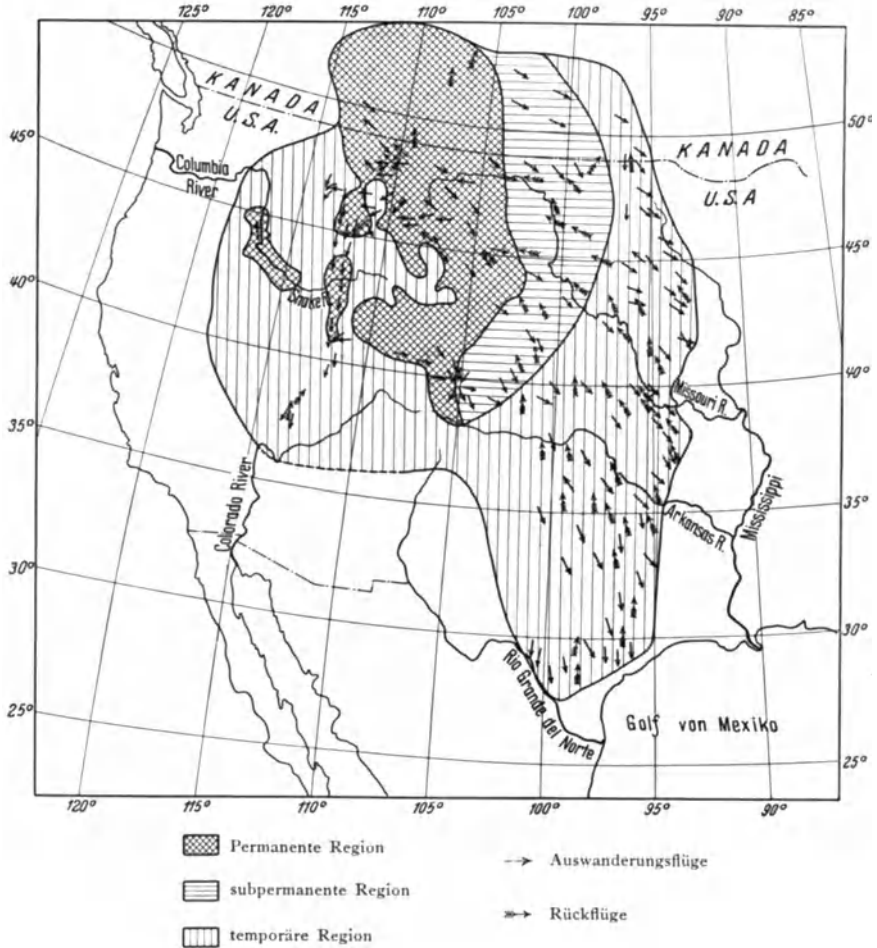


Abb. 1. Karte der Flüge von *Melanoplus spretus* in Nordamerika im Jahre 1877, mit besonderer Schraffierung der permanenten, subpermanenten und temporären Region ihres Vorkommens. (Nach RILEY ec. 1878, umgezeichnet.)

wieder aus dem Gebiet der ständigen Brutplätze zuzufliegen. Somit läßt sich das Verbreitungsgebiet einer Wanderheuschrecke in drei Regionen zerlegen (zuerst durchgeführt für die Rocky Mountain Locust durch Riley usw., vgl. Abb. 1).

1. Die permanente Region oder die Dauerbrutplätze, in der sich die Art stets in größerer oder geringerer Menge findet.

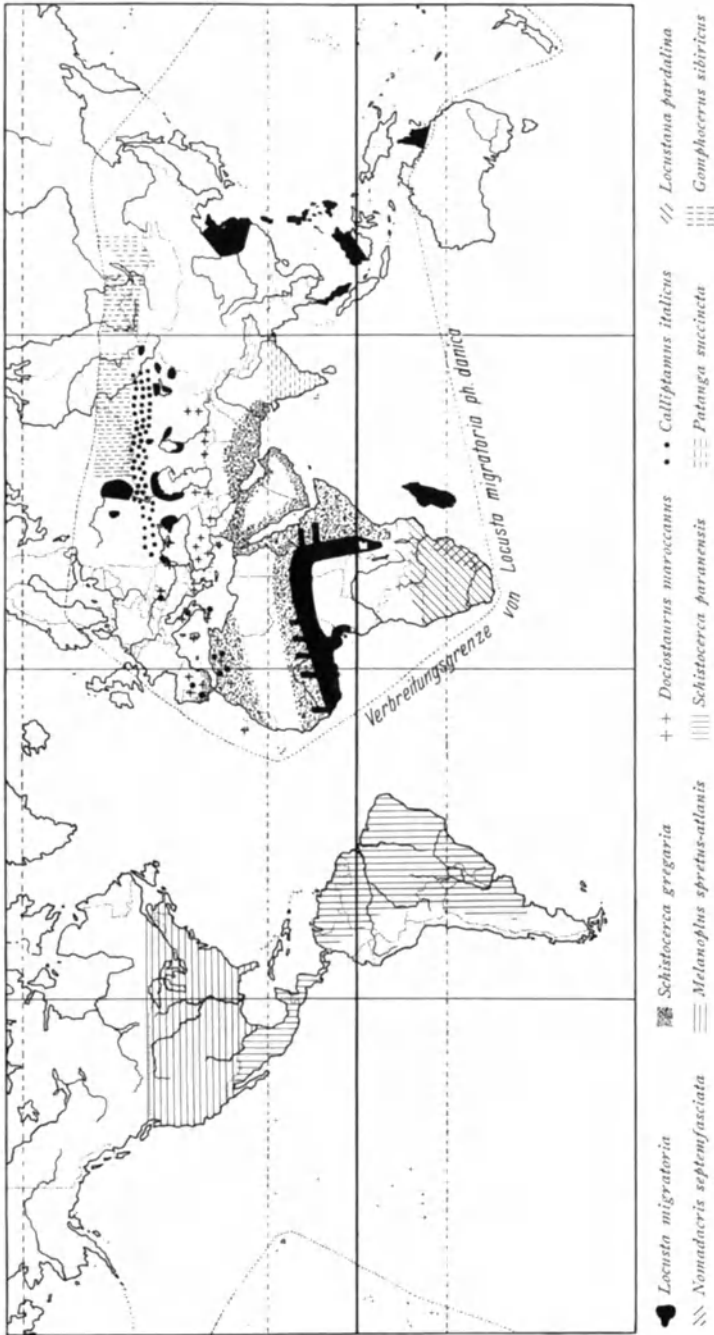


Abb. 2. Darstellung der Wandergebiete der wichtigsten Wanderheuschrecken der Erde.
 (Kombiniert nach mehreren Figuren von UVAROV 1928 und FILIPJEV 1930.)

2. Die *subpermanente Region*, wohin die Art häufig einwandert und sich einige Jahre halten kann, um aber schließlich wieder zu verschwinden.

3. Die *temporäre Region*, die nur periodenweise besucht wird und aus welcher die Art meist innerhalb eines Jahres wieder verschwindet.

Die Erscheinung des Wanderns zeigt sich in zwei völlig verschiedenen Formen: 1. Die *Wanderung der Larven auf dem Erdboden*. 2. Die *Wanderung der Imagines im Fluge in der Luft*. Wenn auch beide Erscheinungsformen bestimmte gemeinsame Züge aufweisen, so sind die Verschiedenheiten doch so groß, daß eine getrennte Behandlung notwendig ist.

Früher konnte man unterscheiden zwischen Arten, die stets wandern, und solchen, die meist solitär leben, aber gelegentlich in Schwärmen wandern. Nach der Phasentheorie UVAROV'S (S. 38) ist eine solche scharfe Scheidung nicht mehr möglich. Innerhalb einer Art unterscheidet man eine Solitärphase und eine Wanderphase, die zwar vielfach morphologisch unterscheidbar, aber durch Übergänge verbunden sind. Da die Verhältnisse bei einigen Arten nur vermutet, aber nicht untersucht sind, ist es nicht möglich, eine erschöpfende Übersicht über die Verbreitung des Wanderns bei den einzelnen Heuschreckenarten zu geben. Aus vielen Gebieten ist die Artzugehörigkeit einer Wanderheuschrecke umstritten. Die Feststellung der Wandergebiete einer Art, namentlich die exakte Unterscheidung in permanente, subpermanente und temporäre Region (nach RILEY,) befindet sich in ihren ersten Anfängen.

Hinsichtlich der Einzelheiten über Verbreitung, Ökologie und Bionomie der verschiedenen Arten von Wanderheuschrecken sei hier auf die ausgezeichneten monographischen Zusammenfassungen von UVAROV (1928) und ZACHER (1925) verwiesen. Lediglich zur ersten Orientierung diene folgende Übersicht über die wichtigsten Wanderer unter den Heuschrecken (vgl. hierzu die Karte Abb. 2, in welcher nach Angaben von UVAROV [1928], FILIPJEV [1930] und Lean 1931 zum ersten Male der Versuch unternommen ist, die Wandergebiete der wichtigsten Wanderheuschrecken übersichtlich, ohne Anspruch auf Genauigkeit in Details, darzustellen).

Familie *Acrididae*, Feldheuschrecken.

Unterfamilie *Truxalinae*.

1. *Doclostaurus maroccanus* THNB. The Moroccan Locust, marokkanische Wanderheuschrecke.

Verbreitung: Mittelmeergebiet, Persien, Turkestan, Transkaukasien.

Literatur: BÜCHER 1918, KÜNCKEL 1893.

Unterfamilie *Oedipodinae*.

2. *Locusta migratoria* L. (*Pachytilus* FIEB.). The Migratory Locust. Verbreitet in drei „Phasen“ (nach UVAROV):

ph. danica: Eurasien südl. 60. Breitegr., Afrika, Indo-Austral. Region.

ph. migratoria: Südrußland, Turkestan, früher Ungarn.

ph. migratorioides: trop. Afrika, Sundainseln, China, Queensland.

Literatur: NIKOLSKI 1925, FILIPJEV 1926, Lean 1931.

3. *Locustana pardalina* WALK. The Brown Locust, südafrikanische Heuschrecke.

Verbreitung: Süd- und Südwestafrika, Rhodesia.

Literatur: FAURE 1923, SANDER 1902, LA BAUME 1910.

Unterfamilie *Acridiinae*.

4. *Schistocerca gregaria* FORSK. The Desert Locust, afrikanische Wanderheuschrecke.

Verbreitung: Nordafrika, Ostafrika, Arabien, Palästina, Iran, Baludschistan.

Literatur: KÜNCKEL 1893, BODENHEIMER-FRAENKEL 1929, VOSSELER 1905.

5. *Schistocerca paranensis* BURM. The South American Locust, argentinische Wanderheuschrecke.

Verbreitung: Südamerika, Mittelamerika, Mexiko.

Literatur: BRUNER 1898, 1900, HOFFMAN ec. 1925.

6. *Patanga succincta* L. The Bombay Locust.

Verbreitung: Indien.

Literatur: LEFROY 1907.

7. *Nomadacris septemfasciata* SERV. The Red Locust.

Verbreitung: Südafrika, bes. Küstengebiet Natal-Mozambique.

Literatur: LA BAUME 1910.

8. *Melanoplus mexicanus atlantis* RILEY. The lesser migratory Grasshopper.

Verbreitung: U.S.A., Mexiko, südliches Kanada.

Literatur: HERRICK 1916, CORKINS 1922.

Soll die solitäre Phase darstellen von:

9. *Melanoplus spretus* WALSH. Rocky Mountain Locust (fast ausgestorben?).

Verbreitung: Rocky Mountains bis zum Mississippi und Texas.

Literatur: RILEY 1878, 1880, 1882.

10. *Calliptamus italicus* L. The Italian Locust.

Verbreitung: Mittelmeerländer, Ungarn, Südrußland, Südwest-Sibirien

Literatur: KIRITCHENKO 1926.

3. Die wandernden Larven.

a) Der Beginn der Wanderungen.

Die jungen Larven wandern meist in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen noch nicht. Man sieht sie in kleinen Gruppen auf Steinen sitzen und sich sonnen. Bei *Schistocerca gregaria* beginnt die Wanderung etwa 8 Tage nach dem Schlüpfen der ersten Tiere, dann, wenn viele Tiere bereits ins zweite Larvenstadium übergegangen sind. In einem Zuge wandern die Larven jedoch vom ersten Lebenstage an mit (FRAENKEL 1930). Die Wanderung von *Dociostaurus maroccanus* beginnt etwa 6 Tage nach dem Schlüpfen (LA BAUME). *Melanoplus spretus* wandert vielfach erst im zweiten, dritten oder vierten Stadium, dann, wenn das Futter knapp wird (RILEY). *Locusta migratoria* wandert bisweilen bereits im ersten Larvenstadium, jedoch die eigentliche Wanderung beginnt erst im dritten Stadium (NIKOLSKI).

b) Die Lebensgewohnheiten der wandernden Larven im Laufe des Tages.

Ein wandernder Schwarm zeigt im Laufe eines Tages sehr verschiedene Reaktionen, die genau gesetzmäßig mit der Temperatur zusammenhängen. Genaue Untersuchungen liegen lediglich für zwei Arten vor, nämlich *Locusta migratoria* (NIKOLSKI 1925) und *Schistocerca gregaria* (FRAENKEL 1929). Als Beispiel sei hier *Schistocerca gregaria* gewählt, da bei dieser Art die Reaktionen außerordentlich gesetzmäßig erfolgen (aus FRAENKEL 1929).



Abb. 3. Larven von *Schistocerca gregaria* in ihren Übernachtungsstellungen auf Büschen.
(Aus FRAENKEL 1929.)

a) **Die wandernden Larvenzüge von *Schistocerca gregaria*.** A. Vor Sonnenaufgang. 5—6 Uhr. Temperatur am Boden 17—20°.

Fast alle Heuschrecken sitzen an Pflanzen, vorzugsweise an Bäumen und Sträuchern (Abb. 3). Nur ein sehr kleiner Teil befindet sich am Boden in ganz langsamer Wanderung.

B. Nach Sonnenaufgang. 6—8 Uhr. Temperatur am Boden 20—28°.

Mit steigender Temperatur werden die Larven lebhafter, klettern auf den Pflanzen herum. Wenn die Temperatur auf über 20° gestiegen ist, ändert sich plötzlich das Bild. Alle Tiere strömen zusammen zu dichten

Ansammlungen an warmen sonnigen Plätzen, an der Sonnenseite von Steinen (Abb. 4), Mauern, Gräben und Gebüsch. In einer Wiese entstehen die Ansammlungen im Gras, falls keine Steine vorhanden sind. Die Tiere sitzen so dichtgedrängt, daß der Untergrund kaum sichtbar ist. Sie drehen dabei der Sonne ihre Breitseite zu, ihre Längsachse steht auf den Sonnenstrahlen genau senkrecht. In dieser Haltung bieten sie den Sonnenstrahlen die größtmögliche Bestrahlungsfläche dar und erwärmen ihren Körper auf die schnellstmögliche Art auf die Temperatur, die zur Entfaltung ihrer vollen Aktivität, des Wanderns, notwendig ist. Die Ansammlungen umfassen sämtliche Tiere, keine Larve befindet sich mehr auf Pflanzen, die Wanderung wird völlig eingestellt.

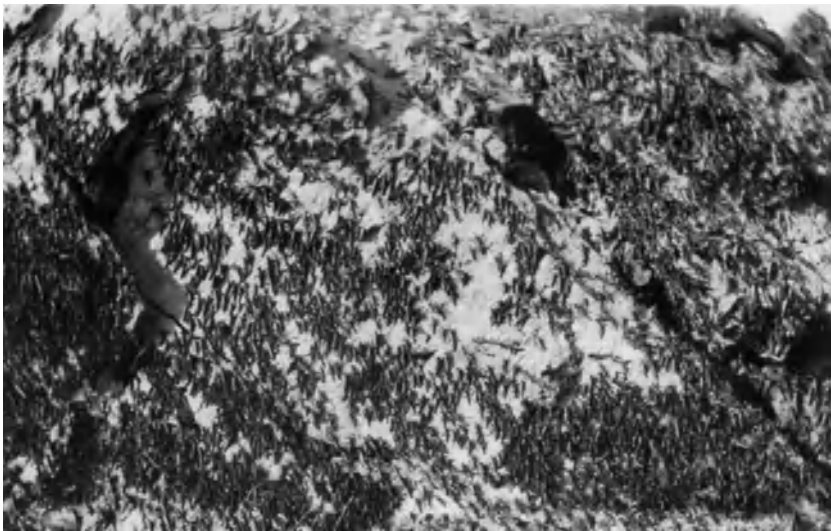


Abb. 4. Morgenansammlungen der Larven von *Schistocerca gregaria* in der Sonne an einer Felswand. (Aus FRAENKEL 1929.)

8—16 Uhr. Temperatur am Boden 27—40°.

Wenn die Temperatur über 27° gestiegen ist, lösen sich die Ansammlungen langsam auf, es beginnt die reguläre Wanderung, die bis gegen 4 Uhr nachmittags dauert.

12—14 Uhr. Temperatur am Boden 40—50° (Abb. 5 u. 6).

An sehr heißen Tagen, wenn die Bodentemperatur mittags 40° erreicht und überschreitet, wird die Wanderung eingestellt. Die Tiere nehmen eine Stellung ein, die sie dem Einfluß der Sonnenstrahlen möglichst entziehen soll. Sie orientieren nämlich ihren Körper genau in der Richtung der Sonnenstrahlen und bieten so den Sonnenstrahlen die geringstmögliche Bestrahlungsfläche. Dabei richten die Larven, die am Boden sitzen, ihren Vorderkörper auf den völlig gestreckten Vorderbeinen so

weit als möglich nach oben. Vielfach erleichtern sie sich ihre Lage dadurch, daß die Vorderbeine auf kleine Erdbrocken, Steinchen, Pflanzenreste gestellt werden. Bei vorhandener Vegetation klettern die Tiere auf Halme, Büsche hoch, bis in die äußersten Zweigspitzen. Dort sind sie der strahlenden Wärme des Bodens entzogen und gewinnen die Möglichkeit einer Abkühlung durch Winde. Selbst die an den Zweigspitzen hängenden Tiere orientieren mit auffallender Präzision die Längsachse ihres Körpers in die Richtung der Sonnenstrahlen.



Abb. 5. Mittagsstellungen bei hoher Temperatur am Boden mit zu den Sonnenstrahlen parallel orientierten Körperachsen. Im Vordergrund die zur Bekämpfung errichtete Zinkblechwand.
(Aus FRAENKEL 1929.)

15—16 Uhr. Temperatur am Boden 27—37°.

Viele Tiere befinden sich an Pflanzen und fressen, während gleichzeitig die Wanderung fortgeht.

16—18 Uhr. Temperatur am Boden 27—20°.

Die Tiere sammeln sich in ähnlicher Weise wie morgens nach Sonnenaufgang an warmen, der Sonne ausgesetzten Plätzen in dichten Ansammlungen an. Dabei orientieren sie wieder ihre Breitseite der Sonne zu und gewinnen dadurch die Chance, möglichst lange die Körpertemperatur auf einem möglichst hohen Stand zu halten.

C. Nach Sonnenuntergang. Nach 18 Uhr. Temperatur am Boden unter 20°.

Die Ansammlungen am Boden zerstreuen sich, der größte Teil der Tiere begibt sich auf Pflanzen, vorzugsweise Bäume und Sträu-

cher, zur Übernachtung. Ein kleiner Teil übernachtet zerstreut am Boden.

Die jeweiligen Reaktionen sind nicht an die Tageszeiten gebunden, sondern ausschließlich an die Temperaturen. Sie fallen aus, wenn die Temperaturgrenzen, innerhalb derer sie auftreten, nicht erreicht oder überschritten sind. Die Wanderungen finden innerhalb der Grenzen von 27° und 40° unter allen Umständen statt, also auch in warmen Nächten, wie ich selbst beobachten konnte. Die Morgen- und Abendansammlungen fallen aus, wenn die Temperatur unter 20° oder über 27° beträgt,



Abb. 6. Morgenansammlungen mit zu den Sonnenstrahlen senkrecht orientierten Körperachsen.
Larven von *Sch. gregaria*. (Aus FRAENKEL 1929.)

wenn jedoch während des Tages die Temperatur bei Sonnenschein unter 27° sinkt, entstehen sofort die Ansammlungen. An kalten Tagen unterbleibt die Wanderung vollkommen. So sind die Reaktionen der Heuschrecken vollständig abhängig von der Temperatur.

β) Die Larvenzüge anderer Arten. Ein Vergleich der Reaktionen von *Schistocerca gregaria* mit denen anderer Wanderheuschreckenarten ergibt in vielen Punkten eine ganz erstaunliche Übereinstimmung; leider liegen für keine weitere Art außer *Locusta migratoria* (NIKOLSKI) systematische Beobachtungen vor. Im folgenden will ich versuchen, die Reaktionen verschiedener Arten miteinander zu vergleichen.

1. *Nachts und morgens vor Sonnenaufgang.* Die Larven von *Locusta migratoria* übernachteten an Pflanzen (NIKOLSKI). Das gleiche wird von *Dociostaurus maroccanus* berichtet. Als Grund wird von LA BAUME angegeben, daß sie sich dadurch dem „Einfluß des nächtlichen Taues entziehen“. *Melanoplus spretus* übernachtet am Boden unter Büschen, Gras, in Erdlöchern usw. (RILEY). Die gleichen Reaktionen konnte ich auch gelegentlich bei *Schistocerca gregaria* feststellen.

2. *Nach Sonnenaufgang — die Morgenansammlungen.* Nach Sonnenaufgang erwachen die Tiere aus ihrer Kältestarre und bewegen sich zunächst auf die Sonnenseite der Büsche (UVAROV und eigene Beobachtungen). Wenn die Temperatur einen bestimmten Betrag erreicht hat, verlassen sie die Pflanzen und sammeln sich an sonnigen Plätzen am Boden in großen Ansammlungen an. Das Herabsteigen von den Pflanzen geschieht bei *Locusta migratoria* im ersten, zweiten, dritten, vierten und fünften Larvenstadium bei jeweils 14—15°, 15°, 16°, 17° und 21—22°. Diese Reaktion soll auf einer positiven Thermotaxis beruhen und dann eintreten, wenn die Temperatur am Boden höher ist als in der Höhe (NIKOLSKI). *Calliptamus* verläßt die Pflanzen bei etwa 15° Luft- und 20—25° Bodentemperatur (KIRITCHENKO 1926).

Die Bildung der Morgenansammlungen in der Sonne scheint sich bei verschiedenen Arten mit außerordentlich großer Ähnlichkeit zu vollziehen. Über *Dociostaurus maroccanus* berichtet LA BAUME: „Nach Sonnenaufgang ist nicht das erste, daß sie zu fressen beginnen, sondern daß sie eine Stelle aufsuchen, wo sie sich in der Sonne wärmen können. Dazu wählen sie mit Vorliebe Gegenstände, die etwas erhöht sind, wie Steine, trockene Zweige. Andererseits suchen sie auch gerne Stellen auf, welche wegen ihrer dunklen Farbe durch die Sonnenstrahlen besonders stark erwärmt werden, wie schwarze oder braune kahle Erdstellen, trockenes Holz, Stücke von verrostetem Eisenblech und dergleichen. Auf diesen Stellen sitzen sie dann dicht aneinandergedrängt und zwar meistens in der Weise, daß sie der Sonne ihre Breitseite zudrehen, um den Strahlen möglichst viel Oberfläche zu bieten.“ Es ist dies das einzige Beispiel in der Literatur, abgesehen von *Sch. gregaria*, in dem die Querstellungen zu den Sonnenstrahlen erwähnt werden. Über die Morgenansammlungen von *Locusta migratoria* berichtet NIKOLSKI: „Es ist ein Gesetz, daß sie sich am Fuße der Pflanzen an Orten, die von der Sonne beschienen sind, ansammeln, auf Steinen und Erdstücken.“ Auch von den Larven von *Melanoplus spretus* wird dasselbe berichtet: — often blacken the sides of houses (die von der Sonne beschienen sind) (RILEY). Bei *Calliptamus italicus* werden Morgenansammlungen in der Sonne auf einem Bahndamm gelegentlich eines ungewöhnlichen lokalen Massenauftretens in Niederösterreich festgestellt (KLEIN 1931).

3. *Die Wanderung.* Bei einer bestimmten Temperatur, die z. B. für das erste Larvenstadium von *Locusta migratoria* mit 27—28°, für das

dritte Stadium mit $35-38^{\circ}$ und das fünfte mit 39° angegeben wird (NIKOLSKI), für *Calliptamus italicus* mit 30° (KIRITCHENKO), lösen sich die Ansammlungen auf und die Wanderung beginnt. Eine Beschreibung der Wanderung wird auf S. 22 erfolgen. Das Wandern wird solange fortgesetzt, als die Temperatur hierfür günstig ist. Überschreitet sie ein bestimmtes Maximum oder Minimum, so wird es eingestellt.

4. *Die Reaktionen mittags bei großer Hitze.* Die an *Schistocerca gregaria* beschriebenen Parallelstellungen zu den Sonnenstrahlen bei großer Hitze sind in der Literatur nicht gemeldet. *Locusta migratoria* stellt in dem heißen Sommer Turkestans mittags in der Regel ihre Wanderung ein. Die Larven suchen dann Schatten auf und sammeln sich dort an (identische Reaktionen konnte FRAENKEL auch an *Schistocerca gregaria* feststellen). Die Larven des ersten Stadiums zeigen diese Erscheinungen bei $50-75^{\circ}$ Bodentemperatur, die des fünften Stadiums bei $60-62^{\circ}$. Wenn sie gezwungen werden, auf der heißen Erde zu kriechen, strecken sie ihre Füße und heben auf diese Weise den Körper vom Boden ab (NIKOLSKI). Möglicherweise ist diese Reaktion identisch mit den Wärmestellungen von *Sch. gregaria*.

5. *Die Abendansammlungen.* *Locusta migratoria* sammelt sich abends vor Sonnenuntergang zirka 1 Stunde lang auf besonnten Plätzen in Ansammlungen an. Bei den Larven des zweiten Stadiums erfolgt dies, wenn die Temperatur unter 36° gesunken ist (NIKOLSKI). Auch *Doclostaurus maroccanus* zeigt die Erscheinung der Abendansammlung: „Bei Sonnenuntergang verlassen sie die Stellen, an denen sie sich gesonnt haben, vor allem also Steine und den unbewachsenen Erdboden . . .“ (LA BAUME). KIRITCHENKO scheint ebenfalls von *Calliptamus italicus* die Abendansammlungen zu erwähnen.

6. *Nach Sonnenuntergang.* Nach Sonnenuntergang steigt *Locusta migratoria* auf Pflanzen, um dort zu übernachten (NIKOLSKI). *Doclostaurus maroccanus* „kriechen an Gräsern, Kräutern, Büschen in die Höhe, auf denen sie bewegungslos angeklammert die Nacht verbringen. Nur bei heftigem Wind bleiben sie, hinter Erdschollen, Gebüsch usw. Schutz suchend, auch die Nacht über auf dem Boden sitzen“ (LA BAUME). *Calliptamus italicus* verbringt ebenfalls die Nacht auf Pflanzen.

Eine Reihe Beispiele beweisen, daß die Reaktionen nicht an die Tagesstunden gebunden sind, sondern ausschließlich an die Temperatur. *Locusta migratoria* bildet sofort Ansammlungen, wenn während des Tages die Temperatur sinkt (NIKOLSKI). Bei *Melanoplus spretus* können die Ansammlungen bei kaltem feuchtem Wetter den ganzen Tag über andauern (RILEY). *Doclostaurus maroccanus* bildet sofort Ansammlungen, wenn eine Wolke vor die Sonne tritt. „In heißen Sommernächten und auf sehr spärlich bewachsenem Boden wird gelegentlich der Marsch bis in die Nacht hinein fortgesetzt“ (LA BAUME). *C. italicus* verbringt den ganzen

Tag in dichten Gruppen, wenn die Temperatur nicht über 30° steigt (KIRITCHENKO).

Somit stellt sich heraus, daß die Reaktionen der verschiedenen Arten von Wanderheuschrecken während des Tages außerordentliche Ähnlichkeiten zueinander und namentlich zu den früher beschriebenen von *Schistocerca gregaria* aufweisen.

γ) **Wie kommen die einzelnen Reaktionen während des Tages zustande?** Die von einem wandernden Larvenzug im Laufe eines Tages ausgeführten Reaktionen erfolgen in einförmiger gesetzmäßiger Weise, alle Individuen nehmen dabei eine charakteristische Raumorientierung ein. Hieraus entsteht der Eindruck, daß die Reaktionen als Taxien aufzufassen sind. NIKOLSKI und KIRITCHENKO hatten für bestimmte Reaktionen von *Locusta migratoria* und *Calliptamus italicus* eine Erklärung dieser Art versucht. Das Hinabsteigen von den Pflanzen morgens geschieht angeblich dann, wenn die Temperatur am Boden höher ist als auf den Pflanzen und wird demgemäß als *positive Thermotaxis* aufgefaßt. Das Besteigen der Pflanzen nach Sonnenuntergang soll durch *positive Phototaxis* zustande kommen.

In einer Untersuchung, die hauptsächlich eine Erklärung der verschiedenen Reaktionen der wandernden Larven von *Schistocerca gregaria* auf sinnesphysiologischer Basis zum Ziel hatte, war von FRAENKEL (1929, 1930) der Versuch gemacht worden, das Verhalten in verschiedene Formen von *Geotaxis* und *Phototaxis* aufzulösen. Spätere Untersuchungen 1930, die zwar mit *Imagines* angestellt wurden, aber ohne weiteres auf Larven übertragen werden können, hatten weiterhin ergeben, daß bestimmte Formen von *Thermotaxis* eine große Rolle spielen. Auf Grund dieser gewonnenen Erkenntnisse läßt sich heute folgendes über das Zustandekommen bestimmter Reaktionen aussagen:

Das Hinabsteigen von den Pflanzen morgens kann als *pos. Thermotaxis* aufgefaßt werden, jedoch liegen keine Beweise hierfür vor. Möglicherweise handelt es sich hierbei jedoch gar nicht um eine aktive Richtungsreaktion. Man gewinnt nicht den Eindruck, daß die Tiere gerichtet herabklettern. Vielmehr bringt die erhöhte Aktivität bei steigender Temperatur mit sich, daß Larven von den Pflanzen herabspringen oder herabfallen. Da ein sehr großer Teil der Tiere am Boden übernachtet und bereits vor Sonnenaufgang wandert, bildet das Herabsteigen von den Pflanzen keine notwendige Voraussetzung für die Bildung der Morgensansammlungen.

Die Entstehung der Morgensansammlungen und der ganz analog hierzu zustande kommenden und aufzufassenden Abendansammlungen stellt wohl eines der interessantesten Probleme der Heuschreckenphysiologie dar. Man muß unterscheiden zwischen der Bildung der Ansammlungen, der Wahl des Ortes und der Haltung, welche die angesammelten Tiere den Sonnenstrahlen gegenüber einnehmen. Das Zusammenströmen auf war-

men Orten kann bestimmt *nicht* als *Thermotaxis* erklärt werden. Denn zwischen den Ansammlungen finden sich genug Orte von völlig gleichen Bedingungen, die aber ganz frei von Tieren sind. Aus demselben Grunde ist auch die Auffassung abzulehnen, daß die beleuchtete Fläche optisch durch *positive Phototaxis* erreicht wird. Die Bildung von Ansammlungen ist bei Heuschrecken eine ganz allgemeine Erscheinung. Wie wir später sehen werden, beruht sie auf dem Vorhandensein eines Aggregationsinstinktes. Es ist nun die Tatsache festzustellen, daß Ansammlungen bei *Schistocerca* immer dann stattfinden, wenn die Temperatur am Boden zwischen 20 und 28° beträgt. Diese Reaktion ist ganz unabhängig von der Sonne. Sie tritt z. B. ein, wenn infolge Wolkenbildung vor der Sonne im Laufe des Tages die Temperatur unter 28° sinkt. Somit hat die Tatsache der Ansammlung an sich nichts mit einer Taxie zu tun. Warum kommen die Tiere nun gerade an warmen, direkt von der Sonne beschienenen Plätzen zusammen? Wenn die Larven zufällig an besonders warme Orte gelangen, bleiben sie sitzen, vorüberziehende Tiere gesellen sich dazu, einerseits infolge des Aggregationsinstinktes, andererseits wegen der Wärme des Ortes. Außerdem scheint eine Ansammlung eine anlockende Wirkung auf alle in der Nähe befindlichen Tiere auszuüben (dies ist noch nicht näher untersucht).

Es bleibt nun noch übrig, zu erklären, wie die Querstellungen zu den Sonnenstrahlen zustande kommen. Hier konnte mit Sicherheit nachgewiesen werden, daß es sich *nicht* um *Photo-Menotaxis* handelt, sondern um gerichtete Einstellung zu strahlender Wärme, also um *Thermotaxis*. Über die Mechanik dieser sehr exakten Orientierungsreaktion kann nichts ausgesagt werden, da die Thermorezeptoren noch unbekannt sind.

Der Nachweis der *Thermotaxis* war zwar an Imagines geführt worden, jedoch ist bei der völligen Identität der Reaktionen der Imagines mit denen der Larven eine Übertragung der Ergebnisse auf die Larven ohne weiteres statthaft. Zunächst wurde die Exaktheit der Reaktion geprüft. Bei 142 Messungen ergab sich, daß 55% aller Tiere in ihrer Einstellung um nicht mehr als 10° von der idealen Querstellung abwichen. Der Beweis, daß es sich um *Thermotaxis* und nicht um *Photomenotaxis* handelt, wurde folgendermaßen geführt: 1. Bei völlig geblendeten Tieren bleibt die Orientierung erhalten. 2. Das einseitig geblendete Tier wendet die geblendete oder die ungeblendete Seite dem Lichte zu. 3. Die Beschattung jedes einzelnen Teiles des Körpers wird perzipiert, das Tier bewegt sich solange, bis der ganze Körper der Bestrahlung ausgesetzt ist (FRAENKEL 1930). (Vgl. hierzu Abb. 11, S. 35.)

Die Wanderung selbst enthält ein sehr wichtiges sinnesphysiologisches Problem, die Frage der Richtung. Darauf wird im Zusammenhang auf S. 26 eingegangen werden.

Von den Mittagsstellungen bei sehr heißer Witterung, wenn die Längsachsen parallel zu den Sonnenstrahlen orientiert werden, ist in Analogie

zu den Morgen- und Abendstellungen anzunehmen, daß sie ebenfalls als *Thermotaxis* zustande kommen. Eine Untersuchung ist noch nicht durchgeführt. Das Hinaufklettern auf Pflanzen bis in die äußersten Zweigspitzen ist vielleicht als *negative Thermotaxis* oder als *negative Geotaxis* aufzufassen. Diese Frage ist ebenfalls noch nicht untersucht.

Das Aufsuchen der Pflanzen abends läßt sich am ehesten als *negative Phototaxis* deuten. Denn in nahezu vegetationsfreiem Gelände bilden Büsche und Bäume dunkle Marken. Das Hinaufklettern geschieht sicher nicht durch *positive Phototaxis*. Denn im untersten Teil eines Busches fällt der Hauptteil des Lichtes nicht von oben ein, sondern von der Seite. Vielmehr kommt die Reaktion wahrscheinlich durch *negative Geotaxis* zustande. Da die Larven bei niederen Temperaturen stets negativ geotaktisch gestimmt sind, steht einer solchen Erklärung nichts im Wege.

c) Die Erscheinung der Wanderung der Larvenzüge
(Abb. 7—9).

„Ein wandernder Zug bietet einen geradezu faszinierend großartigen Eindruck. Soweit das Auge reicht, ist der Boden bedeckt von Tieren, alle bewegen sich in genau derselben Richtung, oft viele Tage, ja Wochen hindurch. Kein Hindernis vermag sie in ihrem geradlinigen Marsch abzulenken. Berge werden überklettert, Täler, die quer zur Zugrichtung stehen, durchquert, Felswände werden, je nachdem wie sie im Wege stehen, herauf- oder hinabgeklettert. Die Dichte des Zuges ist an verschiedenen Punkten sehr wechselnd. Ist der Weg sehr schwierig, z. B. beim Erklettern senkrechter Wände, so stauen sich die Tiere und bedecken dichtgedrängt den Boden. Die Tiere sind nicht gleichmäßig über den Boden verteilt, sondern wandern innerhalb des allgemeinen Schwarmes mehr oder weniger dichtgedrängt in schmalen, mehrere Dezimeter breiten Zügen. Diese Züge bevorzugen vegetationsfreien Boden und winden sich in vegetationsreichem Gelände zwischen den Pflanzen hindurch. In den mehrere Dezimeter breiten Zwischenräumen zwischen den Zügen finden sich fast keine Tiere“ (FRAENKEL 1930 a über *Sch. gregaria*).

„Das Aussehen eines Larvenzuges so zu beschreiben, daß der Leser sich eine Vorstellung machen kann, ist nicht leicht. Das Auffälligste an ihm ist die schon mehrfach erwähnte *Front*. Diese besteht aus einem Band von wechselnder Breite (20 cm bis etwa 1 m), welches sich in mehr oder minder regelmäßiger Weise durch das Gelände zieht und sowohl seiner schwärzlichen Farbe wie seiner scharfen vorderen Begrenzung wegen besonders in die Augen fällt. Die Abgrenzung nach vorn ist stets eine sehr scharfe; niemals wird man einzelne Larven vor der Frontlinie des Heuschreckenzuges antreffen. Nach rückwärts vermindert sich die Dichte der Front allmählich, ebenso wie auch die Dichte des ganzen Zuges; daher kommt es, daß diesem nach hinten zu eine feste Begrenzung fehlt. Die größte Ausdehnung besitzt der Zug in der Breite, während die Tiefe

im Verhältnis dazu gering ist. Nur bei Zügen, welche in einem Gebirgstal abwärts marschieren, ist die Tiefe unter Umständen eine beträchtliche (bis zu mehreren Kilometern). Es ist ja klar, daß die Tiefenausdehnung normalerweise nicht bedeutend sein kann, weil die hinter der Front marschierenden Larven sich auf Gelände befinden, welches teilweise schon abgefressen ist. So erklärt es sich auch, daß Larvenzüge von $\frac{1}{2}$ oder 1 km Breite gewöhnlich sind, ja solche bis zu 12 km Breite beobachtet wurden. Die Dichte des Zuges ist sehr verschieden“ (LA BAUME über *D. maroccanus*).

Die Front eines Larvenzuges von *Sch. gregaria* ist nicht so scharf ausgeprägt wie die von *D. maroccanus*. Die Tiere an der Front rücken nicht



Abb. 7. Larvenwanderung von *Schistocerca gregaria*. (Aus FRAENKEL 1929.)

geradeaus vor. Vielmehr stößt eine Gruppe von Tieren vor, biegt plötzlich in einem Winkel seitlich oder rückwärts ab, eine andere Gruppe rückt vor, die Gruppen verschmelzen miteinander. So findet an der Front ein dauerndes Strömen nach allen Seiten statt, während der ganze Zug dabei langsam vorrückt. Hinter der Front in der Armee marschieren die Larven unberückt vorwärts, wobei der Marsch lediglich von gelegentlichen Freßpausen unterbrochen wird. Die Länge der Larvenzüge von 1929 in den Bergen Transjordanien betrug viele Kilometer. Dies hing damit zusammen, daß das Schlüpfen an den Brutplätzen sich über mehrere Wochen hinzog, so daß immer neuer Nachschub sich bildete, als die Front schon mehrere Kilometer zurückgelegt hatte. Es geschah jedoch in solchen Fällen auch, daß die Verbindung an irgendeiner Stelle riß und der Zug sich auf diese Weise teilte. Die Breite der Züge wechselte zwischen mehreren hundert Metern und mehreren Kilometern.

Für einen vorrückenden Zug existieren praktisch keine Hindernisse. Senkrechte Wände, Mauern, Felsen, Zäune werden erklettert. Über senkrechte Abstürze springen oder fallen die Tiere herab. Auf dem Wege liegende Flüsse werden überschritten. Hierfür hat NIKOLSKI für *Locusta migratoria* eine Reihe Beispiele angegeben. LA BAUME berichtet, daß *D. maroccanus* den Mäander in 60—70 m Breite überschritt.

Die Larven bewegen sich im Zuge laufend oder springend. *Locusta migratoria* scheint in der Regel zu springen. *Melanoplus spretus* soll $\frac{3}{4}$ der Strecke laufen und $\frac{1}{4}$ springen. (RILEY). *Doclostaurus maroccanus* benutzt auf dem Marsche „auf ebenem oder leicht geneigtem Boden, der nur spärlich bewachsen ist, den Sprung als hauptsächlichstes Fortbe-



Abb. 8. Larvenwanderung von *Schistocerca gregaria*. (Aus FRAENKEL 1929.)

wegungsmittel: mehrere Sprünge folgen unmittelbar aufeinander, dann wird eine kurze Pause im Springen gemacht, während der sich die Larve durch Laufen fortbewegt. In dichter Vegetation unterbleibt das Springen fast völlig, ebenso auf stark abschüssigem Boden, wenn die Bewegung bergab erfolgt“ (LA BAUME). Bei *Schistocerca gregaria* ist im allgemeinen „die Fortbewegung des ungestörten Zuges kriechend, bei Störung ist sie hüpfend. Nur bei Larven des ersten und zweiten Stadiums ist bei hoher Temperatur in den Mittagsstunden die allgemeine Fortbewegung hüpfend“ (FRAENKEL 1930). Das Laufen der Heuschrecken wird von LA BAUME treffend mit der Fortbewegung der Carabiden verglichen.

Die Geschwindigkeit der Fortbewegung ist unter verschiedenen Umständen sehr verschieden. Sie hängt ab von der Temperatur, vom Alter der Larven und vom Bodenrelief. Die genauesten Zahlen werden von

NIKOLSKI für *Locusta migratoria* angegeben. Es beträgt die Geschwindigkeit pro Minute:

1. Stadium	2,45— 6,10 m	Durchschnitt	4,15 m
2. „	4,3 — 7,8 „	„	6,1 „
3. „	3,0 — 8,5 „	„	6,4 „
4. „	3,0 — 10,6 „	„	7,7 „
5. „	7,5 — 13,4 „	„	9,6 „

Für *Melanoplus* wird die Geschwindigkeit von maximal 3 m pro Minute angegeben (RILEY). Für *D. maroccanus* betont LA BAUME die Verschiedenheit der Marschgeschwindigkeit unter verschiedenen Umständen. Die älteren Larvenstadien marschieren viel schneller als die jünge-

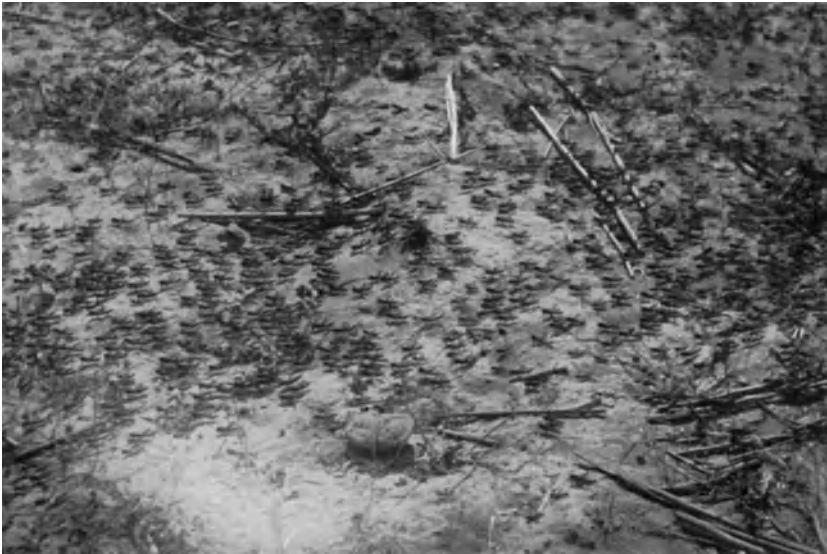


Abb. 9. Larvenwanderung von *Schistocerca gregaria*. (Aus FRAENKEL 1929.)

ren; hieraus ergibt sich, daß in einem Zuge vorn die älteren und hinten die jüngeren Stadien marschieren. FRAENKEL hat von *Schistocerca gregaria* an zahlreichen Tieren die Marschgeschwindigkeiten gemessen. Es ergaben sich für die Wegstrecke von 1 m Werte von 7 Sekunden bis 2 Minuten. Das Maximum der Marschgeschwindigkeit ist für alle Larvenstadien dasselbe, nämlich 1 m in etwa 10 Sekunden. Dieses Maximum wird erreicht bei einer Temperatur von ungefähr 30°. Man findet in einem Zuge die Larven von drei verschiedenen Stadien im gleichen Tempo zusammenwandern.

Aus den Geschwindigkeitsangaben über kurze Strecken kann man keineswegs auf die im Laufe längerer Zeit zurückgelegte Wegstrecke schließen. In einem bestimmten Falle bei *Sch. gregaria* legte zwar das Individuum 1 m in etwa 15 Sekunden zurück, der ganze Zug rückte

aber in 10 Minuten 10 m vor, gewann also 1 m Boden in einer Minute. Diese beträchtliche Verlangsamung der Geschwindigkeit des ganzen Zuges gegenüber dem Individuum ist zu erklären durch die auf S. 23 beschriebenen Vorgänge an der Front sowie durch die Tatsache, daß beim einzelnen Tier der Marsch durch Freßpausen unterbrochen wird. In einem anderen Falle wurde das Vorrücken eines Zuges auf völlig ebenem Gelände mit spärlicher Vegetation beobachtet. Es wurde gemessen 1 m in 10 Sekunden für das Individuum, 62 m in einer Stunde für den ganzen Zug (FRAENKEL). Dieselbe Geschwindigkeit von 1 m pro Minute berichtet LA BAUME für das Vorrücken eines Zuges von *Dociostaurus maroccanus*. VOSSELER berechnet das Vorrücken eines Zuges von *Schistocerca gregaria* im Laufe eines Tages (10 Stunden) auf 600 m, FRAENKEL kommt zu dem Betrag von 300—350 m bei 6—7stündiger Wanderung.

Es interessiert nun vor allem die Entfernung, welche ein Larvenzug während seines „Lebens“ vom ersten Stadium bis zur Imago zurücklegen kann. Sie wird für *Melanoplus spretus* von RILEY auf höchstens 10 Meilen geschätzt. Ein Zug von *D. maroccanus* legte in Gelände mit reichlicher Vegetation in gerader Linie innerhalb von 8 Wochen 700 bis 800 m zurück. BÜCHER beobachtete als größte zurückgelegte Entfernung 5 km, FICKENDEY 20 km in besonders unfruchtbarem Gelände (LA BAUME). Die Larvenzüge von *Schistocerca gregaria* 1929 in Transjordanien legten in gebirgigem und fast vegetationslosem Gebiet etwa 10—15 km zurück. Die von SANDERS angegebene Strecke von 100—125 km für Larvenzüge ist bestimmt um ein Vielfaches zu hoch gegriffen. Wenn man in Betracht zieht, daß die Wanderungen nicht im Fluge vor sich gehen, sind die von den Larvenzügen durchmessenen Wegstrecken als sehr beträchtlich zu beurteilen.

d) Das Problem der Zugrichtung (Larven).

Mehrere Autoren haben die Frage aufgeworfen, ob die Richtung der Larvenzüge rein zufällig ist, oder ob sie von bestimmten äußeren Faktoren bestimmt wird. Eine allgemeine Lösung in letzterem Sinne wäre von größter Bedeutung für die Bekämpfungspraxis. Die Erfahrung hat in mehreren Fällen gelehrt, daß ein Wanderzug viele Wochen hindurch dieselbe Richtung beibehalten kann. Dies kann bestimmt nicht auf die Weise erklärt werden, daß die im Anfang zufällig gewählte Richtung aus Gründen der Trägheit beibehalten wird. Denn die Fortbewegung geschieht nicht kontinuierlich, sondern rhythmisch, mit regelmäßigen Ruhepausen nachts. Die Zugrichtung muß jeden Morgen aufs neue gewählt werden, und es kann kein Zufall sein, wenn mehrere Wochen hindurch stets dieselbe Richtung eingeschlagen wird.

Die Antworten, welche einzelne Autoren gefunden haben, sind sehr verschieden. Nach UVAROV ist die Richtung von zufälligen Bedingungen

bestimmt, in gewissen Fällen jedoch kann sie von äußeren Faktoren geleitet sein. Die Larven von *Melanoplus spretus* sollen in keiner bestimmten Richtung ziehen. Sie wandern an aufeinanderfolgenden Tagen vielfach in entgegengesetzter Richtung. Es sind bei RILEY zahlreiche Angaben zusammengestellt (Appendix XV), in denen teils Züge mit oder gegen den Wind gemeldet sind, teils betont wird, daß Wanderungen in allen Richtungen erfolgen. *Dociostaurus maroccanus* zieht im Gebirge im allgemeinen bergab. Die auf engstem Raume auf zwei gegenüberliegenden Talseiten schlüpfenden Larven wanderten stets in entgegengesetzter Richtung ins Tal. „Es geht hieraus mit Sicherheit hervor, daß in diesen Fällen Sonnenstand und Witterungsverhältnisse ohne jeden Einfluß auf die Richtung der wandernden Züge sind.“ „Auf den zur Ebene abfallenden Abhängen der Hügel und Vorberge entwickeln sich die ersten kleineren Züge; zusammenlaufende Rinnen und Täler vereinigen die kleinen Kolonnen zu größeren, und so strömt, lawinenartig wachsend, allmählich eine unzählbare Schar in die Ebenen hinunter. Dabei ist es offenbar ganz gleichgültig, nach welcher Himmelsrichtung die Abhänge geneigt sind. Jedenfalls kommen Sonnenstand und Witterung als richtunggebende Faktoren in diesen Fällen nicht in Betracht. Es liegt nahe, daran zu denken, daß die Schwerkraft hier im Spiel ist. Vielleicht werden die Hüpfen bei Beginn ihrer Wanderung instinktiv in diejenige Richtung gedrängt, in welcher sie ihren Marsch mit geringstem Kräfteaufwand ausführen können. Dafür würde besonders die Tatsache sprechen, daß die Wanderung in den weitaus meisten Fällen genau in der Richtung des Gefälles erfolgt und nicht schräg zu diesem“ (LA BAUME).

Somit erscheint hier sichergestellt, daß *positive Geotaxis* die Richtung des Larvenzuges bestimmt. Schwierig ist jedoch dann die Beobachtung, „daß ein Zug eine Strecke weit bergauf marschiert, wenn auf dem Wege zum Tal ein davorliegender Berg oder Hügel zu passieren ist“. In der Ebene fällt die Schwerkraft als Richtungsfaktor weg. Tatsächlich wurde festgestellt, daß Larvenzüge auf engem Raum gleichzeitig in verschiedenen Himmelsrichtungen marschierten. Dabei hatte es den Anschein, „als erfolge die Wanderung hauptsächlich nach der Richtung, wo die reichlichste Vegetation zur Verfügung stand“. Als Regel wurde festgestellt, „daß die einmal eingeschlagene Richtung längere Zeit hindurch, ja meistens sogar während der ganzen Dauer des Larvenstadiums, im großen und ganzen beibehalten wurde“ (LA BAUME).

An *Schistocerca gregaria* hat VOSSELER festgestellt, daß im Gebirge die Züge im allgemeinen *bergauf* wanderten. Hieraus würde sich ergeben, daß *negative Geotaxis* die Richtung bestimmt. In der Ebene ist die Marschrichtung ohne jede Regel rein zufällig. Nur ausnahmsweise wird dieselbe Richtung längere Zeit hindurch verfolgt, vielfach bewegen sich die Züge in Kreisen, Bögen und Kehren. LEPINEY (1931) hat in Marokko an der gleichen Art eine über lange Zeiträume konstante Zugrichtung

nach Norden und Nordosten beobachtet, ohne eine Erklärung für dieses Verhalten zu finden.

In systematischer Weise wurde von FRAENKEL (1929) an *Schistocerca gregaria* eine Untersuchung über das Problem der Zugrichtung durchgeführt. Der Ort war der Westabfall der Transjordanischen Berge gegen das Jordantal in der Höhe des Toten Meeres (Palästina). „Es stellte sich die überraschende Tatsache heraus, daß in dem ganzen mehrere hundert Quadratkilometer großen Gebiet, das von Heuschrecken befallen war, die allgemeine Zugrichtung sämtlicher Schwärme ungefähr Osten war. Wohl zogen kleine versprengte Züge auch in anderen Richtungen, auch die Züge, die sich in der Jordanebene bewegten, fallen nicht unter diese Regel, aber sämtliche Züge im Gebirge, und sie machten bei weitem den Hauptteil der wandernden Schwärme aus, marschierten in östlicher Richtung, wobei stellenweise Abweichungen von dieser Hauptrichtung um höchstens 45° bis Nordosten und Südosten vorkamen. Da es sich um viele Züge handelt, die alle unabhängig voneinander ihren Ausgangspunkt genommen hatten und wochenlang ohne jede Fühlung miteinander in derselben Richtung zogen, kann es sich hier unmöglich um ein zufälliges Resultat handeln. Als äußere Kräfte, die die Zugrichtung der Heuschrecken bestimmen können, kommen in Betracht Licht, Schwerkraft und Wind.

1. Das Licht. Da die Sonne im Laufe des Tages über den Horizont wandert, ist es unmöglich, das Licht als richtenden Faktor anzunehmen.

2. Die Schwerkraft. Die Larven schlüpfen am Fuß des Westabfalles des Gebirges und wanderten geradewegs ostwärts die Berge hinauf. Eine einleuchtende Erklärung wäre damit gegeben, wenn die Orientierung zur Schwerkraft, und zwar negative Geotaxis, die Zugrichtung bestimmte. Gegen diese Deutung sprechen aber viele Schwierigkeiten. Bei negativer Geotaxis müßten die Larven stets unter allen Umständen sich in die steilste Richtung des Gefälles einstellen. Sie wandern aber in einem Tale vielfach den schwach geneigten Talboden hinauf, an Stelle der viel steileren Talwände. Vor allen Dingen stellte sich heraus, daß sie weite Strecken nach abwärts liefen, wenn ein Abfall des Geländes in ihrer Bahn lag. Hierbei kletterten sie auch senkrechte Felswände hinab. Somit scheint die Schwerkraft als Richtungsfaktor nicht in Betracht zu kommen.

3. Der Wind. Im allgemeinen wehte der Wind aus Westen. Die Zugrichtung nach Osten könnte so zustande kommen, daß die Larven immer mit dem Winde wandern. In der Tat sprachen eine Reihe Beobachtungen in diesem Sinne. Im Gebirge wurde vielfach der Wind in der Talrichtung abgelenkt und die Tiere zogen dann in den Tälern mit dem Winde im Rücken. Andererseits kam auch vor, daß die Zugrichtung völlig unabhängig vom Verlauf der Täler mit dem Winde erfolgte. Auch in der Ebene ergaben sich ähnliche Resultate. Nun wird aber diese Erklärung durch

bestimmte Beobachtungen hinfällig gemacht. Denn bei ausnahmsweise wehendem Ostwind wanderten die Tiere geradewegs gegen den Wind.

Somit ist es nicht gelungen, eine allgemeine Erklärung für die Zugrichtung der Larven zu finden. Trotzdem verlangen die Tatsachen, daran festzuhalten, daß die Orientierung der Larvenzüge durch äußere Kräfte bestimmt ist.

Es wird vielfach die Ansicht geäußert, die Larven zögen immer in der Richtung auf reichliche Vegetation. Hierfür liegen jedoch keinerlei positiven Anhaltspunkte vor (vgl. S. 45).

4. Die wandernden Imagines.

a) Arten der Flüge.

Die frisch geschlüpften Imagines beginnen nicht sofort mit den großen Wanderflügen. Die neuen Imagines von *Dociostaurus maroccanus* ziehen noch 2—3 Wochen am Boden zusammen mit den Larven (LA BAUME). *Locusta migratoria* bleibt solange am Ort, bis alle Imagines geschlüpft sind, erst dann beginnt die Wanderung. Die Imagines von *Schistocerca gregaria* beobachtete ich vom ersten Tage an bei kleinen örtlichen Flügen. Man stellt sich im allgemeinen vor, daß im Anfang die Flüge nur örtlichen Charakter tragen und unstet und richtungslos sind. Fliegende Tiere reißen auf der Erde sitzende mit sich. Schwärme, die sich treffen, vereinigen sich. So entstehen durch kleine Flüge die großen Schwärme. Nach einer bestimmten Zeit erhebt sich der große Schwarm zu einem langandauernden gerichteten Flug, der die Tiere weit über das Areal der permanenten Verbreitung hinausträgt. Am Bestimmungsorte angelangt, werden wieder örtliche ungerichtete Flüge ausgeführt, die während der Zeit der Eiablage und darüber hinaus bis zum Tode der Tiere andauern.

Es sind somit zwei Arten von Flügen zu unterscheiden: 1. *Rein örtliche Wanderungen, die sich über geringe Entfernung erstrecken und in der Richtung nicht konstant sind.* 2. *Langandauernde über große Strecken führende Wanderzüge.* Diese Unterscheidung entspricht zweifellos den beobachteten Tatsachen. Jedoch ist es keineswegs erwiesen, daß beiden Arten von Flügen verschiedene innere Ursachen zugrunde liegen. Wie wir später sehen werden, sind alle für die großen Wanderflüge angegebenen Erklärungsversuche nicht stichhaltig. Möglicherweise entscheiden rein äußere Ursachen, wie vor allem Richtung und Stärke des Windes, Temperatur, darüber, ob aus örtlichen Flügen ein großer Wanderflug entsteht. (Es wird allerdings angegeben und steht auch anscheinend mit vielen Tatsachen in Übereinstimmung, daß weite Flüge nur von großen Schwärmen ausgeführt werden.) Überhaupt ist in keiner Weise erwiesen, daß jede über das permanente Areal der Art hinausführende Verbreitung auf großen Wanderflügen beruhen muß, in vielen Fällen kann eine allmähliche Ver-

breitung durch örtliche Flüge mehrerer aufeinanderfolgender Generationen stattgefunden haben, Diese Ausführungen haben nicht den Zweck, die Existenz der großen Wanderflüge zu bezweifeln — hierfür liegen einwandfreie Beobachtungen vor — es soll vielmehr nur betont werden, daß ein prinzipieller Unterschied zwischen beiden Arten von Flügen nicht besteht.

RILEY unterscheidet bei *Melanoplus spretus* drei Typen von Flügen:

1. Rein örtliche Flüge (local flights).
 2. Auswanderungsschwärme (invading swarms), die von den permanenten Brutplätzen in den Rocky Mountains in südöstlicher Richtung fliegen und im Laufe eines Sommers bis Kansas, Missouri und Texas führen, also in die „subpermanent“ und „temporary“ Region (vgl. Abb. 1, S. 10).

3. Rückflüge (returning swarms), welche die im nächsten Jahre in der „temporary region“ geschlüpften Tiere in nordwestlicher Richtung zurück zu den permanenten Brutplätzen in den Rocky Mountains führen.

Ein Studium der Arbeiten RILEYs ergibt jedoch, daß die prinzipielle Unterscheidung von invading und returning swarms keineswegs den beobachteten Tatsachen entspricht. Der Unterschied in der allgemeinen Richtung der Flüge kann, wenn er sich bestätigen sollte, eventuell auf Unterschiede der Windrichtungen im Norden und Süden zurückgeführt werden (S. 33). Jedenfalls ist keineswegs bewiesen und sehr unwahrscheinlich, daß die im Süden schlüpfenden Tiere oder ihre Nachkommen wieder das Gebiet der Dauerbrutstätten erreichen. Die Ansicht RILEYs entspringt ganz sicher allein den unbegründeten teleologischen Vorstellungen, daß vom Standpunkt der Zweckmäßigkeit allen Naturgeschehens aus die im Süden schlüpfenden Heuschrecken wieder den Weg in die ihnen adäquaten Klimazonen zurückfinden müßten, da sie anders zum Untergang verurteilt seien. Die Ansicht von den Rückflügen wird bis in die neueste Zeit vielfach vertreten. So folgert LEPINEY (1931) aus der Tatsache eines Nordfluges von *Schistocerca gregaria* in Marokko im Frühling, daß die Heuschrecken im Sommer wohl nach dem Süden fliegen würden, was jedoch keineswegs beobachtet wurde.

Hinsichtlich der Arten der Flüge verhalten sich die verschiedenen Heuschreckenarten nicht gleich. Es ist vor allem zu unterscheiden zwischen solchen Arten, bei welchen häufig ausgedehnte Flüge vorkommen, wie *Melanoplus spretus*, *Schistocerca gregaria* und *paranensis*, *Locusta migratoria*, sowie Arten, die nur lokale Flüge ausführen wie *Doclostaurus maroccanus* und *Calliptamus italicus*.

b) Angaben über die Flüge selbst (Abb. 10).

Wanderzüge fliegender Heuschrecken sind häufig geschildert worden, so daß ich mich auf einige kurze Bemerkungen beschränken möchte. Von der Ferne kann ein Zug den Eindruck einer dunklen Wolke erregen. Die

Dichte ist vielfach so geschildert worden, daß die Sonne verfinstert wurde. Über ihre Größenausdehnung werden bisweilen ganz unvorstellbare Zahlen angegeben, so findet sich bei RILEY die Beschreibung eines Zuges, der in der Breite etwa 300 Meilen, in der Höhe $\frac{1}{2}$ Meile und in der Tiefe 30 Meilen betragen haben soll. Die Zahl der Individuen wird auf 124543800000 geschätzt. Zugausdehnungen von 10—50 km Breite und Länge sind häufig berichtet worden.

Die Höhe, in welcher die Heuschrecken fliegen, ist von wenigen Metern über dem Grund bis oberhalb der Sichtweite mit den stärksten Ferngläsern. Namentlich bei RILEY finden sich zahlreiche Angaben über sehr große Höhen, in denen *M. spretus* gezogen ist. In einem einzigen Falle

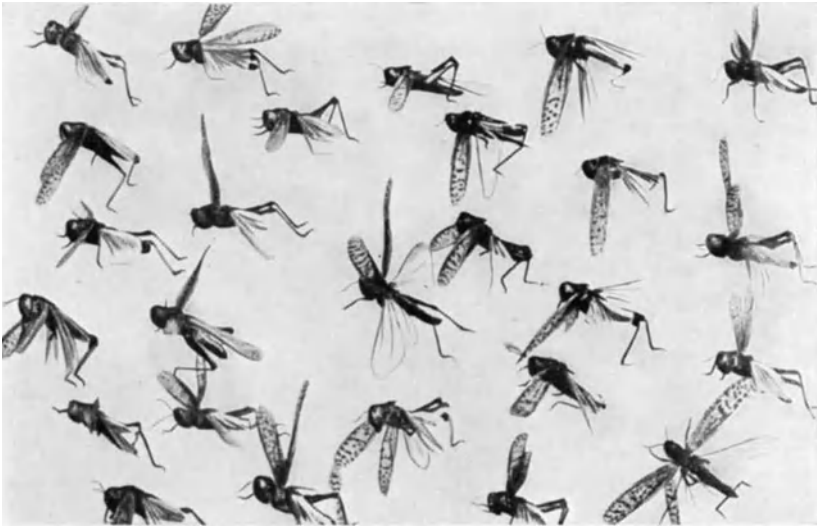


Abb. 10. Photographie von fliegenden Heuschrecken. (Aus URAROV 1928.) *Locustana pardalina*.

wurden von einem Flugzeug aus exakte Höhenmessungen angestellt. *Melanoplus atlantis* flogen bis 1650 Fuß über dem Grund, die größte Dichte befand sich bei 500—800 Fuß (Corkins 1922).

Die Schnelligkeit des Fluges hängt in starkem Maße ab von der Windstärke, sowie von der Einstellung zur Windrichtung. RILEY gibt für *M. spretus* in verschiedenen beobachteten Fällen 10, 15, 12, 15, 20 und maximal 50 Meilen pro Stunde an. CORKINS maß bei *M. atlantis* 20 Meilen pro Stunde, VOSSELER an *Schistocerca gregaria* 30—45 km pro Stunde.

Die Strecken, welche Heuschrecken in ununterbrochenem oder in unterbrochenem Fluge zurücklegen können, sind ohne Zweifel sehr beträchtlich. Es ist bisher jedoch noch niemals ein Schwarm über eine längere Entfernung beobachtet worden, die meisten Angaben beruhen

auf sehr unsicheren Kombinationen. Die einzigen Fälle, in denen mit absoluter Sicherheit feststeht, daß Heuschrecken in ununterbrochenem Flug weite Strecken zurückgelegt haben, sind einige Beobachtungen auf dem Meere und auf Inseln.

1649 soll ein Heuschreckeneinfall in Teneriffa stattgefunden haben. Im Jahre 1844 besuchten ungeheure Heuschreckenschwärme Madeira und flogen über die Insel weg. Sie müssen wenigstens 500 km übers Meer geflogen sein (WALLACE 1876). Am 2. XI. 1865 kam im Atlantischen Ozean auf 25,5^o nördl. Breite und 41,5^o westl. Länge (im Westen der Kanaren) ein Heuschreckenschwarm an Bord eines Schiffes. Die afrikanische Küste ist von diesem Punkt über 2000 km entfernt (SCUDDER 1878). Am 7. X. 1916 wurde ein Heuschreckenschwarm auf dem Atlantik auf 21^o nördl. Breite und 39,5^o westl. Länge gesichtet in über 2000 km Entfernung von der afrikanischen Küste (HURD 1917). In allen vier Fällen handelte es sich sicher um *Schistocerca gregaria*.

Bezüglich *Melanoplus spretus* nimmt RILEY an, daß sie im Laufe einiger Sommermonate von ihren permanenten Brutplätzen im Staate Montana bis Kansas, Missouri und Texas über eine Strecke von 1000—2000 Meilen fliegen. Es ist allerdings in keiner Weise erwiesen, daß die in den Süden gelangenden Schwärme von den permanenten Brutplätzen abgeflogen sind und nicht von den Tieren stammen, die bereits im Jahre vorher in der „subpermanent“ oder der „temporary“ Region Eier gelegt hatten. So kann sich der Flug bis Texas in mehreren Generationen vollzogen haben. Die Annahme RILEYS basiert auf seiner irrigen teleologisch begründeten Vorstellung, daß die außerhalb der permanenten Region geschlüpften Tiere zurück zu den permanenten Brutplätzen fliegen müßten.

Wenn so auch für die Rocky Mountain Locust Flüge über Tausende von Kilometern nicht bewiesen sind, so scheint es doch wahrscheinlich, daß eine Generation Hunderte von Kilometern im Flug zurücklegen kann. RILEY spricht sogar von Maximen von 200—300 Meilen täglich.

Die Dauerbrutplätze von *Schistocerca gregaria* werden in der Sahara, im Sudan, Abessinien und der Halbinsel Arabien angenommen. Die von dort periodisch erreichten Länder wie Algier, Ägypten, Palästina liegen bis einige tausend Kilometer entfernt. Es ist jedoch in keinem einzigen Falle erwiesen, daß die in diesen Ländern einfallenden Schwärme diese Strecke fortlaufend im Fluge zurückgelegt haben, und es sprechen viele Angaben dafür, daß mehrere Generationen sukzessive nach Norden flogen. Trotzdem kann als sicher angenommen werden, daß die Wanderflüge bisweilen sich über mehrere hundert Kilometer erstrecken. *Schistocerca paranensis* soll im Jahre 1891 von Argentinien aus über die schneebedeckten Andenpässe nach Chile geflogen sein (ZACHER 1925).

Locusta migratoria soll bei großen Massenvermehrungen Strecken von 200—300 Werst zurücklegen (NIKOLSKI). FILIPJEV (1926) gibt die im Kaukasus und Turkestan beobachteten durchflogenen Strecken mit 400—500 km an. Man hatte früher angenommen, daß die bis ins 19. Jahrhundert periodisch in Deutschland, Frankreich und England einfallenden Schwärme von *Locusta migratoria* von ihren Dauerbrutplätzen in Süd-

ungarn und Südrußland 1000—2000 km im Fluge zurückgelegt hatten. FILIPJEV (1926) glaubt, daß von den Brutstätten in den sumpfigen Niederungen der Donau und Theiß aus die Flüge auf bestimmten Zugstraßen stattfanden: 1. Südlich der Alpen—Oberitalien, 2. Donauaufwärts bis zum Bodensee, 3. Böhmen—Main—Frankreich, 4. Mähren—Schlesien—Brandenburg. Er nimmt jedoch selbständig entstehende sekundäre Brutplätze in der Oberrheinischen Tiefebene und der Südschweiz an, von woher die Holland und England erreichenden Schwärme ihren Ausgang genommen haben sollen. Das vollkommene Verschwinden in Deutschland seit der Mitte des 18., in Ungarn des 19. Jahrhunderts schreibt er der fortschreitenden Kultivierung und namentlich der Regulierung der Flüsse zu.

c) Das Problem der Zugrichtung (Imagines).

Alle Beobachtungen stimmen darin überein, daß die Heuschreckenzüge stets in der Richtung des Windes vor sich gehen und zwar mit dem Winde. Bereits in einem der ältesten Berichte aus der Bibel wird ausgesagt (Exod. 10, 13), daß die Heuschrecken von einem heftigen Ostwind nach Ägypten getragen wurden, sie verschwanden durch einen starken Westwind, der sie ins Rote Meer trieb. In Palästina hängen Heuschreckeneinfälle immer zusammen mit langandauernden Ost- und Südwinden (Chamsin). Diese Auffassung ist dort allgemein im Volke verwurzelt.

Über *Melanoplus spretus* bringt RILEY viele Hunderte von einzelnen Flugangaben, die alle darin übereinstimmen, daß die Fortbewegung der fliegenden Schwärme mit dem Winde erfolgt. Die allgemeine Flugrichtung der sogenannten „invading swarms“ (S. 30) von Juli—September nach Südosten fällt zusammen mit den in dieser Zeit allgemeinen Nordwestwinden. Die allgemeine Bewegung der sogenannten „returning swarms“ nach Nordwesten in den Monaten Mai—Juni südlich des 40. Breitgrades fällt zusammen mit den allgemeinen Südostwinden. Hieraus zieht jedoch RILEY nicht den naheliegenden und sicher richtigen Schluß, daß diese beiden Hauptflugrichtungen mit den beiden Windrichtungen hinreichend erklärt sind, womit seine Theorie von dem prinzipiell verschiedenen Charakter dieser beiden Flüge hinfällig wäre. Vielmehr glaubt er, daß sich die Heuschrecken die Winde zunutze machen, um ihren „Zweck“ der Auswanderung oder Rückkehr zu erreichen. So soll manchmal der Flug bei plötzlicher Richtungsänderung des Windes unterbrochen werden, da er dann nicht in der gewünschten Richtung fortgesetzt werden kann (!).

RILEY kommt zu dem Schluß: „That they seldom migrate except when the atmosphere is in motion; in other words, when there is some wind, and they move with the wind. The facts ascertained warrant us in giving this as a rule, which has few or no exceptions. It is evident that they depend almost wholly upon the wind to move them . . .“.

In einigen wenigen Fällen wurden übereinander zwei Züge beobachtet, die in verschiedener Richtung flogen. Diese Erscheinung beruhte stets auf verschieden gerichteten Luftströmungen.

Von *Melanoplus atlanis* stellt CORKINS (1922) 38 Beobachtungen zusammen, in denen sie in 12 verschiedenen Himmelsrichtungen, aber immer *mit* dem Winde, zogen. Das Auffliegen erfolgte stets nur bei starkem Wind.

Die Schwärme von *Schistocerca gregaria* in Ostafrika trieben stets mit dem Winde. Die Hauptrichtung war Süden bei vorherrschenden Nordwinden. Bei Windstille flatterten sie ziellos herum. VOSSELER zieht hieraus den allgemeinen Schluß: Alle Wanderungen und weittragenden Flüge werden mit dem Wind unternommen, das lokale Schwärmen kann bei Windstille stattfinden.

In zwei Fällen, in denen Schwärme von *Sch. gregaria* in der Mitte des Atlantik angetroffen wurden (S. 32), ist es sehr wahrscheinlich, daß sie mit dem NO-Passat von Afrika aus geflogen sind.

Wenn so auch alle Beobachter darin einig sind, daß praktisch die Bewegungsrichtung vom Wind bestimmt wird, so geht daraus noch keineswegs hervor, daß die Tiere aktiv in der Richtung des Windes fliegen. Ich habe bei verschiedenen Gelegenheiten die Auffassung gewonnen, daß die Einstellung im Fluge nicht mit dem Kopfe nach vorn in der Bewegungsrichtung stattfand. In einem Falle war die Einstellung des Körpers gegen den Wind, sie wurden aber vom Winde rückwärts mitgerissen. Hiermit stimmen nun verschiedene Angaben sehr gut überein. *Dociopterus maroccanus* war nach LA BAUME meist gegen den Wind orientiert, aber der Wind trieb vielfach die Tiere rückwärts. Über *Melanoplus spretus* finden wir die Angabe von RILEY: . . . „usually turning their head towards the wind and drifting backward. When the wind is very slight, they usually turn their heads with the wind and aid with their wings in moving onward“. Diese Einstellung des Körpers gegen den Wind kann zwanglos als eine sogenannte positive Anemotaxis erklärt werden, die in Wirklichkeit als eine besondere Form von Fixierreaktion aufgefaßt werden muß und eine vollkommene Analogie zur Rheotaxis der Fische darstellt (vgl. S. 204).

Möglicherweise liegt die Lösung des Problems in folgenden Beobachtungen von LEPINEY (1928) an *Schistocerca gregaria*:

Die Einstellung der Körper im Raum ist ganz unabhängig vom Wind. Die Tiere fliegen in irgendeiner Richtung. Bei Windstille fällt die Fortbewegungsrichtung mit der Achse der Tiere zusammen, bei Wind ist die tatsächliche Fortbewegung im Raum gleichlaufend mit einer Resultante, die sich ergibt, wenn der eine Schenkel des Kräfteparallelogrammes in der Richtung des Windes, der andere in der Achse der Tiere gezeichnet wird und die Geschwindigkeit des Windes sowie die Eigenbewegung der Tiere auf den Schenkeln abgetragen werden. Bei starkem Winde be-

wegen sich dann praktisch die Tiere in der Windrichtung. Die Einstellung der Körper im Raume soll vielfach nach der Sonne erfolgen. Doch ist diese positive Phototaxis nicht in allen Fällen wirksam.

Als Resultat der bisher vorliegenden Untersuchungen ergibt sich mit großer Wahrscheinlichkeit: *Die Fortbewegung der Züge geschieht zwar in der Windrichtung, jedoch ist sie nicht als aktives Fliegen, sondern als passives Triften aufzufassen.*

d) Das Verhalten der Imagines im Laufe des Tages.

Es fehlen bisher systematische Untersuchungen über die Bewegungen der Imagines im Laufe des Tages, doch lassen einige zerstreut vorliegende Daten bereits Analogien zu dem besser bekannten Verhalten der



Abb. 11. Morgenstellungen der Imagines von *Schistocerca gregaria* mit zu den Sonnenstrahlen senkrecht orientierten Körperachsen. (Aus FRAENKEL 1930.)

Larven erkennen. Sehr deutlich ist auch hier der Zusammenhang zwischen den einzelnen Reaktionen und der Temperatur.

Alle Heuschrecken (wie allgemein alle Insekten) fliegen nur, wenn die Körpertemperatur über einem bestimmten Minimum liegt. Bei Heuschrecken liegt dieses Minimum verhältnismäßig hoch. *Schistocerca gregaria* benötigt zum Flug eine Körpertemperatur von über 25° (FRAENKEL 1929b), jedoch liegt die für das Auffliegen eines Schwarmes notwendige Temperatur wahrscheinlich über 30° . Schwärme von *Doclostaurus maroccanus* fliegen auf, wenn die Temperatur $31-33^{\circ}$ erreicht (SVIRIDENKO). Große weittragende Flüge jedoch werden anscheinend auch bei niedrigeren Temperaturen unternommen. Aus diesen Angaben ist bereits verständlich, daß Heuschrecken in der Regel nur am Tage fliegen. Der Flug beginnt erst einige Zeit nach Sonnenaufgang, wenn die Temperatur eine gewisse Höhe erreicht hat. Jedoch sollen ausnahmsweise Flüge auch in besonders warmen Nächten stattfinden. Bei RILEY sind

eine Reihe Angaben über Nachtflüge von *Melanoplus spretus* zusammengestellt.

In den Stunden, welche die geflügelten Tiere am Boden zubringen, verhalten sie sich auffallend ähnlich wie die Larven. Sie übernachteten teils an Bäumen und Sträuchern, teils auf der Erde. Bei kalter Witterung verkriechen sie sich in Erdlöcher, Felsspalten, zwischen Gras, ins Innere von dichtem Buschwerk (VOSSELER, FRAENKEL). Nach Sonnenaufgang und vor Sonnenuntergang zeigen die Imagines von *Schistocerca gregaria* die Erscheinung der Ansammlungen mit zu den Sonnenstrahlen quergestellten Körperachsen in völlig identischer Weise wie die Larven (FRAENKEL 1930), (vgl. Abb. II).

5. Zur Kausalanalyse der Heuschreckenwanderungen.

Eine Kausalanalyse, der Faktoren welche die Heuschreckenwanderungen bedingen bzw. an ihrem Zustandekommen beteiligt sind, kann nach verschiedenen Gesichtspunkten durchgeführt werden. Früher glaubte man, die Lösung des Problems auf rein teleologischem Wege erreichen zu können. Man suchte nach „Gründen“, welche die Tiere veranlassen sollten, sich in großen Schwärmen auf die Wanderung zu begeben. Als solche Gründe wurden angegeben Futtermangel, Sorge für die Nachkommenschaft, Flucht vor Parasiten, Ausbreitung der Art. Eine Analyse dieser in der Literatur reichlich diskutierten Annahmen zeigt nun, daß in ganz unzulässiger Weise Ursache und Wirkung einander gleichgesetzt wurden. Die Wirkung einer Heuschreckenwanderung kann bestimmt darin bestehen, daß ein drohender Futtermangel vermieden wird, oder neue Brutplätze aufgefunden werden usw. Es kann jedoch in jedem einzelnen Falle gezeigt werden, daß hieraus keinerlei Folgerungen auf die Ursachen der Wanderungen zu ziehen sind. Es ergibt sich mit ganz besonderer Deutlichkeit, daß die teleologische Betrachtungsweise in keinem einzigen Punkt unsere Erkenntnis von den Ursachen der Heuschreckenwanderungen bereichert hat.

Erst in allerjüngster Zeit ist man dazu übergegangen, die Faktoren zu analysieren, welche am Entstehen einer Heuschreckenwanderung beteiligt sind. Ein Fortschritt in der Forschung wurde erst dann erzielt, als man die unfruchtbare Frage nach den Ursachen der Wanderung ersetzte durch eine Untersuchung der Bedingungen, unter denen Heuschreckenzüge auftreten, und der Gesetze, nach denen sie sich abspielen. Die bisher erzielten Ergebnisse lassen sich in drei Punkten zusammenfassen:

- a) Der Zusammenhang zwischen Massenauftreten und Wanderung.
- b) Die Unterscheidung einer Solitärform und einer Wanderform innerhalb einer Art (Die Phasentheorie von UVAROV).
- c) Besondere Instinkte der Wanderheuschrecken.

a) Der Zusammenhang zwischen Massenentwicklung und Wanderung.

Wanderheuschrecken kommen immer in Massen vor. Wohl jeder, der das Wort Wanderheuschrecke hört, denkt unwillkürlich an eine geschlossene Schar sehr vieler Tiere. Diese Auffassung könnte zunächst auf einer Täuschung beruhen: Die Wanderung vieler Tiere kann man beobachten, das einzeln ziehende Tier bleibt unbeachtet. Es läßt sich aber für die Wanderheuschrecken mit einiger Sicherheit annehmen, daß tatsächlich Wanderungen nur in Massen vor sich gehen. Hinweise hierauf ergeben sich aus verschiedenen Überlegungen und Beobachtungen:

1. In den Randzonen der Verbreitung einer Art, der „Temporary Region“ (RILEY), wo die Heuschrecke nur gelegentlich in periodischen Abständen auftritt, erscheint sie in der Regel entweder in geschlossenen Scharen, die vielfach ungeheure Ausmaße annehmen, oder überhaupt nicht. In der Zwischenzeit zwischen Heuschreckenjahren findet sich kein einziges Exemplar. So erscheint *Schistocerca gregaria* in unregelmäßigen Abständen in Palästina, um in der Zwischenzeit immer vollständig zu verschwinden. In manchen Fällen läßt sich diese Feststellung mit der UVAROVschen Phasentheorie erklären, zwischen ausgesprochenen Heuschreckenjahren lebt die Art weiter im Lande im Zustande der Solitärform, die man früher für eine andere Art gehalten hat. Es sind jedoch andere Fälle bekannt, in denen man auch die Solitärform niemals im Lande gefunden hat, so z. B. *Sch. gregaria* in Palästina und Ägypten. Wenn nun der Wandertrieb bei jedem isolierten Exemplar in Erscheinung treten würde, so wäre mit Bestimmtheit zu erwarten, daß gelegentlich Heuschrecken in kleinen oder kleinsten Scharen oder auch in isolierten Exemplaren den Weg von den Dauerbrutstätten nach der „Temporary Region“ zurücklegen würden.

2. UVAROV ist der Ansicht, daß nur große Schwärme Wanderungen über weite Strecken unternehmen.

3. Es wird vielfach berichtet, daß nach der letzten Häutung die Wanderung der jungen Imagines erst beginnt, wenn bereits ein großer Teil der Tiere das Imagonalstadium erreicht hat. Da in einem Schwarm mehrere Altersstufen gleichzeitig vertreten sind, kann die Periode der letzten Häutung sich über mehrere Wochen hinziehen. Der schließlich auffliegende Schwarm besteht dann aus Tieren verschiedenen Alters. Somit ist nicht der Alterszustand maßgebend für den Beginn der Wanderung, sondern die Größe des Schwarmes.

4. Eine Larvenwanderung beginnt erst dann, wenn eine bestimmte Menge von Tieren am Brutplatz geschlüpft ist. Das Schlüpfen kann sich über einige Wochen hinziehen, auch wenn die Eiablage gleichzeitig stattgefunden hat, da die Temperaturbedingungen für die Eier an benachbarten Orten sehr verschieden sein können. Die Larven von *Sch. gregaria* be-

gannen etwa 8 Tage nach dem Schlüpfen der ersten Tiere zu wandern, zu einer Zeit, als bereits ein Teil das zweite Stadium erreicht hatte. Dann wanderten aber sämtliche Tiere, sogar die allerjüngsten, die noch nicht vollkommen ausgefärbt waren (FRAENKEL 1930). Hieraus geht klar hervor, daß nicht das Alter für den Beginn der Wanderung entscheidend ist, sondern die Quantität der geschlüpfen Tiere.

5. Bei einem Studium der Frage, welche äußeren Faktoren die Zugrichtung der wandernden Larven bestimmen, wurde versucht, mit einzelnen Tieren zu experimentieren. Doch mußten diese Versuche wieder aufgegeben werden, da sich sehr schnell herausstellte, daß vom Schwarm abgetrennte Tiere nicht wanderten (FRAENKEL 1929).

6. Es ist mehrfach beobachtet worden, daß einzelne Tiere oder auch kleine Gruppen, welche die zur Bekämpfung aufgestellte Zinkwand durchbrochen hatten, nicht in der früheren Richtung weiterwanderten, sondern nahe der Rückseite der Wand sitzen blieben oder gar von rückwärts die Wand zu erklettern versuchten. Alle äußeren Bedingungen sind auf beiden Seiten der Zinkwand identisch und der einzige Unterschied ist, daß in einem Falle die Tiere in Massen vorkommen, im anderen in einzelnen Exemplaren.

7. *Calliptamus italicus* lebt in der Regel solitär, jedoch bei einem Massenaufreten bildet sie wandernde Larvenzüge und veranstaltet Wanderflüge.

8. Besonders klar weisen auf die Bedeutung eines Aggregationsfaktors für den Eintritt des Fluges Erfahrungen SAJOS an *Doclostaurus maroccanus* in Ungarn hin. Das Auffliegen eines Schwarmes trat immer nur dann ein, wenn große Massen dicht zusammensaßen. Durch Zusammentreiben von Heuschrecken auf einen engen Raum gelang es, Schwärme zum Auffliegen zu veranlassen (SAJO 1897).

Somit sprechen eine Reihe Tatsachen dafür, daß eine enge Verbindung besteht zwischen Massenentwicklung und Wanderung: Das Wandern erfolgt ausschließlich in Schwärmen. Die kausale Verknüpfung dieser Tatsachen bildet die Grundlage einer vor einem Jahrzehnt von UVAROV aufgestellten Theorie: Der Lehre von den Phasen.

b) Die Phasentheorie von UVAROV (1921 und 1928).

Der Ausgangspunkt der Theorie ist die Tatsache, daß bei mehreren Arten von Wanderheuschrecken in vielen morphologischen, biologischen und physiologischen Charakteren sehr starke Variationen auftreten. Die extremen Formen sind voneinander so sehr verschieden, daß sie vielfach als getrennte Arten aufgefaßt werden. Sie sind zwar durch kontinuierliche Übergänge miteinander verbunden, es zeigt sich jedoch, daß unter bestimmten Bedingungen das eine oder das andere Extrem fast rein vertreten ist. Diese Extreme werden von UVAROV als *Phasen* bezeichnet.

Die Phasen unterscheiden sich in einem sehr wichtigen biologischen Merkmal: Eine Phase stellt eine in Schwärmen auftretende Wanderheuschrecke („Locust“) dar, die andere eine solitär lebende Heuschrecke („Grasshopper“). Die entscheidende Entdeckung ist nun, daß beide ursprünglich für verschiedene Arten gehaltene Formen direkt ineinander übergehen können. Eine ganz bestimmte Bedingung entscheidet darüber, welche der beiden Phasen sich ausbildet: Bei Zusammenleben vieler Tiere auf engem Raum entsteht die wandernde Schwarmform, zerstreut vorkommende Tiere erzeugen die nicht wandernde Solitärform.

Die Phasentheorie wurde entwickelt an *Locusta migratoria* L. Man hielt früher *L. migratoria* und *L. danica* für verschiedene Arten. Typische Exemplare unterscheiden sich in bestimmten Merkmalen der Morphologie und Färbung sehr wohl voneinander, jedoch existieren kontinuierliche Übergänge, so daß in vielen Fällen die Artzugehörigkeit zweifelhaft blieb. Bei dem Bemühen, exakte Unterscheidungsmerkmale beider Arten festzustellen, ergab sich die überraschende Tatsache, daß trotz klarer morphologischer, biologischer und physiologischer Verschiedenheiten eine „Art“ sich direkt aus der anderen entwickeln kann. Zunächst wurde in der Natur im nördlichen Kaukasus beobachtet, daß sich aus von *migratoria* abgelegten Eiern eine Anzahl *danica* und noch mehr intermediäre Formen entwickelten. Die *danica*-Tiere zeigten die Tendenz, den Schwarm zu verlassen. Später wurde von PLOTNIKOV in Zuchtversuchen die Umwandlung der einen Form in die andere nachgewiesen: 30—50 Larven entwickelten in einem Käfig von 450—675 ccm die Merkmale von *migratoria*, dagegen 20 Larven in einem Raum von 2000 ccm die von *danica*, ganz unabhängig von der Form der Eltern. Damit war zugleich der entscheidende Einfluß eines Raum-Massen-Faktors nachgewiesen.

Eine wohl unerwartete Allgemeingültigkeit der Phasenlehre ergab sich, als sich in den letzten Jahren herausstellte, daß eine Anzahl anderer Heuschrecken ebenfalls eine Wanderphase und eine Solitärphase ausbildeten. Zunächst wurde das Bestehen beider Formen bei *Locustana pardalina* festgestellt und durch Zuchtversuche nachgewiesen, daß die Dichte der Larven im Zuchtkäfig die entstehende Phase bestimmte (FAURE 1923). Bei *Schistocerca gregaria* konnte ebenfalls eine in Schwärmen wandernde Form und eine solitär lebende Form *flaviventris* unterschieden werden. Im Sudan konnte JOHNSTON direkt beobachten, daß die Nachkommen von *flaviventris* bei einer Massenentwicklung unter günstigen Bedingungen die typische *gregaria*-Form ausbildeten. *Schistocerca paranensis* und *Sch. americana* sollen Formen derselben Spezies darstellen, wobei *paranensis* in Schwärmen wandert, *americana* solitär lebt (DAMPF 1925). Endlich wird heute angenommen, daß die in den 70er Jahren des 19. Jahrhunderts durch ungeheure Massenentwicklung und weite Wanderungen in Nordamerika berühmte Rocky Mountain Locust *Melanoplus spretus*, die heute vollkommen verschwunden ist, nichts anderes

als die Wanderform von *Melanoplus atlanis* darstellt. Allerdings kann auch die *atlanis*-Form in Schwärmen wandern (CORKINS).

Es ist besonders bemerkenswert, daß die Feststellung oder Vermutung der Phasen (UVAROV glaubt auch an die Existenz der Phasen bei *Nomadacris septemfasciata* und *Dociostaurus maroccanus*) ungefähr alle echten Wanderheuschrecken der Erde umfaßt. Bei der Zugehörigkeit dieser Arten zu verschiedenen Unterfamilien muß als besonders auffallend hervorgehoben werden, daß bei verschiedenen Arten sich die Phasen in ganz analogen Merkmalen unterscheiden. Es ist nach UVAROV möglich, für alle Arten gültige Unterscheidungsmerkmale der Phasen einander gegenüber zu stellen:

wandernde Schwarmform	nicht wandernde Solitärform
Eientwicklung mit Diapause.	Eientwicklung ohne Diapause.
Larven rötlich, orange oder gelb mit schwarzen Marken.	Larven variabel gefärbt, in der Regel nach dem Untergrund.
Bilden Schwärme und wandern.	Bilden keine Schwärme und wandern nicht.
Imagines konstant in Charakteren der Morphologie und Färbung.	Imagines variabel in Charakteren der Morphologie und Färbung.
Ändern die Farbe im Zusammenhang mit der sexuellen Reifung.	Ändern die Farbe nicht im Zusammenhang mit der sexuellen Reifung.
Bilden dichte Schwärme.	Bilden keine Schwärme.
Sexualentwicklung im Zusammenhang mit einem Wanderflug. Diapause in der Entwicklung.	Sexualentwicklung ohne Diapause und ohne Wanderflug.

Die hier unterschiedenen Merkmale gelten nur allgemein, aber nicht absolut für alle Arten. Außerdem bestehen vielfach Unterschiede zwischen den Phasen im sexuellen Dimorphismus, in bestimmten morphologischen Proportionen des Körpers, z. B. des Pronotums, der Elytren.

UVAROV entwickelt als Resultat seiner Forschungen folgende Vorstellungen über das Entstehen und Vergehen von Wanderschwärmen: Infolge besonderer klimatischer Bedingungen, die im einzelnen Falle heute noch unbekannt sind, kommt es in einem Gebiet zu einer starken Vermehrung der Heuschrecken. Eine Massentwicklung auf engem Raum führt zur Entstehung der Schwarmphase. Ein einmal begonnener Prozeß der Schwarmbildung enthält in sich die Tendenz, sich in dieser Richtung weiter zu entwickeln. Denn aufeinander treffende Schwärme vereinigen sich. Die Ausbildung der Schwarmphase sowie großer Wanderschwärme kann sich über mehrere Generationen hinziehen. Wenn die Schwarmbildung ein genügendes Ausmaß angenommen hat, kann eine Auswanderung über weite Strecken in eine Gegend, in der normalerweise die Art nicht auftritt, erfolgen. In der temporären Region kann sich die Art jedoch auf die Dauer nicht halten. Sie verschwindet stets im Laufe einer oder mehrerer Generationen. Der rücklaufende Prozeß soll sich so vollziehen, daß infolge geringer Nachkommenschaft bei ungünsti-

gen klimatischen Bedingungen sowie durch die Entwicklung von Parasiten die Zahl der Tiere verringert und eine Umwandlung in die Solitärphase eintritt. Dieser Prozeß kann schließlich zu einem vollkommenen Verschwinden der Art führen (die Auflösung der Schwärme braucht sich wohl nicht unbedingt auf dem Wege über die Solitärphase zu vollziehen, da ungünstige klimatische Bedingungen im Laufe kurzer Zeit direkt die Schwärme vernichten können). Auf bestimmte Punkte der Theorie, so die Erklärung der starken Pigmentbildung bei den wandernden Larven infolge der durch die ständige Bewegung bedingten stärkeren Oxydationen, oder die Erklärung der Diapause in der Entwicklung der Geschlechtsprodukte durch die besonderen Verhältnisse des Stoffwechsels bei ständiger Bewegung soll nur kurz hingewiesen werden.

Nachdem also auf verschiedenem Wege der Nachweis geführt wurde, daß den Wanderungen der Heuschrecken eine Massenentwicklung vorausgehen muß, ist es von größter Bedeutung, für die einzelnen Arten die klimatischen Bedingungen zu kennen, welche zu einer Massenvermehrung führen. Für *Schistocerca gregaria* wird von verschiedenen Seiten (z. B. JOHNSTON 1926) angegeben, daß eine ungewöhnlich regenreiche Saison die Massenentwicklung begünstigt. Da sich die Dauerbrutstätten wahrscheinlich in sehr trockenen Steppen- und Halbwüsten-Gebieten befinden, in denen die Niederschlagsmengen sich sehr stark ändern können, liegt von vornherein die Möglichkeit sehr nahe, daß die Feuchtigkeit den entscheidenden Faktor darstellt. Für *Melanoplus spretus* wird vermutet, daß Massenvermehrung nach Trockenheit im Frühling eintritt (RILEY 1878). Die gleiche Ansicht wird für *Locusta migratoria* in Südrußland (FILIPJEV 1926) und *Calliptamus italicus* in Niederösterreich (KLEIN 1930) ausgesprochen. Im ganzen ist unser Wissen von den klimatischen Bedingungen der Massenvermehrung so gering, daß bisher in keinem einzigen konkreten Falle eine klare Abhängigkeit erkannt werden konnte.

c) Besondere Instinkte der Wanderheuschrecken.

In den mannigfachen Reaktionen der Wanderheuschrecken läßt sich das Wirken von drei eigentümlichen Instinkten erkennen, welche das besondere Verhalten der Schwarm- oder Wanderphase bedingen. Es kann unterschieden werden:

- a) *Ein Aggregationsinstinkt,*
- β) *ein Imitationsinstinkt,*
- γ) *ein Wanderinstinkt.*

Die beiden erstgenannten Instinkte können als soziale Instinkte aufgefaßt werden, denn sie betreffen die Beziehungen zwischen den einzelnen Individuen. Von vornherein ist es zweifelhaft, ob tatsächlich eine Notwendigkeit besteht, in dem typischen Verhalten der Wanderheuschrecken das Wirken besonderer Instinkte anzunehmen. Denn wenn die gerichteten Orientierungsreaktionen als Taxien aufgefaßt werden, was nament-

lich für die wandernden Larven in vielen Fällen geschieht, dann bestand die Möglichkeit, daß das gemeinsame Handeln nichts anderes zu sein brauchte als die Summe der parallel verlaufenden Handlungen vieler Einzeltiere. Die Aggregation könnte man erklären durch die Massenvermehrung, die Imitation als die von jedem Tier unabhängig erfolgende Reaktion auf denselben Reiz, schließlich das Wandern als eine orientierte Richtungsbewegung nach Art der Taxien.

Jedoch bringen uns einige Überlegungen dazu, daß es unmöglich ist, die Reaktionen eines Schwarmes als die Summe der Reaktionen der Einzeltiere aufzufassen. Denn

1. verhält sich das vom Schwarm abgetrennte Tier ganz anders als innerhalb des Schwarms, auch wenn es der Wanderphase angehört,
2. kann das parallele Handeln vieler Einzeltiere niemals die Entstehung und das Erhaltenbleiben großer Schwärme erklären,
3. kann die Wanderung selbst nicht als Taxie gedeutet werden.

In der folgenden Darstellung der drei obengenannten Instinkte ist überall, wo nicht eine andere Art und ein anderer Autor genannt ist, Bezug genommen auf die Larvenschwärme von *Schistocerca gregaria* (FRAENKEL 1929).

a) Der Aggregationsinstinkt. Der Aggregationsinstinkt läßt mehrmals am Tage die Tiere immer wieder in engste Fühlung zueinander treten und verhindert die Zerstreung.

Die frisch geschlüpften Larven halten sich vom ersten Tage an in kleinen Gruppen zusammen.

In jeder Situation der wandernden Larven ist zu beobachten, daß die Tiere an bestimmten Stellen besonders dicht zusammen leben, während in den Zwischenräumen kaum Tiere anzutreffen sind. Das Wandern erfolgt hauptsächlich in einige Dezimeter breiten Zügen, die in einem gewissen Abstand voneinander sich bewegen. In den Zwischenräumen finden sich sehr wenige Larven. Beim Übernachten auf Bäumen und Sträuchern sind bestimmte Pflanzen dicht behangen, andere danebenstehende, die sich in nichts von ihnen unterscheiden, sind ganz leer. Die Morgen- und Abendansammlungen demonstrieren am augenfälligsten den Aggregationsinstinkt. Die Larven sind so dicht zusammengedrängt, daß der Untergrund vielfach nicht sichtbar ist, manchmal sitzen sie in mehreren Schichten übereinander. Kein einziges Tier befindet sich auf der Erde zwischen den Ansammlungen, obwohl sich die von Tieren besetzten Orte in nichts von freien Zwischenräumen unterscheiden. Das Fressen geschieht ebenfalls in Gemeinschaft. Oft drängen sich viele Larven fressend um eine Pflanze, während meterweit im Umkreis alle Pflanzen der gleichen Art von den wandernden Tieren unbeachtet bleiben.

Aufeinander treffende Züge wandern künftighin zusammen.

Alle hier angeführten Tatsachen, die teilweise auch von anderen

Autoren an anderen Arten festgestellt wurden, weisen darauf hin, daß bei den Larven ein besonderer Aggregationsinstinkt besteht.

Die wandernden Imagines zeigen ebenfalls die Erscheinung der Morgen- und Abendansammlungen, des gemeinsamen Übernachtens in engster Nachbarschaft. Der geschlossene Zusammenhalt fliegender Züge über lange Zeiträume ist ebenfalls nicht anders als durch die Annahme eines Aggregationsinstinktes zu erklären.

β) **Der Imitationsinstinkt.** In der Regel zeigen alle Glieder eines Schwarmes gleichzeitig dieselbe Reaktion. In vielen Fällen läßt sich nun zeigen, daß die Parallelität des Handelns nicht nur als individuelle Reaktion auf ein und denselben Reiz aufgefaßt werden kann, sondern außerdem auf das Bestehen eines Imitationsinstinktes zurückzuführen ist.

Werden Larven in eine neue Richtung gescheucht, so sieht man, wie sich andere Larven der neuen Bewegung anschließen, sobald die aufgescheuchten Tiere in ihre Nähe gekommen sind.

Es kommt vor, daß an der Front eines Zuges an einer Stelle plötzlich die Larven in ungerichtete hüpfende Bewegung übergehen. Die Bewegung pflanzt sich auf benachbarte Tiere fort. Da aber nach einer gewissen Zeit wieder der Normalzustand eintritt, sieht man die Stellen der Beruhigung wie eine Welle an der Front entlang laufen (LA BAUME, *Doclostaurus maroccanus*).

Niemals ziehen Tiere gegen den Strom oder quer zur Stromrichtung. Stoßen Schwärme aus verschiedenen Richtungen aufeinander, so ziehen sie stets in gemeinsamer Richtung weiter.

Bei Entstehung der Morgenansammlungen ist zu beobachten, daß wandernde Tiere, die auf eine Ansammlung stoßen, sich dazusetzen. Hierdurch wächst die Ansammlung und breitet sich auf Orte aus, an denen die Larven noch kurz vorher gewandert hatten. Hieraus folgt, daß nicht allein die äußeren Bedingungen das Wachsen der Ansammlung verursachen, sondern außerdem der Imitationsinstinkt der Larven.

Wenn ein abgefangener Zug an einer Zinkwand entlang marschiert, dann schwenken vielfach die in senkrechter Richtung auf die Wand anmarschierenden Tiere in den Zug ein, bevor sie auf das Hindernis gestoßen sind (LA BAUME).

Es liegen viele Beobachtungen darüber vor, daß auffliegende Tiere andere sitzende zum Auffliegen veranlassen und daß ein fliegender Schwarm sitzende Tiere mit sich reißt. Diese Reaktion führt dazu, daß ein auffliegender Schwarm praktisch sämtliche Tiere aus einer Gegend entführt. Das Auffliegen eines großen Schwarmes kann dadurch erreicht werden, daß einige wenige Tiere aufgescheucht werden. Nach LEPINEY (1928) wird das Auffliegen nicht durch optische Reize, sondern durch Erschütterungsreize veranlaßt.

Alle diese Tatsachen lassen sich nur bei Annahme eines Imitationsinstinktes erklären.

γ) **Der Wanderinstinkt.** Es ist zunächst fraglich, ob das Wandern als besonderer Instinkt aufzufassen ist. Am naheliegendsten ist es, das Wandern als Taxie, also als durch einen äußeren Reiz orientierte Zwangsbewegung zu deuten. Jedoch ließe diese Erklärung viele Tatsachen unberücksichtigt. Wenn auch zu hoffen ist, daß schließlich allgemein oder wenigstens in bestimmten Fällen eine Orientierung der Wanderung nach bestimmten äußeren Reizen nachgewiesen werden kann, so steht demgegenüber doch die Tatsache, daß vielfach auf engstem Raum Züge in verschiedenen Richtungen ziehen. Damit ist die allgemeine Erklärung als Taxie hinfällig. Weiter ist darauf hinzuweisen, daß Einzeltiere niemals wandern, was sie unbedingt tun müßten, wenn das Wandern eine Taxie wäre.

UVAROV (1928) erklärt die Wanderung ungefähr folgendermaßen: Die steigende Temperatur erhöht die Aktivität der Tiere und es setzt eine starke Bewegung ein. Im Anfang ist die Bewegung ungeordnet, doch bald bildet sich eine allgemeine Bewegungsrichtung heraus, und zwar durch die Neigung der Tiere, sich parallel zueinander zu bewegen (Imitationsinstinkt). Ein einmal in Bewegung geratener Zug kommt nicht zum Stillstand, da die eng aneinander geschlossenen Tiere durch ihre Bewegungen dauernd gegenseitige Reizungen ausüben. Die Wanderung muß also solange fortgehen, bis äußere Bedingungen, Hitze oder Kälte, einen Stillstand veranlassen. UVAROV erklärt somit die Wanderung allein durch das Zusammenwirken von Aggregations- und Imitationsinstinkt sowie die gegenseitigen Reizungen. Die Annahme eines besonderen Wanderinstinktes wäre damit hinfällig, zugleich wäre auch erklärt, warum das isolierte Einzeltier nicht wandert.

Die Ableitung UVAROVs scheint zwar logisch richtig zu sein, trotzdem glaube ich, daß eingehende Untersuchungen die Existenz eines besonderen Wanderinstinktes ergeben werden. Schließlich kommen im Tierreich vielfach Schwarmbildungen vor, die auf Aggregations- und Imitationsinstinkten beruhen, ohne daß die Schwärme auch wandern. Allein durch die reziproken Reizungen der Tiere aufeinander kann eine andauernde Bewegung sicherlich nicht erklärt werden. Sonst wäre kaum verständlich, daß die Fähigkeit des Wanderns bei verschiedenen Heuschreckenarten in verschiedenen Grade ausgebildet ist. Wie bei allen anderen Wandervorgängen im Tierreich wird auch für die Wanderheuschrecken schließlich die Annahme eines besonderen Wanderinstinktes nicht zu umgehen sein.

6. Ansichten über die Ursachen und Gründe der Heuschreckenwanderungen.

Fast jeder der Forscher, die sich intensiv mit Fragen der Heuschreckenbiologie beschäftigt haben, hat versucht, eine kausale Begründung für die Erscheinung der Wanderung zu geben. Es liegen eine Reihe

von Hypothesen vor, die aber alle, wie wir sehen werden, einer strengen Kritik nicht standhalten. Es sind vor allem zwei Gruppen von Erklärungen zu unterscheiden. Die einen schreiben die Wanderungen aktuellen Anlässen im Leben der wandernden Tiere selbst zu, wie z. B. dem Nahrungsmangel, der Notwendigkeit, geeignete Brutplätze aufzufinden. Für andere sind die Wanderungen erblich fixierte Instinkte, die sich im Laufe der Stammesgeschichte als für die Erhaltung der Art notwendig herausgebildet haben, wenn auch im einzelnen Falle diese Notwendigkeit nicht zu bestehen braucht. Endlich gibt es noch eine neuere Theorie, welche die Wanderung mit bestimmten physiologischen Prozessen, nämlich der Reifung der Geschlechtsprodukte, in kausale Beziehung bringen will.

Zur allgemeinen Kritik aller Hypothesen über die Ursachen der Wanderungen ist folgendes zu bemerken: Eine allgemeine Erklärung kann nur dann richtig sein, wenn sie sich auf die Wanderungen von Larven *und* Imagines bezieht. Beide Arten von Wanderungen sind offenbar identische Prozesse. Denn es ist außerordentlich unwahrscheinlich, daß es sich um zufällige Parallelerscheinungen handelt, die auf verschiedene Ursachen zurückgehen.

Im folgenden werden die verschiedenen Hypothesen über Ursprung und Entstehung der Heuschreckenwanderungen dargestellt.

1. Nahrungsmangel. Die von vornherein plausibelste Erklärung der Heuschreckenwanderungen, die auch vielfach ausgesprochen wurde, ist der aktuelle Nahrungsmangel bzw. seine Folge, der Hunger. Diese Auffassung ist jedoch bereits mehrmals widerlegt worden (VOSSELER, NIKOLSKI, UVAROV). Vielfach ist für die Larven festgestellt worden, daß sie die üppigste Vegetation verlassen und in die Wüste wandern. Morgens steigen sie von den Pflanzen auf die Erde. Hier ist offensichtlich, daß sie ihre Futterplätze verlassen, bevor Nahrungsmangel eingetreten ist. Dieselben Beispiele gelten auch für Imagines. Hier kommt noch hinzu, daß in der Zeit der Hauptflüge wahrscheinlich Nahrungsaufnahme nur in sehr geringem Maße stattfindet.

2. Sorge für die Nachkommenschaft. Wenn die auswandernden Imagines auch für sich selbst kein Futter suchen, so kann doch die Folge der Wanderung sein, daß für die Nachkommen neue unberührte Futterplätze erschlossen werden. Hiernach wäre die Wanderung als Brutinstinkt aufzufassen. Es ist jedoch kaum anzunehmen, daß sich bereits bei den Larven ein Brutinstinkt äußern sollte.

3. Aufsuchung geeigneter Brutplätze. Es kann kein Zweifel darüber bestehen, daß die Wanderung in ihrem letzten Stadium unmittelbar vor der Eiablage dem Zwecke dient, geeignete Brutplätze aufzufinden. Hierin liegt jedoch keine allgemeine Erklärung für die Wanderungen. Denn die großen Flüge führen meist gerade von den geeignetsten Brutplätzen (Dauerbrutplätzen) weg. Außerdem ließe diese Erklärung die Larvenzüge unberücksichtigt.

4. Ausbreitung der Art. Es wird angegeben, die Wanderung sei eines der vielen in der Natur realisierten Mittel zur Ausbreitung einer Art. Dieser Ansicht liegt die ganz unbewiesene Vorstellung zugrunde, daß die Ausbreitung der Art einen Selbstzweck darstellt. Tatsächlich ist wohl eine Folge der Wanderungen, daß manche Heuschreckenarten wie *Locusta migratoria*, *Schistocerca gregaria*, *Sch. paranensis* eine sehr weite Verbreitung über ganze Kontinente besitzen. Diese Folge kann jedoch nicht als Ursache der Erscheinung angegeben werden.

5. Flucht vor Parasiten. Von ROSSIKOV wurde die Hypothese ausgearbeitet, die aktuelle Ursache der Wanderungen sei das Überhandnehmen der Parasiten (Milben und Fliegen), welche die Heuschrecken von den Brutplätzen vertreiben. NIKOLSKI modifizierte diese Annahme dahin, daß die Wanderungen ein Mittel für die Tiere seien, sich von den Parasiten zu befreien, die bei der Auswanderung zurückgelassen werden. Diesen beiden Hypothesen steht einerseits die Tatsache gegenüber, daß gerade die Wanderschwärme relativ frei von Parasiten sind, andererseits aber werden gerade die Hauptparasiten (Milben, Fliegenlarven) von den Tieren mitgetragen (UVAROV).

6. Sorge für die Erhaltung der Art. In vielen Fällen kann ohne weiteres bewiesen werden, daß an einem bestimmten Ort die Schwärme ohne einsetzende Wanderung zum Tode verurteilt sein würden. Auch die üppigste Vegetation ist nach einer gewissen Zeit von einem Larvenzug restlos verzehrt. Vielfach führen große Wanderungen in Klimazonen, in denen die Art nicht dauernd fortbestehen kann. Dann kann nur eine Rückwanderung in die Zone der permanenten Brutplätze die Schwärme vor dem Untergang bewahren. Diese vollkommen unbegründete Theorie von den Rückflügen (returning flights) ist vor allem von RILEY mit großem Nachdruck vertreten worden. Die Auswanderung aus adäquaten Brutgebieten könnte dann als eine Begegnung gegenüber dem zu erwartenden Nahrungsmangel aufgefaßt werden, dagegen die Rückwanderung als Maßnahme gegen zu erwartende ungünstige Klimaeinflüsse. Sicher richtig von diesen Hypothesen ist nur die Feststellung, daß eine Massenvermehrung ohne Wanderung den Tod der Tiere durch Nahrungsmangel zur Folge haben würde. Jedoch kann diese Auffassung nicht als allgemeine Erklärung der Heuschreckenwanderung in Betracht kommen. Denn die Imagines fressen wahrscheinlich in der Zeit der stärksten Flüge wenig oder nichts. Die Hypothese von den Rückflügen zu den permanenten Brutplätzen ist unbewiesen und entspricht sicher nicht den beobachteten Tatsachen (vgl. S. 30, 32).

7. Zusammenhang der Flüge mit der Reifung der Geschlechtsprodukte. UVAROV verweist auf Analogien zwischen den Heuschreckenwanderungen und dem vielfach bei Insekten bekannten Hochzeitsflug vor der Begattung. Tatsächlich gehen die Flüge der Imagines der Begattung und Eiablage voraus. Es ist jedoch in keiner Weise bewiesen, daß hier

ein Zusammenhang besteht. Jedenfalls beginnen vielfach die Flüge (z. B. bei *Sch. gregaria*) in einem Zeitpunkt, in dem die Geschlechtsorgane noch ganz unentwickelt sind. Es ist nicht möglich, große weittragende Flüge auf einen bestimmten Zustand der Geschlechtsprodukte zu beziehen. Sie können anscheinend sowohl zu Beginn des Imaginalstadiums auftreten, als auch unmittelbar vor der Eiablage. Auf keinen Fall kann diese Erklärung auch auf die Larvenzüge ausgedehnt werden, und dies ist wohl der wesentlichste Einwand gegen ihre Allgemeingültigkeit.

Mit POSPELOV ist UVAROV der Meinung, daß durch die Flüge und die mit ihnen verbundene Erhöhung der Körpertemperatur eine Beschleunigung der Reifung der Geschlechtsprodukte eintritt. So wäre zu erklären, daß die Eiablage am Ende einer großen Wanderung erfolgt. Es ist aber nun in keiner Weise erwiesen, daß tatsächlich der Flug eine merkliche Erhöhung der Körpertemperatur veranlaßt. Die Frequenz der Flügelschläge einer Heuschrecke ist verhältnismäßig gering. Wenn wir aber auch die Richtigkeit von UVAROVs Auffassung annehmen wollen, so wäre höchstens ein funktioneller Zusammenhang zwischen Flug und Eiablage erfaßt. Damit wäre aber die Ursache der Flüge in keiner Weise erklärt. Außerdem ist darauf hinzuweisen, daß diese Gedankengänge höchstens auf die Wanderungen der Imagines, aber nicht der Larven Bezug nehmen können.

7. Anhang zu Orthopteren.

Anhangsweise seien noch kurz drei recht unsichere Fälle von Wanderungen aus der Ordnung der Orthopteren besprochen, welche nicht Feldheuschrecken betreffen.

Die Locustide *Conocephalus nitidulus* SCOP. zog in Mohoro, im Rufiji-delta (Ostafrika), Mitte bis Ende Juni 1904, in großen Schwärmen von Westen an und fiel über die reifenden Reisfelder, welche sie total vernichtete. Sie wanderte nur bei Nacht und verschwand bis auf wenige zurückbleibende Exemplare etwa Mitte Juli (VOSSELER 1906).

Die Mantide *Polyspilota aeruginosa* GOEZE erschien zusammen mit einem Nachtschmetterling in großer Zahl auf einem Schiffe außer Sehweite vom Land an der afrikanischen Ostküste nördlich von Mombasa am 11. V. 1930. Es herrschte starker Südwestwind. Es ist schwer verständlich, daß gerade nur zwei Insektenarten von dem starken Winde über das Meer verweht wurden (PITMAN 1931).

Die Schabe *Blatta germanica* wurde einmal auf einer Wanderung, allerdings nur über kleine Entfernung, beobachtet. Eine große Armee wanderte in einer amerikanischen Stadt an einem dunklen Nebeltag im September 1893 aus einem Hause aus, überquerte eine Straße und bezog ein anderes Haus. Der Marsch dauerte 2—3 Stunden. „It seems then to have been a true migration, a development of the true migration instinct in the Croton bug.“ (HOWARD 1895.)

II. Die Wanderungen der Libellen (Odonata).

1. Einleitung: Berichte über Libellenwanderungen.

Wanderzüge von Libellen sind ein durchaus nicht seltenes Ereignis. Weitaus die meisten der in der Literatur bekannt gewordenen Libellenzüge haben sich in den gemäßigten Zonen von Ost-, Mittel- und Westeuropa zugetragen. Jedoch dadurch, daß, wie wir später sehen werden, diese Naturereignisse sich vornehmlich in ganz bestimmten Gegenden abspielen, ist eine Libellenwanderung in Europa und Nordamerika eine ungewöhnliche Erscheinung. Es sind außerdem Libellenzüge aus vielen Gebieten der tropischen Welt gemeldet. Jedoch handelt es sich in den meisten Fällen um vereinzelte Beobachtungen. Es ist heute unmöglich, zu entscheiden, ob die spärliche Kunde von Libellenzügen aus vielen Gegenden der Erde einer tatsächlichen Seltenheit ihres Auftretens entspricht, oder ob die Erklärung darin liegt, daß Libellen viel weniger als andere Insektengruppen, wie Käfer und Schmetterlinge, die Aufmerksamkeit des Naturbeobachters, namentlich des sammelnden Laien auf sich ziehen.

Um einen Begriff von der Erscheinung eines Libellenzuges zu bekommen, ist es vorteilhaft, einige Beobachter zu Worte kommen zu lassen.

„Es war am 29. V. 1881, vormittags, etwa $\frac{1}{2}$ 11 Uhr, als die ersten vereinzelten Libellen im schnellen Flug von Osten nach Westen uns auffielen; 1, 2 Minuten später war die Schar schon so dicht, und ihr Vorübergleiten so rasch, daß wir kein einzelnes Tier mehr erkennen konnten und dadurch zweifelhaft wurden, ob es Libellen oder die gefürchteten Heuschrecken waren, die sich in unserer Gegend hätten niederlassen können. Nur mit Mühe gelang es meinem Vater, durch schnelles Entgegenwerfen eines Hutes oder eines Tuches ein paar Exemplare niederzuschlagen; immer dichter, haushoch bis herab zu einer Höhe von nur $\frac{1}{2}$ m über der Erde, flogen die Tiere an uns vorbei, jedem Hindernis mit bewunderungswürdiger Geschicklichkeit ausweichend. Auch nicht *einmal* sahen wir, daß sich einer der Wanderer an einem Blatt, an einem Weinpfahl oder an uns gestoßen hätte. Ja, so rasch und dicht schwärmte es an uns, stets streng die gleiche Richtung verfolgend, vorüber, daß es mir erschien, als wäre die ganze Landschaft dicht mit feinen schwarzen Linien überzogen; beim scharfen Hinsehen flimmerte und verschwamm mir alles vor den Augen, wie es einem leicht geht, wenn man grell schwarz und weiß gestreifte Stoffe betrachtet. Ungefähr $\frac{1}{2}$ oder $\frac{3}{4}$ Stunden währte es, bis der ganze Schwarm mit seinen Nachzüglern, deren es nur wenige gab (die meisten Tiere hielten eng beieinander), bei uns wieder vorüber war, und wir bedauerten, kein einziges Tier lebendig gefangen zu haben. Bewunderungswürdig erschien uns die Genügsamkeit der Tiere, da keines sich Ruhe gönnte, sich niederzusetzen, um da oder dort Nahrung zu sich zu nehmen.“ (Aus BLASIUS 1881 über den Libellenzug bei Dresden.)

„Auffällig und sonst nicht beobachtet war mir die große Regelmäßigkeit des Zuges. Die Libellen flogen dicht gedrängt hinter- und übereinander, ohne von der vorgeschriebenen Richtung abzuweichen. Sie bildeten so ein etwa 60 Fuß breites und 10 Fuß hohes, lebendes Band, das sich um so deutlicher markierte, als rechts und links davon die Luft von Insekten leer erschien. — Die Schnelligkeit des Fluges war ungefähr die eines kurzen Pferde-

trabes, also vergleichsweise unbedeutend zu dem rapiden Flug, der sonst diesen Tieren eigentümlich ist.“ (HAGEN 1861.)

„Tous les observateurs sont unanimes à dire que les Libellules volaient assez bas, avec une étonnant régularité, et sans reposer, qu'elles rasaient le sol là où il n'avait pas d'obstacles, mais qu'on en voyait jusqu'à une hauteur de 10—20 mètres lorsqu'elles venaient de franchir des bâtiments or des massifs d'arbres; elles ne contournaient pas les obstacles placés a travers de leur route, mais les surmontaient, s'élevant de long des façades, rasant les toits, puis redescendant de l'autre côté. (LANCASTER 1900 in Belgien.)

„Die Libellen flogen alle von West nach Nord in einer geraden Linie ungefähr dem Ufer von Tvärminneö entlang. Sie hielten sich alle ziemlich niedrig, ungefähr 1—2 m oberhalb der Felsen oder Baumspitzen. Schon an dem Flug der Libellen bemerkte man sofort, daß dieselben nicht wie gewöhnlich jagten, denn die Flügel wurden weit langsamer und ruhiger bewegt, und zeitweise machte es den Eindruck, als ob sie durch die Luft gesegelt wären, ohne die Flügel zu bewegen. Die Front des Zuges war keine breite. Wie gesagt, zogen die Libellen an dem Beobachtungsort dicht an der Küste entlang, und der Zug streckte sich kaum 200 m ins Land hinein. Der eigentliche Hauptzug war aber nur etwa 10—20 m breit und folgte dem Ufer, während in größerer Entfernung von demselben nur einzelne Individuen entdeckt werden konnten. Obgleich die Anzahl der Wanderer keine große war, konnten doch etwa 100 Exemplare in 1 Minute gezählt werden, und man konnte zuweilen sogar 20 Individuen in einer Frontlinie beobachten, wogegen es auch vorkommen konnte, daß während der folgenden Sekunden keine einzige Libelle passierte. Die Tiere flogen nämlich meistens in kleinen Scharen, zwischen welchen nur einzelne Wanderer beobachtet wurden.“ (FEDERLEY 1908.)

„Bei diesem Fluge (am 15. VII. 1907) wurde zum ersten Male eine Erscheinung beobachtet, auf welche sowohl PIEPERS als SAJO großes Gewicht legen, nämlich die suggestive Kraft, die eine Wanderung nicht nur auf die wandernden Individuen derselben Art, sondern auch auf andere in der durchstreiften Gegend vorkommenden Arten ausübt. Während in den früheren Zügen nur eine einzige Art konstatiert werden konnte, gelang es mir, in diesem Zug ein Individuum von *L. flaveola* L. einzufangen, welches ganz zweifellos an den Wanderungen der *L. quadrimaculata* teilnahm. Außerdem konnten noch mit Sicherheit einige *Aeschna*-Individuen als Mitzügler festgestellt werden, und auch einige andere Arten glaubte ich noch zu beobachten.“ (FEDERLEY 1908.)

Aus diesen Beobachtungen sollen folgende allgemeine Erscheinungsformen der Libellenzüge hervorgehoben werden.

1. Die Libelle zieht unentwegt ihre Bahn, ohne von der Richtung abzuirren.

2. Hindernisse werden stets überflogen, niemals umflogen.

3. Die Flughöhe ist so niedrig wie möglich.

4. Das wandernde Individuum jagt nicht und frißt nicht.

5. Der Flug der wandernden Libelle ist bedeutend langsamer und steter als der der jagenden Libelle.

6. Der Wanderschwarm ist vielfach auf ein schmales Band zusammengedrängt, außerhalb dessen nur wenige Individuen vor, neben oder nach dem Zuge fliegen.

Einen Begriff von dem Aussehen eines Libellenzuges gibt die in Abb. 12 wiedergegebene Zeichnung SHANNONS (1915). Auf photographischem Wege ist anscheinend eine Libellenwanderung noch niemals festgehalten worden.

Mit Ausnahme von zwei wenig verbürgten Einzelbeobachtungen über Wanderung von *Calopteryx virgo* (GÖDLIN 1880) und *Agrion* spez. (VAN

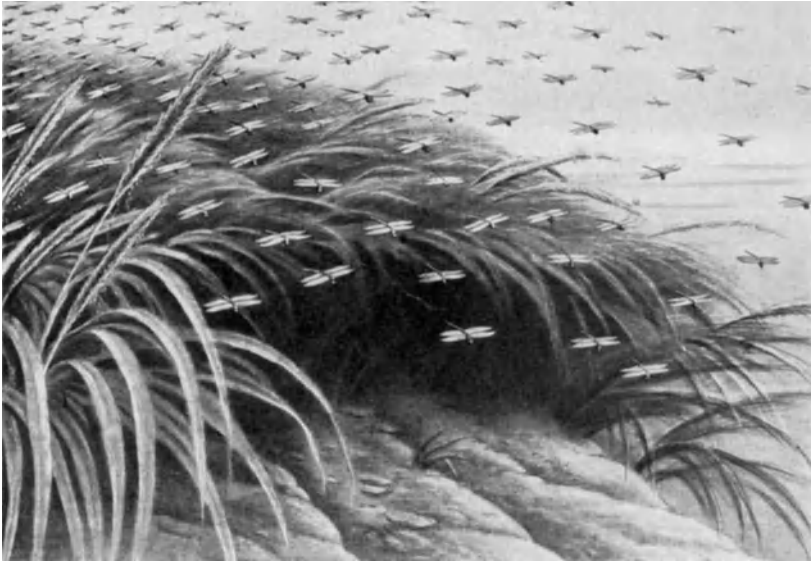


Abb. 12. Zeichnerische Darstellung einer Libellenwanderung. (Aus SHANNON 1915.)

BEMMELEN 1857) werden alle bisher gemeldeten Libellenflüge von Gattungen der Familien *Aeschnidae* und *Libellulidae* ausgeführt. Von letzterer sind es wiederum aus der Unterfamilie *Libellulinae* die Gattungen *Libellula* und *Sympetrum*, von welchen weitaus die meisten Libellenwanderungen zur Beobachtung gekommen sind.

2. *Calopterygidae* BUCHECKER.

Calopteryx virgo L. GÖDLIN (1880) beobachtete am 17. September 1879 nachmittags zwischen 3 und 4 Uhr an einem heißen Tage einen Wanderzug bei Serrières am Neuenburgersee in der Schweiz. Es handelte sich um eben ausgeschlüpfte Tiere. Sie flogen, gegen ihre sonstige Gewohnheit, sehr langsam. Die Flugrichtung war nach Südwest.

„Der Schwarm zog 5—10 Fuß über dem Ufer hin, bildete ein etwa 6 Fuß hohes und gegen 30 Fuß langes (breites? G. F.) Band und folgt genau dem schmalen, mit Geschiebe besetzten Striche, welcher zwischen dem Wasser und den beinahe senkrecht ansteigenden Jurafelsen liegt. Die Libellen wanderten mit großer Regelmäßigkeit in lichten Gruppen von 3—8 Individuen,

von denen eine von der anderen durch eine Distanz von höchstens 1—2 Fuß abstand.“

Da in der Literatur kein anderer Fall von Wanderung einer *Calopteryx*-Art verzeichnet ist, dürfte eine Namensverwechslung durchaus im Bereich der Möglichkeit liegen.

3. *Aeschnidae* JAC. u. BIANCHI.

Aeschna grandis L. vollführt nach SELYS-LONGCHAMPS (1850) manchmal große Wanderungen nach Art der *Libellula quadrimaculata* L. Es existiert jedoch in der Literatur keine einzige Beobachtung hierüber.

Aeschna mixta LATR. F. M. CAMPBELL (1884) beobachtete am 23. September 1884 von 5—¹/₂ 7 Uhr abends einen Wanderzug am Ufer der Gironde (Frankreich) etwa 7 Meilen von St. Estèphe entfernt. Sie zogen in 150 Yard breitem Zug 10—15 Fuß über dem Grund ständig flußaufwärts. Es war wenig oder kein Wind. Im Zuge waren zwei Arten vertreten, von denen nur die größere, *Aeschna mixta* gefangen und bestimmt wurde.

Über einen gemeinsamen Zug von *Aeschna mixta* und *Sympetrum meridionale* siehe weiter unter *Sympetrum meridionale*.

Aeschna bonariensis RAML. vollführt in den weiten Ebenen Argentiniens überaus merkwürdige Wanderzüge unmittelbar vor dem Einsetzen des berüchtigten Pamperosturmes. Es folgen hier einige Abschnitte aus der bekannten, oft zitierten Schilderung von W. H. HUDSON (1892).

The most common species — and in some cases the entire flight seems to be composed of this kind only — is the *Aeschna bonariensis* RAML., the prevailing colour of which is pale blue. But the really wonderful thing about them all alike is, that they appear only when flying before the south-west wind, called pampero — the wind that blows from the interior of the pampas. The pampero is a dry, cold wind, exceedingly violent. It bursts on the plains very suddenly, and usually lasts only a short time, sometimes not more than ten minutes; it comes irregularly, and at all seasons of the year, but is most frequent in the hot season, and after exceptionally sultry weather. It is in summer and autumn that the large dragon-flies appear; not *with* the wind, but — and this is the most curious part of the matter — in advance of it; and inasmuch as these insects are not seen in the country at other times, and frequently appear in seasons prolonged drought, when all the marshes and watercourses for many hundred of miles are dry, they must of course traverse immense distances, flying before the wind at a speed of seventy or eighty miles an hour. On some occasions they appear almost simultaneously with the wind, going by like a flash, and instantly disappearing from sight. You have scarcely time to see them before the wind strikes you. As a rule, however, they make their appearance from five to fifteen minutes before the wind strikes; and when they are in great numbers in the air, to a height of ten or twelve feet above the surface of the ground, is all at once seen to be full of them, rushing past with extraordinary velocity in a nord-easterly direction. In very oppressive weather, and when the swiftly advancing pampero brings no moving mountains of mingled cloud and dust, and is consequently not expected, the sudden apparition of the dragon-fly is a most

welcome one, for then an immediate burst of a cold wind is conditionally looked for. In the expressive vernacular of the gauchos the large dragon-fly is called *hijo del pampero-son* of the south-west wind.

The cause of the flight is probably dynamical, affecting the insects with a sudden panic, and compelling them to rush away before the approaching tempest. The mystery is that they should fly from the wind before it reaches them, and yet travel in the same direction with it. When they pass over the level, treeless country, not one insect lags behind, or permits the wind to overtake it; but, on arriving at a wood or large plantation they swarm into it, as if seeking shelter from some swiftpursuing enemy, and on such occasions they sometimes remain clinging to the trees while the wind spends its force.

HUDSONS Beobachtungen wurden von HAYWARD (1928) bestätigt. Es wäre sehr wünschenswert, daß der so überaus rätselhafte Zusammenhang von Libellenflug und meteorologischen Bedingungen eine Aufklärung finden möge. Ein Parallelfall hierzu liegt in Beobachtungen GAETHES vor.

Aeschna eremita HAGEN. Ein Wanderzug wurde am 4. September 1891 bei Sheboygan, Wisconsin, von J. J. BROWN (1891) beobachtet. Diese Flüge sollen alljährlich und dann vielleicht öfters im Jahr auftreten und dauern gewöhnlich einen ganzen Tag.

Anax junius DRURY. Diese Art scheint in Nordamerika oft Wanderungen zu vollführen. Sie wird als überaus kräftiger Flieger gerühmt. „Its strongly braced and well balanced body, equipped with powerful muscles for operating its great wings is a perfect aeronautic machine, capable of swift, sustained and certain flight“. WOLF (1911) beobachtete am 2. September 1911 am Cape May, New Jersey von 17.45 Uhr bis zum Einbruch der Dunkelheit einen Wanderzug. Die Tiere flogen nach Südwesten gegen den Wind. Die Breite des Zuges betrug 486 „paces“. OSBORN (1916) beschreibt einen Wanderzug, der am 13. Oktober 1915 bei New London, Conn. stattfand. Eine Stunde lang zogen nachmittags große Scharen von Norden nach Süden.

Man nimmt an, daß es sich in beiden Fällen um alljährlich stattfindende Saisonflüge handelt, wobei die Libellen vor Eintritt des Winters nach dem Süden fliegen. Unter den später zu beschreibenden (S. 156) alljährlich im Herbst stattfindenden gemischten Wanderzügen nach dem Süden, die aus vielen Schmetterlings- und Libellenarten gebildet sind, spielt *Anax junius* eine hervorragende Rolle.

Hemianax ephippiger SELYS. ANDRES (1928) berichtet, daß diese Art während der Zeit von Wanderflügen sehr gemein in Ägypten sei. Ein solcher Wanderzug soll Ägypten im März 1925 passiert haben, denn es wurden in jenem Monate viele Exemplare erbeutet.

Von zwei Einwanderungszügen nach Oberitalien spricht GHILIANI (1876). Im Jahre 1867 fand in Piemont die Einwanderung „di una legione immensa“ von *Hemianax ephippiger* statt. Am 7. August 1874 stellte er in Bra bei Turin sowie in Turin selbst eine „nuovo passaggio numerosissimo“ dieser Libelle fest.

Auch in Mitteleuropa wurde diese Libelle wenige Male gefunden. SCHMIDT (1929) schreibt über sie: Bewohner des südpaläarktischen Wüstengebietes von der Sahara bis Indien. In Europa ist die Art wahrscheinlich nur Wanderer und nicht einheimisch, obwohl sie oft in Schwärmen in Südeuropa auftritt, wohin sie nach AUSSERER der Scirocco bläst. Sie fliegt vereinzelt bis weit nach Norden; so wurde sie einmal in der Schweiz (14. VI. 1885), zweimal in Belgien (4. VI. 1874), einmal in Devonport an der Südküste Englands (Ende II. 1903), einmal in Irland (12. X. 1913), einmal in Wien (Anfangs X. 1924) gefunden.

Aeschna heros FABR. wanderte nach MUNDT (1882) am 13. VIII. 1881 bei Fairbury Ill. (U.S.A.) nach Südwesten. „The air far miles around seemed literally alive with these dragonflies, from a foot above ground to as the eye could reach, all flying in the same direction.“ Das Phänomen wurde auch 12—15 Meilen östlich und westlich beobachtet.

4. *Libellulidae*.

a) *Libellula quadrimaculata* L. und *Libellula depressa* L.

α) **Tabellarische Übersicht und Allgemeines über die Wanderungen der Gattung *Libellula*.** *Libellula quadrimaculata* ist unter den Libellen der bekannteste Wanderer. Weitaus die meisten der beschriebenen Libellenzüge werden von dieser Art gemeldet. Es sei zunächst eine tabellarische Übersicht sämtlicher beschriebener Wanderungen gegeben (siehe S. 54 u. 55).

Die Zusammenstellung zeigt, daß die Wanderungen sämtlich in Europa stattgefunden haben. Dies ist insofern auffallend, als *Libellula quadrimaculata* zirkumboreal über die ganze nördliche Hemisphäre — Europa, Sibirien, Nordamerika — verbreitet ist. Über Wanderungen außer halb Europas gibt es ganz unbestimmte Notizen. So wird ein von dem Abbé CHAPPÉ 1761 in Sibirien beobachteter Zug dieser Art zugeschrieben. (HAGEN 1861.) Auch aus dem Staate Wisconsin werden Wanderzüge gemeldet. (HAGEN 1861.)

Die Karte (Abb. 13), auf der alle aus Europa gemeldeten Züge der Gattung *Libellula* eingetragen sind, zeigt mit großer Deutlichkeit, daß Libellenzüge vornehmlich in ganz bestimmten Gegenden regelmäßig stattfinden. Es handelt sich um folgende Gebiete:

1. Die Kanal-Nordseeküste von Le Havre bis Hamburg, besonders Belgien—Holland.
2. Die Nordgrenze der deutschen Mittelgebirge.
3. Die baltische Küste von Danzig bis Leningrad und Finnland.
4. Das europäische Rußland.

Wenn wir von den doch mehr vereinzelt stattgefundenen Flügen im deutschen Mittelgebirge absehen, handelt es sich überall um sumpfreiche Gegenden, die die Möglichkeit zur Massenentwicklung darbieten.

Wanderzüge der Gattung *Libellula*.I. *Libellula quadrimaculata* L.

Ort	Datum	Zug- richtung	Wind- richtung	Autor
Dover	6. VI. 1888	SW	NO	HALL 1888
Küste von Essex	23. VI. 1888		O	PENDER 1888
Margate	10. VI. 1900			LUCAS 1900
Cherbourg	12. VI. 1825	WSW	ONO	DESCOURTILZ 1827
Lebbecke bei Termond	21. VI. 1860	NO	NO	LANCASTER 1900
Belgien (näheres S. 56)	5. VI. 1900	NW	NW	LANCASTER 1900, Mc LACHLAN 1900, FON- TAINÉ 1902, ACLOQUE 1901, KARSCH 1900
Belgische Küste	10.—12. VI. 1900	SO	SO	VAN BEMMELEN 1857
Holland (näheres S. 57)	31. V. bis Ende VII. 1855			MULDER 1855
Rotterdam	VI. 1880			VAN BEMMELEN 1883
Leiden	9.—10. VII. 1884	O	S	RITSEMA 1884
s'Gravenhage	10. VII. 1884			VAN HASSELT 1884
Ems- bis Elbmündung	1.—3. VI. 1897	SO	SO?	VIEWEG 1897
Hamburg	2.—3. VI. 1897	OSO	O	AN. 1897, WAGNER 1897
bei Elberfeld	19. V. 1862	NW	NW	CORNELIUS 1862
Münster	19. V. 1862	NO		ALTUM 1862
Dresden	13. VI. 1816	SW		KEFERSTEIN 1817
Gotha, Braunschweig.				
Magdeburg, Halberstadt	Ende VI. 1816			KEFERSTEIN 1817
Aschersleben, Cönnern				
Weimar, Göttingen,	30. V. bis			
Eisenach, Halle	2. VI. 1839			WEISSENBORN 1839
Neissetal, Dresden,	28. V. bis			
Leipzig, Magdeburg,	1. VI. 1881	ca. NW		BLASIUS 1883, GAUCK- LER 1881, WEIDINGER 1881, LANDWEHR 1881
Braunschweig, Bielefeld				WILLIAMS 1929
südlich Berlin	6. VI. 1926			BEUTHAN 1914
Weissenfeld (Sachsen)	16. VI. 1914	O		
Umgebung von Troppau	15.—19. V. 1925	ca. N	ca. N	KÖHLER 1927, KEIL- HOLZ 1925
Königsberg	VI. 1852	SW	NO	HAGEN 1861
Tharau	13. V. 1872 od. 73	NW	NW	KUWERT 1873 [1929]
Pillau	1880 und 1882	SW		HARTERT (WILLIAMS
Danzig	VI. 1926 od. 1927	SO		WILLIAMS 1929
Livland	anf. VI. 1867			KÖPPEN 1871
Reval	25. u. 28. V. 1852			KÖPPEN 1871
Malmö, Südschweden	24.—27. VI. 1883	OSO	N	NEWTON 1883
Halmstad (Schweden)	12. VI. 1894	SO		TRYBOM 1894
Twärminnen (Finnland)	12. u. 16. VI. 1906	O	ca. O	FEDERLEY 1908
Twärminnen (Finnland)	13. u. 15. VII. 1907	O	ONO	FEDERLEY 1908
Warschau	14.—16. V. 1880	NO	kein	SCHNABL 1880
Hel (Polen)	2. VI. 1924	S		DEMEL 1924
Galizien	15.—16. V. 1880	W	O	SCHAITER 1880
Petrograd	1895			ADELUNG 1914
Simbirsk (Rußland)	30. V. 1892			MASCHIN 1894
Petrograd, Estland	26.—27. V. 1914 ¹	S		ADELUNG 1914, BARTENEF 1919
Jaroslaw, Charkow	28. V.—5. VI. 1914 ¹			BARTENEF 1919
Charkow	9.—11. VI. 1914 ¹	NO		AVERIN 1915
Nowaja Alexandrije (Polen)	9. VI. 1914 ¹			KOLOSOFF 1916

¹ Daten nach dem gregorianischen Kalender.

Ort	Datum	Zug- richtung	Wind- richtung	Autor
Kiew	10. V. 1914 [†] 16.—22. V. 1914 [†] 10.—11. VI. 1914 [†] 17.—19. VI. 1914 [†]	ca. W ca. W ca. W O		BARTENEF 1919
2. <i>Libellula depressa</i> L.				
Ostfriesland (Goetziel)	V. 1831, 6 Tage	W	W	ALTUM 1862
Lankashire (England)	3. VI. 1911	N?		BAXTER 1911
bei Bel Oeil (Belgien)	16. VI. 1853	SW		MORREN 1853
Halle	13. V. 1839	NO		GERMAR 1840
Weimar	28. VI. 1816			WEISENBORN 1839
3. <i>Libellula</i> spez., wahrscheinlich <i>quadrifasciata</i> .				
Calais	14. VI. 1839			WEISENBORN 1839
Boulogne sur Mer	1. VI. 1911			BAXTER 1911
Blokzijl (Zuidersee)	12. VI. 1852		O	VAN BEMMELEN 1857
Scheveningen, den Haag	VI. od. VII. 1852	NW	W?	VAN BEMMELEN 1857
	od. 1853			
Deventer, van den IJssel	VI. 1854			VAN BEMMELEN 1857
Malchiner See (Mecklbg.)	15. V. 1831			KÖPPEN 1871
Pötzleindorf (Österr.)	22. V. 1925	WNW		GEISSLER 1925
Libau	Ende V. 1850	S		KÖPPEN 1871
Reval	1868	S		KÖPPEN 1871
Gov. Tula (Rußland)	11. u. 21. V. 1841			KÖPPEN 1871
Moskau	24. V. 1868			KÖPPEN 1871
Lipezk (Gov. Tambow)	1867			KÖPPEN 1871
Kasan, Simbirsk, Ssatarow	V. 1865			KÖPPEN 1871

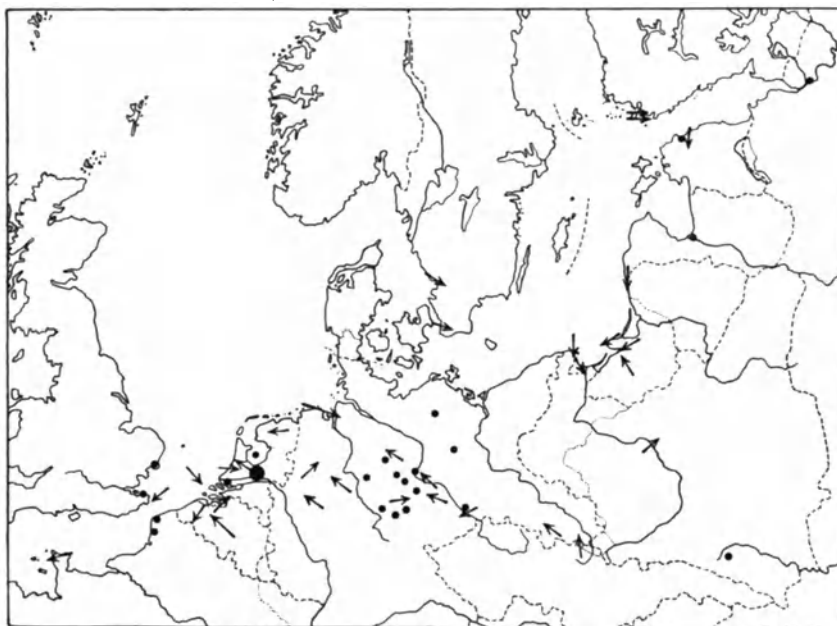


Abb. 13. Darstellung sämtlicher beobachteter Wanderflüge von *Libellula quadrifasciata* in Europa (abgesehen von Rußland).

Weitaus die meisten Wanderzüge wurden von *Libellula quadrimaculata* gebildet. Nur fünf Züge werden ausdrücklich der *Libellula depressa* zugeschrieben, während die Artzugehörigkeit bei einer Reihe von Flügen aus früherer Zeit, namentlich aus Holland und Rußland, unbestimmt ist. Nun sind aber die Angaben über Flüge von *Libellula depressa* meist wenig verbürgt. Der Flug in Ostfriesland 1831 wird von ALTUM nach einer alten Quelle berichtet, der Flug Halle 1839 wird von WEISENBORN der *L. quadrimaculata* zugeschrieben, während der Flug Weimar 1816 nach KEFERSTEIN 1817 wohl ebenfalls von dieser Art gebildet wurde. Es dürfte daher die Vermutung gerechtfertigt sein, daß alle auf *L. depressa* bezüglichen Angaben auf Irrtum beruhen und sämtliche von der Gattung *Libellula* gemeldeten Flüge *L. quadrimaculata* betreffen.

β) **Libellenzüge im Gebiet der belgisch-friesischen Nordseeküste.**
Einer der genauest bekannten und erforschten Libellenzüge ist die be-



Abb. 14. Die Wanderflüge von *Libellula quadrimaculata* anfangs Juni 1900 in Belgien. Die Ziffern bedeuten die Tagesstunden am 5. Juni, in denen die Libellen an den einzelnen Orten wanderten. Die Zahlen an den Küstenorten bedeuten das Datum des Fluges. (Nach Angaben von LANKASTER 1900.)

rühmte Wanderung, die am 5. Juni 1900 durch ganz Zentralbelgien und vom 10.—12. Juni an der belgisch-holländischen Küste stattgefunden hat. Die wichtigsten Angaben finden wir bei LANKASTER 1900; außerdem weitere Literatur: ACLOQUE 1901, MCLACHLAN 1900, FONTAINE 1902, KARSCH 1900. Am 15. Juni 1900 erschienen morgens ab 7—9 Uhr plötzlich über einem Gebiet von mindestens 10 000 qkm an zahlreichen voneinander bis 150 km entfernt liegenden Punkten große Libellenschwärme. Die Karte Abb. 14 gibt einen Begriff von dem Umfang der Erscheinung.

Es scheint sich um drei Hauptkolonnen zu handeln, von denen die erste das Gebiet Antwerpen—Südosten von Seeland, die zweite die Provinz Lüttich, Brabant—Nordostflandern, die dritte die Borinage bestrichen hat. Die allgemeine Flugrichtung war überall nach Nordwesten, gegen den mit einer Stärke von

4—5 sec/m wehenden Nordwestwind. Bei Ath soll der Zug 11 km breit und 30 km lang gewesen sein (FONTAINE 1902) und die Libellen flogen gegen starken Nordwind $3\frac{1}{2}$ Stunde lang. Ihre Geschwindigkeit betrug etwa 18 km pro Stunde. Ihre Dichte war verschieden. Bei Uccle wurden bis zwölf immer gleichzeitig gesehen, bei Antwerpen sollen sie sehr gedrängt geflogen sein. Anscheinend flogen sie auf die Nordsee hinaus.

Zwischen dem 10. und 12. Juni erschienen sie dann wieder in großen Scharen an vielen Orten der belgischen und holländischen Küste, diesmal vom Meere her in südöstlicher Richtung gegen einen SO-OSO-Wind von 4 sec/m fliegend (siehe Abb. 14). Es handelte sich durchwegs um frisch geschlüpfte Tiere.

Über die Herkunft der Libellenschwärme liegen keine Beobachtungen vor. LANKASTER ist der Ansicht, daß sie aus dem Osten in großer Höhe herangeflogen kamen und sich zwischen 7 und 9 Uhr morgens auf die Erde herabließen. Dafür sollte sprechen 1. daß morgens in den Ostprovinzen Ostwind geweht hatte, 2. daß sie in Spa frühmorgens als Wolke erschienen sind. Dagegen spräche, daß aus Deutschland keinerlei Daten über Libellenschwärme bekannt geworden sind.

Diese Ansicht LANKASTERS läßt sich mit einem Blick auf die Karte ohne weiteres widerlegen. Die Libellen erschienen am Morgen des 5. Juni gleichzeitig an so weit voneinander gelegenen Orten, daß ein einheitlicher Herd nicht angenommen werden kann. Vielmehr scheinen sich gleichzeitig an vielen Stellen im Lande große Libellenschwärme gebildet zu haben. Eine Erklärung finden wir in den klimatischen Bedingungen des Frühlings 1900. Die kalte und trockene Witterung im April und Mai hatte das Schlüpfen hinausgezögert, die plötzlich einsetzende Wärme anfangs Juni hatte ein Massenschlüpfen zur Folge.

Dagegen scheint die Herkunft der vom 10.—12. Juni fliegenden Schwärme klar zu sein. Es dürfte sich um dieselben Tiere handeln, die am 5. Juni aufs Meer hinausgeflogen sind. Es fehlt zwar jede Angabe darüber, wo die Libellen sich vom 6.—9. VI. aufgehalten haben. Einen Hinweis gewinnen wir vielleicht in der Angabe LUCAS' (1900), wonach am 10. Juni bei Margate an der Themsemündung Libellenschwärme aufgetreten sind.

Aus Holland werden zahlreiche Libellenzüge gemeldet. Wohl das größte Ausmaß hat der Flug angenommen, der zwischen dem 31. Mai und Ende Juli 1855 in ganz Holland stattgefunden hat (VAN BEMMELEN 1857 u. MULDER 1855). Aus den von VAN BEMMELEN zusammengestellten Angaben ist es unmöglich, irgendein System in den Flügen zu erkennen. Ebensowenig ist eine deutliche Beziehung zwischen Flug- und Windrichtung festzustellen. Es scheint, daß sich Ende Mai an verschiedenen Stellen im Lande Libellenschwärme gebildet haben, die dann zwei Monate lang herumzogen. Libellenzüge scheinen, wie die Tabelle S. 54

zeigt, in Holland oft vorzukommen. Bei Blokzijl am Zuidersee sollen sie alljährlich stattfinden (nach VAN BEMMELEN).

Im Gebiete der deutschen friesischen Küste haben vom 1.—3. Juni 1897 große Libellenzüge stattgefunden (VIEWEG 1897 u. WAGNER 1897 sowie ann. 1897). Es werden Flüge von der Ems- bis Elbmündung gemeldet, namentlich von Emden, den Dittmarschen und Hamburg. Die Libellen flogen nach SO oder OSO, gegen den Wind.

Von besonderem Interesse sind Angaben GÄTKES 1891 über das regelmäßige Erscheinen von *Libellula quadrimaculata* über Helgoland aus folgenden drei Gründen: 1. liegt ein strenger Beweis vor, daß die Libellen mindestens über eine Strecke von etwa 60 km, aber wahrscheinlich über eine bedeutend weitere, in ununterbrochenem Flugengewandert sein müssen; 2. ist besonders hervorgehoben, daß die Libellen einzeln, nicht in Scharen fliegen; 3. wird eine Abhängigkeit der Wanderungen von bestimmten atmosphärischen Verhältnissen vermutet, die einen Parallellfall darstellt zu den vielzitierten „*Dragonfly's-storms*“ in Argentinien vor Ausbruch eines Regensturms. Die anschauliche Schilderung GÄTKES folgt hier im Wortlaut:

„Eine weitere, höchst eigentümliche, mit Gewittern in Verbindung stehende Erscheinung bildet das zeitweilige Auftreten der großen Libelle, *Libellula quadripunctata*. Wenn an heißen Sommertagen Gewitterwolken sich am Horizont auftürmen, und, wie in schönen Formen hoch aufgebaute Schneeberge in den blauen Äther ragen, so treffen während der schwülen, windstillen Stunden, die der Katastrophe vorangehen, regelmäßig und plötzlich unzählbare Massen dieser Netzflügler hier ein. Man sieht nicht, woher sie kommen, auch erscheinen sie nicht in Schwärmen oder Gesellschaften, sondern es muß dies einzeln und zerstreut geschehen, jedenfalls aber in sehr schneller Aufeinanderfolge, denn nach kurzer Zeit sind die von der Sonne beschienenen Felswände, Gebäude, Zäune, sowie alle dürren Zweige von ihnen besetzt. Es ist dabei nicht nötig, daß sich ein solches Gewitter über Helgoland oder in dessen unmittelbarer Nähe entlade, sondern nur, daß dasselbe, wie oben beschrieben, sich vom Horizont bis etwa zwei Drittel zum Zenith erhebe. Ebenso unmerklich, wie sie gekommen, verschwinden die Tiere wieder, so daß oft der nächste Morgen kaum ein oder das andere Exemplar aufzuweisen hat. Ob dieselben westwärts weiter ziehen, ist nicht zu sagen, wahrscheinlich ist dies der Fall, denn hier bleiben sie jedenfalls nicht, sonst würde man dieselben, nach einem schweren Gewitterregen etwa, tot herumliegen sehen.“

γ) **Libellenzüge durch Mitteldeutschland.** 1816. Nach KEFERSTEIN (1817) haben in der zweiten Junihälfte 1816 große Libellenzüge der *Libellula quadrimaculata* durch Mitteldeutschland stattgefunden. Am 13. Juni flogen Libellenschwärme 2 Stunden lang über Dresden in südwestlicher Richtung, am 29. Juni erschienen sie bei Gotha. Ferner werden Libellenwanderungen aus der zweiten Junihälfte aus Braunschweig, Aschersleben, Magdeburg und Halberstadt gemeldet. Nach WEISENBORN (1839) hat am 28. Juni 1816 bei Weimar eine Wanderung der *Libellula depressa* stattgefunden. Es ist auffallend, daß genau zur selben Zeit beide Arten gewandert sein sollen.

1839. WEISSENBORN (1839) berichtet über zahlreiche Libellenzüge, die Ende Mai 1839 zur Beobachtung kamen. Am 30. und 31. Mai 1839 passierten ungeheure wolkengleiche Schwärme der *Libellula depressa* über Weimar. Die allgemeine Zugrichtung war SSW→NNO. Ebenfalls am 30. und 31. Mai flogen große Schwärme von *Libellula quadrimaculata* in der Gegend von Halle. Die ersten Schwärme am Nachmittag des 30. Mai kamen unmittelbar vor einem Gewitter an. Sie flogen von Norden nach Süden. Ebenfalls am 30. und 31. Mai wurde eine Libellenwanderung von Ost nach West bei Eisenach gesehen, am 1. Juni flogen „wolkengleiche“ Schwärme bei Göttingen. Auch in der Umgebung von Leipzig, Alsleben und Aschersleben wurde Libellenwanderung beobachtet. Ein Libellenzug gegen Norden, der vielleicht von einer anderen Art gebildet wurde, wird vom 14. Juni aus Calais gemeldet. *Bemerkenswert ist der Hinweis, daß die Libellen in ihrem Fluge dem Lauf der Flüsse folgten.*

Die Libellenzüge 1839 haben sich also über ein großes Areal erstreckt. Aus den Angaben ist nicht sichtbar, ob es sich um Flüge über große Distanzen handelte, oder ob an vielen Stellen gleichzeitig wandernde Schwärme entstanden sind. Der Umstand, daß an denselben Tagen die Schwärme gleichzeitig bei Weimar, Halle und Eisenach, also an etwa 150 km voneinander entfernten Örtlichkeiten aufgetreten sind, läßt die letztere Annahme wahrscheinlicher erscheinen. Außerdem spricht auch die beobachtete Zugrichtung gegen den Zusammenhang dieser Schwärme. WEISSENBORN bemerkt mit Recht, daß die besonderen meteorologischen Verhältnisse im Frühling 1839 die Bedingungen für das Entstehen der Libellenschwärme abgegeben haben müßten. Vom 1. bis zum 21. Mai regnete es unaufhörlich und es waren große Überschwemmungen. Dadurch wurden viele Puppen aus tiefem in seichtes Wasser geschwemmt. Das heiße Wetter vom 21. bis zum 29. Mai brachte sie schnell zum Schlüpfen. Ebenso sollen die zahlreichen Gewitter zu dieser Zeit die schnelle Entwicklung begünstigt haben (?). Wie meteorologische Verhältnisse tatsächlich eine Massenvermehrung veranlassen können, soll später im Zusammenhang ausgeführt werden. Auffällig ist noch, daß die Schwärme bald aus *Libellula depressa*, bald aus *L. quadrimaculata* bestanden haben sollen.

1881. Wiederum Ende Mai 1881 wurden weite Strecken von Mitteldeutschland von Libellenscharen durchzogen. Alle von diesem Flug bekannten Angaben hat BLASIUS (1883) gesammelt. Am 25. Mai erschien ein Libellenschwarm bei Magdeburg. Am 28. Mai wurde eine Libellenwanderung gegen Norden in Dresden beobachtet. Am 29. Mai fand starke Libellenwanderung von Ost nach West in Loschwitz bei Dresden statt. Der Bericht eines Augenzeugen über diesen Zug ist auf S. 48 zu finden. Auch zwischen Leipzig und Halle wurden Wanderzüge beobachtet. Am 30. und 31. Mai zogen sie in großer Höhe, so daß nicht zu unterscheiden war, ob es sich um Heuschrecken oder Libellen handelte, über Braunschweig nach Norden. Am 31. Mai und 1. Juni wurden Züge von SO nach

NW bei Gandersheim beobachtet. „War die Luft ruhig, so schwebten sie, leichten Wolken ähnlich, hoch in der Luft; kam Wind, so senkten sie sich bis in die Nähe des Erdbodens, ohne sich viel in ihrem Fluge stören zu lassen.“ Die am 28. Mai über Dresden erfolgten Züge wurden auch von WEIDINGER (1881) verzeichnet.

In Braunschweig handelt es sich offenbar um verschiedene Züge. BLASIUS ist der Ansicht, daß „die durch das Königreich und die Provinz Sachsen und durch Anhalt gezogenen Schwärme sich ungefähr bei oder vor Magdeburg geteilt haben, und zwar in der Art, daß der eine große Teil von dort mehr nach Norden (Westfalen) weitergewandert ist, während ein kleiner Teil über Braunschweig und Vechelde in der Richtung auf Celle ins Hannoversche rechts abgeschwenkt ist. Diese Ansicht der örtlichen Trennung und Spaltung der Züge ist dadurch noch bestätigt worden, daß am Harz, also südlicher und doch in derselben Breite wie Gandersheim, große Schwärme der vierfleckigen Libelle vorbeipassiert waren und am folgenden Tage aus Holzminden die Nachricht kam, daß große Schwärme auch dort beobachtet seien“. Der Autor hält für möglich, daß die Schwärme von Dresden, Braunschweig, Gandersheim und Holzminden identisch sind. „Da Dresden und Holzminden ungefähr 42 geogr. Meilen (312 km) voneinander entfernt liegen und Gandersheim nur wenige Meilen östlich dieser Stadt, so kann man daraus unter Annahme der Identität der Schwärme berechnen, daß die Libellen an drei aufeinander folgenden Tagen etwa 40—45 geogr. Meilen (über 300 km) zu durchwandern vermögen. Wenn die nach Norden (Braunschweig, Vechelde und von da in nördlicher Richtung) abgeschwenkten Züge gleichfalls mit den ersten Dresdner Schwärmen zu identifizieren sind, so müssen diese eine Strecke von etwa 38 geogr. Meilen in zwei Tagen zurückgelegt haben.“ Nach allen Berichten von anderen Libellenzügen erscheint es unwahrscheinlich, daß die Libellen 1881 so weite Distanzen durchflogen haben, vielmehr wird wohl auch hier anzunehmen sein, daß dieselbe meteorologische Ursache an vielen Orten gleichzeitig die Libellenwanderung ausgelöst hat. Ein Beweis hierfür ist darin zu sehen, daß am 30. Mai Libellenschwärme nicht nur bei Braunschweig, sondern auch etwa 150 km weiter westlich über Bielefeld aufgetreten sind (LANDWEHR 1881) und daß am gleichen und auch am darauffolgenden Tage mehrere große Libellenschwärme im unteren Neißetal in Oberschlesien erschienen sind (GAUCKLER 1881). Die Entfernung Neißetal-Bielefeld beträgt etwa 650 km Luftlinie.

In Oberschlesien fanden zwischen dem 15. und 19. Mai 1925 große Libellenzüge statt im Umkreis von etwa 50 km von Troppau statt (KÖHLER 1925 u. KEILHOLZ 1925). Sie wurden beobachtet in Troppau, Schwansdorf, Jägersdorf, Groß-Herrlitz, Bischoffskoppe, Würbental, Karlsbrunn, Neu-Ebersdorf, Weidenau, Witkowitz, Ostrau, Jablunken, Freiberg, Frankstadt, Katscher, Leobschütz und in den Kreisen Neu-

markt, Nimptsch, Reichenbach, Schönau. In Troppau flogen am 15. einige Tiere, am 16. nachmittags war bereits ein Zug formiert. Am 17. zog der Hauptschwarm vorbei. „Von etwa 9 Uhr morgens angefangen ziehen sie in ununterbrochener Folge, Insekt neben Insekt, zu Tausenden und Abertausenden, in der Richtung des Meridians unaufhörlich bis gegen Abend dem rauhen Norden zu.“ Am 18. und 19. nahm die Zahl der Tiere ständig ab. Die allgemeine Zugrichtung war gegen Norden, die Windrichtung war NNW-N-NNO. Erst vom 18. Mai ab drehte der Wind nach Osten. Der Zug erfolgte also gegen den Wind. KÖHLER 1925 schreibt zusammenfassend über vermutliche Herkunft und Weg der Schwärme: „In der Zeit vom 15.—19. Mai 1925 erheben sich Tausende und Abertausende der vierfleckigen Wasserjungfer aus den Niederungen der Waag in der Slowakei innerhalb des Karpathenbogens, überstiegen trotz Gegenwind das nördlich vorliegende Karpathengebirge und ergießen sich in endlosen Scharen, wolkengleich, in die nordwestlich gelegenen schlesischen Gebiete . . .“

δ) **Libellenzüge im Gebiete der Ostsee.** *Libellenwanderungen an der baltischen Küste.* Aus dem Gebiete der baltischen Küste von Danzig bis Leningrad werden zahlreiche Libellenzüge gemeldet (siehe Tab. S. 54 und Karte S. 55).

Nach HARTERT (WILLIAMS 1929) sollen Libellenzüge bei Pillau sehr häufig sein. Eine besondere Bedeutung hat der von HAGEN (1861) von Königsberg gemeldete Zug dadurch, daß hier eine Libellenwanderung von ihrem Ursprung an verfolgt ist. Der Flug erfolgte mit dem Winde. HAGEN ging dem Ursprung des Zuges nach und fand, „daß alle Tiere frisch ausgeschlüpft zu sein schienen. Der eigentümliche Glanz der Flügel bei Libellen, die noch nicht lange die Nymphenhülle verlassen haben, läßt dies unschwer erkennen. Je weiter ich dem Zuge entgegenfuhr, je jünger waren offenbar die Tiere, bis ich nach Dewau kam und in dem dortigen Teich die Quelle des Zuges entdeckte. Die Färbung der Tiere und die Konsistenz ihrer Flügel bewies, daß sie nur am selben Morgen ihre Verwandlung überstanden haben konnten. Auf dem Teiche selbst oder am jenseitigen Ufer war keine Libelle zu sehen. Der Zug nahm zweifellos aus dem Teiche selbst und zwar am diesseitigen Ufer seinen Ursprung und bestand aus Tieren, die nicht lange vergeblich Nahrung gesucht hatten und dadurch zum Auswandern gezwungen waren“.

Von einem Zuge, der 1872 oder 1873 bei Wernsdorf im Süden des Frischen Haffs beobachtet wurde, bemerkt KUWERT (1873), daß die Tiere gegen sehr starken Wind zogen.

Libellenzüge in Finnland. Von einigen großen Libellenwanderungen über die zoologische Station bei Tvärminne in Finnland berichtet FEDERLEY (1908). Am 12. VI. 1906 flog ein Zug von 10.30—14.30 Uhr von West nach Ost dicht an der Küste entlang. Dabei handelte es sich um frisch geschlüpfte Tiere. Es herrschte schwacher Südostwind. Am 16. Juni 1906

fand wiederum ein Zug von West nach Ost gegen den Wind statt, wiederum waren es frisch geschlüpfte Tiere. Am 13. VII. 1907 war eine Wanderung frisch geschlüpfter Tiere nach Osten bei Windstille. Der Sommer war kalt gewesen, erst einige Tage vor dem Fluge wurde es warm. Am 15. VII. war wieder ein Zug frisch geschlüpfter Tiere gegen den Wind nach Osten. FEDERLEY zieht aus seinen Untersuchungen folgende allgemeine Schlüsse: 1. Die Wanderungen geschehen immer zur Zeit der größten Frequenz der Tiere. 1907 waren die Wanderungen einen Monat später als 1906, da die Mitteltemperatur des Mai 1906 die des Mai 1907 um 5,1° überstieg. 2. Die Wanderungen geschehen immer bei Temperatur- und Luftdruckmaximen.

In den Zügen fanden sich vereinzelt *Aeschna* spez. und *Sympetrum flaveolum*.

Der große Libellenzug durch Südschweden Ende Juni 1883. Vom 24.—27. VI. 1883 fand eine große Libellenwanderung über Malmö statt. (NEWTON 1883.) Die Daten sind:

24. VI. nachmittags, 1/2 Stunde.

25. VI., 1 Stunde lang.

26. VI., 7.30—20 Uhr, den ganzen Tag. Von WNW→OSO.

27. VI. mittags, flogen nach OSO in sehr reduzierter Zahl.

Dieser Zug wurde in Süd- und Zentralschweden sowie in Dänemark beobachtet.

ε) **Libellenzüge in Osteuropa.** Aus Osteuropa sind zahlreiche Libellenzüge gemeldet. Wohl den größten Umfang aller bisher beobachteten Libellenflüge nahmen die Wanderungen über einen großen Teil von Rußland und Polen im Frühling 1914 ein (BARTENEF 1918/19, ADELUNG 1914, KOLOSOF 1916, AVERIN 1915). Die Daten und Orte der Flüge sind auf der Tabelle S. 54 zusammengestellt. Über den Umfang der Erscheinung unterrichtet am besten eine von BARTENEF zusammengestellte Karte (Abb. 15). Hier sind allerdings die Flüge in Polen nicht eingezeichnet. Außerdem geht aus dieser Zusammenstellung ohne weiteres hervor, daß die Libellenflüge damals über sehr viel größeren Gebieten Rußlands stattgefunden haben müssen. Denn die bekannten Meldungen beziehen sich sämtlich auf die Umgebung der großen Städte Leningrad, Moskau, Jaroslaw, Tula, Kiew und Charkow. Es ist natürlich sehr unwahrscheinlich, daß die Libellen zufällig nur in den Gegenden gewandert haben, in denen wissenschaftlich geschulte Beobachter ansässig waren. Hieraus ist zu schließen, daß ein großer Teil des europäischen Rußlands und Sibiriens damals von Libellenwanderungen überzogen wurde. Nach BARTENEF¹ reichte das Areal des Fluges bis weit nach Sibirien hinein bis ins Gouvernement Tobolsk und die Gegend von Akmolinsk (südlich Omsk),

¹ BARTENEF bereitet (nach freundlicher brieflicher Mitteilung) eine „Zusammenfassende Untersuchung über die Libellenwanderungen in Rußland im Jahre 1914“ vor.

außerdem bis zum Schwarzen Meer. Aus einer zusammenfassenden Darstellung BARTENEFS seien hier einige Ergebnisse angeführt¹: Die Züge bestanden überall wahrscheinlich fast ausschließlich aus *L. quadrimaculata*, doch waren stellenweise folgende andere Arten untermischt, die wohl als „sekundäre“ Wanderer (S. 191) aufzufassen sind: *Aeschna grandis*, *Sympetrum* spez., *Leucorhina pectoralis*, *Leuc. rubicunda*, *Aeschna juncea*, *Somatochlora metallica*, *Cordulia aenea*, *Libellula depressa*. Es bestand sicher kein allgemeiner Herd, sondern wohl mehrere getrennte in Finnland, in Polen und in Südrußland. Es handelte sich durchwegs um frischgeschlüpfte Tiere. Eine Beziehung zwischen Flug- und Windrichtung konnte nicht festgestellt werden. Die Flugrichtung soll, bei wechselnden Winden, vielfach während der ganzen Dauer der Wanderungen an einem Orte sehr konstant gewesen sein. Sie flogen selten bei Temperaturen unter 15°, das Minimum betrug 13,9°. Die Flugrichtung war vielleicht bestimmt vom Barometerdruck. Sie wanderten von Orten hohen zu solchen niederen Druckes. Die Entstehung der Wanderungen konnte nicht auf bestimmte Klimakonstellationen zurückgeführt werden (BARTENEF). Das Wetter war im Frühling 1914 nicht überall einheitlich. Die Wanderungen haben manchmal an nahe voneinander gelegenen Orten zu verschiedenen Zeiten stattgefunden.



Abb. 15. Die Wanderflüge von *Libellula quadrimaculata* in Rußland im Frühling 1914.
(Nach BARTENEF 1919, ungezeichnet.)

b) Wanderungen anderer Vertreter der Libellulidae.

Sympetrum fonscolombii SELYS. LUCAS berichtet über einen Wanderzug dieser Art im Sommer 1902 bei Ghenitshesk am Asov'schen Meer. SCHMIDT (1922) schreibt über diese Art: „Mediterran, mit Ausstrahlungen bis Südafrika und Indien, in Mitteleuropa nördlich bis Schottland, Mecklenburg, meist *Wanderer*, im Bodenseegebiet regelmäßig vorkommend und vielleicht seßhaft; hier könnten die in Deutschland anderwärts beobachteten Tiere sich entwickelt haben (?).“ In England wurden sehr selten einzelne Exemplare gefangen. Jedoch zwischen dem 18. und 19. VI. 1892 fing BRIGGS (1893) zwischen Cobham und Ripley, Surrey 17

Exemplare, lauter Männchen. Er nimmt an, daß sie aus einem eingewanderten Schwarme stammten und schließt aus dem frühen Datum ihres Auftretens, daß sie vielleicht von Nordafrika aus einwanderten.

Sympetrum flaveolum L. erscheint nach LUCAS (1900 u. 1927) und TUTT (1902) in England nur als Wanderer. 1871 war eine große Einwanderung im Bezirk von London und MCLACHLAN (1883) sah sogar Schwärme in der innersten Stadt am „Strand“. 1898 war wieder eine kleine Einwanderung in England, die nach den Orten, an denen Exemplare gesichtet worden waren, über die Nordsee erfolgt sein muß (LUCAS 1900). Endlich berichtet LUCAS (1927) aus dem Jahre 1926 von einer erneuten Einwanderung in England. Es wurden zwischen dem 21. Juli und 12. September an zehn verschiedenen Orten Exemplare gesehen, meist Männchen.

Sympetrum sanguineum MÜLL. LUCAS (1900) berichtet über diese Art: „Perhaps this species sometimes visit us from the Continent and possible 1898 may have witnessed such an immigration on a small scale with *S. flaveolum*.“

Sympetrum meridionale SELYS. LICHTENSTEIN u. GRASSÉ (1922) beobachteten einen Wanderzug bei Carnon (Hérault) am Mittelmeer am 8. X. 1921. Im wandernden Schwarm fanden sich auch einige *Aeschna mixta* LATR. Die Wanderung nahm ihren Ausgang 3 km nördlich der Küste an Süßwassertümpeln. Dort kopulierten die Tiere, flogen dann einzeln auf die Küste zu und formierten sich erst dort zu dem charakteristischen Zug. Sie flogen nach OSO, gegen den mit 5 m/sec wehenden OSO-Wind. Der Zug war etwa 100 m breit und einige „dizaines de kilomètres“ lang. Sie flogen mit einer Geschwindigkeit von etwa 10 Std/km etwa 20—50 m hoch über dem Boden. Die Tiere kopulierten dauernd in der Luft und auf dem Boden.

„Dans le cas étudié par nous, il est incontestable, que plusieurs facteurs entrent en jeu: tout d'abord l'état d'accouplement, qui paraît avoir une influence prépondérante; en second lieu le voisinage de la mer qui semble provoquer une attraction sur les couples quittant les eaux douces; ensuite un complexe météorologique: brume, vent, éclaircissement, difficile à analyser surtout au cours d'une observation isolée.“ Über die von RIS vermutete alljährlich stattfindende Einwanderung von *S. meridionale* in den Schweizer Alpen siehe unter *Sympetrum striolatum*. Einen aus Fliegen, Schmetterlingen und einer *Sympetrum*-Art, wahrscheinlich *meridionale* gemischten Wanderzug beobachtete PRELL (1925) (vgl. S. 160)¹.

Sympetrum striolatum CHARP. CODINA (1910) beobachtete am 19. X. 1910 bei Mongat an der spanischen Küste einen Wanderzug. Die Libellen

¹ Anmerkung bei der Korrektur: Eine von GRASSÉ (1932) eingehend beschriebene Wanderung von *Sympetrum meridionale* in der Charente inférieure (Aug.-Sept. 1927) konnte nicht mehr berücksichtigt werden.

flogen längs der Küste zwischen Meer und Bergen von NW nach S, gegen den SO-Wind. TARNUZZER (1922) berichtet von Wanderzügen von *S. striolatum* in den Schweizer Alpen 1920 und 1921. Am 2. X. 1920 fand eine Wanderung bei Chur statt. Am 12. VII. 1921 zog ein 20—30 m breiter Wanderzug wie dichtes Schneegestöber nachmittags von 4—6 Uhr durch das Oberengadiner Tal von Maloja über St. Moritz talabwärts. Am 30. VII. 1921 sah man im Prätigau „hoch in der Luft einen Libellenzug, der von einzeln oder in Gruppen ziehenden Individuen an sich zu schneegestöberartigen Wolken verdichtete und unaufhaltsam taleinwärts strebte.“ In diesem letzteren Falle wurde die Art nicht bestimmt.

Über das Vorkommen der beiden *Sympetrum*-Arten *striolatum* und *meridionale* in der Schweiz hat RIS (1922) einige Daten zusammengestellt. Im August 1925 traf er im Oberengadin beide Arten sehr zahlreich an. HANDSCHIN beobachtete im Juli und August 1916 zahlreiche *S. meridionale* auf Schweizer Gletschern. Beide Arten sind im Larvenzustande Warmwassertiere und gehören der Mediterranfauna an. Sie treten in der Schweiz nur sporadisch auf, *striolatum* weiter nach Norden gehend. Sein Schluß ist: „Große Teile der Schweizer Alpen werden in vielen Jahrgängen von Gruppen oder Scharen unserer beiden Arten bevölkert, die daselbst nicht entstanden sind, sich daselbst nicht fortpflanzen, vielmehr nach einer Übersommerungsperiode entweder an ihre Ursprungsstätte zurückkehren oder dann in anderer Richtung zur Fortpflanzung das Tiefland aufsuchen dürften. Für die Tiere im Oberengadin ist die wahrscheinlichste Ursprungsstätte die Sumpfniederung am Comersee. TARNUZZERs Churer Wanderzug im Oktober 1920 dürfte eher den Flächen des Rheintals zwischen Ragaz und dem Bodensee entsprungen sein“.

Sympetrum danae SULZ. SCHNEIDER (1910) beobachtete bei Riga am 23. IX. 1909 um 5 Uhr nachmittags bei Einbruch der Dämmerung einen Wanderzug, der von Norden nach Süden verlief. Es handelte sich wahrscheinlich um *S. danae*. Über einen von EIMER (1882) beobachteten gemischten Wanderzug von einigen Fliegenarten und *Sympetrum danae* siehe S. 158.

Pantala flavescens FAB. Obwohl vielfach die weite Verbreitung dieser Art in den Tropen mit ihren Wanderungen in Beziehung gesetzt wird, so existieren in der Literatur nur wenige verbürgte Beobachtungen hierüber. Nach McLACHLAN (1896) erschienen am 11. IV. 1896 nachts 11 Uhr bei starkem Regen im Indischen Ozean zahlreiche Exemplare dieser Art auf einem Dampfer. Die Entfernung zu dem nächsten Land betrug 290 Meilen zu den Keeling-Inseln und 900 Meilen zum Australischen Festlande. Besonders bemerkenswert ist, daß diese Wanderung nachts und bei starkem Regen stattfand. Damit ist eine tatsächliche Unterlage gegeben für die Verbreitungsfähigkeit dieser Art durch Wanderungen. Eine Beobachtung ähnlicher Art wurde von WOOD-JONES (1910) auf den Cocos-Keeling-Inseln im Indischen Ozean gemacht. Die Entfernung zum

nächsten Festlande (Sumatra-Java) beträgt gegen 1200 km. Dort erschienen öfters, besonders nach Nordwinden, Tausende von Libellen. Da sich auf den Inseln nirgends offenes Süßwasser findet, können sie sich auf den Inseln nicht fortpflanzen, sondern wandern immer von neuem ein. Den Hauptkontingent stellte *Pantala flavescens*, außerdem wurde auch *Tramea rosenbergii* und *Anax guttatus* festgestellt. *Pantala flavescens* war z. B. im April und Mai 1906 auf den Inseln sehr häufig, die anderen beiden genannten Arten wurden ebenfalls im Mai 1906 dort festgestellt. WOOD-JONES nimmt an, daß unzählige Libellen ziellos auf den Indischen Ozean hinauswandern und dort umkommen. Diese Wanderungen sollen nicht mit Winden zusammenhängen, denn er sah vielfach auf See auf der Strecke Singapore—Thursday-Inseln und Java—Cocosinseln Libellen bei völliger Windstille fliegen.

WILLIAMS (1929) berichtet über einen Wanderzug von *Pantala flavescens*, der im Nordostbezirk von Südwestafrika stattfand.

Tholymis tillarga FAB. wurde von MCLACHLAN (1872/73) im April und Mai 1856 in der chinesischen See wandernd beobachtet. Diese Art ist ebenfalls in weiten Teilen der tropischen Welt verbreitet und die Wanderungen bieten eine gute Erklärung ihrer Verbreitung.

Hemicordulia tau SELYS soll nach TILLYARD (1917) in Australien vielfach wandern: „... occasionally swarms in like manner, and appears to travel a long distance, though not yet recorded at sea. It has, however recently colonized Tasmania, across a strait two hundred miles wide!“

5. Wanderungen verschiedener meist unbestimmter Arten in außereuropäischen Ländern.

Ägypten. Nach EIMER (1880 u. 1882) beobachtete KLUNZINGER im März 1875 in der ägyptischen Wüste bei Koseir Züge einer *Aeschna*-Art. Die Libellen flogen bei Einbruch der Dämmerung eine Stunde lang nach Süden oder Südwesten. „Die Veranlassung war offenbar das Aufsuchen eines Wassers, wahrscheinlich zum Zwecke der Eiablage in demselben.“

Nach WILLIAMS (1929) erschienen im März 1916 an der ägyptischen Küste bei El Solloum Libellenschwärme, die von der See her landeinwärts flogen. Sie kamen vielleicht über das Mittelmeer?

Nach WILLIAMS (1924) beobachtete R. E. MOREAU am 15. IV. 1923 in der Wüste südwestlich von Alexandria Libellenzüge. Sie flogen mit dem Südostwind und waren in solchen Mengen, daß der Beobachter ins Haus flüchten mußte. „The insects were flying from a height of about three feet above the ground to above the level of the one-story house, say to a height of about 15 feet, and the whole width of the flight was not more than about 20 yards.“ Die Dauer des Fluges war eine Stunde. Es handelte sich um mehrere Arten, wahrscheinlich *Anax parthenope* und *Crocothemis erythraea*. Sie kamen vielleicht von den 50 Meilen entfernten Salzseen des Wadi Natrum oder noch weiter südlich von der Birket

Fayoum. Am Tage der Wanderung war es ungewöhnlich heiß, Maximum 32° gegen 21° am Vortage. Der Wind wehte nur an diesem Tage aus SO, sonst regelmäßig aus N oder NNW. Diese klimatischen Daten sind sehr wichtig, können aber vorläufig nach dieser vereinzelter Beobachtung uns noch keinen Aufschluß über die Entstehung dieser Wanderung geben.

Nordsudan. Aus Kareima berichtet WILLIAMS (1929) über einige Wanderungen vom September 1927 und Juni 1928. Um Weihnachten 1928 flogen Libellenschwärme von SW nach NO. Es handelt sich wahrscheinlich um *Hemianax ephippiger* oder *Pantala flavescens*.

Ostafrika. Nach WILLIAMS (1929) erfolgte Ende April 1928 bei Serere, Teso District, Ostprovinz von Uganda, eine Libellenwanderung nach Südosten. Am 31. XII. 1928 und 1. I. 1929 waren bei Kondora Irangi, Tanganjika, nachmittags von 4—6 Uhr große Libellenflüge gegen Westen bei Ostwind. Es handelte sich vielleicht um *Pantala flavescens*.

Baludschistan. Über Quetta erfolgte im Herbst 1913 ein vierstündiger Flug von Norden nach Süden. WILLIAMS (1929).

China. TULLOCH (1929) beobachtete, daß bei Hong-Kong an heißen Tagen unmittelbar vor Monsunen sich Libellen in großen Schwärmen zusammenscharten. Er glaubt, daß Barometerschwankungen einen großen Einfluß auf die Wanderungen haben.

Nordamerika. TORREY (1880) berichtet, daß am 2. VI. 1879 bei Weymouth Mass. den ganzen Tag lang Libellen nach Westen zogen. Ebenso erfolgten dort Wanderungen am 24. V. 1880.

Über die großen, aus Schmetterlingen und Libellen gemischten Wanderzüge, die an der Nordküste Nordamerikas regelmäßig im Herbst erfolgen, siehe weiter S. 155. Es wurden dabei folgende Libellenarten festgestellt: *Anax junius*, *Libellula pulchella*, *Tramea lacerata*, *Aeschna eremita*, *Epiaeschna heros*, *Libellula semifasciata*, *Celithemis elisa*, *Pachydiplax longipennis*, *Sympetrum rudicundulum*.

Brit.-Honduras. Im August oder September 1893 fanden nach WILLIAMS (1929) bei Punta Garda große Libellenzüge statt.

Argentinien. HAYWARD (1927) berichtet von Villa Anna, Provinz Santa Fé, daß am 10. III. 1927 eine unbekannte Libelle bei Windstille und leichtem Regen nach Norden zog.

Sarawak. Nach SHELFORD (1903) erschien ein Libellenschwarm im Januar an Bord eines Schiffes 50 Meilen westlich der Insel St. Pierre.

Brit.-Guiana. Anfangs August 1897 flog bei Berbice ein großer Libellenschwarm nach Nordosten. Es soll sich um eine *Libellula* spez. gehandelt haben (PATON 1929).

Ostasiatische Meere. FRAUENFELD (1867) berichtet von zahlreichen Libellen verschiedener Arten, die auf der „Novara“-Expedition auf den Meeren Chinas und der Sundainseln angetroffen wurden.

6. Die Voraussetzungen für die Entstehung von Libellenwanderungen (speziell von *Libellula quadrimaculata*).

Weitaus die meisten Wanderungen von *Libellula quadrimaculata* finden zwischen Mitte Mai und Mitte Juni statt, vom Monat Juli sind nur sehr wenige Wanderungen bekannt, von später keine einzige mehr. Diese Tatsache findet eine sehr einfache Erklärung: Es wandern nämlich stets nur völlig frisch geschlüpfte Imagines. Dies wird von vielen Beobachtern

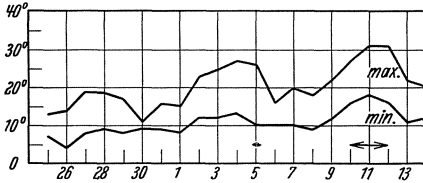


Abb. 16. Diagramm der Maximum- und Minimumtemperaturen vom 25. Mai bis 14. Juni in Belgien. \longleftrightarrow bezeichnet die Tage, an denen Libellenwanderungen stattfanden.

ausdrücklich hervorgehoben, z. B. BLASIUS, FEDERLEY, BARTENEF und ist an dem eigentümlichen Silberglanz der Flügel sehr leicht festzustellen. In einem einzigen Falle, bei HAGEN (1861), wurde der Ursprung eines Zuges in einem Teiche, in dem gerade die Imagines schlüpften, nachgewiesen.

Wie ist nun zu erklären, daß nur in seltenen Fällen die frisch geschlüpfte Tiere in Schwärmen wandern? Die Voraussetzung für die Formation eines Zuges ist offenbar die Anwesenheit sehr vieler Individuen, die im selben Alter stehen, d. h. die gleichzeitig schlüpfen. Die Erfüllung dieser Voraussetzungen ist an eine ganz bestimmte Klimakonstellation gebunden: Wenn im Frühjahr im April oder Mai längere Zeit sehr kaltes Wetter ist, wird das Schlüpfen der Imagines hinausgeschoben. Tritt dann plötzlich einige Tage lang sehr warme Witterung ein, so kommen gleich-

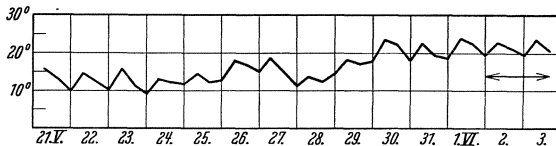


Abb. 17. Diagramm der dreimaligen (8^h, 14^h, 20^h) täglichen Temperaturmessungen vom 21. Mai bis 3. Juni 1897 in Hamburg. Libellenwanderungen sind als Doppelpfeil angedeutet.

zeitig alle die Tiere zum Schlüpfen, deren Metamorphose sich normalerweise über einen längeren Zeitraum verteilt. Es findet dann ein gleichzeitiges Massenschlüpfen statt, welches die Voraussetzung für die Bildung von Wanderschwärmen darstellt. Die Richtigkeit dieser Ableitung kann an einer Reihe von Beispielen erwiesen werden.

WEISSENBORN erklärt die Libellenwanderungen bei Weimar am 30. und 31. Mai 1839 folgendermaßen: Bis zum 21. Mai verursachten starke Regen Überschwemmungen, dadurch gelangten die Larven in seichtes Wasser. Vom 21.—29. Mai wurde es sehr heiß, hierdurch wurde die durch die Regenperiode aufgehaltene Metamorphose vollendet.

LANCASTER erwähnt folgende Meinung eines anderen Autoren: April

und Mai 1900 war in Belgien sehr kalt. Bei der ersten Hitze anfangs Juni schlüpfen gleichzeitig sehr viele Tiere. Dies läßt sich sehr klar von einem Klimadiagramm ablesen: Bis 1. Mai bewegten sich die Maximaltemperaturen um 14° , dann erfolgte die Wanderung nach drei heißen Tagen am 5. Mai und wiederum an ganz ausnahmsweise heißen Tagen vom 10. bis 12. Juni, während vom 6.—9. Juni bei viel niedrigeren Temperaturen keine Wanderung war (vgl. Abb. 16).

Die Wanderungen zwischen Ems- und Elbemündung anfangs Juni

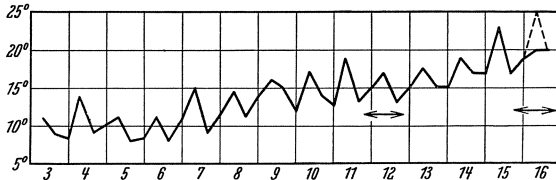


Abb. 18. Diagramm der dreimaligen (7^h , 14^h , 21^h) täglichen Temperaturmessungen in Hangö (Finnland) vom 3.—16. Juni 1906. Tage mit Libellenwanderungen sind mit Doppelpfeilen bezeichnet.

1897 fanden bei folgender Klimakonstellation statt: Vom 21.—29. Mai bewegten sich die Temperaturen zwischen 10 und 18° , vom 30. Mai ab plötzlich zwischen 19 und 24° . Nach drei warmen Tagen setzte dann die Wanderung ein (vgl. Abb. 17).

Betreffs der Wanderungen in Finnland 1906 (FEDERLEY) können aus einem Klimadiagramm (Abb. 18) folgende Schlüsse gezogen werden: Bis zum 6. Juni herrschte sehr kalte Witterung, dann stieg die Temperatur plötzlich und konstant an und nach 5 Tagen setzte am 12. Juni eine Wan-

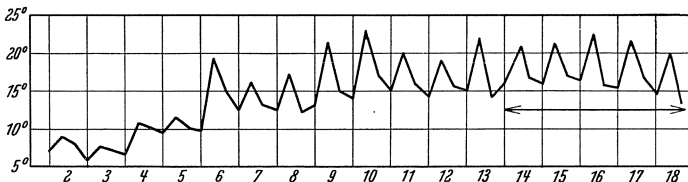


Abb. 19. Diagramm der dreimaligen (7^h , 14^h , 21^h) täglichen Temperaturmessungen in Troppau vom 2.—18. Mai 1925. Libellenwanderungen sind mit einem Doppelpfeil bezeichnet.

derung ein. Am 16. Juni fand wiederum eine Wanderung statt an einem ganz besonders heißen Tage. (Dies kommt im Diagramm deshalb nicht zum Ausdruck, weil an dem 20 km entfernten Orte Hangö, wo die Temperaturmessungen ausgeführt wurden, mittags durch ein Gewitter die Temperaturen erniedrigt waren.)

Der Libellenflug in Troppau 1925 (KÖHLER) ereignete sich unter folgenden Klimaverhältnissen: Nach kaltem Wetter anfangs Mai folgten vom 6. Mai ab eine Reihe warmer Tage und nach 6 Tagen begann eine Libellenwanderung vom 14.—18. Mai (Abb. 19).

Kolosov (1916) beschreibt das Wetter, das zur Zeit der Libellenflüge

in Polen bei Novaje Alexandrije im Juni 1914 geherrscht hat, folgendermaßen: Bis 7. Juni herrschte schlechtes Wetter, starke Regen, Bewölkung, hierdurch war das Schlüpfen der Imagines verzögert worden. Am 8. und 9. Juni fand vormittags bei wolkenlosem Himmel Massenschlüpfen statt und am 10. setzte die Wanderung ein. Über die Temperaturverhältnisse in Leningrad siehe Abb. 20.

Alle bisher gebrachten Tatsachen bezogen sich auf *Libellula quadrimaculata*. Die von EIMER beschriebene gemischte Wanderung von Syrphiden und *Sympetrum scoticum* im



Abb. 20. Diagramm der Maximaltemperaturen in Leningrad vom 15.—30. Juni 1914. Die Wanderperiode von Libellen ist durch einen Doppelpfeil bezeichnet.

Engadin anfangs September 1880 fand unter sehr ähnlichen Klimaverhältnissen statt: Vom 15.—31. August herrschte trübes Wetter mit viel Regen, vom 1.—4. September warmes sonniges Wetter, am 2. begann die Wanderung (vgl. S. 159).

So läßt sich die oben entwickelte Theorie über die klimatischen Voraussetzungen für das Entstehen von Libellenwanderungen in wenigstens 7 Fällen ganz exakt beweisen. Hier ist jedoch noch eine weitere Voraussetzung für den Eintritt von Wanderungen hervorzuheben: Libellen wandern nur bei sehr warmen Temperaturen. Der Anstieg der Temperatur, der nach kaltem Wetter zu einem Massenschlüpfen führt, ist außerdem eine notwendige Voraussetzung für die Wanderung selbst. Aus den Diagrammen (Abb. 16—20) ist sehr klar zu erkennen, daß die Wanderungen immer an warmen Tagen stattfinden und bei Einsetzen von kaltem Wetter sofort aufhören (besonders klar zu sehen in Belgien 1900, Abb. 16, und Leningrad 1914, Abb. 20). Besonders auffallend sind die Fälle in Finnland 1906 (Abb. 18) und Belgien 1900 (Abb. 16), in denen Wanderungen erneut nach einigen Tagen bei abnorm hohen Temperaturen wieder einsetzten (in Belgien bis 31°). Es sind hier noch zwei weitere Beispiele anzuführen von Wanderungen bei für die Gegend und Jahreszeit ungewöhnlicher Hitze: Finnland 1907, bis 27°, Petersburg 1914, bis 26° (Abb. 20).

Zusammenfassend läßt sich somit über die Voraussetzungen für den Eintritt von Libellenwanderungen folgendes aussagen:

1. Es wandern nur frisch geschlüpfte Tiere (bei *L. quadrimaculata*).
2. Wanderungen finden nur bei Temperaturmaximen statt.
3. Wanderungen geschehen nur nach einer vorausgegangenen Massentwicklung.
4. Ein Massenschlüpfen kommt so zustande, daß nach einer längeren Schlechtwetterperiode im Frühling, während derer das Schlüpfen aufgehalten war, plötzlich eine Reihe sehr warmer Tage die Larven schnell gleichzeitig zum Schlüpfen bringen.

7. Die Beziehung der Flugrichtung zum Winde.

In Abb. 21 sind (nach einer Methode von WILLIAMS, vgl. S. 201) alle von Libellen in der Literatur vorliegenden Fälle, in denen gleichzeitig die Flugrichtung und die Windrichtung während des Fluges angegeben ist, eingetragen. Hieraus ergibt sich, daß von 23 Daten in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle, nämlich 15mal, die Libellen *gegen* den Wind zogen, in 5 Fällen mit dem Wind und in nur 3 Fällen in einer diagonalen Richtung. Damit ist eine klare Abhängigkeit der Flugrichtung von der Windrichtung festgestellt: Die Libellen fliegen auf ihren Wanderzügen meist gegen den Wind.

Noch deutlicher wird das Resultat, wenn wir den Wert und die Zuverlässigkeit der einzelnen Beobachtungen aneinander abwägen. In allen eingehend beobachteten Fällen, nämlich bei LANCASTER (1900), CORNELIUS (1862), KÖHLER (1927), FEDERLEY (1908), zogen die Libellen *gegen* den Wind¹. Diese Tatsache wird in vielen Fällen ausdrücklich hervorgehoben. KUWERT (1873) schreibt z. B.: „Die Luft war sehr schwül und drückend heiß. Der starke Wind drückte die Tiere stoßweise beinahe zur Erde. Sonst ging die Reise ohne Unterbrechung vorwärts gegen den Wind.“ Besonders deutlich ist die Erscheinung beim großen Libellenzug in Belgien im Juni 1900. Am 5. Juni zogen die Tiere an vielen weit auseinander gelegenen Orten gegen den Wind ungefähr nach Nordwesten, dagegen vom 10. Juni ab gegen den jetzt wehenden Südost. VIEWEG (1897) schreibt: „Es scheint der Wind auf die Wanderungen von Einfluß zu sein. Die Tiere flogen gegen denselben, doch nicht die Längsachse ihres Körpers der Windrichtung parallel, sondern zu diesem etwas schräg gestellt.“ Zwei in den Alpen von EIMER (1800) und PRELL (1925) beobachtete Insektenwanderungen, die von Libellen (*Sympetrum*-Arten), Fliegen und Schmetterlingen zusammengesetzt waren, fanden ebenfalls gegen sehr starken Wind statt.

Gegenüber diesen gut beobachteten Flügen gegen den Wind sind die fünf Fälle, in denen die Libellen als mit dem Winde fliegend beschrieben werden, wenig verbürgt und zuverlässig (abgesehen von HAGEN 1861). Das gleiche gilt für die drei Fälle, in denen Wind- und Flugrichtung nicht übereinstimmten.

Für die Untersuchung des Zusammenhanges von Wind- und Flugrichtung können leider zwei sehr wichtige Fälle nicht herangezogen werden. Aus den zahlreichen Angaben von VAN BEMMELEN (1857) über den Libellenflug in Holland im Jahre 1855 können keine Schlüsse gezogen wer-

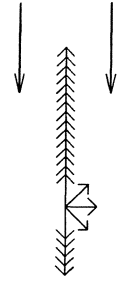


Abb. 21. Schematische Darstellung der Beziehung von Windrichtung (große Pfeile) und Flugrichtung der Libellen. Jeder Pfeilkopf bedeutet eine gesonderte Wanderung.

¹ Auch bei GRASSÉ 1932, vgl. Anm. 1, S. 64.

den, da die Windrichtung nicht während des Fluges an Ort und Stelle untersucht wurde. Aus elf Angaben kann keinerlei Beziehung von Wind- und Flugrichtung erkannt werden. In den großen Libellenflügen im Frühjahr 1914 in Rußland waren nach BARTENEV keine Beziehungen zwischen Wind- und Flugrichtung festzustellen. Allerdings verliert dieses negative Ergebnis damit an Bedeutung, daß an keinem Ort gleichzeitig während der Wanderung beide Richtungen bestimmt wurden. Jedoch glaubt BARTENEV, daß tatsächlich kein direkter Zusammenhang existierte. Die Flugrichtung soll vielfach an einem Ort während der ganzen Periode der Wanderungen sehr konstant gewesen sein, während die Windrichtung wechselte. Dagegen glaubt BARTENEV einen indirekten Zusammenhang in der gemeinsamen Abhängigkeit von einem dritten Faktor, nämlich vom Barometerdruck, gefunden zu haben: Die Libellen sollen stets von „hoch“ nach „tief“ wandern. Das von BARTENEV vorgebrachte Beweismaterial ist jedoch für einen solchen Schluß durchaus ungenügend. Da direkte Beobachtungen während der Zeit der Flüge fehlen, können aus den Angaben aus Rußland 1914 keinerlei Schlüsse über die Beziehung von Wind- und Flugrichtung gezogen werden.

Als Resultat aus der Untersuchung des gesamten vorliegenden Materials kann somit festgestellt werden:

1. *Die Libellenwanderungen erfolgen gegen den Wind.*
2. *Es existieren keine gut verbürgten Ausnahmen von dieser Regel.*
3. *Damit ist ein sehr exakter Beweis dafür geliefert, daß die Wanderungen der Libellen aktive Flüge darstellen.*

Über die Mechanik der Orientierung zum Winde bei fliegenden Insekten wird im Zusammenhang im allgemeinen Teil S. 203 berichtet werden.

III. Die Wanderungen der Schmetterlinge (*Lepidoptera*).

A. Imagines.

Schmetterlingswanderungen sind in vielen Gebieten der Erde eine wohlbekannte und regelmäßig auftretende Erscheinung. Es existiert hierüber bereits eine sehr umfangreiche Literatur, die nur leider größtenteils an sehr schwer zugänglichen Orten vergraben ist. Als meine Materialsammlung bereits abgeschlossen war, erschien das Buch von C. B. WILLIAMS, *Migration of Butterflies*, Edinburgh 1930. Hier sind auf 473 Seiten die Wanderungen der Schmetterlings- Imagines, mit besonderer Berücksichtigung der Tagfalter, in überaus vielseitiger, gründlicher und systematischer Weise bearbeitet. Nur wer selbst einen großen Teil der Literatur sich mühsam zusammengesucht hat, kann ermessen, welche Arbeitsleistung allein in der Materialsammlung steckt. An dem Umfang dieses bereits sehr konzentriert geschriebenen Buches ist zu verstehen, daß im Rahmen unserer Arbeit eine einigermaßen erschöpfende Behandlung der Schmetterlingswanderungen ganz unmöglich ist. Die Exi-

stanz dieses Buches macht diese Aufgabe auch überflüssig und gibt eine Möglichkeit, das Wesentlichste sehr konzentriert darzustellen. Dies gilt namentlich für den speziellen systematischen Teil. WILLIAMS verzeichnet auf etwa 230 Seiten in der Reihenfolge des Schmetterlingssystemes in knapper Form jede einzelne beobachtete Falterwanderung. Dieser Teil wurde von mir in eine 9 Seiten umfassende Tabelle zusammengezogen. Es folgt dann eine monographische Darstellung der wichtigsten Wanderer. Schmetterlingszüge sind vielfach aus mehreren Arten gemischt. Infolgedessen würde die Kenntnis der Wanderungen jeder einzelnen Art noch kein vollständiges Bild geben und es ergibt sich die Notwendigkeit, sie auch nach regionalen Gesichtspunkten zu betrachten.

Wenn auch das Buch von WILLIAMS vielfach herangezogen wurde, so beruht doch die gesamte Darstellung auf eigener Kenntnis und Bearbeitung des Materials. Im Literaturverzeichnis sind im wesentlichen nur die von mir eingesehenen Quellen angegeben, die sich speziell mit Schmetterlingswanderungen beschäftigen. Ein wesentlich ausführlicheres Verzeichnis bringt WILLIAMS.

I. Tabellarische Übersicht über das Vorkommen von Wanderungen bei Schmetterlingen.¹

Papilionidae.

<i>Papilio machaon</i> L.	Italien, Irak	2	unsichere Daten, 1900 Einwanderung in England?	MAROTT 1880, WILLIAMS 1929b
<i>Papilio podarvirius</i> L.	Helgoland	1	1 Exemplar	GAETKE 1891
<i>Papilio troilus</i> L.	Erie-See U.S.A.	1	Begleiter von <i>Danais plexippus</i>	SAVERNER 1908
<i>Papilio cressiphontes</i> CRAM.	Erie-See U.S.A.	1	Begleiter von <i>Danais plexippus</i>	SAVERNER 1908
<i>Papilio philenor</i> L.	Oststaaten U.S.A.	—	soll im Frühling von Süden einwandern	WILLIAMS 1930c
<i>Papilio philolaus</i> BOISD.	Britisch Honduras	1		WILLIAMS 1930b
<i>Papilio hector</i> LINN.	Ceylon, Südindien	9	zus. mit anderen Arten, vgl. S. 114	WILLIAMS 1927b u. andere
<i>Papilio jason</i> LINN.	Ceylon	2	zus. mit anderen Arten	MANDERS 1904 u. andere
<i>Papilio polytes</i> LINN.	Ceylon, Siam	9	zus. m. <i>Catopsilia, Appias, Danais</i> usw.	WILLIAMS 1927b; GODFREY 1927
<i>Papilio crino</i> F.	Ceylon	7	zus. mit <i>Catopsilia, Appias, Danais, Euploea</i> , auch Alleinflüge	ORMISTON 1918; WILLIAMS 1927b, 1929b u. andere
<i>Papilio agamemnon</i> L.	Ceylon	2	zus. mit <i>Catopsilia, Appias, Danais</i>	ORMISTON 1918; WILLIAMS 1929b
<i>Papilio demoleus</i> L.	Ceylon, Südindien	13	zus. mit <i>Catopsilia, Appias, Danais</i> und vielen anderen Arten	WILLIAMS 1927b u. andere
<i>Papilio aristolochiae</i> F.	Ceylon, Indien	3	zus. mit anderen Arten	WILLIAMS 1927b; WALL 1921
<i>Papilio nomias</i> ESP.	Ceylon	2	zus. mit anderen Arten	DANIEL 1908 u. andere
<i>Papilio antiphates pompihius</i> FAB.	Siam	1	zus. mit <i>Catopsilia, Appias</i>	GODFREY 1927
<i>Papilio fuscus indicatus</i> BUTL.	Neu Guinea	1	zus. m. <i>Euploea, Pieris, Libythea</i> usw.	OLIFF 1889

Pieridae.

<i>Catopsilia florella</i> F.	Süd- u. Ostafrika, Ägypten	54	wandert regelmäßig, Darstell. S. 83	WILLIAMS 1925—1930 u. viel. a.
<i>Catopsilia semmae</i> L.	U.S.A., Guiana, Argentinien	44	wandert regelmäßig, Darstell. S. 84	SHANNON 1916; HAYWARD 1925 und andere [u. a.]
<i>Catopsilia statira</i> CRAM.	Mittelamerika, Brasilien	17	wandert regelmäßig, Darstell. S. 84	WILLIAMS 1917, 1919, 1920, 1923
<i>Catopsilia argante</i> F.	Mittelamerika, Brasilien	5	zus. mit <i>C. semmae, statira</i> u. a. Arten	CLARK 1923; CLEARE 1929 u. a.
<i>Catopsilia trite</i> L.	Brasilien	2	unbestimmte Angaben	MAY 1924
<i>Catopsilia philaetae</i> L.	Venezuela, Brit. Guiana	1	zus. mit <i>C. statira</i>	CLARK 1903; CLEARE 1929
<i>Catopsilia boisduvalii</i> FLDR.	Costa Rica	1	zus. mit <i>C. statira</i>	WILLIAMS 1923
<i>Catopsilia cyprius</i> FAB.	Argentinien	1	zus. mit <i>Precis lavinia</i> u. and. Arten	HAYWARD 1928
<i>Catopsilia</i> sp. in Amerika	Mittelamerika, Guiana, Trinidad	51	meist wohl <i>C. semmae</i> und <i>C. statira</i>	WILLIAMS, 1917, 1920; CLEARE 1921 und 1929

<i>Catopsilia pyranthe</i> L. <i>Catopsilia pomona</i> F.	Ceylon, Indien Ceylon, Indien, Siam, Sundainseln	21 wandert regelmäßig, Darstell. S. 85 24 wandert regelmäßig, Darstell. S. 85	MANDERS 1904; WILLIAMS 1927 b PIEPERS 1891, 1897; WILLIAMS 1927 b
<i>Catopsilia crocale</i> CRAM. <i>Catopsilia</i> sp. in Asien	Ceylon, Südindien, Siam Ceylon, Indien, Sunda- inseln	27 wandert regelmäßig, Darstell. S. 85 50 meist wohl <i>C. pyranthe</i> , <i>pomona</i> , <i>crocale</i>	WILLIAMS 1927 b; GODFREY 1927 PIEPERS 1891; WILLIAMS 1927 b
<i>Delias nigrina</i> F. <i>Delias harpalyce</i> DON. <i>Delias ninus</i> WALL. } <i>Delias pyramus</i> WALL. }	Australien Australien, Victoria Selangor (Halbinsel Malaka)	Daten fehlen alphäufig im Frühling? E → N wandern zus. mit anderen Arten	OLIFF 1889 WILLIAMS 1929 b POULTON 1921 und 1922 a
<i>Delias aglaia</i> L. <i>Belenois severina</i> CR. <i>Belenois mesentina</i> CR.	Halbinsel Malaka Ost- u. Südafrika, Kongo Ost- u. Südafrika, Indien, Syrien, Ägypten	3 wandert regelmäßig, Darstell. S. 86 14 wandert regelmäßig, Darstell. S. 86 44	LE CERF 1912; CARDON 1927 WILLIAMS 1928, 1930 b und and. WILLIAMS 1927 a, 1928, 1929 b, 1930 a und b
<i>Belenois zochahia</i> BDV. <i>Belenois gidica</i> GODT. <i>Belenois subeida</i> <i>Belenois solitucus</i> <i>Belenois</i> sp. in Afrika <i>Belenois java teutomia</i> F.	Südafrika Kapland, Kenia Kenia Uganda Ost- und Südafrika Ostaustralien	1 zus. m. <i>Pieris charina</i> , <i>gidica</i> , <i>severina</i> 4 wie <i>B. zochahia</i> , auch Alleinflüge 1 zus. mit <i>Pinacopteryx</i> sp. 34 meist wohl <i>B. severina</i> u. <i>B. mesentina</i> 14 wandert regelmäßig v. Nov.—Jan. (?) Darstellung S. 87	TRIMEN 1889 TRIMEN 1889; ANDREWES 1922 WILLIAMS 1930 a WILLIAMS 1930 b WILLIAMS 1930 a und b WATERHOUSE u. LYELL 1914 u. a.
<i>Pinacopteryx charina</i> BDV. <i>Pinacopteryx</i> sp. <i>Appias albina</i> BDV. <i>Appias albina darada</i> FIELD. <i>Appias paulina</i> CR. <i>Appias paulina</i> EGA. <i>Appias libythea</i> F. <i>Appias</i> sp. <i>Appias lalage</i> DBL. <i>Appias drusilia</i> CR. <i>Catophaaga jacquinioti</i> WAL. <i>Huphina nerissa</i> F. <i>Pieris brassicae</i> L.	Kapland Uganda Ceylon, Südindien Siam Ceylon Queensland Ceylon Ceylon Indien, Darjeeling Brit. Guiana, Costa Rica Samoa Ceylon Mitteluropa, England Himalaya	2 zus. mit <i>B. severina</i> <i>gidica</i> , <i>zochahia</i> 1 10 zus. mit vielen anderen Arten, s. S. 114 5 große Züge 13 zus. mit vielen anderen Arten, s. S. 114 1 zus. mit <i>C. crocale</i> und <i>C. pomona</i> zus. mit anderen Arten 5 zus. mit <i>Catopsilia</i> 1 große Züge 1 1 zus. mit vielen anderen Arten 84 wandert häufig, Darstellung S. 88 8 zus. mit anderen Arten	TRIMEN 1889 WILLIAMS 1927 b WILLIAMS 1927 b u. and. GODFREY 1927 und 1928 WILLIAMS 1927 b, 1929 b u. and. WILLIAMS 1929 b ORMISTON 1918 WILLIAMS 1927 b WILLIAMS 1928 CLEARE 1929; GILLOT 1924 HOPKINS 1927 WILLIAMS 1927 b sehr viele, z. B. SELZER 1918 WILLIAMS 1928

1 Die 3. Spalte bedeutet die Zahl der beobachteten Wanderungen.

Pieridae (Fortsetzung).

<i>Pieris rapae</i> L.	England, Mitteleuropa	25	oft zusammen mit <i>P. brassicae</i>	sehr viele
<i>Pieris napi</i> L.	Japan	1	zus. mit <i>D. plexippus</i>	PRYER 1888
<i>Pieris</i> sp.	Long Island U.S.A.	1	zus. mit <i>P. brassicae</i>	SHANNON 1917
<i>Pieris monuste</i> L.	England, Schweiz	3	meist wohl <i>P. brassicae</i>	THORNCROFT 1865; FICKE 1884
<i>Aporia crataegi</i> L.	Europa	7	große Züge. Darstellung S. 91	STIRLING 1923; BALL-STONE 1928; CLEARE 1921
<i>Pontia daphidice</i> L.	Florida, Mittelamerika, Argentinien	15	große Züge	SCHWEPPEBURG 1917; BARRET 1914
<i>Pontia helice</i> L.	Mitteleuropa, Sizilien	6	große Züge	BELL-MARLEY 1901; KONAKOV 1926
<i>Mylothris rüppelli</i> KOCH	Rußland, Natal	3	große Züge	WILLIAMS 1929b, 1930b
<i>Terias hecabe</i> L.	Südafrika	2	zus. mit <i>B. severina</i>	WILLIAMS 1930b
<i>Terias lisa</i> BDV u. LEC.	Tanganjika	2	zus. mit anderen Arten	WALL 1921; WILLIAMS 1927b
<i>Terias deva</i> DBL.	Ceylon, Indien	2	Einwanderung v. amerik. Festland	JONES 1859, 1875
<i>Terias desjardinsi</i> BDV.	Bermuda	4	zus. mit vielen anderen Arten	HAYWARD 1925a
<i>Terias marshalli</i> BUTL.	Argentinien	1	über See 150 Meilen von der Küste	WILLIAMS 1930b
<i>Terias senegalensis</i> BDV.	nahe den Kapverden	1	zus. mit <i>B. severina</i>	WILLIAMS 1928
<i>Terias smitax</i> DON.	Uganda	1	ab 20. XII. 1928 5—6 Wochen lang	WILLIAMS 1929b
<i>Kricogonia castalia</i> FAB.	Tanganjika, Amani	1	kleine dünne Züge	WATERHOUSE 1914; WILLIAMS 1929b
<i>Colias crocea</i> FOURC. syn. <i>edusa</i>	Australien, Neusüdwales, Viktorien	2	zus. mit <i>C. semae</i>	PLAXTON 1891; WOLCOTT 1927
<i>Colias hyale</i> L.	Jamaica, Haiti	7	Einwanderung regelmäßig von Süden ? Mittelmeergebiet	MORRIS 1922; MALDEN 1877 u. a.
<i>Colias lesbia</i> F.	England, Frankreich	1	wie <i>C. crocea</i>	MALDEN 1877
<i>Colias philodice</i> GODT.	England	3	zus. mit <i>Catopsilia, Danaüs</i> usw.	HAYWARD 1925a, 1928
<i>Colias fieldi</i> MEN.	Argentinien (U.S.A.)	3	zus. mit anderen Arten	SHANNON 1917
<i>Colias eurymus eurytheme</i>	Ontario, Long Island	2	zus. mit anderen Arten	WILLIAMS 1928, 1930b
<i>Gonepteryx maerula</i> FAB.	Himalaya, Indien	1	zus. mit <i>D. plexippus, V. cardui</i>	WILLIAMS 1930c
<i>Teracobus faustus</i> OLIVIER	Canada	3	zus. mit <i>C. semae</i>	WILLIAMS 1930b; BOX 1930
<i>Teracobus amatus</i> F.	Mittelamerika	4	zur See 5 Meilen vom Land zus. mit anderen Arten	PEILE 1924; WILLIAMS 1925
<i>Inias pyrene cingalensis</i> MOORE	Persien	1	zus. mit <i>C. crocea</i> und <i>A. paulina</i>	GREEN 1906
<i>Hebomoia glaucippe</i> L.	Indien	4	zus. mit <i>C. crocea</i> und <i>A. paulina</i>	WILLIAMS 1927b; ORMISTON 1918
<i>Nepheronia ceylonica</i> FLDR.	Ceylon, Südindien	1	zus. m. <i>Catopsilia, Appias, Terias</i> usw.	WILLIAMS 1927b

Danainae.

	Kanada, (U.S.A.)		wandert regelmäßig, Darstellung S. 92.	sehr viele Angaben
<i>Danaüs pterippus</i> L.	Indien	3	zus. mit anderen Arten	WILLIAMS 1927 b
<i>Danaüs erippus</i> CR.	Argentinien	2	zus. mit <i>Catopsilia</i> , <i>D. gilippus</i> usw.	HAYWARD 1925 a und 1928
<i>Danaüs gilippus</i> CR.	Argentinien	2	zus. mit <i>Catopsilia</i> , <i>D. erippus</i> usw.	HAYWARD 1925 a und 1928
<i>Danaüs chrysiippus</i> L. <i>dorippus</i> KLUG	Ägypten? Tanganjika		bei Amani zus. mit <i>B. severina</i>	WILLIAMS 1930 b
<i>Danaüs chrysiippus petilia</i> STOLL.	Australien			WILLIAMS 1930 b
<i>Danaüs affinis</i> F.	Australien	1	zus. mit <i>P. polytes</i> , <i>C. crocale</i> usw.	WILLIAMS 1930 b
<i>Danaüs similiis persimilis</i> MOORE	Siam			GODFREY 1927
<i>Tirumala limniace</i> CR.	Ceylon, Südindien	6	zus. mit <i>C. crocale</i> u. anderen Arten	ÜTZEL 1912; WILLIAMS 1927 b
<i>Tirumala septentrionalis</i> BTLR.	Ceylon, Südindien, Burma	6	zus. mit vielen anderen Arten	WILLIAMS 1927 b, 1928, 1930 b
<i>Paranica aglea</i> CR.	Ceylon, Südindien	3	zus. mit <i>C. crocale</i> , <i>pyranthe</i> und anderen Arten	DANIEL 1908; WILLIAMS 1927 b
<i>Euploea core</i> CR.	Indien	8	anscheinend regelmäßige Wanderungen	ARTKEN 1898; WILLIAMS 1927 b
<i>Euploea core asela</i> MOORE	Ceylon	12	regelmäßig zus. mit anderen Arten. Darstellung S. 114	WILLIAMS 1927 b; MANDERS 1904
<i>Euploea diocletianus</i> F.	Sumatra	1	zus. mit <i>Euploea buxtoni</i>	PIEPERS 1891
<i>Euploea diocletianus lowi</i> BTLR.	Sarawak	1	zus. mit <i>Cirrochroa emalea</i>	MOULTON 1915
<i>Euploea modesta buxtoni</i> MOORE	Sumatra, Burma	2	zus. mit <i>D. septentrionalis</i>	PIEPERS 1891; WILLIAMS 1930 b
<i>Euploea leucostictus</i> GMEL.	Java	1		PIEPERS 1891
<i>Euploea coreta montana</i> FLDR.	Ceylon	6	zus. mit vielen anderen Arten. Darstellung S. 114	ÜTZEL 1912; WILLIAMS 1927 b
<i>Euploea collari sinhalae</i> MOORE	Ceylon	2	zus. mit vielen anderen Arten	WILLIAMS 1927 b
<i>Euploea schmelzi</i> H.-S.	Samoa	1	flogen über See zwischen Inseln	HOPKINS 1927
<i>Euploea mulciber</i> CRAM.	Burma, Siam	2	zus. mit <i>Euploea</i> , <i>Catopsilia</i> usw.	WILLIAMS 1930 b; GODFREY 1927
<i>Euploea crameri bremeri</i> FLDR.				
<i>Euploea deione menetriesi</i> FLDR.				
<i>Euploea midamus brahma</i> MOORE	Burma	1	zus. mit <i>E. modesta</i> und <i>mulciber</i> , <i>D. septentrionalis</i>	WILLIAMS 1930 b
<i>Euploea khugii crassa</i> BUTLER				

Nymphalinae.

<i>Dione vanillae</i> L.	Florida, Argentinien	4 Flüge im Herbst	HAYWARD 1925
<i>Euptoieta hortensia</i> BLANCH.	Argentinien	2 zus. mit anderen Arten	HAYWARD 1925 und 1928
<i>Cynthia evota</i> FABR.	Siam	1 zus. mit <i>P. polytes</i> , <i>C. crocale</i> usw.	GODFREY 1927
<i>Cupha placida</i> MOORE	Ceylon	2 zus. mit anderen Arten	WILLIAMS 1927b
<i>Atelta phalantia</i> DRURY	Java, Südpindien, Ceylon, Kenia, Mauritius, Rhodesia,	9 zus. mit vielen anderen Arten. In Mauritius Alleinflüge	WILLIAMS 1927b, 1928, 1929b, 1930b; TULLOCH 1912
<i>Cirrochroa emalea bajadeta</i> MOORE	Sarawak	4 wandert regelmäÙig	SHELFORD 1903; MOULTON 1915
<i>Cirrochroa thias lanka</i> MOORE	Ceylon	2 zus. mit vielen anderen Arten	WILLIAMS 1927b
<i>Precis orithya</i> L.	Südpindien	6 in großen Mengen zus. mit anderen Arten	WILLIAMS 1927b
<i>Precis lavinia</i> CR.	Argentinien	2 zus. mit <i>D. plexippus</i> , Libellen usw. vgl. S. 155	BAYNE 1906; HAYWARD 1925, 1928 SHANNON 1917
<i>Precis lavinia coenia</i> HBN.	Long Island U.S.A.	2 zus. mit <i>Catopsilia</i> , <i>Appias</i> usw. Darstellung S. 114	ORMISTON 1918 DANIEL 1908; WILLIAMS 1927b
<i>Precis atities</i> L.	Ceylon	5 zus. mit vielen anderen Arten, vgl. S. 118	WILLIAMS 1927b; WALL 1921
<i>Precis iphata</i> CR.	Ceylon	1 zus. mit <i>C. crocale</i> und <i>P. polytes</i> usw.	DANIEL 1908
<i>Precis hierta</i> F.	Südpindien, N.W.-Indien	2 zus. mit Libellen, <i>Danais</i> , <i>Catopsilia</i> usw. vgl. S. 118	WILLIAMS 1927b
<i>Precis almama</i> L.	Ceylon	2 zus. mit <i>D. plexippus</i> , Libellen usw. vgl. S. 155	SHANNON 1917
<i>Precis lemonias</i> L.	Südpindien	unbestimmte Angaben	BOWLES 1880; BEHR 1864
<i>Polygonia interrogatoris</i> F. var. <i>jabricii</i> EDW.	Long Island U.S.A.	zus. mit <i>Urania fulgens</i> und <i>Megalura chiron</i>	GILLOT 1924
<i>Eugonia L-album</i> Esp. form <i>j-album</i> Bdv.	Kanada, Californien	8 zus. mit <i>Urania</i> in großen Mengen, regelmäÙige Wanderungen	GILLOT 1924; BELT 1874 u. a.
<i>Megalura marcella</i> und <i>coresia</i> GODT.	Costa Rica	314 wandert regelmäÙig. Darstellung viele	
<i>Megalura chiron</i> F.	Mexiko, Costa Rica, Mittelamerika	28	
<i>Pyrametis cardui</i> L.	Europa, Nordafrika, Kleinasien, Nordamerika		

<i>Pyrametis atalanta</i> L.	England, Kurland, Ost- staaten U.S.A. Long Island	19	regelmäßige Einwanderung in Eng- land vermutet 1 zus. mit <i>D. plexippus</i> , Libellen usw. vgl. S. 155	HEWITSON 1895; SLEVOGT 1910 SHANNON 1917
<i>Vanessa virginiensis</i> DRURY	Schweiz, Böhmen, England England, Long Island	4	Wanderung unsicher Einwanderung in England spora- disch	CORDEAUX 1895; FROHAWK 1929 WILLIAMS 1930c
<i>Vanessa californica</i> Bdv.	pazifisches Nordamerika	8	große Züge [fieldi]	BEHR 1864; WEBSTER 1913
<i>Vanessa cashmirensis</i> MOORE	Himalaya	1	zus. mit <i>Pieris brassicae</i> und <i>Cotias</i>	WILLIAMS 1928
<i>Hypolimnas missippus</i> L.	Atlantik, Südindien, Kenia	7	mehrmals auf offenem Meere an- getroffen	WILLIAMS 1927b und 1930a
<i>Hypolimnas bolina</i> L.	Südindien	6	zus. mit Libellen und vielen anderen Arten	WILLIAMS 1927b
<i>Coccyzucha acheronta</i> FAB.	Br. Guiana, Brasilien	2	zus. mit <i>Catopsilia</i> usw.	MANN 1889; CLEARE 1929
<i>Kalima inachus huegeli</i> KOLL.	Indien	1	wandert regelmäÙig?	WILLIAMS 1930b MANDERS 1904; ORMISTON 1924
<i>Kalima horsfieldi philarchus</i> WESTWOOD	Ceylon			
<i>Cyrestis coctles</i> FABR.	Siam	1	zus. mit <i>Appias albina darada</i>	GODFREY 1927
<i>Ergolis ariadne</i> L.	Ceylon, Südindien	3	zus. mit vielen anderen Arten	DANIEL 1908; WILLIAMS 1927b
<i>Eumica modesta</i> BATES	Mittelamerika	3	in großen Massen	WILLIAMS 1930b
<i>Eumica monima</i> CRAM.	Venezuela	1	zus. mit <i>A. moerula</i> und <i>C. semnae</i> .	BOX 1930
<i>Basilarchia atisippus</i> GODT.	Long Island	1	zus. mit Libellen und <i>D. plexippus</i> . Vgl. S. 155	SHANNON 1917
<i>Neptis eurynome</i> WESTW.	Ceylon	1	zus. mit vielen anderen Arten	WILLIAMS 1927b
<i>Neptis umbah</i> MOORE	Ceylon		zus. mit vielen anderen Arten	WILLIAMS 1927b
<i>Crenis amulia</i> CR.	Kamerun	1	längs der Küste	HOLLAND 1892; WILLIAMS 1930
<i>Crenis natalensis</i> Bdv.	Kenia, Natal	2	zus. mit <i>Ca'opsisia</i>	ROGERS 1912; WILLIAMS 1929b
<i>Crenis boisduvali</i> WALLENGR.	Natal, Tanganjika	4	in sehr großen Mengen	BELL-MARLEY 1904; VOSSELER
<i>Cymothoe caenis</i> DRURY.	Uganda	2	in sehr großen Mengen	POULTON 1929b u. a. [1906
<i>Modusa calidasa</i> MOORE	Ceylon	1	zus. mit vielen anderen Arten	WILLIAMS 1927b
<i>Chlorippe celtis</i> Bdv.	Arkansas U.S.A.	2	in sehr großen Mengen	WEBSTER 1888; HOLZGANG 1888
<i>Acraea violae</i> E.	Ceylon	2	zus. mit vielen anderen Arten. Vgl. S. 114	DANIEL 1908; UZEL 1912
<i>Acraea andromacha</i> F.	Queensland	1		WILLIAMS 1930b
<i>Dynastor darius mardonius</i> SERTZ	Argentinien	1	zus. m. <i>Catopsilia, Danais, Cotias</i> usw.	HAYWARD 1925a
<i>Mechanitis nessaea</i> HUEN.	Brasilien	2		MAY 1924; HANCOCK 1936

Erycinidae			
<i>Libythea carinenta</i> CR.	Argentinien, Brasilien	2 zus. mit <i>Catopsilia</i> , <i>Danaïs</i> . Auch allein wandern in sehr großen Mengen, vgl. S. 104	HAYWARD 1925a; COLLENETTE 1928 GABLE 1922; FARMAN 1926
<i>Libythea bachmanni</i> KIRTL.	Kanada, Texas, Indiana	13 wandern in sehr großen Mengen, vgl. S. 104	CARDINAL 1927; WILLIAMS 1929b
<i>Libythea labdacca</i> WESTW.	Nigeria, Goldküste	11 wandern in sehr großen Mengen, vgl. S. 104	VOSSELER 1906; ROGERS 1912
<i>Libythea laius</i> TRIMEN	Tanganjika, Kenia	4 zus. mit <i>C. florella</i>	
Lycaenidae			
<i>Thecla melinus</i> HBN.	Long Island	1 zus. mit <i>D. plexippus</i> usw. vgl. S. 155	SHANNON 1917
<i>Thecla beon</i> CR.	Trinidad	1 zus. mit <i>Catopsilia</i>	WILLIAMS 1920
<i>Bindahara sugriva</i> HORSF.	Ceylon	1 zus. mit <i>C. crocale</i> und <i>P. polytes</i>	DANIEL 1908
<i>Deudorix epijarbas</i> MOORE.	Ceylon	3	ORMISTON 1918; WILLIAMS 1927b
<i>Neopihheops zahmora</i> BTLR.	Ceylon	1	ORMISTON 1918
<i>Castalius rosimon</i> F.	Ceylon	1 zus. mit <i>C. crocale</i> und <i>P. polytes</i>	DANIEL 1908
<i>Syntaruchus telecanus</i> LANG.	Ägypten	1 in der Schweiz sporadisch als Wanderer?	WILLIAMS 1925a
<i>Lampides boeticus</i> L.	Himalaya, Südindien	7 wandern regelmäßig, sporadisch in England	WILLIAMS 1927b, 1928 und 1930b HOPKINS 1927
<i>Nacaduba vitiensis samoensis</i> DRUCE	Samoa	2	
Hesperidae			
<i>Achalarus bifasciatus casyapa</i> M.	Himalaya	1	WILLIAMS 1930b
<i>Tagiades distans</i> MOORE	Ceylon	1	ORMISTON 1918
<i>Sarangesa albicilia</i> MOORE	Ceylon	1 zus. mit <i>Tagiades distans</i>	ORMISTON 1918
<i>Lignyostola erimius</i> CRAM.	Britisch-Guiana	3 in großen Mengen	CLEARE 1929
<i>Hasora butleri</i> AUR.	Ceylon	1 zus. mit anderen Arten	ORMISTON 1918
<i>Hasora chromus</i> CRAM.	Ceylon, Malaka	2 zus. mit anderen Arten (auch Nootiden)	ORMISTON 1924; v. LEEUWEN 1924
<i>Badamia exclamatoris</i> F.	Queensland	6 wandert regelmäßig?	WILLIAMS 1929b

<i>Rhopalocampa unicolor</i> MAB.	Portugisisch Ostafrika	1	Williams 1930b
<i>Calpodex ethius</i> CRAM.	Mittelamerika, Westindien	3	Williams 1920; Chittenden 1912
<i>Parnara eingala</i> MOORE	Ceylon	1	Fletcher 1907
<i>Parnara mathias</i> F.	Südindien	1	Williams 1927b
<i>Andronymus neander</i> PLOETZ	Tanganjika	4	Vosseler 1906; Williams 1930b
Sphingidae			
<i>Deilephila, MacroGLOSSUM, Sphinx</i>	Mittel- und Westeuropa		Stephan 1904; Gaschet 1876 u. a.
Arctiidae			
<i>Detopeia pulchella</i> L.	Europa		Williams 1930c; Gaschet 1876
Lymantriidae			
<i>Lymantria monacha</i> L.	Europa	2	Nüsslin 1927; Loos 1921
<i>Lymantria salicis</i> L.	Salzburg, Harwich	2	Karsch 1886; Kerry 1878
Noctuidae			
<i>Plusia gamma</i> L.	Europa		Cordeaux 1882; Gaetke 1895; Hawkshaw 1879
<i>Alabama argillacea</i> HBN.	Nord- und Südamerika		Hunter 1912; Gerould 1915
<i>Agrotis ypsilon</i> Rott.	Ägypten, Indien, Europa		Williams 1930c
<i>Agrotis spina</i>	Australien	6	Bennett, Clarke u. Smith 1868

Uraniidae

<i>Urania fulgens</i> WALK.	Mittelamerika, Ecuador	15	wandert regelmäßig, Darstell. S. 110	DAVIS 1889; WILLIAMS 1929 b
<i>Urania leilus</i> LINN.	Brasilien, Brit. Guiana, Westindien	23	wandert regelmäßig, Darstell. S. 110	WILLIAMS 1920; GUPPY 1907 u. a.

Geometridae

<i>Hibernia defoliaria</i> L. und <i>aurantiaria</i> ESP.	Helgoland	1	zus. m. Zugvögeln in großen Mengen	GAETKE 1895
<i>Ennomos angularia</i> BORK.		1		
<i>Dysphania glaucescens</i> WALK. und <i>militaris</i> L. und <i>excubitor</i> Mo.	Selangor	1	zus. mit <i>Delias</i> , und <i>Psaphis</i> , (Beispiel für Mimicry)	POULTON 1921 u. 1922 a
<i>Bupalus piniarius</i> L.	Leipzig anf. VI. 1901	1	in dichten Schwärmen	An. 1902

Pyralidae

<i>Nemophila noctuella</i> SCHIFF.	England, Atlantik, Mittelmeer	11	West-Europa stets zus. mit <i>P. cardui</i> und <i>P. gamma</i>	SOUTH 1885; MATHEW 1899; POULTON 1929 a
------------------------------------	-------------------------------	----	---	--

Wanderzüge von unbestimmten Nachtfaltern bzw. »moths« sind mehrmals in der Literatur gemeldet. LENDENFELD (1887) beobachtete im Januar 1895 in den australischen Alpen einen ungeheuren Wanderzug von Noctuiden, »welcher von W nach O den Kamm entlang flog. Der Schwarm war so dicht wie ein Schneegestöber« usw. TAIT (1894) meldet einen ungeheuren Schwarm einer »moth«, der bei Santor (Brasilien) auf die See geweht wurde. HALL (1889) beobachtete auf einer Strecke von 400 Meilen zwischen La Plata und Rio in 250 Meilen Entfernung vom Festlande 24 Stunden lang große Schwärme von »moths«.

2. Darstellung der wichtigsten Wanderer unter den Schmetterlingen.

a) *Catopsilia florella*.

Es liegen etwa 52 Berichte vor über Wanderungen von *Catopsilia florella* in Afrika, die meisten beziehen sich auf Kenia und Tanganjika, doch sind Flüge auch gemeldet von Nord- und Süd-Rhodesia, Transvaal, Oranje-Freistaat und Natal. Somit umfaßt das Wandergebiet den östlichen Teil Afrikas ungefähr südlich des Äquators.

Der Zeitpunkt der Wanderungen ist November bis April, also der Sommer der südlichen Hemisphäre. Jedoch fällt der größte Teil der beobachteten Wanderungen in die tropische Zone, so daß von vornherein die strenge Beschränkung der Wanderungen auf eine Jahreshälfte nicht verständlich bleibt. Eine Untersuchung über die Abhängigkeit der Wanderungen von klimatischen Faktoren liegt nicht vor. Vom 28. II. bis 9. III. 1928 fand eine große Wanderung bei Amani statt, die genau mit dem Beginn der Regenzeit zusammenfiel (WILLIAMS 1930 b). In derselben Gegend wanderte *Catopsilia florella* von Dezember 1928 bis April 1929 (WILLIAMS 1929 b). Der Beginn dieser Flüge fiel genau mit dem Beginn der heißen Trockenzeit zusammen (NO-Monsum). So ist es vorläufig nicht möglich, eine Beziehung zwischen Wanderungen und bestimmten klimatischen Faktoren zu finden.

Wie aus obenstehenden Angaben ersichtlich ist, erstrecken sich die Wanderungen von *C. florella* über Zeiträume von mehreren Wochen und Monaten. Es gibt Angaben, wonach die Wanderungen zu bestimmten Perioden des Jahres an jedem Tage stattfinden, an dem nicht gerade Regenwetter usw. sie verbieten. Die Wanderungen fanden auch an einem Orte längere Zeit hindurch in derselben Richtung statt, wobei keine deutlich erkennbare Beziehung zur Windrichtung bestand. So flogen die Falter vom 28. II. bis 9. III. 1928 bei Amani konstant gegen Nordost bei wechselnder Windrichtung, vom 30. XII 1928 bis 6. IV. 1929 flogen sie nach Norden und Nordost, während gleichzeitig der Wind zwischen SO, O und NO wechselte. Aus dieser Konstanz der Flugrichtung und der langen Dauer der Flugperioden könnte geschlossen werden, daß die Wanderer weite Strecken zurücklegen. Jedoch liegen keinerlei Angaben vor, welche diesen Schluß bestätigen.

Catopsilia florella wandert gleichzeitig und vielfach zusammen mit vielen anderen Arten, von denen vor allem *Belenois* spez. hervorzuheben ist. Über die Schmetterlingswanderungen in Ost- und Südafrika wird später S. 112 im Zusammenhang berichtet werden. Als wichtigste Literaturquellen ist zu nennen VOSSELER (1906), ROGERS (1912), WILLIAMS (1927 a, 1928, 1929 b, 1930 a u. b).

Von Mitte Dezember 1928 bis anfangs Januar 1929 werden Züge aus zahlreichen Orten Südafrikas, namentlich Transvaals, die bis 280 Meilen voneinander entfernt liegen, gemeldet. In Pretoria war die Zugrichtung konstant westlich bei wechselnder Windrichtung (WILLIAMS 1929 b).

Möglicherweise erstrecken sich die Wanderungen dieser Art bis Ägypten, wenigstens deutet in dieser Weise WILLIAMS das seltene sporadische Erscheinen in diesem Lande.

b) *Catopsilia sennae* und *C. statira*.

Die beiden *Catopsilia*-Arten *sennae* und *statira* sind in den tropischen Teilen Amerikas die bekanntesten Wanderer. Vielfach wandern sie gemeinsam mit anderen Arten, manchmal bestehen die Wanderzüge bloß aus einer einzigen Art. Etwa 44 Wanderungen sind von *C. sennae* gemeldet, zirka 17 von *C. statira* und zirka 51 von *C. spez.* ohne Angabe der Art. In der Literatur findet sich vielfach nur die Bezeichnung „Yellow“ oder „Sulphur“ Butterflies. So ist es in Bezug auf die tropischen Gebiete nicht möglich, eine klare Unterscheidung zwischen der Wanderungsbiologie beider Arten zu finden.

C. sennae wandert auch außerhalb der Tropen sowohl nördlich als auch südlich des Äquators. Es existieren eine Reihe Berichte aus Nordamerika, aus denen hervorzugehen scheint, daß in den Oststaaten von New York bis Florida und auch in einigen Golfstaaten im Herbst zwischen August und Oktober eine allgemeine Wanderbewegung nach Süden stattfindet. (GIBBES 1880, WILLET 1880, HAMILTON 1885, FIELD 1899, SHANNON 1916). Es besteht somit eine bemerkenswerte Analogie zu den Herbstzügen von *Danais plexippus* in derselben Region. Jedoch sind nur wenige Fälle berichtet, wonach beide Arten zusammen gemischt wanderten (SHANNON 1916). Eine ganz analoge Erscheinung einer regelmäßigen nordwärts gerichteten Wanderung im Herbst findet nach HAYWARD (1925—1929) regelmäßig in Argentinien statt. Hier wandert *C. sennae* zusammen mit vielen anderen Arten regelmäßig im März und April (vgl. S. 125).

Auf dem mittelamerikanischen Festland sowie den westindischen Inseln sind zahlreiche und teilweise langandauernde Wanderungen beider Arten beobachtet worden. Die Zeit ist meist Juni bis August. Von vielen Beobachtern wird angegeben, daß die Wanderungen alljährlich regelmäßig stattfinden. Die Mehrzahl der Angaben bezieht sich auf *C. statira*. Es seien hier als Beispiele folgende in der jüngsten Zeit sehr aufmerksam studierte Wanderungen angeführt: Vom 1. bis 10. VIII. 1916 wanderte *C. sennae* oder *statira* in Brit.-Guiana nach Südosten (WILLIAMS 1917). Vom 19. IX. bis 12. X. 1918 wanderte *C. statira* in Trinidad im allgemeinen gegen Westen (WILLIAMS 1919). Vom 7. bis 31. VI. 1926 wanderte *C. statira* zusammen mit vielen anderen Arten in Brit.-Guiana (CLEARE 1929).

In Brasilien sind Wanderungen von *Catopsilia spez.* oft beobachtet worden und stellen anscheinend dort eine regelmäßige Erscheinung dar (ausführlichere Darstellung S. 124).

c) *Catopsilia pyranthe*, *C. pomona* und *C. crocale*.

Die drei *Catopsilia*-Arten *pyranthe*, *pomona* und *crocale* sind in der indisch-malaiisch-australischen Region die hauptsächlichsten Wanderer. Die Bestimmung der Artzugehörigkeit fehlt bei gegen 50 Berichten von Wanderungen. Es ist überhaupt unsicher, ob *pomona* und *crocale* als verschiedene Arten anzusehen sind. Infolgedessen ist es heute unmöglich, die Gebiete, in denen die drei Arten wandern, gegeneinander abzugrenzen (falls überhaupt Grenzen vorhanden sind, was noch nicht erwiesen ist).

Wanderungen aller drei Arten sind nur aus Südindien und Ceylon bekannt, also im hinsichtlich der Schmetterlingswanderungen am besten erforschten Gebiet. Sie nehmen dort zusammen teil an den allgemeinen in zwei Perioden alljährlich stattfindenden aus vielen Arten gemischten Wanderungen (vgl. die Darstellung S. 114—120).

Betreffs *C. pyranthe* sind außer zahlreichen Angaben aus Südindien und Ceylon wenige Wanderungen bekannt aus Nord- und Zentralindien, sowie eine Wanderung aus Neusüdwaies (WILLIAMS 1929b). In der letztgenannten Gegend sollen die Wanderungen „usual“ stattfinden. Von Java wird ausdrücklich angegeben, daß die Art dort nicht wandert.

Von den 23 von WILLIAMS gesammelten Wanderungsdaten über *C. pomona* beziehen sich 5 auf Ceylon, 5 auf Südindien, 9 auf Java, 1 auf Sumatra, je 1 auf Siam, Queensland und Upper Perak. Betreffs *C. crocale* verteilen sich die 27 bekannten Wanderungen auf folgende Länder: Ceylon 17, Südindien 6, Siam 2, Zentralindien und Queensland je 1. Wanderungen von *Catopsilia* unbekannter Artzugehörigkeit sind folgende gemeldet: Ceylon 20, Südindien 7, Java 13, Sumatra 2, Celebes 1, Indien 3, Malaka, Upper Sarawak, Burma je 1.

Alle drei genannten *Catopsilia*-Arten scheinen gelegentlich in untermischten Zügen zu wandern. Meist jedoch bestehen die Wanderzüge aus vielen Arten, dann stellen jedoch in der Regel die *Catopsilias* spez. das Hauptkontingent. Sie wandern anscheinend regelmäßig alljährlich in bestimmten Perioden. In Ceylon und Südindien sind zwei Wanderungsperioden zu unterscheiden, von Oktober bis Dezember sowie von Februar bis Mai. In der tropischen malaiisch-australischen Region besteht eine einzige Periode von November bis Januar.

Verhältnismäßig gut unterrichtet sind wir über die Wanderungen von *Catopsilia* auf Java durch zwei ausführliche Arbeiten von PIEPERS (1891 u. 1897). Im Gegensatz zu den Angaben aus allen anderen Gebieten scheinen dort die Wanderzüge stets nur aus einer einzigen Art zu bestehen. Es handelt sich entweder um *C. pomona* oder *crocale*. In seiner ersten Arbeit spricht PIEPERS stets von *C. crocale* und bezieht auch auf diese Art die von anderen Autoren gemeldeten Wanderungen, in seiner zweiten Arbeit berichtet er für die von ihm selbst beobachteten Wanderungen den Namen *crocale* zu *pomona*, ohne jedoch deutlich zu erklären, ob diese

Korrektur für alle älteren Angaben Gültigkeit besitzt. Es werden aus Java und Sumatra zahlreiche Wanderungen aus folgenden Jahren berichtet: 1872, 1877, 1878, 1879, 1880, 1881, 1882, 1883, 1885, 1886, 1889, 1891, 1892, 1896, 1897. Die Wanderungen scheinen demnach regelmäßig fast alljährlich stattzufinden.

Alle Wanderungen auf Java wurden zwischen November und Februar beobachtet, das sind die ersten Monate des Westmonsuns, der die Regenzeit darstellt. Bei einer Reihe von Wanderungen ist ausdrücklich vermerkt, daß sie zu Beginn der feuchten Jahreszeit stattfanden. Starke Flüge sollen immer nach einer großen Trockenheit der Ostmonsunzeit eintreten. Dies soll damit zusammenhängen, daß bei Trockenheit die Entwicklung verzögert wird, bei Eintritt der Regenzeit findet dann gleichzeitig eine Massenentwicklung statt. Wenn November und Dezember sehr stürmisch und regenreich waren, erfolgt das Schlüpfen erst im Januar und Februar.

Die Wanderungen erstrecken sich oft über Perioden von mehreren Wochen oder Monaten. So fanden im Jahre 1892 Flüge bei Batavia und Buitenzorg mit kurzen Unterbrechungen statt. Die Flugrichtung ist nicht einheitlich. PIEPERS glaubt, daß die Falter meist mit dem Winde fliegen.

d) *Belenois severina* und *B. mesentina*.

Nächst *Catopsilia florella* sind die beiden *Belenois*-Arten *severina* und *mesentina* die bekanntesten Wanderer in Afrika. Die meisten Berichte stammen aus Ostafrika, Uganda, Kenia und Tanganjika. Dort wandern beide Arten regelmäßig und vielfach zusammen. Bei zahlreichen Berichten fehlt die Angabe der Art, so daß es vorläufig nicht möglich ist, die Fluggebiete und die Flugzeiten beider Arten mit Sicherheit von einander abzugrenzen.

Wanderungen von *B. severina* sind aus Südafrika und Ostafrika von etwa südlich des Äquators ab bekannt. Die Hauptflugzeit scheint Mai bis September zu sein, wesentlich später als die Flugzeit von *B. mesentina*, jedoch sind auch Wanderungen von November und Dezember, sowie aus Südafrika von Februar bis April bekannt, so daß wohl Flüge zu jeder Zeit des Jahres vorkommen. So wurden z. B. Wanderungen beobachtet vom 8. bis 12. XII. 1927 bei Amani (Tanganjika), vom 28. V. bis 10. VI. 1928 bei Entebbe (Uganda) und vom 10. VI. bis 10. IX. 1928 bei Amani. Der letztgenannte Zug (WILLIAMS 1930b) erstreckte sich also über eine Dauer von 3 Monaten, mit 2 Maxima Mitte Juli und Ende August. Die Zugrichtung war konstant Südost und später Ost. Der Wind wehte meist von S oder SO. Im Juni nahmen an den Wanderungen einige andere Arten, namentlich *Danais doriippus* teil, später bestanden die Züge ausschließlich aus *B. severina*. Während der ganzen Dauer des Fluges war kaum ein Exemplar dieser Art in einer anderen Richtung fliegend zu beobachten.

Das Areal, aus dem Wanderungen von *B. mesentina* berichtet werden, ist wesentlich ausgedehnter, namentlich scheint diese Art viel weiter nach dem Norden zu wandern. Die meisten Beobachtungen beziehen sich wiederum auf Ost- und Südafrika, außerdem scheint der Falter in Palästina und Ägypten regelmäßig aus dem Süden zuzuwandern. Die meisten Wanderungen fallen in die Monate Januar bis März, finden also gleichzeitig mit den Wanderungen von *C. florella* statt. In vielen Fällen wurden beide Arten in vermischtem Zuge angetroffen. *B. mesentina* wandert vielfach in ungeheuren Mengen, der Anblick der Züge wird mit Schneegestöber oder mit einem Heuschreckenschwarm verglichen. Es können hier nur einige wenige Beispiele herausgegriffen werden. VOSSELER (1906) beobachtete vom 21. bis 23. II. 1904 bei Amani einen ungeheuren Schwarm. Über Massenflüge von ganz besonders großer Individuenzahl, die von Ende Januar bis Mitte Februar 1926 in Kenia und Uganda stattgefunden haben, berichten zahlreiche Beobachter (z. B. bei WILLIAMS 1927a, PITMANN 1927). In Nairobi war die allgemeine Flugrichtung SO bei NO-Wind. Jedoch werden von anderen Orten andere Flugrichtungen gemeldet. Nach HAARER (bei WILLIAMS 1930b) erstreckte sich die Wanderung von Mondul Mountain, West Meru bis zum Kilewo, Ost-Kilimandjaro, über eine Breite von ungefähr 80 Meilen.

1930 haben zwischen dem 7. und 21. Februar in Tanganjika und Kenia anscheinend Wanderzüge von ähnlich großem Ausmaße stattgefunden (WILLIAMS 1930c). Nach den vorliegenden Berichten erstreckte sich die Wanderung jedoch über ein wesentlich größeres Gebiet, nämlich von westlich des Mt. Elgon bis östlich des Kilimandjaro, also über eine Strecke von mindestens 700 km Luftlinie. Anscheinend fanden die Wanderungen genau gleichzeitig im ganzen Gebiete statt, so daß es sich um eine große Zahl verschiedener Wanderzüge gehandelt haben muß.

In den letzten Jahren wurden in Ostafrika von PITMAN 1928b in Uganda westlich des Nils Plätze entdeckt, auf denen *B. mesentina* in ganz unvorstellbar großen Massen zur Entwicklung kommen. Er vermutet, daß von solchen Massenbrutplätzen die großen Wanderschwärme ihren Ausgang nehmen. Erst wenn an solchen Massenbrutplätzen genau die klimatischen Voraussetzungen für das Entstehen von Gradationen analysiert sein werden, wird es möglich sein, die kausalen Beziehungen von Klima und Wanderung zu verstehen.

Von außerhalb Afrikas existieren einige Berichte über Wanderungen von *B. mesentina* in Indien (DUDGEON 1902, WALL 1921).

e) *Belenois java teutonia* F.

Es existieren eine Reihe von Berichten über Wanderungen in Australien, speziell in Queensland, Neusüdwales und Viktorien, also in Ostaustralien (z. B. WILLIAMS 1928, 1929b, WATERHOUSE u. LYELL 1914). Nach manchen Angaben erfolgen diese Wanderungen alljährlich. So soll

öfters eine Wanderung von Neusüdwaies in die südlichen Teile von Viktoria stattfinden. „These insects flew in countless numbers across the Dandenong ranges of Victoria east of Melbourne to the sea coast between Geelong and Cape Howe, taking about a couple of weeks to pass trough Emerald“ (bei WILLIAMS 1930b). Die Futterpflanze *Capparis* kommt bei Sydney nicht vor, sondern nur etwa 200 km weiter nördlich an der Küste sowie im Nordwesten von Neusüdwaies. Hieraus folgt, daß das Auftreten im Südosten nur auf Einwanderung beruhen kann. Es bestehen Hinweise darauf, daß die Falter in manchen Jahren auf ihren Wanderungen sogar Tasmanien erreichen (WILLIAMS 1929b).

Alle Wanderungen wurden im November-Dezember-Januar beobachtet, also im Sommer der südlichen Hemisphäre. Die Wanderschwärme bestehen bisweilen aus einer sehr großen Anzahl von Individuen.

f) *Pieris brassicae* L.

Zusammen mit dem Distelfalter stellt der Kohlweißling in Mitteleuropa das größte Kontingent an Schmetterlingszügen. Auf der Karte Abb. 22 sind (nach WILLIAMS Zusammenstellung) alle in der Literatur erreichbaren Züge dieses Falters eingetragen. Hierbei stellt sich heraus, daß der Kohlweißling in bestimmten Gegenden besonders häufig wandert, so an den Küsten der Nord- und Ostsee, in Sachsen, Südbayern und der Schweiz.

Besonders zahlreiche Beobachtungen liegen von der englischen Küste vor. In vielen Berichten kommt zum Ausdruck, daß die Falter über den Kanal oder die Nordsee von Deutschland oder Frankreich eingewandert sind. Tatsächlich sind mehrmals Wanderzüge im Kanal beobachtet worden, so nach BARLETT (1846), CROMPTON (1870), KERRY (1897).

Einen sehr anschaulichen Bericht über eine Kanalwanderung bringt BARLETT (1847) (aus dem Canterbury Journal): „One of the largest flights of butterflies ever seen in this country, crossed the Channel from France to England, on Sunday last. Such was the density and extent of the cloud formed by the living mass, that it completely obscured the sun from the people on board our continental steamers, on their passage, for many hundreds of yards, while the insects strewed the decks in all directions. The flight reached England about 14 o'clock at noon, and dispersed themselves inland and along shore, darkening the air as they went. During the sea passage of the butterflies, the weather was calm and sunny, with scarce a puff of wind stirring, but an hour or so after they reached terra firma, it came on to blow great guns from the SW, the direction where the insects came.“

Es liegen weiter eine Reihe von Berichten vor, wonach Wanderzüge zur See gesichtet wurden, so an der holländischen Küste (VAN BEMMELEN 1856), Wesermündung (BUCHENAU 1872), zwischen Bremerhaven und Norderney (SCHULTE 1877), bei Wismar, auf der Strecke Warnemünde—Gjedser u. a. Da die Falter an der Ostseeküste stets von Norden einwandern, wird der Schluß gezogen, daß als Ursprungsländer Skandina-

vien oder die Ostseeinseln in Betracht kommen. Nach SELZER (1918) bildet die Futterpflanze der Raupen auf den Ostseeinseln *Lepidium latifolium*. In einem einzigen Falle ist der Ursprung eines Zuges nachgewiesen. SCHMIDT (1877) erwähnt einen Zug über Wismar, der von der Insel Pöl gekommen war. Dort war auf den großen Kohlfeldern ein starker Raupenfraß gewesen.

Ein großer Massenflug fand im Juli 1917 in der Schweiz statt (PICTET 1918a u. b). Die erste Generation war sehr zahlreich gewesen und hatte Veranlassung zu einer großen Raupenplage gegeben (etwa 1. bis

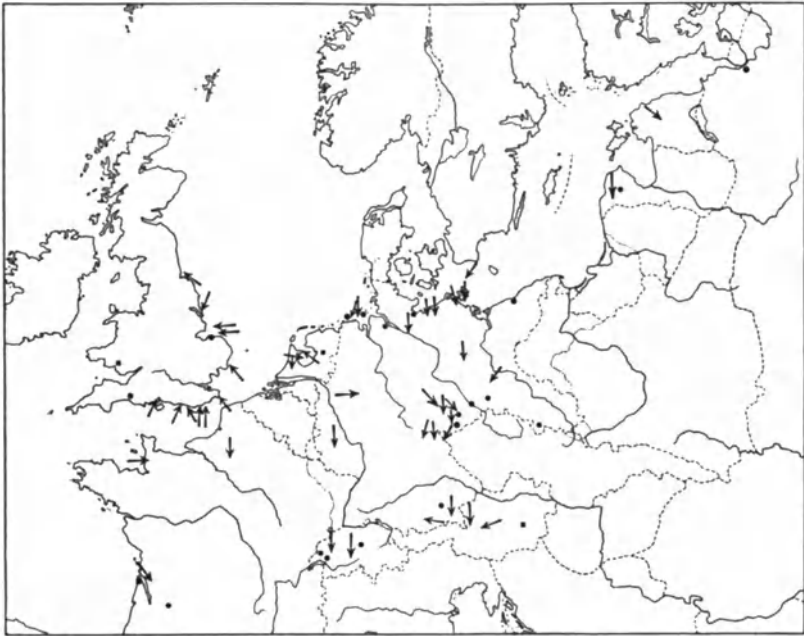


Abb. 22. Darstellung sämtlicher in der Literatur verzeichneter Wanderflüge von *Pieris brassicae* in Europa.

15. VII.). Es erfolgte dann eine zweimalige große Einwanderung vom Norden. Der erste Flug führte vom 18. bis 24. VII. vom Jura nach Savoyen und Norditalien. Er ging durch die Westschweiz-Genf-Berner Oberland. Ein zweiter noch viel ausgedehnterer Zug ereignete sich vom 28. VII. bis 3. VIII. durch die Ost- und Westschweiz. Der Genfer See wurde mehrmals überflogen. Die allgemeine Zugrichtung war Süden. PICTET nimmt als Ursprungsländer Elsaß und Schwaben an.

Auch in den Österreichischen Alpen sind oftmals Wanderflüge zur Beobachtung gekommen. Von besonderem Interesse ist, daß diese Wanderungen vielfach in bedeutenden Höhen auf Bergen vor sich gehen. In mehreren Fällen geben hiervon Zeugnis Massenfunde von Leichen auf

Gletschern. Derartige Berichte liegen vor vom Bernina-Paß (P. napi!) (FICKE 1884), Pinzgau 2700 m (OTTO 1889), Jungfraugletscher 3400 m, Oldenhorn 3200 m usw. (PICTET 1918), Arolla-Gletscher, Valais.

Aus einer Zusammenstellung der Zugrichtungen bei WILLIAMS 1930 c, S. 121 geht sehr deutlich hervor, daß die überwiegende Mehrzahl aller Wanderungen nach Süden erfolgte, Hierbei fanden Flüge sowohl mit dem Wind als auch gegen ihn statt. Eine Erklärung für die konstante Zugrichtung ist vorläufig noch nicht möglich.

Die Züge des Kohlweißlings sind bisweilen überaus dicht und bestehen aus einer sehr großen Anzahl von Individuen. In zahlreichen Berichten findet sich der Vergleich mit Schneegestöber. Der von METZGER (1906) im Fichtelgebirge beobachtete Zug dauerte von 9.30—13.30 Uhr bei einer Breite von 4 km. Die Zahl der Falter wurde auf 300—400 Millionen geschätzt. Als besondere Eigenart der wandernden Kohlweißlinge wird öfters hervorgehoben, daß sie unterwegs nicht an Blüten saugen. Hindernisse werden nicht um- sondern überflogen. (Siehe Abb. 32 S. 128).

Eine anschauliche Beschreibung der Wanderzüge findet sich bei PICTET (1918): „Les papillons qui composent ces vols immenses observent dans leur manière de voler une méthode toute différente de celle des Papillons indigènes; ils ne butinent pas sur les fleurs, mais volent sans s'arrêter, isolément ou par petits groupes, droit devant eux, préférant franchir les obstacles même les plus élevés qu'ils rencontrent plutôt que de les contourner, ne cessant de cheminer qu'à la tombée de la nuit. Leur vol est assez rapide et saccadé; la direction qu'ils suivent est celle du nord au sud, sauf dans quelques cas où l'orientation d'une vallée les a obligés à devier légèrement de cette direction. Leur nombre est tel que, dans quelques cas observés à Gryon et dans l'Oberland, où ils avaient été pris par un tourbillon de vent, ils donnaient l'illusion d'une chute de gros flocons de neige.“

Das Datum fast aller Wanderungen ist Juli und August. Demnach handelt es sich um die zweite Generation, d. h. um die Nachkommen der im Frühjahr aus den überwinterten Puppen geschlüpften Falter. PICTET gibt zwar an, daß die Wanderzüge in der Schweiz 1917 der ersten Generation angehörten.

Die direkten Ursachen der Wanderungen von *P. brassicae* sind nicht klar. Es handelt sich wahrscheinlich um den allgemein bei Insekten beobachteten Zusammenhang zwischen Wanderung und Massenvermehrung (siehe S. 188). Der Bildung eines Wanderzuges muß eine Massenvermehrung auf einem begrenzten Raum vorausgegangen sein. Nach PICTET war die Massenvermehrung auf die Abwesenheit des Parasiten *Microgaster glomatus* (Hymenopt.) zurückzuführen. Auch AUDEL (1902) erklärt einen starken Flug damit, daß die Winterpuppen gering parasitiert waren. Als direkte Ursache der Auswanderungen wird von PICTET (1918), SCHMIDT (1877) u. a. der Futtermangel der Raupen bei Massenvermehrung angegeben. Die Unhaltbarkeit dieser Erklärung wird im Zusammenhang später S. 181 diskutiert werden.

Pieris brassicae wandert in Europa vielfach zusammen mit *Pieris rapae* und gelegentlich mit *Pieris napi*.

Außerhalb Europas wandert der Kohlweißling in großem Maßstabe in Indien am Nordfuß des Himalayas. WILLIAMS (1928) verzeichnet einen großen Flug von Ende März bis Mai 1919 bei Dharmasala zusammen mit *Colias fieldi*, *D. chrysippus*, *V. cashmirensis* und *P. boeticus*, der sich bis zur Schneelinie in 10000 Fuß Höhe erstreckte. Es soll sich hier um regelmäßig erfolgende jahreszeitliche Flüge handeln. Nach FLETCHER (1925) wandert der Kohlweißling in Nepal zwischen dem Himalaya und der Ebene. Im Sommer fliegt er im Gebirge, im Februar erscheint er plötzlich 80 Meilen südlicher in der Ebene bei Pusa, wo er von Mai bis Januar völlig fehlt. FLETCHER nimmt an, daß die Falter im Januar im Gebirge schlüpfen, dort kein Futter finden und dann in die Ebene ziehen.

g) *Pieris monuste* L.

Pieris monuste wandert anscheinend regelmäßig in ganz Amerika, von den südlichen Gebieten von Nordamerika an bis Argentinien. Vor allem sind Wanderungen bekannt aus Florida, Mittelamerika, Brasilien und Argentinien. Die Züge sind vielfach außerordentlich dicht und umfangreich, also von sehr großer Individuenzahl. *P. monuste* wandert sowohl in ungemischten Zügen als auch zusammen mit *Catopsilia sennae*, Uraniden und anderen Arten.

Es sind einige besonders umfangreiche Züge aus Florida bekannt, die alle zwischen Ende April und Ende Juni stattfanden und fast stets nach Süden gerichtet waren (JOHNSON 1929, STIRLING 1923, BALL u. STONE 1928 u. a.). Anfangs Juni 1923 wurden sie von STIRLING beobachtet. Die Falter flogen besonders in dichten Scharen längs Flüssen und Kanälen bis zur Küste und dann aufs Meer hinaus („they follow the Gulf Stream to no one knows where“). Die Zahl vermehrte sich, je weiter sie nach Süden kamen. Die Züge sollen so zustande kommen, daß die Falter im Inneren des Landes nach Osten fliegen, bis sie den nach Süden wandernden Hauptschwarm (an der Küste?) erreichen („These butterflies, upon reaching maturity, apparently follow instinctively the eastward march until the main army is met“). Vom 10. V. bis 20. VI. 1928 wurden ebenfalls große Wanderzüge in Florida beobachtet. Sie sollen in dieser Zeit von Jacksonville bis südlich von Miami geflogen sein, was einer Wanderung über eine Entfernung von zirka 200 Meilen in einem Monat gleichkommt. Am 20. Mai war der Zug wenigstens 25 Meilen lang und 30 Meilen breit (BALL u. STONE 1928).

Pieris monuste nimmt teil an den von HAYWARD beschriebenen regelmäßig im Herbst in Argentinien nach Norden gerichteten Insektenzügen, die aus vielen Arten bestehen (vgl. S. 125).

h) *Danais plexippus*.

Danais plexippus, oder der „Monarch“-Schmetterling, wie er in Amerika genannt wird, ist in Nordamerika beheimatet und hat sich von dort innerhalb der letzten 100 Jahre, wahrscheinlich infolge seiner außerordentlichen Wanderfähigkeit, über einen großen Teil der tropischen und subtropischen Welt Asiens, Australiens und des Pazifiks verbreitet.

1. Die Wanderungen in Nordamerika.

Die Wanderungen von *D. plexippus* in Nordamerika stellen wohl das bestbekannte Beispiel für jahreszeitliche Wanderungen im Insektenreiche

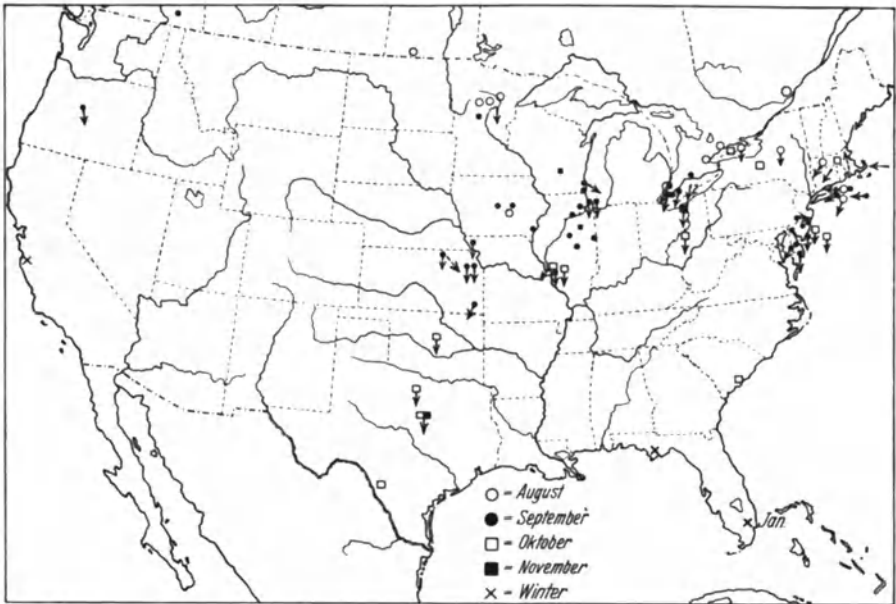


Abb. 23. Darstellung sämtlicher in der Literatur verzeichneter Wanderflüge von *Danais plexippus* in Nordamerika. Kreise = August, ausgefüllte Kreise = September, Quadrate = Oktober, ausgefüllte Quadrate = November, Kreuze = Vorkommen im Winterquartier.

dar. Alljährlich durchziehen im Herbst ungeheure Schwärme die Union von Norden nach Süden. In der Karte Abb. 23 sind nach den bei WILLIAMS (1930c) gesammelten Angaben sämtliche aus Nordamerika bekannten Wanderzüge zusammengestellt. Hieraus ergibt sich auf den ersten Blick:

1. Die überwiegende Mehrheit der Herbstflüge ist nach Süden gerichtet.
2. Die wandernden Schwärme bevorzugen anscheinend bestimmte Zugstraßen.
3. Für eine gerichtete Massenwanderung im Frühling nach Norden ergeben sich keinerlei Anhaltspunkte.

Die Herbstzüge finden von Ende August bis Oktober statt. Sie beginnen im Norden Ende August, in der Breite von New York werden sie hauptsächlich im September beobachtet, weiter südlich im Oktober. Nach einigen Berichten (LUGGER 1890, MOFFAT 1880) geht dem Aufbruch nach Süden ein Sammeln an bestimmten Orten, besonders an Bäumen, voraus, ganz analog zu den Gewohnheiten bestimmter Zugvögel. MOFFAT beobachtete z. B., wie aus verschiedenen Richtungen ungeheure Mengen auf eine bestimmte Baumgruppe zuflogen und sich dort ansammelten. Eines Tages erfolgte dann der geschlossene Abflug.

Die Richtung des Windes scheint auf die Richtung der Züge keinen allgemein bestimmenden Einfluß auszuüben. LUGGER beschreibt zwar in einem sehr anschaulichen Bericht, wie die Wanderer mit dem Winde trieben, aber es existieren ebenso viele Beobachtungen von Flügen gegen den Wind. Hieraus ergibt sich schon ein Hinweis darauf, daß die allgemeine Zugrichtung nach Süden nichts mit dem Winde zu tun hat.

Nun vertritt SHANNON (1915—1917) mit allem Nachdruck die Theorie, daß die Herbstwanderungen der Insekten in Nordamerika längs bestimmter Zugstraßen stattfinden, die gleichzeitig wichtige Vogelzugstraßen darstellen. Seine Ansicht ist hauptsächlich aus Angaben über *D. plexippus* aufgebaut. Es soll sich namentlich um folgende Routen handeln: (Abb. 33, S. 157).

1. Die Atlantische Küste.
2. Nordufer von Ontario- und Eriesee.
3. Westufer des Michiganssees.
4. Vom Oberen See an ungefähr nach Süden bis Texas.

Am überzeugendsten sprechen für SHANNONS Ansichten seine eigenen Beobachtungen an der Südküste von Long Island und Connecticut. Hieraus geht eindeutig hervor, daß die Küstenlinie einen unmittelbar richtenden Einfluß auf die Zugrichtung hat. Allerdings wird die Küstenlinie bei großen Richtungsänderungen verlassen und die Falter fliegen zuweilen quer über Land oder Meer. Jedoch der allgemeine Zug längs der Küste wird auch aus der Karte S. 158 überaus deutlich. Zur Sicherstellung der Angaben SHANNONS betreffs der zweiten und dritten Zugstraße fehlt vielleicht die genügende Zahl von Beobachtungen. Jedoch bestätigt sich nach der Karte sehr klar die vierte SHANNONSche Zugstraße. Es scheint, daß das ganze Mississippibecken, namentlich im Westen des Stromes, bis etwa zum 100. Längengrad, eine Zugstraße darstellt.

Die allgemeine Annahme aller Beobachter geht dahin, daß die Schmetterlinge im Herbst nach dem Süden fliegen, um dort zu überwintern. Während nun die Wanderungen selbst durch sehr viele und zuverlässige Beobachtungen gesichert sind, existieren auffallend wenig Angaben über die Winterquartiere selbst. THAXTER (1880) u. MOFFAT (1902) beobachteten im Winter in Florida große Mengen von *Danaïds*, die sich anscheinend dort in den Winterquartieren befanden. KELLOG (1904) berichtet von

großen Winteransammlungen in Kalifornien etwas südlich von San Francisco. Nach RICKER (1906) überstehen sie nicht den Winter nördlich des 31. Breitengrades, WILLIAMS glaubt jedoch, daß diese Angabe höchstens für den Osten zutrifft. Tatsächlich geht aus allen Angaben keineswegs mit Sicherheit hervor, daß die Falter wirklich innerhalb einiger Monate eine Strecke von mehreren 1000 km von Kanada bis Florida zurücklegen. Bezüglich der beobachteten Winterquartiere handelt es sich durchwegs um Lokalitäten, in denen die Falter das ganze Jahr über fliegen. Sonach ist nicht ausgeschlossen, daß die großen Wanderzüge zugrundegehen, bevor sie die zum Überwintern geeigneten Gegenden erreicht haben. Jedenfalls kann aus der Beobachtung von Massenauftreten im Winter in Kalifornien und Florida noch nicht die Identität der dort angetroffenen Falter mit den Wanderschwärmen erschlossen werden. Es ist überhaupt keineswegs bewiesen, daß dieselben Individuen über Strecken von mehreren 1000 km wandern. Es kann sich um zahlreiche Schwärme handeln, die nur geringe Entfernungen zurücklegen. Das sukzessive Auftreten der Schwärme nach Süden zu braucht dann nichts anderes darzustellen als die Tatsache, daß die die Wanderungen auslösenden klimatischen Bedingungen hintereinander von Norden nach Süden in Erscheinung treten.

Aus den vorhandenen Einzeldaten ist eine Kontinuität der Wanderungen bis in die hypothetischen Winterquartiere nur auf der vierten Zugstraße westlich des Mississippi festzustellen. An der amerikanischen Ostküste sind Wanderungen nur etwa bis zum 38. Breitengrad festgestellt und dann folgt eine Lücke von zirka 1000 km bis Florida, auf der zweiten und dritten Zugstraße fehlen von ganz wenig südlich des Seengebietes, etwa vom 40. Breitengrade ab, alle Nachrichten.

Nachdem alljährlich große Massen von *Danaïs* im Herbst nach dem Süden fliegen und es als sicher gelten kann, daß die Falter im Norden in keinem Entwicklungszustand überwintern, ist es nichts anderes als ein logisches Postulat, einen Nordflug im Frühjahr anzunehmen. Nun existieren aber fast keine sicheren Beobachtungen über Massenflüge nach Norden im Frühjahr. Abgesehen von wenigen Angaben, die SHANNON (1916) (siehe Abb. 24) ohne weitere Erläuterung auf einer Karte verzeichnet, existiert nur eine einzelne Beobachtung von CRAMER (1926) über einen Massenflug nach Nordwesten in Kalifornien Ende März 1926. Demgegenüber vertreten die meisten Autoren die Ansicht, daß überwinterte Falter im Frühjahr einzeln nach dem Norden fliegen. Sie kommen Ende März in West-Virginia an, Mitte April in Kansas, anfangs Mai in Minnesota und New York, Ende Mai in Kanada. Ob der Frühjahrsflug von einer einzigen oder von mehreren Generationen vollbracht wird, ist nicht erwiesen, jedoch erscheint WILLIAMS die erstere Möglichkeit wahrscheinlicher. Das Problem des Frühjahrsfluges von *D. plexippus* in Nordamerika liegt ähnlich wie das der SpHINGIDENwanderung in Europa. Bei

Einzelwanderungen von Schmetterlingen ist eben eine direkte Beobachtung so gut wie ausgeschlossen und nur eine ausgedehnte Organisation zur Sammlung phänologischer Daten könnte hier Aufklärung bringen.

Mangels eindeutiger Beobachtungen dürfte demnach eine gewisse Skepsis gegenüber dem Phänomen einer nordwärts gerichteten Wanderung am Platze sein. Bei einiger Überlegung scheint nicht ausgeschlos-



Abb. 24. Erstes Erscheinen und Wanderungen von *Danaus plexippus* im Frühling in U.S.A. (Nach SHANNON 1916, umgezeichnet.)

sen, daß die im Süden überwinterten Falter durch ungerichtete Flüge in allen Himmelsrichtungen nach Norden gelangen, wobei auch eine Verwehung durch den Wind eine Rolle spielen kann. Eine gewisse Stütze für diese Auffassung besteht in der Tatsache, daß Wanderungen von *Danaus* nicht nur innerhalb des nordamerikanischen Kontinentes, sondern auch über den Ozean in östlicher und westlicher Richtung stattfinden. Innerhalb der letzten 50 Jahre sind etwa 50 Male Exemplare von *D. plexippus*

an den atlantischen Küsten Europas, meist an der Südwestküste Englands, gefunden worden. Wenn auch eine Verschleppung durch Schiffe nicht ausgeschlossen erscheint, so existiert immerhin eine direkte Beobachtung von *Danaïds* auf hoher See in einer Entfernung von 200—300 Meilen von England (BARRET 1893), die es als möglich erscheinen läßt, daß die Falter, wohl unterstützt durch den vorherrschenden Westwind, den Atlantik bisweilen im Flug überqueren.

Entsprechende Beobachtungen liegen für den Pazifik vor. Im Laufe des 19. Jahrhunderts hat sich die Art über den ganzen Pazifischen Ozean bis Australien und Niederländisch-Indien ausgebreitet. Nach WALKER (1914) und COLLENETTE (1925) wird die Ankunft der Falter an folgenden Zeitterminen vermutet: Hawaii 1850, Neuseeland 1873, Tahiti 1870, Ostaustralien 1870, Celebes und Java 1893.

Die Meinungen über die Art und Weise der Verbreitung in westlicher Richtung gehen auseinander. Aus der Tatsache, daß die Verbreitung im pazifischen Gebiet erst im Verlaufe des 19. Jahrhunderts erfolgte, war von SCUDDER (1899) und anderen der Schluß gezogen worden, daß es sich nicht um aktive Wanderung, sondern um passive Verbreitung durch Schiffe handeln müsse. Denn aktive Wanderungen hätten schon in früherer Zeit zu einer entsprechenden Verbreitung führen müssen. während andererseits die Zunahme und Beschleunigung des Verkehrs um die Mitte des vorigen Jahrhunderts sehr wohl eine Verbesserung der Chancen für passive Verbreitung darstellt. Demgegenüber hält jedoch WALKER (1914) an der Ansicht von der aktiven Natur dieser Wanderungen fest. Die Wanderungen über den Pazifischen Ozean mögen auch in früheren Jahrhunderten stattgefunden haben, jedoch die Voraussetzung für die Einbürgerung ist die Anwesenheit der Futterpflanze *Asclepias*, deren passive Verbreitung durch den Schiffsverkehr erst im 19. Jahrhundert stattgefunden haben soll.

Somit sind trotz der Bemühungen zahlreicher und namhafter Entomologen bis heute noch wesentliche Fragen der Biologie von *D. plexippus* ungeklärt. Gesichert durch zahlreiche Beobachtungen sind lediglich die Massenwanderungen im Herbst nach Süden von dem südlichen Kanada durch die Union bis Florida, Texas und dem südlichen Kalifornien. Dagegen ungeklärte Punkte sind vor allem folgende:

1. Legen dieselben Individuen in einem Zeitraum von 3 Monaten wandernd eine Strecke von mehreren tausend Kilometern zurück, oder handelt es sich um viele lokal stattfindende Züge?
2. Wo überwintern die Falter tatsächlich?
3. Wie erfolgt die Wiederbesiedlung der nördlicheren Gebiete im Frühling und Sommer? Erfolgt der Rückflug innerhalb einer oder mehrerer Generationen? Wandern die Falter dabei einzeln oder in großen Massen? Handelt es sich hierbei tatsächlich um gerichtete Flüge?
4. Beruht die Verbreitung über den Atlantik und den Pazifik auf aktiver Wanderung oder passiver Verfrachtung durch den Schiffsverkehr?

i) *Pyrameis cardui*.

Der Distelfalter *Pyrameis cardui* ist von allen Schmetterlingen wohl der bestbekannte Wanderer. Seine Verbreitung ist kosmopolitisch (mit Ausnahme von Südamerika), von den Tropen bis zur Arktis und Wanderungen sind gemeldet von Europa, dem Mittelmeergebiet, Nordamerika, Indien, Australien und dem Pazifik.

Am meisten beobachtet sind seine Wanderzüge durch Europa. Aus den ausgedehnten Forschungen WILLIAMS ergibt sich hierüber folgendes Bild: Der Ursprung der Schwärme wird südlich des afrikanisch-asiatischen Wüstengürtels angenommen. In Algerien, Ägypten, Palästina wanderten vielfach Schwärme aus dem Süden ein und es existieren mehrere Beobachtungen über Wanderungen aus der Sahara, vom Sudan und von Irak. Die Schwärme erreichen den Südrand des Mittelmeers im März und April. Im Osten durchziehen die Falter anscheinend immer nach Norden gerichtet, Syrien, die Türkei, den Balkan und wahrscheinlich Rußland. Im Westen wird das Mittelmeer überquert. Im April und Mai wandern die Falter dann in Südeuropa, im Juni und Juli durchziehen sie Mittel und Westeuropa (und vielleicht auch Osteuropa) und erreichen vielfach die nördlichen Teile von England, Skandinavien und sogar Island.

Lokale Wanderungen des Distelfalters werden fast aus jedem Jahre von irgendeinem Orte des Mittelmeergebietes oder Europas gemeldet. Jedoch in bestimmten Jahren, namentlich 1879, 1903 und 1926, wurden Wanderungen gewaltiger Massen in sehr vielen Gebieten beobachtet. Namentlich im Jahre 1879 überflog der Distelfalter in ungeheuren Mengen große Teile von Deutschland, Frankreich und der Schweiz. Nach den zahlreichen Meldungen scheint es sich um den größten in der Neuzeit stattgehabten Flug dieses Falters gehandelt zu haben, alle entomologischen und naturwissenschaftlichen Zeitschriften sind um die angegebene Zeit voll von Nachrichten über dieses Ereignis. Vom 15. bis 20. April wurden Schwärme in Algerien beobachtet, Ende April auf den Balearen und in Südspanien, im April und Mai an vielen Orten Italiens. Anfangs Juni müssen große Schwärme die Alpen überflogen haben, so wurden am 5. Juni große Mengen erstarrt auf dem St. Gotthard im Schnee gefunden. Im Juni durchzogen die Schwärme große Teile von Frankreich und Deutschland und erreichten anscheinend bereits um den 10. Juni die englische Südküste. Alle beobachteten Züge von *Pyrameis cardui* aus dem Jahre 1879 sind auf der Karte Abb. 25 mit ihrem Datum eingetragen. Hieraus geht eindeutig hervor, daß es sich nicht, wie man meist angenommen hatte, um einen einheitlichen Wanderzug handeln kann, der von Nordafrika seinen Ausgang nehmend große Teile von Europa in steter Richtung nach Norden überflutet hat. Denn die Falter traten gleichzeitig in vielen Hunderte von Kilometern von einander gelegenen Gegenden auf. So wanderten Schwärme um den 10. VI. 1879 in Österreich, der Schweiz, Württemberg, bei Lyon, Angres, Rennes, Paris und

vielleicht an der englischen Südküste. Aus den in der Literatur überlieferten Beobachtungen kann man weder eine einheitliche Zugrichtung, noch überhaupt Zugstraßen über größere Entfernungen konstruieren. Im Juli 1903 wanderten die Falter gleichzeitig an vielen Orten in Ungarn, Rumänien und der Tschechoslowakei. Im Jahre 1926 waren Wanderzüge im April in Ägypten, Palästina, im Mai im Kaukasus, Griechen-

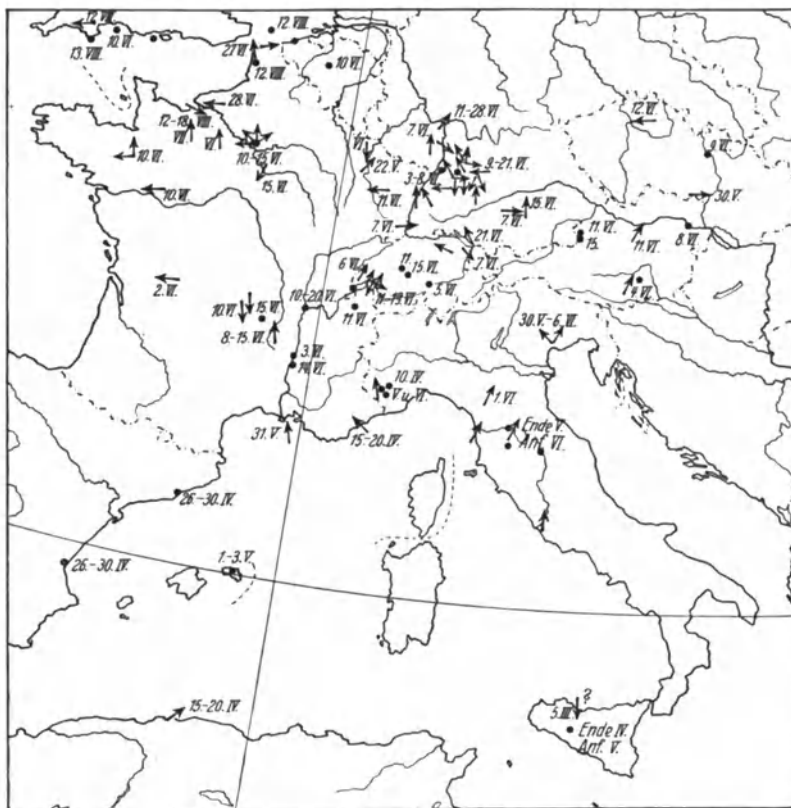


Abb. 25. Darstellung der Wanderungen von *Pyrameis cardui* im Jahre 1879 in Europa, mit Angabe der Daten an den einzelnen Beobachtungsorten.

land und Spanien, dann plötzlich Mitte Juli in den Dolomiten, französischen Alpen, bei Marseilles und Freiburg i. Br.

Es erhebt sich nun die wichtige Frage, ob die Theorie WILLIAMS von dem Ursprung der Wanderzüge in der Gegend des afrikanisch-asiatischen Wüstengürtels tatsächlich mit allen vorliegenden Beobachtungen im Einklang steht. Bei Bestätigung von WILLIAMS Theorie besteht ferner die Frage, ob eine einzige Generation über Strecken von mehreren tausend Kilometern wandert, oder ob sich hierbei mehrere Generationen ablösen. Da von vornherein Schmetterlingszüge über so außerordentlich große

Strecken schwer vorstellbar sind, ist es zunächst notwendig, die Argumente kennenzulernen, die zur Aufstellung dieser Theorie geführt haben.

1. Der Zustand der Falter. Zahlreiche Beobachter melden ausdrücklich, daß die wandernden Distelfalter sich in sehr schlechtem, abgeflogem Zustande befanden und schließen daraus, daß sie von weither gekommen sein müssen.

2. OBERTHÜR (1879) gibt von den am 10. VI. 1879 bei Rennes gelogenen Faltern ausdrücklich an, die Färbung sei die des afrikanischen Typus gewesen, der reifarben, weniger rot aussehe als der europäische.

3. Es wurde ein einziges Mal auf einem Brutplatz Massenschlüpfen und die Entstehung eines Schwarmes beobachtet, und das geschah im Sudan. Es ist wohl unnötig, darauf hinzuweisen, daß aus dieser vereinzeltten Beobachtung keinerlei Schlüsse zu ziehen sind.

Angesichts der Tatsache, daß über die Entstehung von Wanderzügen von Insekten fast keinerlei Material vorliegt, erscheint es angezeigt, den Originalbericht SKERTCHLEYS 1879 abzudrucken.

„Some at least of the swarms of *V. cardui* originate in Africa, one of which I witnessed a days march west of Sowakin, in Nubia in march 1869. Our caravan has started for the coast, leaving the mountains shrouded in heavy clouds, soon after daybreak. At the foot of the high country is a stretch of wiry grass, beyond which lies the rainless desert as far as the sea. From my camel I noticed that the whole mass of the grass violently agitated, although there was no wind. On dismounting I found that the motion was caused by the contortions of pupae of *V. cardui*, which where so numerous that almost every blade of grass seemed to bear one. The effect of these wriggings was most peculiar, — as if each grass stem was shaken separately, as indeed was the case, instead of bending before the breeze. I called the attention of the late J. K. LORD to the phenomenon, and we awaited the result. Presently the pupae began to burst and the red fluid that escaped sprinkled the ground like a rain of blood. Myriads of butterflies limp and helpless crawled about. Presently the sun shone forth and the insects began to dry their wings, and about half an hour after the birth of the first the whole swarm rose as a dense cloud and flew away eastwards towards the sea. I do not know how long the swarm was, but it was certainly more than a mile, and its breadth exceeded a quarter of a mile.“

4. Es existieren etwa 14 Beobachtungen, wonach *P. cardui* mitten auf dem Mittelmeer fliegend angetroffen wurde. Meist handelt es sich dabei nur um die Feststellung einzelner Falter. Für die Auffassung, daß hier Wanderungen vorliegen, spricht vor allem der Umstand, daß vielfach gleichzeitig andere Falter, wie *Plusia gamma* und Sphingiden über dem Mittelmeere flogen. Es sind also durchwegs solche Arten, die als Vanderer bekannt sind. BONNIFAY (1879) beobachtete am 31. Mai 1879 über See zwischen Marseille und Toulon in 10 Meilen Entfernung vom Land viele Falter, die einzeln vom Meere gegen das Land in Richtung nach Norden flogen. Es kann sich hier um Falter handeln, die bereits das Mittelmeer überquert haben. Den Ausgang eines Zuges von Ägypten über das Mittelmeer konnte WILLIAMS (1923) am 4. VII. 1921 feststellen. Auf der Fahrt von

Kreta nach Alexandrien flogen von der Entfernung von 70 Meilen von Ägypten ab Falter dauernd über dem Meere in Richtung nach Norden oder Nordosten. Gegen das Land zu nahm ihre Zahl zu. Nach WILLIAMS' Beobachtungen muß dieser Zug eine Breite von mindestens 100 Meilen gehabt haben! Die Falter flogen über das Schiff hinweg, ohne die geringsten Anstalten, sich niederzusetzen. Nach den vorliegenden Beobachtungen ist also tatsächlich möglich, daß große Mengen von Distelfaltern im Flug das Mittelmeer überqueren, jedoch nicht in geschlossenen Zügen, sondern einzeln. Nach allen bekannten meteorologischen Angaben muß es sich hierbei um aktive Wanderung handeln, eine Verwehung durch Winde scheint nicht in Betracht zu kommen.

5. Wenn es auch sicher ist, daß der Distelfalter in Süddeutschland und in großen Teilen Frankreichs überwintert, so können große Schwärme höchstens aus der zweiten im Frühjahr zur Entwicklung gekommenen Generation gebildet werden. Diese Generation erscheint nach SCUDDER (1889) in Mitteleuropa frühestens Mitte Juli, während in manchen Jahren, z. B. 1879, bereits Ende Mai — anfangs Juni die Falter in großen Schwärmen wanderten. Überdies handelte es sich hierbei um alte, abgeflogene Exemplare. Somit scheint festzustehen, daß die Juniwanderungen in Mittel- und Westeuropa aus von weither aus dem Süden zugewanderten Faltern bestehen müssen. Allerdings ist damit noch nicht entschieden, daß die Ausgangsländer südlich des Mittelmeeres liegen, vielmehr kann auch Südeuropa als Ursprungsstätte in Betracht kommen. Jedoch auch in Südeuropa kamen Wanderzüge zur Beobachtung, deren Zeitpunkt des Auftretens auf eine Einwanderung aus noch südlicheren Ländern hindeutete. So beobachtete JERGOVIC (1888) am 2. IV. 1888 bei Gravosa in Dalmatien einen Zug, der wie eine „dichte Wolke, so daß der Horizont völlig verdunkelt erschien“, von Süden nach Norden über dem Meere zog. Es kann sich hierbei weder um in Dalmatien überwinterte Falter gehandelt haben noch um die erste Frühlingsgeneration.

So sprechen mannigfache Beobachtungen dafür, daß der Ursprung vieler Züge weit im Süden liegen muß. Demgegenüber stehen jedoch eine Reihe Tatsachen, welche die allgemeine Gültigkeit dieser Theorie zu erschüttern geeignet sind und in vielen Fällen ganz klar die Entstehung der Züge in Mitteleuropa beweisen.

1. Die Zugrichtung. Aus dem zusammenfassenden Diagramm WILLIAMS über die Richtung sämtlicher beobachteter Distelfalterzüge geht keineswegs deutlich ein Überwiegen der nördlichen Richtung hervor. Deutlicher in dieser Beziehung ist allerdings das Diagramm der Junizüge (Abb. 26). Wenn rein statistisch auch schließlich aus allen Angaben ein Überwiegen der nördlichen Richtung festgestellt werden kann, so ist dieses Resultat keineswegs deutlich genug, um die allgemeine südliche Herkunft der Wanderzüge zu beweisen. Ein Zusammenhang mit der Windrichtung ist insofern festzustellen, als die Falter vorwiegend mit dem

Wind oder gegen ihn zu fliegen scheinen, jedoch beide Richtungen wurden in etwa gleicher Zahl beobachtet (Abb. 36 S. 201).

2. Die Frage der Generationen. Wenn sich auch eine Kontinuität der Züge über Strecken von mehreren 1000 km herausstellen sollte, so ist sehr unwahrscheinlich, daß es sich hierbei um eine einzige Generation handelt. Es ist vielfach festgestellt, daß die Falter unterwegs mehrmals Eier ablegen. Aus den Flugdaten von 1879 geht deutlich hervor, daß es sich in Europa um min-

destens drei verschiedene Generationen gehandelt haben muß, nämlich die Schwärme Ende April in Italien und Spanien, Ende Mai anfangs Juni in Italien, Frankreich usw. und endlich Mitte August in Belgien, England usw. Im Jahre 1903 ist in ähnlicher Weise zu unterscheiden zwischen einer Juligeneration in Ungarn, Tschechoslowakei usw. und einer Septemborgeneration in England, ebenso 1926 zwischen einer Juligeneration in Deutschland, Frankreich und einer Septemborgeneration in England. Somit erscheint äußerst zweifelhaft, ob die einzelnen Individuen über so große Strecken wandern, wie man früher angenommen hatte. Hier ist noch zuzufügen, daß das sukzessive Auftreten der Wanderungen von Süden nach Norden schon allein durch die Verzögerung der Generationenfolge sowie der Entwicklungszeit im kälteren Klima gedeutet werden kann. So folgt also die Möglichkeit einer örtlichen Entstehung der Wanderzüge schon allein aus den Daten der Generationsfolge. Jedoch bleibt die Wahrscheinlichkeit bestehen, daß wenigstens die erste in Europa auftretende Generation aus dem Süden von jenseits des Mittelmeeres zuwandert.

3. Es existieren nun aber positive Angaben darüber, daß bereits einige Zeit vor Beginn der Wanderungen die Falter in einer Gegend sehr zahlreich zur Entwicklung kamen, so daß bestimmt keine Einwanderung vor-

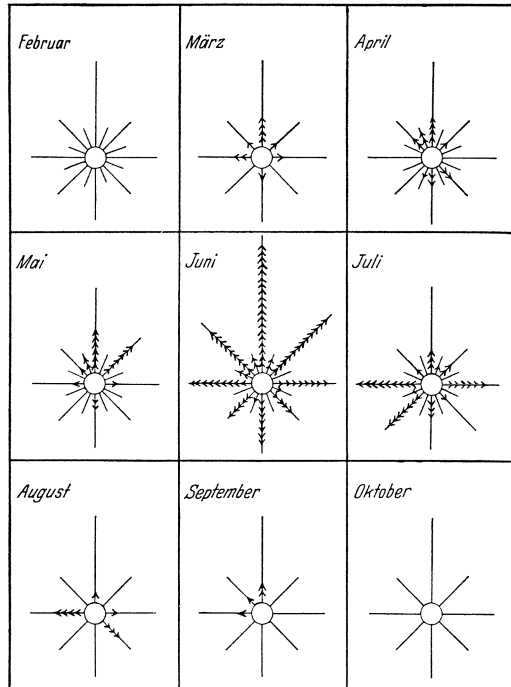


Abb. 26. Die Flugrichtungen sämtlicher Wanderungen von *Pyraeas cardui* in Europa in den einzelnen Monaten. (Aus WILLIAMS 1930 c.)

liegt. In einer Diskussion über das Auftreten von *P. cardui* 1879 in Italien (NINNI 1879) wurde mitgeteilt, daß bereits im vergangenen Jahre an vielen Orten Liguriens und Süditaliens Schwärme erschienen und Eier ablegten, so daß keinerlei Grund besteht, die im April auftretenden Wanderschwärme als zugewandert zu betrachten. EIMER (1880) teilt mit, daß die Distelfalter bereits einige Zeit vor Beginn der Wanderungen in Württemberg sehr zahlreich waren. Von den großen Wanderungen der Jahre 1903 und 1926 macht schon das späte Auftreten im Juli wahrscheinlich, daß es sich um eine im Lande entwickelte Generation handeln muß. Besonders beweisend sind die Angaben aus dem Jahre 1926. Bereits im März und April wurden einige überwinterte Exemplare in England angetroffen, Ende April waren sie in der Schweiz häufig. Es scheinen also die Witterungsverhältnisse für die Entwicklung der Falter sehr günstig gewesen zu sein, so daß eine große Gradation in Europa eintrat. Mitte Juli traten dann große Wanderschwärme in Deutschland und Frankreich auf. DE ONDARZA (1926) gibt bezüglich der Wanderschwärme vom 13. bis 18. Juli bei Freiburg i. Br. ausdrücklich an, daß die Tiere auffallend frisch waren und vor kurzem wohl in der Nähe geschlüpft sein müssen. Nun liegen aus dem gleichen Jahr zahlreiche Angaben über Wanderungen im April und Mai im Mittelmeergebiet, Palästina, Kaukasus, Mittelmeer, Spanien vor, die man als die Mutterschwärme der Juliwanderer in Mittel- und Westeuropa ansehen würde, wenn nicht eben die oben angeführten Argumente dagegen sprechen würden. So scheint sich damals die Gradation über ein großes Gebiet erstreckt zu haben, es braucht aber keine Wanderung über weite Strecken stattgefunden zu haben.

4. Es ist unmöglich, aus den überlieferten Daten von Wanderungen an einzelnen Orten Zugstraßen zu konstruieren. Dagegen sprechen einerseits die oben erwähnten Angaben über die Zugrichtungen, andererseits in ganz besonderem Maße der Umstand, daß die Falter gleichzeitig an sehr weit voneinander entfernten Orten wanderten. Dieses Argument ist schon bei NINNI (1879) erwähnt. Damals erschienen die Schwärme gleichzeitig in fast ganz Italien Ende Mai. Es ist schon oben darauf hingewiesen, daß um den 10. VII. 1879 Wanderungen in Österreich, der Schweiz, Württemberg, bei Paris, Lyon, Angres, Rennes und vielleicht an der englischen Südküste stattfanden.

5. Es liegen sehr viele Nachrichten vor über Wanderungen, die ganz isoliert dastehen, sowohl bezüglich der Zeit als auch des Ortes. Hierbei muß es sich wohl stets um örtlich entstandene Züge handeln, da sie andernfalls wohl auch an anderen Orten zur Beobachtung gekommen wären.

6. Früher wurde vielfach darauf hingewiesen, daß der Distelfalter in Mittel- und Westeuropa nicht heimisch sei, so daß die Wanderschwärme aus zugewanderten Tieren bestehen müßten. Nun scheint es aber doch nach zahlreichen Angaben heute sicher zu sein, daß der Falter in Süddeutschland, Frankreich und auch Südengland überwintert, so daß also

aus diesen Feststellungen die unbedingte Einwanderungstheorie nicht mehr aufrechterhalten werden muß. Da jedoch sicherlich nur eine beschränkte Zahl von Faltern zur Überwinterung kommt und hierbei die Abhängigkeit von klimatischen Bedingungen sehr groß ist, so liegt hier bereits eine genügende Erklärung für die Tatsache vor, daß die Schwarmbildung und die Wanderung nur sporadisch in bestimmten Jahren, und dann aber vielfach in sehr großem Umfange geschieht. Es ist hierbei sowohl möglich, daß infolge günstiger klimatischer Bedingungen im Winter und Frühjahr zahlreiche Falter überwintern und dann starke Gradation einsetzt, als auch daß eine überwinterte Generation aus dem Süden zufliegt und eine zahlreiche Nachkommenschaft produziert.

Somit sprechen zahlreiche Argumente gegen die Richtigkeit der WILLIAMSSchen Theorie von dem südlichen Ursprung der Distelfalterwanderungen. Für die Herkunft der Wanderschwärme in Mittel- und Westeuropa sind wahrscheinlich beide Möglichkeiten verwirklicht, die Schwärme können sowohl aus dem Süden zufliegen als auch im Lande entstehen. Jedoch erscheint es im ersteren Falle höchst unwahrscheinlich, daß der Ursprungsherd tatsächlich im Süden des Mittelmeeres zu suchen ist und es ist auch nicht sehr wahrscheinlich, daß eine einzige Generation über so sehr große Entfernungen hin wandert.

Die Frage eines Rückfluges im Herbst nach dem Süden wird in der Literatur ausführlich diskutiert. Es liegen jedoch diesbezüglich nur drei Angaben vor. 1. FRITSCHE (1879) beobachtete in Salzburg vom 26. VIII. bis 20. X. 1879 fast täglich Züge in Richtung nach W-SW-S, also anscheinend entgegengesetzt zur Flugrichtung der Frühlingzüge. 2. In Ägypten wurde einmal von einem Ornithologen eine Einwanderung im Herbst von Norden vom Mittelmeer her zusammen mit Zugvögeln beobachtet (WILLIAMS 1928). Jedoch sind die Angaben hierüber sehr ungenau. 3. LENZ (1931) beobachtete am 4. August in den Alpen (Vorarlberg) eine Wanderung nach Süden. Die Dichte des Schwarmes war bedeutend geringer als diejenige eines Frühjahrszuges. Von rein wissenschaftlichem Standpunkte aus ist es völlig abwegig, aus logischen Gründen einen Rückflug im Herbst nach dem Süden anzunehmen. Eine solche Annahme kann nur entstehen aus ganz unsachlichen Analogien zum Vogelzug sowie aus einer gewissen teleologischen Naturauffassung, die in allem einen höheren Sinn sucht. Es besteht kein Zweifel darüber, daß der weitaus größte Teil der im Norden fliegenden Falter im Herbst und Winter zugrunde geht und daß eine Neubesiedlung entweder durch wenige überwinterte Exemplare geschieht, oder durch Einwanderung aus dem Süden.

Es ist von besonderem Interesse, daß die Distelfalter in Europa vielfach zusammen mit der Noctuide *Plusia gamma* sowie auch manchmal zusammen mit der Pyralide *Nemophila noctuella* wandern. Namentlich an den großen Wanderungen des Jahres 1879 nahm *Plusia gamma* in ungeheuren Mengen teil (vgl. S. 108).

Der Distelfalter ist eines der bestbekanntesten Beispiele von Schmetterlingen, die infolge ihrer Wanderfähigkeit eine fast kosmopolitische Verbreitung gewonnen haben. In Nordamerika sind Wanderungen aus den Oststaaten bekannt, aber die meisten Angaben beziehen sich auf Kalifornien, wo die Schwärme aus zahllosen Tieren bestehen (z. B. DOW 1924, 1926, CRAMER 1926, ESSIG 1926a u. a.). Die Zeit ist meist März und April, die Hauptzugrichtung Norden (N, NO, NW, W, N, N, NW). Von Kalifornien aus soll der Distelfalter gelegentlich auf den Hawaii-Inseln einwandern. Es liegen ferner einige unbestimmte Angaben vor über Wanderungen im Gebiet des Indischen Ozeans. In Australien wandert gelegentlich *P. cardui* var. *kershawi*. Nach Angaben über das Vorkommen in Neuseeland ist es nicht unmöglich, daß der Falter von Australien übers Meer nach Neuseeland wandert. Über das Vorkommen auf landfernen atlantischen Inseln siehe S. 209.

k) *Libythea labdacca*.

Libythea labdacca wandert regelmäßig in einigen Gebieten Westafrikas, es liegen Beobachtungen vor von der Goldküste, Nigeria und Sierra Leone. Die Wanderungen sollen regelmäßig zweimal im Jahre erfolgen, nämlich von März bis Mai, sowie im August-September. Nach CARDINAL (1926) dauert die Flugperiode an der Goldküste je etwa 14 Tage, die Richtung ist stets SSW. In Süd-Nigeria setzen die Wanderungen nach FARQUHARSON (1922) mit dem Beginn der Regenzeit im März ein. Das Zusammenfallen der Falterzüge mit dem Beginn der Regenzeit ist dort so auffallend, daß die Eingeborenen an den Wanderungen den Eintritt der Regenzeit erkennen und nach diesem Zeichen die Aussaat von Mais beginnen. Die Märzflüge sind nach Süden gerichtet. Die zweite Flugperiode fällt mit dem Ende der Regenzeit zusammen, die Richtung ist nach Norden.

Die Wanderzüge sind vielfach sehr dicht, ein Beobachter bringt den Vergleich mit einem schwarzen Schneegestöber (black snowstorm).

l) *Libythea bachmanni*.

Es sind zahlreiche Wanderungen aus Texas bekannt. Die Zeit ist Juni bis September. Die Wanderzüge sind bisweilen sehr dicht und erstrecken sich manchmal über mehrere Wochen. So beobachtete PARMAN (1926) bei Uvalde, Texas, Wanderungen vom 1. bis 28. August, meist von 16—18 Uhr. Eine Wanderung von besonders großem Ausmaße beschreiben GABLE und BAKER (1922). Die Front erstreckte sich von 50 Meilen nördlich von San Antonio gegen Süden bis zum Rio Grande, das ist eine Strecke von 250 Meilen. Der Flug dauerte vom 26. IX. 1921 an 18 Tage.

Aus den vorliegenden Berichten ist es nicht möglich, festzustellen, ob die Wanderungen regelmäßig stattfinden. Ebensowenig ist es möglich, einen Zusammenhang mit klimatischen Faktoren zu erkennen. So be-

tont PARMAN (1926) ,daß die Wanderungen im August 1916 bei regnerischer kalter Witterung, August 1921 dagegen bei trockenem warmen Wetter stattfanden.

m) *Sphingidae*.

Unter den in Europa nördlich des Mittelmeergebietes vorkommenden Sphingiden finden sich zahlreiche Arten, von denen man annimmt, daß sie regelmäßig aus dem Süden zuwandern. Ihr Vorkommen ist nicht ständig, man nimmt an, daß sie an vielen Orten, an denen sie im Sommer gefunden werden, entweder niemals oder nur selten zur Überwinterung gelangen. Hieraus folgt der logische Schluß, daß ihr Erscheinen auf Einwanderung beruhen muß.

Ein Beweis für die Wanderungen der Sphingiden ist sehr schwer zu erbringen. Sie sind nämlich, wie man glaubt, typische Einzelwanderer. Also die Wanderung fällt nicht als solche auf. Dazu kommt, daß sie wohl meist in der Dämmerung oder nachts stattfindet. So scheidet also die direkte Beobachtung der Wanderung als Beweismittel aus. Die Tatsache, daß von bestimmten Arten nördlich einer bestimmten Linie keine überwinternden Puppen mehr aufgefunden wurden, ist wie jede negative Aussage nur mit großer Vorsicht zu bewerten. Allerdings ist zu berücksichtigen, daß angesichts der Größe vieler Puppen sowie der außerordentlichen Verbreitung der Schmetterlingsliebhaberei in Amateurkreisen auch einer auf negativen Zeugnissen gestützten Aussage einiges Gewicht beizumessen ist. Schließlich als positiver Beweis für die Wanderungen ist das häufige Vorkommen auf hoher See zu betrachten, sowie die weite Verbreitung vieler Arten. Bekanntlich besitzen viele Sphingiden einen sehr schnellen, reißenden Flug, so daß eine weite Verbreitung in relativ kurzer Zeit möglich erscheint.

Zur Stütze des oben Gesagten seien hier einige Sätze von SEITZ (1930) angeführt: „Bei 30 Reisen übers Mittelländische Meer fand ich als die häufigsten auf hoher See anfliegenden Schmetterlinge neben *P. cardui* *Macroglossa stellatarum* und *Acherontiä atropos*. Im nördlichen Indischen Ozean kam mehrmals *Herse convulvuli*, in der Nähe der Halbinsel Malaka in großer Zahl ein *Macroglossa* (aus der *passalus*-Gruppe) vor. Auf dem Land haben Wanderungen von Sphingiden eine gewisse Regelmäßigkeit angenommen, wie das zeitweise Erscheinen zahlreicher afrikanischer Arten wie *Deilephila nerii*, *Hippotion osirii*, *Hippotion celerio*, *Celerio lineatus* jenseits der Nordgrenze ihres Gebietes und manche Sphingidenarten, wie z. B. *A. atropos*, wandern auf Inseln oder in Distrikten, wo sie sich auf die Dauer nicht zu halten vermögen, stets wieder zu.“

Wenn nun auch die Tatsache der Wanderung bei den Sphingiden ziemlich allgemein angenommen zu sein scheint, so bestehen hinsichtlich der Frage, ob an einem bestimmten Ort eine bestimmte Art als einheimisch oder zugewandert zu betrachten ist, sehr weitgehende Meinungs-

verschiedenheiten. Dies ist schon insofern verständlich, als sich die Nordgrenze der Überwinterung in einzelnen Jahren sehr stark verschieben kann, außerdem beziehen sich die Untersuchungen der Forscher auf verschiedene Gebiete. Im folgenden soll versucht werden, betreffs 12 häufig als Wanderer angesehener Arten einige Meinungen zusammenzustellen. Es sind folgende Autoren: GASCHET (1876), REUTTI (1898), STEPHAN (1904, 1908), SPULER (1908), SEITZ (1930), WILLIAMS (1930c), JORDAN (1930).

Acherontia atropos L. In Frankreich wahrscheinlich einheimisch, überwinternde Puppen oft gefunden (GASCHET). In Baden einheimisch und gelegentlich zugewandert (REUTTI). In Mitteleuropa einheimisch (STEPHAN). Wandert in jedem Frühjahr zu, an manchen Stellen in Mitteleuropa heimisch, z. B. Wien (PABST 1895). In England nicht einheimisch (WILLIAMS). Vorkommen nördlich bis Shetland- und Lofoten-Inseln. „In nördlichen Gegenden nur Zuwanderer, der fast alljährlich im Sommer erscheint, ohne sich dauernd einzubürgern. Auch im nördlichen Zentraleuropa hat *atropos* noch nicht dauernd Fuß gefaßt“ (JORDAN).

Deilephila (Daphnis) nerii L. In Frankreich wahrscheinlich Einwanderer, da die Futterpflanze selten ist (GASCHET). In Baden alljährlich Einwanderung von Süden (REUTTI). Heimat Mittelmeergebiet, vielfach in Deutschland gefangen (eingewandert), überwintert in Ungarn (STEPHAN). Stammt aus Südeuropa. „Als Zugvogel nördlich bis England, Südschweden und Finnland gefangen.“ In Ungarn vielleicht einheimisch (SPULER). Stammt aus Südeuropa (JORDAN). In England nur zugewandert, vollendet keinen Entwicklungszyklus (WILLIAMS).

Sphinx ligustri L. In England einheimisch, verstärkt durch Einwanderung (WILLIAMS). Wird im allgemeinen als einheimisch betrachtet.

Herse (Protoparce) convulvuli L. In Frankreich einheimisch, es wurden oft überwinternde Puppen gefunden (GASCHET). „Zieht im Sommer weit nordwärts. Im nördlichen Zentraleuropa ist er ebensowenig wie *atropos* dauernd akklimatisiert“ (JORDAN). In England nicht einheimisch (WILLIAMS).

Celerio (Deilephila) verpertilio L. In Baden einheimisch, fliegt auch aus dem Süden zu (REUTTI).

Celerio (Deilephila) hippophaes L. Fliegt in Baden alljährlich aus dem Süden zu (REUTTI).

Celerio (Deilephila) galii L. In England Einwanderer, der wahrscheinlich keinen Entwicklungszyklus vollendet (WILLIAMS).

Celerio (Deilephila) euphorbiae L. Einwanderer in Schweden und Finnland (SPULER). In England nicht permanent (WILLIAMS). Kaum einheimisch in England (JORDAN).

Celerio (Deilephila) livornica L. In Baden selten, dann eingewandert. Im Juli 1883 in großer Zahl bei Waldshut, Konstanz und Karlsruhe. „Wurden zu jener Zeit am Col de Lantaret (Mont Cenis), den Paß am Tage überfliegend, sehr zahlreich beobachtet“ (REUTTI). Heimat Mittelmeergebiet, in Deutschland gelegentlich gefangen (STEPHAN). In Südeuropa einheimisch, sonst nur in einer von zugeflogenen Tieren stammenden Spätjahrgeneration (SPULER). „Kommt alljährlich von Nordafrika nach Europa und wandert zuweilen bis England und Südschweden (JORDAN). In England Einwanderer (WILLIAMS).

Hippotion (Chaerocampa) celerio L. In Frankreich wahrscheinlich einheimisch, Puppen nur nach einem warmen Herbst gefunden (GASCHET). Wandern alljährlich aus dem Süden zu (REUTTI). Heimat Mittelmeergebiet, einzelne Exemplare im Sommer in Deutschland gefangen (STEPHAN). Heimat

im westlichen südmediterranen Gebiet Europas. Kommt in heißen Sommern bis Deutschland und Schottland (SPULER). „Ein Zugvogel, der alljährlich aus den Tropen nordwärts geht und der in vielen Gegenden gefunden wird, in denen er nicht beheimatet ist (JORDAN).“ In England Einwanderer (WILLIAMS).

Pergesa (Chaerocampa) elpenor L. In Europa einheimisch.

Macroglossa stellatarum L. Oft im Mittelmeer gefangen (MATHEW 1890, SEITZ 1930). In England nur als Einwanderer (WILLIAMS).

Eine regelmäßige Wanderung von Sphingiden von Süden nach Norden soll auch in Ostasien vorkommen (nach freundlicher mündlicher Mitteilung von Herrn Prof. A. SEITZ), sowie in Nordamerika.

Somit scheint an der Tatsache der Wanderung der Sphingiden heute kein Zweifel zu bestehen, wenngleich betont werden muß, daß sich die Auffassung bezüglich einiger Arten noch durch weitere Forschung erheblich ändern kann. Vorläufig haben die Sphingiden als die bestgesichersten Beispiele für Einzelwanderungen bei Insekten zu gelten.

n) *Lymantria monacha*.

Die Frage, ob *Lymantria monacha* wandert, ist von ganz besonderem Interesse vom Standpunkt der Schädlingsbekämpfung aus. Es liegen nun in der Tat einige Berichte vor, aus denen klar hervorgeht, daß dichte Schwärme dieses gefürchteten Schädlings weite Strecken im Fluge zurücklegen.

Einige Beispiele finden sich bei NÜSSLIN-RHUMBLER (1927): „Sehr gern fliegen sie hellem künstlichen Lichte zu (z. B. Massenflüge in die Stadt München [1891], und schon zu Anfang der 50er Jahre) und am liebsten gegen den Wind. Ihre große Beweglichkeit begünstigt den Überflug und zwar stets in der Nacht, besonders in mond hellen Nächten. Die Erfahrungen zu Anfang der 50er und 90er Jahre hat dies klar und sicher festgestellt. So fanden z. B. Überflüge (zum Teil über den Bodensee) Ende Juli 1891 von Württemberg (Weingarten) nach Baden (Markdorf, 20 km) statt. Diese Flüge scheinen freiwillig zu erfolgen.“

Aus Schlesien meldet PAX (1921) folgende Züge: 1906 fiel nachts ein Schwarm in Görlitz ein. Am 5. VIII. 1907 berichtete die Schlesische Zeitung: „Wie ein ungeheurer Heuschreckenschwarm sind die gefürchteten Schmetterlinge gestern Abend gekommen. In diesem Zuge befanden sich noch außer der Nonne: *Malacosoma neustria*, Ringelspinner, *Gastropacha quercifolia*, Kupferglucke, *Panolis griseovariegata*, Kiefern-eule, *Bupalus piniarius*, Kiefernspanner.

Einen besonders ausgedehnten Überflug beschreibt LOOS (1921): Er fand vom 16. bis 18. VII. 1920 in Nordböhmen in der Gegend Altbunzlau-Leitmeritz-Mittelwalde-Glatzer Gebirge statt, bei besonders warmer Witterung. In der Nacht vom 16. zum 17. VII. erschienen sie in Leitmeritz. Am 18. Juli flogen sie bei Mittelwalde nachmittags von 4—5 Uhr, sie kamen aus sehr großer Höhe herab und überflogen in südöstlicher Rich-

tung das Glatzer Gebirge bei leichtem NW-Wind und einer Geschwindigkeit von 2—3 m/sec. Der Vorbeiflug dauerte 20 Minuten bei 600 m Breite und 5 m Höhe des Schwarms. Am 18. abends 8.15 Uhr zogen sie bei Neumoslanitz. Sie flogen bei Neumond und sollen angeblich bei Tage in großer Höhe gezogen sein, was daraus geschlossen wird, daß sie nicht in der Nähe gesichtet wurden. Dieser Zug dauerte 10 Minuten lang, war 15—20 m breit und 2 m hoch. Loos nimmt an, daß die Nonnenschwärme immer mit dem Winde ziehen.

Somit scheinen die Wanderzüge der Nonne für ihre Verbreitung eine wichtige Rolle zu spielen.

o) *Plusia gamma*.

Die bekannte Gammaeule *Plusia gamma* tritt in Europa bisweilen in ungeheuren Mengen in Wanderschwärmen auf. Wohl am bekanntesten ist die Assoziation mit *Pyrameis cardui* in gemeinsamen Wanderschwärmen. Im Jahre 1879, dem größten Wanderjahr von *P. cardui*, wurde die Anwesenheit von *Plusia gamma* in den Wanderzügen von nahezu allen Beobachtern ausdrücklich betont. In manchen Fällen stellten die Noc-tuiden das Hauptkontingent in den Zügen dar. HAWKSHAW (1879) beschreibt einen gemischten Zug, der am 12. VIII. 1879 von der See her in Richtung nach SO in Trouville (Frankreich) ankam. *P. gamma* flog tiefer als *P. cardui*. Am vormittag waren die Züge gemischt, von mittags ab nahm die Zahl der Nymphaliden ab, von 17.30—23.30 Uhr und wohl noch länger flogen ausschließlich *P. gamma* in dichten Schwärmen. Auch im Jahre 1903 wanderten beide Arten gemeinsam.

Es sind auch einige unvermischte Wanderzüge von *Plusia gamma* bekannt. TUGWELL (1872) berichtet, daß im September 1871 auf dem Meere 20 Meilen von Oporto entfernt große Schwärme nachts an Bord eines Schiffes kamen. Von besonderem Interesse sind die Beobachtungen GAETKES in Helgoland. In der Nacht des 12. VIII. 1877 erschienen „Myriaden“ der Falter zusammen mit Zugvögeln, bei schwachem Ostwind und leichtem, warmem Regen. „Nichts aber übertrifft die Wanderzüge von *Plusia gamma* während der Mitte des August 1882. Vom 15. bis 20. August erschienen nachts von 11—3 Uhr ungeheure Mengen von *Plusia gamma* zusammen mit Zugvögeln, wie dickes Schneegestöber“. Sie flogen von Osten nach Westen. Um dieselbe Zeit meldet CORDEAUX (1882 u. 1895) das Erscheinen sehr großer Schwärme an der englischen Küste genau westlich von Helgoland (Yorkshire und Lincolnshire). Daraus wird geschlossen, daß die ganze Nordsee in einer Breite von zirka 500 km überflogen wurde. So ist es auch nicht mehr möglich, die Wanderung nach Helgoland mit der Anziehung durch das Leuchtturmlicht zu erklären, denn der Weiterflug nach England erfolgte vom Lichte weg.

Plusia gamma wandert sowohl am Tage wie auch bei Nacht.

p) *Alabama argillacea* HBN.

Die Biologie des in Nord- und Südamerika berüchtigten Baumwollschädlings *Alabama argillacea*, der „cotton-worm-moth“, ist in wesentlichen Punkten unbekannt. Die Falter erscheinen im frühen Frühling auf Baumwollfeldern im Süden von U.S.A., jede neue Generation rückt weiter nach Norden vor. Im Herbst tauchen dann bisweilen ungeheure Mengen der Falter plötzlich im Norden von U.S.A. und im südlichen Kanada auf. Bereits um die Mitte des vorigen Jahrhunderts hatte man angenommen, daß das Vorkommen von *Alabama* in U.S.A. auf Einwanderung beruht. Hierauf weisen folgende Tatsachen hin:

1. Der Falter überwintert anscheinend nirgends in den Vereinigten Staaten, auch nicht im äußersten Süden am Golf von Mexiko, wie man lange Zeit angenommen hatte. Hieraus folgt zwingend, daß im Frühjahr eine Einwanderung von Süden her erfolgen muß. Nach WOLCOTT (1929) erfolgt eine Überwinterung auch nicht in Mexiko und Westindien. In allen genannten Gebieten verschwinden die Falter vollkommen im November, um erneut wieder im Mai-Juni aufzutauchen.

2. Anfangs Oktober treten bisweilen ungeheure Schwärme der Falter im Norden auf bis in der Gegend von New York, Washington und Ontario (Kanada). Dort fallen sie plötzlich nachts in Großstädten ein und sammeln sich in Mengen um elektrische Lampen. SAUNDERS (1915) beschreibt folgendermaßen einen Einfall in Clinton N. Y. am 10. X. 1912: „The came in all at once at about 3 a.m. and flew far a time in such swarms round the electric lights that you couldn't see the lights for the moths.“ 1887 erschienen sie in Hamilton, Ontario, 1889 in London, Ontario, 1911 bei Washington, New York, Staten Island (21. IX. bis 9. X.) (GROSSBECK 1911), 1912 am 8. Oktober in London, Ontario, am 10. Oktober in Clinton N. Y. (SAUNDERS 1915), am 12. Oktober in Hannover N. H. GEROULD (1915) nimmt an, daß es sich 1912 um denselben Zug handelte, woraus sich ergeben würde, daß die Falter pro Nacht 80—100 Meilen wandern. Das Auftreten von *Alabama* im Norden geschieht 500 bis 1000 km nördlich der letzten Baumwollpflanzungen und hieraus scheint erwiesen, daß die Falter über die angegebenen großen Strecken gewandert sein müssen.

Über eine Rückwanderung nach dem Süden liegen keinerlei Nachrichten vor und es ist nicht zweifelhaft, daß im Herbst alle Falter in Nordamerika zugrunde gehen.

HUNTER (1912) weist auf die bemerkenswerte Tatsache hin, wonach besonders starke Befallsjahre in einem regelmäßigen 21—22jährigem Wechsel folgten. So gibt er folgende Jahre an: 1783, 1804, 1825, 1846, 1868, 1880, 1911, außerdem sind noch folgende Jahre bekannt: 1872/73 und 1912.

Über die Ursprungsländer, aus denen die Falter im Frühling in den Vereinigten Staaten einwandern, ist nichts bekannt. Eine bemerkens-

werte, wenn auch etwas phantastische Lösung des Problem es deutet WOLCOTT (1929) an. Auch in tropischen Ländern wie Peru, in Gegenden, in welchen Baumwolle das ganze Jahr über wächst, findet sich *Alabama* nicht während des ganzen Jahres. Die Raupen erscheinen vielmehr im Sommer (Januar-März) und verschwinden im Winter (Juli-August). *Alabama* verschwindet nun in Peru ungefähr um die Zeit, in der sie in U.S.A. erscheint. Hieraus ergibt sich die Möglichkeit, daß sie von Peru in den Vereinigten Staaten einwandert. Dort geht der größte Teil zwar im Herbst zu grunde, aber wenige erreichen vielleicht im Süden wärmere Länder und geben dort den Ausgang zu einer Frühlingsgeneration. Somit wäre ein jahreszeitlicher Wechsel über den Äquator gegeben. Als andere Möglichkeit deutet WOLCOTT an, daß eine zentrale Quelle besteht, von welcher aus zu gewissen Zeiten des Jahres Immigranten nach dem Norden, zu andern nach dem Süden fliegen.

So bietet die Lebensgeschichte von *Alabama argillacea* in Amerika eine Reihe ungelöster Probleme. Jedoch steht fest, daß die Wanderungen im Leben dieser Art eine große Rolle spielen.

q) *Urania fulgens* und *Urania leilus*.

Die am Tage fliegenden Uraniiden *Urania fulgens* sowie *Urania leilus* sind bereits seit langer Zeit als regelmäßige Wanderer bekannt. Beide Arten wandern im tropischen Mittelamerika sowie Südamerika.

Von *Urania fulgens* sind Wanderungen vor allem aus folgenden Ländern bekannt: Mexiko, Costa Rica und Panama, außerdem existieren vereinzelte Angaben aus Ecuador und Columbia. In Mexiko soll nach FRIEDRICH (in v. BEMMELN 1857) alljährlich eine Wanderung stattfinden. Es werden zwar die Arten *U. leilus* und *U. marius* angegeben, jedoch soll es sich nach TUTT und WILLIAMS wahrscheinlich um *U. fulgens* handeln. Im April wandern die Falter am Osthang der Kordillieren von Süden nach Norden vom Fuße des Orizaba bis zum Rio Grande, was einer Entfernung von zirka 800 km gleichkommt. 5—6 Wochen später sollen dieselben Falter in abgeflattertem Zustande denselben Weg zurückfliegen. Diese sehr interessanten Beobachtungen sind bisher noch von keiner Seite bestätigt worden. Nach GILLOT (1924) wandert *U. fulgens* in Costa Rica alljährlich zusammen mit *Timetes chiron* von Februar bis September. Es sind dabei besonders zwei Flugperioden zu unterscheiden: 1. Februar-März (Trockenzeit), etwa 20 Tage lang, 2. Juni-Juli (Regenzeit), eine neue Generation. Sie fliegen stets gegen den Wind nach NO, O oder SO. Aus Panama sind zahlreiche Züge zwischen Mai und August gemeldet worden (DAVIS 1889, WERCKLÉ 1907, WILLIAMS 1929b usw.) Auch dort sollen die Wanderungen eine bekannte alljährlich wiederkehrende Erscheinung darstellen.

Wanderungen von *Urania leilus* sind in der Hauptsache von einem verhältnismäßig eng umschriebenen Areal, nämlich Trinidad und Brit.-

Guyana, bekannt (WILLIAMS 1920). Die Flugzeit ist Juli bis Oktober. Wenn auch zahlreiche Wanderzüge gemeldet sind, so scheint *U. leilus* nicht regelmäßig alljährlich zu wandern, sondern in unregelmäßigen Perioden. Der Falter ist gelegentlich, besonders nach Stürmen, in Barbados aufgetreten. Man nimmt an, daß in diesen Fällen eine Einwanderung von Trinidad über die See (Entfernung zirka 300 km) stattgefunden hat.

Auch aus Brasilien sind einige Wanderungen von *U. leilus* gemeldet.

3. Schmetterlingswanderungen regional betrachtet.

a) Wanderungen in Europa und der paläarktischen Region.

Alle unsere Kenntnisse über Schmetterlingswanderungen in der paläarktischen Region beziehen sich auf Europa. Aus dem gesamten asiatischen Teil des Gebietes, schon aus dem europäischen Rußland, wissen wir so gut wie nichts. Nun scheinen aber, wenn wir die Verhältnisse Europas auf die ganze Region übertragen wollen, Schmetterlingswanderungen in der ganzen Paläarktis eine im Vergleich zur Neoarktis sowie den Tropen seltene Erscheinung darzustellen.

In Europa, wo die Beobachtungsmöglichkeiten günstiger sind als in den meisten übrigen Gebieten der Erde, kennen wir nur zwei Schmetterlinge, die häufig in großen Scharen wandernd beobachtet wurden, nämlich *Pieris brassicae* und *Pyrameis cardui*. Beide Falter wandern keineswegs regelmäßig, sondern nur in unregelmäßigen Perioden, und vorzugsweise in bestimmten Gebieten: Der Kohlweißling hauptsächlich in Mitteleuropa, der Distelfalter in Westeuropa. Zusammen mit *Pyrameis cardui* wandert häufig *Plusia gamma* und *Nemophila noctuella* (Pyrilidae).

Diesen sehr dürftigen Kenntnissen von Massenwanderungen stehen gegenüber eine Menge von Angaben und Vermutungen über mehr oder weniger regelmäßig stattfindende Einzelwanderungen bestimmter Arten in Europa. Einzelwanderungen können nicht beobachtet, sondern nur erschlossen werden. Meist handelt es sich um die Tatsache, daß Falter südlicher, z. B. mediterraner Herkunft, weit nördlich ihres Verbreitungsgebietes angetroffen werden, oder um das gelegentliche Auftreten kontinentaler Formen in England. Die regelmäßige Einwanderung von Süden her wird vor allem für folgende Arten vermutet: *Pyrameis cardui*, *Sphingiden* (ausführliche Darstellung s. 105), *Deiopeia pulchella*, *Plusia gamma*, *Agrotis ypsilon*, *Colias edusa*. Im übrigen wird in zahllosen Fällen ein gelegentliches Auftreten an bestimmten Orten als Wanderung aufgefaßt. Zweifellos handelt es sich meist nicht um aktive Wanderung, sondern um passive Verschleppung durch Winde oder Verkehrsmittel. Am ehesten dürften als echte Wanderungen die Einzelflüge von Sphingiden anzusprechen sein. Aus keinem Gebiet der Erde besitzen wir so viel Hinweise auf Einzelwanderungen wie aus Europa. Dies hängt sicher zusammen mit der besonders intensiven Durchforschung dieses Gebietes, wobei

namentlich die von Amateuren geleistete entomologische Heimatforschung eine wichtige Rolle spielt.

Das in Bezug auf Schmetterlingswanderungen besterforschte Gebiet Europas ist England. Dies hängt einerseits mit der Insellage zusammen, die eine scharfe Trennung einheimischer und nicht einheimischer Arten ermöglicht, wobei Hinweise auf Einwanderung vom Kontinent vielfach bereits damit gegeben sind, daß ein Vorkommen von irgend einer Küstengegend gemeldet wird. Andererseits besteht bei englischen Entomologen in weit höherem Maße als in anderen Ländern bereits seit vielen Jahrzehnten ein reges Interesse für die Probleme der Insektenwanderungen. Über den heutigen Stand der Forschung unterrichtet am besten folgende Zusammenstellung WILLIAMS (1930c):

1. Wanderer, welche die Küsten erreichen und Eier ablegen, ohne einen Lebenszyklus zu vollenden: *P. daphidice*, *V. antiopa*, ? *A. lathonia*, *L. boeticus*, *D. plexippus*.
2. Wanderer, welche eine Generation hervorbringen, ohne jemals zu überwintern: *C. hyale*, *C. crocale*, *P. cardui*.
3. Wanderer, die gelegentlich brüten und überwintern, aber nicht permanent vorkommen: *P. cardui* (?).
4. Seltene einheimische Arten, die kontinuierlich durch Einwanderung verstärkt werden: *P. atalanta* (?).
5. Gemeine einheimische Arten, die manchmal durch Einwanderung Zuwachs erhalten: *P. brassicae*, *P. rapae*, *P. napi*, ? *P. atalanta*, ? *V. urticae*.

6. Einheimische Arten: Alle übrigen Falter.

Von einer Reihe gelegentlich aus dem Süden einwandernder Arten wird von WILLIAMS und anderen vermutet, daß die Ursprungsländer in Nordafrika liegen, von *P. cardui* wird sogar angenommen, daß die Brutplätze der wandernden Züge im Süden der Sahara zu suchen sind. Eine gewisse Stütze dieser Hypothese wird darin erblickt, daß eine Reihe Schmetterlinge wie *P. cardui*, *M. stellatarum*, *D. livornica*, *Agrotis ypsilon*, *Nemophila noctuella* auf dem Mittelmeere in Situationen angetroffen wurden, die ein Überfliegen des Mittelmeeres als möglich erscheinen lassen. Jedoch fehlen meines Erachtens noch genügende Beweise für diese immerhin gewagte Annahme.

b) Wanderungen in Ost- und Südafrika.

Die charakteristischen Wanderer des Gebietes sind die Pieriden: *Catopsilia florella*, *Belenois severina* und *Belenois mesentina*. Weiter sind Wanderungen gemeldet von *Terias senegalensis* (Amani), *Andronymus neander* (VOSSELER 1906, WILLIAMS 1930b), *Crenis boisduwali* (BELL MARLEY 1904, VOSSELER 1906, WILLIAMS 1929b), *Libythea laius* (POULTON 1929f), sämtliche aus Ostafrika. Alle diese Falter wandern in untermischten Zügen, müssen also als primäre Wanderer gelten. Außerdem

sind vielfach die Wanderzüge aus den obenstehenden Arten gemischt, dazu kommen noch viele andere Arten, die an den Wanderungen teilnehmen. WILLIAMS bringt in seinem Buche S. 288 eine Liste von 12 Arten, die in Südafrika wandern und S. 289 eine solche von 20 wandernden Arten aus Ostafrika.

Weitaus die meisten Wanderungen werden aus Ostafrika gemeldet, und zwar aus Kenia, Uganda und Tanganjika. Jedoch besteht Grund für die Annahme, daß auch in den übrigen Gebieten von Ost- und Südafrika Schmetterlingswanderungen eine sehr häufige Erscheinung sind. Die zahlreichen Beobachtungen aus den drei ostafrikanischen Gebieten, die in den letzten Jahren gewonnen wurden, haben den Beweis erbracht, daß Schmetterlingswanderungen dort eine ganz allgemeine Erscheinung darstellen. Unser Wissen von den Schmetterlingswanderungen in Ostafrika ist im wesentlichen in den letzten Jahren durch die sorgfältige Beobachtung an einigen Punkten gewonnen worden. Es sind vor allem folgende Beobachtungsstationen sowie Beobachter:

Kenia: Nairobi (KIRKPATRICK, ROGERS),

Uganda: Entebbe (PITMAN, HANCOCK),

Tanganjika: Amani (VOSSELER, WILLIAMS, NOWELL).

Diese ausgezeichnete Organisation zur Untersuchung der Schmetterlingswanderungen ist wohl im wesentlichen auf die Initiative WILLIAMS zurückzuführen. Da die sorgfältige Beobachtung erst seit wenigen Jahren durchgeführt wird, ist es noch nicht möglich, ein abgerundetes Bild über Entstehung und Verlauf der Wanderungen zu geben. Die kausalen Beziehungen von Klima und Wanderungen sind noch vollkommen unbekannt, ebenso ungelöst ist das Problem der Zugrichtung.

Als Beispiel seien hier die von WILLIAMS zusammengestellten Ergebnisse über die von ihm selbst und anderen in Amani in den letzten Jahren durchgeführten Beobachtungen angeführt. In einer Zeitperiode von etwas über 2 Jahren, von März 1927 bis Juli 1929, haben bei Amani nicht weniger als 12 Falterzüge stattgefunden:

Datum	Name	Zugrichtung
1. 23. III. 1927	<i>Belenois</i> sp. u. <i>C. florella</i>	O
2. 6. bis 19. IV. 1927	<i>Andronymus neander</i>	SSW
3. 8. bis 12. XII. 1927	<i>Belenois severina</i>	SO
4. 28. II. bis 9. III. 1928	<i>Catopsilia florella</i>	NO
5. 12. III. bis 7. V. 1928	<i>Andronymus neander</i>	SSW
6. 11. VI. bis 9. IX. 1928	<i>Belenois severina</i>	S
7. 5. X. 1928	<i>Belenois severina</i>	S
8. 20. XII. 1928 bis IV. 1929	<i>Catopsilia florella</i>	N u. NO
9. 20. XII. 1928 bis Ende I. 1929	<i>Terias senegalensis</i>	SW
10. 15. II. 1929	<i>Belenois mesentina</i>	O u. SO
11. 9. bis 12. III. 1929	<i>Belenois mesentina</i>	O u. SO
12. 20. V. bis VII. 1929	<i>Belenois</i> spez.?	

Als Ergebnis ist vor allem anzuführen, daß innerhalb einer Periode von 487 Tagen von März 1928 bis Juli 1929 wenigstens an 291 Tagen,

d. h. an 60% der Tage, Wanderungen stattfanden. Damit ist nachgewiesen, daß das Phänomen der Schmetterlingswanderungen in Ostafrika eine regelmäßige Erscheinung darstellt. Die Forschungen in Uganda und Kenia lassen bereits ein ähnliches Ergebnis vermuten. Außerdem liegen zahlreiche Meldungen aus Südafrika vor, welche ausdrücklich betonen, daß die Schmetterlingswanderungen regelmäßig und alljährlich stattfinden. Einige Forscher berichteten WILLIAMS, sie hätten aufgehört, die Wanderungen von *C. florella* und *Belenois* zu registrieren, da sie ein so reguläres Phänomen seien.

Von Ostafrika nördlich des Äquators fehlen Beobachtungen, so daß heute noch unbekannt ist, wie weit nach Norden die Falter wandern. WILLIAMS vermutet für *C. florella* und *B. mesentina*, daß sie bis Ägypten und Palästina fliegen.

c) Wanderungen im tropischen Westafrika.

Im Gegensatz zu Ost- und Südafrika liegt über Schmetterlingswanderungen im tropischen Westafrika sehr wenig Material vor. Als einzige regelmäßig wandernde Art scheint *Libythea labdaca* in Betracht zu kommen. Näheres siehe S. 104.

d) Wanderungen auf Ceylon.

Seit der Mitte des vorigen Jahrhunderts sind zahlreiche Berichte über Schmetterlingswanderungen auf der Insel Ceylon veröffentlicht worden. Sie scheinen dort eine überaus eindrucksvolle Erscheinung darzustellen, zahlreiche Reisende berichten von ihnen. Sogar die Phantasie der Eingeborenen hat sich mit ihnen beschäftigt und die Vorstellung entstehen lassen, die Schmetterlinge pilgerten ebenso wie die Menschen zum Buddha auf dem Adam's Peak (MOORE 1880, p. 117).

Eine sehr verdienstvolle Zusammenfassung über unser heutiges Wissen von den Schmetterlingswanderungen auf Ceylon hat in jüngster Zeit WILLIAMS (1927b) gegeben. Unsere Darstellung stützt sich im wesentlichen auf diesen Aufsatz.

Ein besonderes Charakteristikum dieser Wanderungen ist die große Zahl der Arten, die an ihnen teilnehmen. WILLIAMS stellt eine Liste von nicht weniger als 69 Arten zusammen. Hiervon sind allerdings die Angaben über 28 Arten sehr unsicher. Außerdem stützen sich eine Menge Angaben auf eine einzige Beobachtung. Es ist zweifellos zu unterscheiden zwischen Arten, die primär wandern und solchen, die sekundär sich den Wanderungen anschließen (vgl. S. 191). Als primäre Wanderer auf Ceylon kommen wahrscheinlich in erster Linie folgende Arten in Betracht:

Papilio hector, *P. polytes*, *P. crino*, *P. demoleus*. — *Catopsilia crocale*, *C. pyranthe*. — *Appias albina*, *A. paulina*. — *Euploea core asela*, *E. coreta montana*, *E. kollari sinhala*.

Auch die hier aufgezählten „primären“ Wanderer ziehen meist in gemischten Zügen, Wanderzüge, die aus einer einzigen Art bestehen, sind auf Ceylon anscheinend sehr selten beobachtet worden.

Hinsichtlich der Jahreszeiten, in denen Wanderungen stattfinden, lassen sich sehr scharf zwei Abschnitte im Jahre unterscheiden, nämlich Februar-April einerseits und Oktober-Dezember andererseits (Abb. 27).

Species	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
PAPILIONIDÆ												
<i>Papilio hector</i>			↙									
„ <i>aristolochiæ</i>			↙									
„ <i>crino</i>				↘							←	
„ <i>polytes</i>			↙	←						↙	←	↘
„ <i>demoleus</i>											←	↘
„ <i>parinda</i>			↙									
PIERIDÆ												
<i>Catopsilia sp.</i>			↔↔↔↔	←	↗						↗↗↗↗	
„ <i>crocale</i>	↗	↘			↘					↗	←↗↗↗	
„ <i>pyranthe</i>												↘
„ <i>catella</i>												↔↔↔↔
<i>Terias sp.</i>			←									
„ <i>hecabe</i>			↘									
<i>Appias sp.</i>			↔↔↔↔	↗						↗		↗
„ <i>paulina</i>			↔↔↔↔	←								
„ <i>albina</i>				←								
<i>Catophaga sp.</i>			↔↔									↔↔↔↔
<i>Nepheronia ceylonica</i>			↔↔									
<i>Huphiina nerissa</i>			↘									
DANAIDÆ												
<i>Danais limniacæ</i>												←↗↗↗
„ <i>septentrionalis</i>			↘									
„ <i>sp.</i>												↘
<i>Euploea core asela</i>			↘	←							↘	←↗↗↗↗
„ <i>kollari sinhalæ</i>				←								↘
„ <i>coreta montana</i>			↘	←							↘	↗↗↗↗
„ <i>spp.</i>			←	←							↘	←↘
NYMPHALINÆ												
<i>Precis iphita</i>			↘									↘
<i>Atella phalanta</i>												
<i>Limenitis calidosa</i>			↘									
<i>Neptis eurynome</i>			↘									

Abb. 27. Darstellung sämtlicher in Paradenya (Ceylon) beobachteter Schmetterlingswanderungen.
(Aus WILLIAMS 1930 c.)

Über die Flugrichtung läßt sich schwer ein einheitliches Prinzip feststellen. Abb. 28 zeigt eine von MANDERS (1904) entworfene Karte, die wohl nur hypothetischen Charakters ist. MANDERS ist der Auffassung, daß im Herbst die Falter an der Küste, ausgehend von der Ostküste gegen Süden, etwa den halben Umfang der Insel bis Colombo umfliegen. Diese Ansicht ist anscheinend nicht auf Beobachtungen aufgebaut, denn

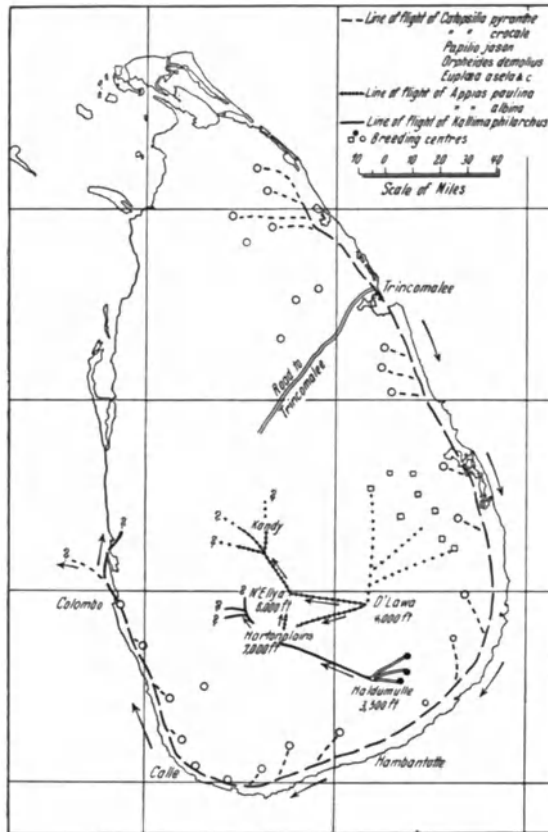


Abb. 28. Hypothetische Darstellung der Wanderungen einiger Schmetterlingsarten in Ceylon.
(Aus MANDERS 1904, umgezeichnet.)

es fehlen von der Südküste alle Angaben. Besonders weist MANDERS auf die Tatsache hin, daß während der Flugzeit Falter in Colombo erscheinen, die sonst nur an der Ostküste zu finden sind. Aus dem Inneren der Insel existieren Angaben fast ausschließlich über den südlichen gebirgigen Teil. Hier läßt sich keinerlei Einheitlichkeit in den Zugrichtungen nachweisen, wenn auch allgemein eine westliche Richtung bevorzugt zu sein scheint. Die Zugrichtung kann nicht einheitlich zur Windrichtung in Beziehung gesetzt werden, vor allen Dingen nicht zur Richtung der herrschenden

Monsune, jedoch scheint die Mehrzahl der Flüge mit oder gegen den Wind zu erfolgen, steht also in irgendeiner Beziehung zu ihm.

Ein sehr interessantes und bis heute trotz der Bemühungen zahlreicher Forscher noch ungelöstes Problem ist die Frage des Zusammenhangs der Züge mit dem Klima. Allein aus einer Erklärung dieses Zusammenhangs ist schließlich ein befriedigender Aufschluß über die Entstehung der Wanderungen zu erwarten. Zunächst ist bereits auffallend, in einem tropischen Lande wie Ceylon mit relativ sehr geringen jahreszeitlichen Temperaturschwankungen eine so scharfe Scheidung der Flugzeiten in zwei Perioden festzustellen. Nun bestehen zwar in Ceylon zwei scharf getrennte Klimaperioden, nämlich die Zeit des NO-Monsuns von November bis März und die des Südwestmonsuns von Mai bis Oktober, damit in Zusammenhang, wenn auch nicht zusammenfallend, stehen zwei Regenperioden von April bis Juli einerseits und von Oktober bis De-

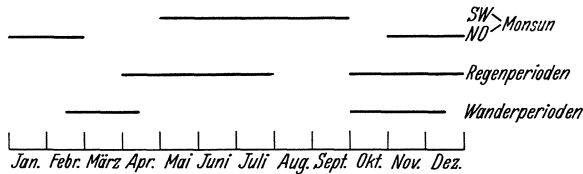


Abb. 29. Schematische Darstellung der Beziehung von Monsunperioden, Regenperioden und Wanderperioden von Schmetterlingen in Ceylon.

zember andererseits. Wenn wir mit diesen Daten die Perioden der Wanderungen vergleichen (Abb. 29), so kommen wir zu keinem einheitlichen erklärenden Ergebnis. Die Wanderungen im Herbst fallen zwar vollkommen mit einer starken Regenperiode zusammen, dagegen finden die Frühjahrswanderungen großenteils in den trockensten Monaten des Jahres (Februar und März) statt. Nun beginnen allerdings die einzelnen Klimaperioden nicht so regelmäßig zum selben Zeitpunkt, wie es aus einer schematischen Darstellung notgedrungen den Anschein erwecken muß. Vielfach wird die Auffassung vertreten, daß der Beginn der Herbstflüge zusammenfalle mit dem Einsetzen des NO-Monsuns. Die Märzflüge sollen dann in direktem Zusammenhang stehen mit dem Ende des NO-Monsuns. So ergibt sich vorläufig als einzige Möglichkeit eines kausalen Zusammenhanges die Beziehung von Regenzeit und Flugperiode von Oktober-Dezember.

Viel wichtiger als die Kenntnis der klimatischen Bedingungen zur Zeit der Flüge ist die Kenntnis der klimatischen Bedingungen, die an den Brutplätzen Anlaß zur Entstehung der Züge geben. Hierin liegt wahrscheinlich die Lösung des Problems. Nun ist aber über die Brutplätze nichts bekannt. MANDERS verlegt sie zwar längs der Küstenlinie etwas ins Innere der Insel, gibt jedoch nicht an, worauf diese Angabe gestützt ist. Andere sind der Auffassung, daß die Wanderschwärme im Norden

der Insel entstehen. Direkte Beobachtungen aus dem Norden fehlen vollkommen. Es ist dies der trockenste Teil der Insel, die Vegetation ist teilweise Steppe und Wüste. In Trockengebieten setzt zu Beginn einer feuchten Periode eine sprunghafte Entwicklung der Vegetation ein und dies kann den Anlaß geben zu einer Massenvermehrung der Schmetterlinge. Solange jedoch keine direkten Beobachtungen über diesen Teil der Insel vorliegen, muß jeder Erklärungsversuch aussichtslos bleiben.

Es besteht nun noch die Möglichkeit, daß die Ursprungsorte der Wanderschwärme sich außerhalb der Insel auf dem indischen Festlande befinden. Viele der in Ceylon wandernden Schmetterlinge wandern auch im südlichen Teile von Indien (siehe unten). Es liegen einige wenige Beobachtungen vor über Wanderungen übers Meer zwischen dem Festlande und Ceylon längs der Adamsbrücke. WILLIAMS weist auf die sehr interessante Tatsache hin, daß von 38 endemischen Arten Ceylons nur drei wandern, während von den 236 in Ceylon vorkommenden Schmetterlingen 69 wandern. Hiernach ist es durchaus möglich, wenn auch nicht bewiesen, daß viele Wanderungen außerhalb der Insel ihren Ursprung haben. Andererseits besteht die Tatsache, daß außer drei endemischen Arten noch 13 Ceylon eigentümliche Rassen wandern, so daß für diese 16 Arten wenigstens der Ursprung der Züge innerhalb der Insel liegen muß.

e) Wanderungen in Südindien (Abb. 30).

Aus Südindien liegen von einem Punkt sehr ausgedehnte sorgfältige Beobachtungen über Schmetterlingswanderungen vor, es ist das Observatorium Kodaikanal in den Pulni Hills, in der Höhe von 2343 m. Beobachter war dort von 1907—1913 sowie 1921 EVERSHERD (EVERSHERD 1910, 1912, WILLIAMS 1927b).

Die Flüge finden dort regelmäßig zweimal im Jahre statt, im Februar, März, Mai, Juni sowie von September bis November. Diese Daten stimmen einigermaßen mit den Flugzeiten von Ceylon überein. Die Frühlingsflüge dauern jedoch wesentlich länger und die Herbstflüge beginnen früher.

An den Flügen in Südindien sind im wesentlichen dieselben Arten beteiligt, die auch in Ceylon wandern. Es handelt sich im ganzen um 25 Arten, hauptsächlich die S. 114 angeführten *Papilio*-, *Catopsilia*- und *Appias*-Arten, dazu kommen einige *Danaiden* sowie namentlich *Hypolimnas bolina* (Nymphalidae) und *Lampides boeticus* (Lycaenidae).

Die Zugrichtung ist in beiden Perioden genau entgegengesetzt. Die „Herbst“-Flüge sind genau nach Süden gerichtet, dagegen die „Frühlings“-flüge nach Norden. An den „Herbst“-flügen sind alle wandernden Arten beteiligt, außerdem ziehen mit den Schmetterlingen große Mengen von Libellen. Alle diese Arten ziehen einige Wochen hindurch konstant nach dem Süden. An den „Frühjahrs“-flügen von Februar bis Juni (mit Ausnahme von April) nehmen ausschließlich *Catopsilia*- und *Appias*-Arten teil.

Die hauptsächliche Flugrichtung ist Norden, allerdings ist die Richtung weniger definitiv eingehalten als bei den „Herbst“flügen. Aus diesem Schema fällt heraus ein mehrere Wochen dauernder Flug von *Lampides boeticus* nach SO von Januar bis März 1911.

Zur Charakteristik der Züge sei hier ein Abschnitt aus einem Bericht EVERSHEDS (bei WILLIAMS 1927 b) wiedergegeben:

Species	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.
PAPILIONIDÆ												
<i>Papilio demoleus</i>						↔		↓		↓↓↓↓	↓↓	
" <i>hector</i>									↓	↓↓↓		
PIERIDÆ												
<i>Catopsilia pyranthe</i>		↑	↓↑↑			↔		↓	↓	↓↓↓↓	↑	
" <i>crocale</i>			↓		↑↑	↑↑↑	↑	↓		↓↓		
" <i>catilla</i>					↔					↓↓	↓↓	
" (<i>florella?</i>)										↓		
" <i>spp.</i>		←↔	↑↑		↑↑↑						↓↓↓	
<i>Appias (usually albina)</i>	↓	↑	↑↑		↑		↔					
<i>Hebomoia (glaucippe)</i>												↓
DANAIDÆ												
<i>Danais aglia</i>								↓				
" <i>plexippus</i>										↓↓↓		
" <i>limniacæ</i>									↓	↓↓↓		
" <i>septentrionalis</i>										↓↓↓		
<i>Euploea core</i>			↓									
NYMPHALIDÆ												
<i>Hypolimnas bolina</i>									↔	↓↓↓↓	↓	
" <i>misippus</i>										↓		
<i>Junonia hierta</i>								↓		↓↓↓		
" <i>orythya</i>										↓↓↓		
" <i>lemonias</i>										↓↓↓		
" <i>sp</i>											↓↓	
<i>Atella phalanta</i>								↓		↓↓		
" <i>ariadne</i>										↓↓	↓	
" <i>spp.</i>										↓		
LYCÆNIDÆ												
<i>Polyommatus boeticus</i>	↓↓	↓	↓									
HESPERIDÆ												
<i>Parnasa mathias</i>										↓		
DRAGON FLIES												
										↓↓		

Abb. 30. Darstellung sämtlicher in Kodaikanal, Pulni Hills, Südindien, beobachteter Schmetterlingswanderungen. (Nach WILLIAMS 1930 c.)

There is scarcely a sunny day in the year when individual butterflies may not be seen flying in some definite direction. By standing in the track of an individual and observing the compass bearing as it recedes in the distance I have been impressed by the accuracy with which different individuals pursue parallel courses in a fixed azimuth. If obstacles are encountered, such as trees or a house, the insects will go over rather than round them and the same habit applies by the great obstacle presented by the Pulney Hills. The butterflies travelling over the plains could easily avoid the hills by going a little to the east but this would violate the azimuth instinct by several degrees, and so they prefer to maintain a direct course, rising some six thousand feet up great precipices and into a cold climate, then crossing the hills and descending to the plains on the other side. — The butterflies fly always within a yard or two of the ground. They do not take short cuts through the air across valleys, and they penetrate woods if the undergrowth is not too thick, maintaining undisturbed the fixed direction of flight. This is absolutely independent of wind direction or the position of the sun, which may be at or near the zenith and therefore no guide at all. Gusts of wind will blow them out of their course temporarily, but they return to it with wonderful persistence.“

Ein Zusammenhang zwischen den Flugperioden und den klimatischen Verhältnissen ist nicht festzustellen. Die „Herbst“flüge erreichen ihr größtes Ausmaß im Oktober, im regenreichsten Monat des Jahres, demgegenüber beginnen die „Frühjahrs“flüge im Februar und März zur Zeit der größten Trockenheit. Die Oktoberflüge fallen ungefähr zusammen mit dem Beginn des NO-Monsuns. Die Februar-Märzflüge mit dem Ende des NO-Monsuns, die Mai-Juni flüge mit dem Beginn des SW-Monsuns. Von vornherein war jedoch ein direkter kausaler Zusammenhang zwischen Wanderung und Klima nicht zu erwarten, denn der Beobachtungsort ist lediglich eine Station „unterwegs“, der Ursprung der Flüge ist in der Ebene im Süden oder Norden zu suchen, wo ganz andere klimatische Bedingungen herrschen können.

f) Wanderungen in den übrigen Teilen von Brit.-Indien.

Nachrichten über Schmetterlingswanderungen aus Brit.-Indien liegen, abgesehen von den nördlichsten und südlichsten Gebieten, fast nur von Bombay vor und beziehen sich meist auf *Euploea core*. Nach AITKEN (1897, 1898) wandert diese Art alljährlich regelmäßig im Juni oder Juli bei Bombay gegen Norden.

Nach manchen Angaben stellt der Nordabfall des Himalayas ein Areal dar, in dem sich regelmäßige jahreszeitliche Wanderungen abspielen. Nach OLLENBACH (WILLIAMS 1930b) wandert *Lampides boeticus* zwischen März und Mai in den Vorbergen des Himalayas in Zügen nach Nordwesten bei gleichzeitig wehendem SW-Monsun. Auch für *Pieris brassicae* finden sich ähnlich lautende Angaben. HINGSTON (WILLIAMS 1928) beobachtete von Ende März bis Ende Mai eine starke Wanderung von *Pieris brassicae* gemischt mit anderen Arten bei Dharmasala, Dhauladhar Range. Die Richtung war gegen das Hochgebirge zu (Nordwesten) und die Falter flogen bis über die Schneelinie hinaus.

„From day to day I observed the migration at an altitude of 6000 feet. By mid-april the flow was very profuse. Hundred passed me every minute. They seemed to like to ascend along a sheltered ravine, I suppose to escape the wind. The flow was then a remarkable sight, as the hill side seemed white with fluttering wings. *P. brassicae* was the most conspicuous in the migration, and the only species present at its commencement. Later numbers of *Colias fieldi* appeared, and in the end became almost as numerous as Pierid. A few *Danais chrysippus*, and occasional *Vanessa cashmirensis*, and a fair number of *Polyommatus boeticus* were seen at intervals mixed up in the stream.“

Es wird auch die Vermutung ausgesprochen, daß außer der Frühlingswanderung ins Gebirge auch eine Herbstwanderung in die Ebene stattfindet, doch liegen in dieser Hinsicht nur sehr dürftige Beobachtungen vor (vgl. auch S. 91).

g) Wanderungen im malayisch-australischen Gebiet.

Die charakteristischen Wanderer des Gebietes sind die beiden *Catopsilia*-Arten *pomona* und *crocale*. Im ganzen liegen aus diesem Gebiet, vielleicht abgesehen von Java, zu wenig Beobachtungen vor, als daß es möglich wäre, allgemeine Schlüsse zu ziehen.

Aus **Siam** sind mehrere ausgedehnte gemischte Züge gemeldet (GODFREY 1927 u. 1928). Die Züge sind gemischt aus *C. crocale* und *pomona*, *Appias albina darada* und *Euploea*-Arten. Von *Appias albina darada* werden von April und September 1927 sehr ausgedehnte dichte Züge beschrieben.

Von der Halbinsel **Malaka** sind Wanderungen von *Catopsilia pomona*, *Catopsilia* spez., *Delias pyramus*, *Delias aglaia* gemeldet. Die Zeit ist März, Mai und Juni (SANDERSON u. POULTON 1921, POULTON 1922, LE CERF 1912).

Die Wanderungen von *Catopsilia pomona* oder *crocale* auf **Java** und **Sumatra** sind auf S. 85 beschrieben. Sie finden anscheinend regelmäßig alljährlich zwischen November und Februar in der Regenzeit statt.

Aus **Sarawak** (Nordküste von Borneo) sind von Januar 1903 und 1915 einige Wanderungen beschrieben, die in der Hauptsache aus der Nymphalide *Cirrochroa emalea bajadeta* MOORE bestehen (SHELFORD 1903, MOULTON 1915).

Von **Australien** liegen Berichte über Schmetterlingswanderungen nur von Queensland, Neusüdwalen und Victoria vor, also vom Osten des Erdteils. Als die wichtigsten Wanderer sind zu nennen *Catopsilia pyranthe*, *pomona* und *crocale*, *Belenois java teutonia* (siehe S. 87), sowie die Hesperide *Badamia exclamationis*. Von der letzteren Art liegen mehrere Berichte über Wanderungen in Queensland vor (WILLIAMS 1929b). Die Wanderungen scheinen regelmäßig zu erfolgen. Nach PUXLEY (1925) wandert diese Art von Neu-Guinea und benachbarten Inseln alljährlich im Oktober in Queensland ein und verschwindet wieder im Februar.

h) Wanderungen in Amerika.

Auf dem ganzen amerikanischen Kontinent, mit Ausnahme der westlichen Teile Südamerikas, von woher keinerlei Beobachtungen vorliegen, bilden Schmetterlingswanderungen eine regelmäßige alljährlich sich wiederholende und wohlbekannte Erscheinung. Hierbei handelt es sich außerhalb der tropischen Gebiete um Flüge in bestimmter Richtung, die allgemein als jahreszeitliche Wanderungen gedeutet werden. Die Hauptflugrichtung ist im Herbst gegen den Äquator und im Frühjahr gegen den Pol, so daß schon seit langer Zeit eine Analogie zum Vogelflug auffallen mußte. Ein Verfechter dieser Hypothese ist vor allem SHANNON (1915, 1916, 1917, 1926). Möglicherweise liegt eine Erklärung für diese allgemeine meridionale Flugrichtung in der Gliederung des Landes, vor allem im Verlauf der Gebirge und Küsten, die ja nord-südlich gerichtet sind. Diese allgemeine Gliederung des Landes macht auch die Tatsache verständlich, daß einige Schmetterlingsarten, wie *Catopsilia sennae* und *Pieris monuste*, die über große Gebiete von Amerika verbreitet sind, in Nord-, Mittel- und Südamerika als Wanderer beobachtet wurden.

a) **Wanderungen in Nordamerika.** Nordamerika bietet eine Reihe der bestbekanntesten Beispiele von Schmetterlingswanderungen. In erster Linie zu nennen ist *Danais plexippus* mit ihren regelmäßigen südwärts gerichteten Flügen zwischen August und Oktober von Südkanada bis Florida und dem Golf von Mexiko (siehe S. 92). Von bestimmten Gebieten der Ostküste in der Gegend von New York werden von SHANNON alljährlich im Herbst stattfindende Massenflüge von Insekten nach dem Süden beschrieben, die außer aus *D. plexippus* aus vielen anderen Schmetterlingsarten sowie aus zahlreichen Libellen und Fliegenarten bestehen (siehe S. 156). Etwas weiter südlich, in den Südstaaten von U.S.A. bis zum Golf von Mexiko, aber auch in der Gegend von New York beobachtet, findet zwischen August und Oktober eine regelmäßige, südwärts gerichtete Wanderung von *Catopsilia sennae* statt (siehe S. 84). Eine Ausnahme diesen Südflügen im Herbst gegenüber bilden die in periodischen Abständen erfolgenden Nordflüge der Baumwollmotte *Alabama argillacea* im Oktober aus dem Baumwollgebiet von U.S.A. bis ins südliche Kanada (siehe S. 109).

Eine nordwärts gerichtete Wanderung in den Monaten März bis Mai soll der Distelfalter *Pyrameis cardui* ausführen. Die meisten Beobachtungen stammen aus Kalifornien (S. 104). Von Mai-Juni sind vier sehr umfangreiche Südwanderungen von *Pieris monuste* aus Florida beschrieben, es ist jedoch nicht erwiesen, ob es sich hier um ein alljährlich wiederkehrendes Ereignis handelt (S. 91).

Texas. Der typische Wanderer von Texas ist *Libythea bachmanni*. Es sind in verschiedenen Jahren zwischen Juli und Oktober 11 Wanderungen von teilweise sehr großer Individuenzahl beobachtet worden, die fast alle nach Süden oder Osten gerichtet waren (S. 104).

β) **Wanderungen im tropischen Mittel- und Südamerika.** In allen tropischen Gebieten Amerikas sind Schmetterlingswanderungen ein oft beobachtetes Ereignis. An allen Orten, an denen geschulte Beobachter einige Jahre hindurch gearbeitet haben, wie Brit.-Guyana (CLEARE), Trinidad (WILLIAMS), Para (Brasilien) (GOELDI), konnte eine Fülle von Material gesammelt werden, das ohne weiteres den Schluß zuläßt, daß im ganzen Gebiet Schmetterlingswanderungen ein regelmäßiges Ereignis darstellen, das auch den Eingeborenen wohlbekannt ist. Die typischen Wanderer des ganzen Gebietes sind *Catopsilia sennae* und *statura* sowie *Urania fulgens* und *leilus*.

Mexiko. Hier ist vor allem die alte Angabe FRIEDRICHS (v. BEMMELN 1857) zu erwähnen, wonach *Urania leilus* und *U. marius* (?) alljährlich im April am Osthang der Kordillieren bis zum Rio Grande über eine Strecke von etwa 800 km fliegt. Außerdem sind Wanderungen von *Catopsilia* spez. gemeldet (WILLIAMS 1926d).

Costa Rica und Nicaragua. Eine regelmäßige Erscheinung sind die gemischten Züge von *Urania fulgens* und *Timetes chiron*. Diese Wanderungen wurden in Nicaragua von BELT (1874) einige Jahre hindurch beobachtet, sie dauern bisweilen 3—5 Wochen lang an (Monat: Juni?). Aus Costa Rica beschreibt WERCKLÉ einen solchen gemischten Zug. Nach GILLOT (1924) wandern beide Falter zusammen alljährlich regelmäßig im zentralen Teil von Costa Rica. Mit ihnen zusammen ziehen in geringerer Anzahl *Timetes marcella* und *coresia*, *Catopsilia statura* und *argante*, *Pieris monuste* und *drusilla*, *Coea acheronta*. Es bestehen zwei Flugperioden, im Februar-März in der Trockenzeit etwa 20 Tage lang, sowie im Juni-Juli in der Regenzeit. In manchen Jahren dauert die Bewegung kontinuierlich von Februar bis September an, die Züge sind dann jedoch viel dünner. *Urania* fliegt vom frühen Morgen bis zur Abenddämmerung, *Timetes* jedoch nur bei Sonnenschein. Die allgemeine Zugrichtung ist NO, O und SO, gegen den Wind. Aus Costa Rica sind auch einige Wanderzüge von *Catopsilia statura* gemeldet (z. B. HALL 1927).

Panama. Der wichtigste Wanderer scheint *Urania fulgens* zu sein. Die Flüge geschehen zwischen Mai und September und sind meist gegen Osten gerichtet (HALLINAN 1920, WILLIAMS 1929b). Außerdem kommt möglicherweise als regelmäßiger Wanderer in Betracht *Calpododes ethlius* (Hesperiidae) (WILLIAMS 1920).

Venezuela. Die typischen Wanderer sind verschiedene *Catopsilia*-Arten, welche vielfach in gemischtem Zuge ziehen. Aus jüngster Zeit beschreibt BOX 1930 vom 25. bis 27. VII. 1926 einen gemischten Wanderzug, bestehend aus *Catopsilia sennae*, *Amyntia maerula* und *Eunica monima* (Zahlenverhältnis etwa 4 : 4 : 1).

Trinidad. Auf der nur durch eine Meeresstraße von wenigen Kilometern von Venezuela getrennten Insel Trinidad finden anscheinend regelmäßig Wanderungen von *Catopsilia statura* statt. Wenigstens kann

dies aus der Tatsache erschlossen werden, daß in den Jahren 1915, 1916, 1918 und 1919 (1918 und 1919 hat WILLIAMS (1919 u. 1920) beobachtet), teilweise langdauernde Wanderungen verzeichnet wurden. Manche Bewohner der Insel teilten mit, daß die Wanderflüge alljährlich stattfinden. Einen besonders lang andauernden Zug vom 19. IX. bis 12. X. 1918 beschreibt ausführlich WILLIAMS (1919). Die allgemeine Richtung war Westen. Die Wanderung fand zwar während der Regenzeit statt, aber in einer Periode von großer Trockenheit. Eine andere Wanderung vom 7. bis 14. II. 1919 fiel in die Trockenzeit. Eine Anzahl von Wanderungen von *Urania leilus* werden aus den Jahren 1868, 1878, 1891, 1899, 1901, 1912, 1917 gemeldet (WILLIAMS 1920). Doch scheint diese Art nicht jedes Jahr zu wandern.

Brit.-Guyana. Dank der intensiven Beobachtungstätigkeit von WILLIAMS (1917) u. CLEARE (1920 u. 1929) sind eine große Anzahl von Schmetterlingswanderungen aus diesem Lande beschrieben. Es handelt sich meist um *Catopsilia sennae* oder *statira*, jedoch in vielen Fällen fehlt die Artunterscheidung. Es ist wahrscheinlich, daß die Wanderungen von *Catopsilia* regelmäßig jedes Jahr stattfinden. Die Hauptflugzeit ist Mai-Oktober. Ein Zusammenhang der Flugperioden mit dem Klima ist noch nicht nachgewiesen, da die Wanderungen sowohl während der Regen- als auch der Trockenzeit stattfinden. Einen besonders langandauernden, aus vielen Arten gemischten Wanderzug beschreibt CLEARE (1929). Er fand wahrscheinlich ununterbrochen vom 7. bis 28. VII. 1926 statt. Das Hauptkontingent bildete *Catopsilia statira* und *Appias drusilla*, außerdem nahmen noch folgende Arten daran teil: *Catopsilia sennae*, *C. philea*, *C. aryanthe*, *Urania leilus*, *Coea cadmus* und vielleicht *Selenophanes cassiope*. Außer *Catopsilia* spez. sind noch *Appias drusilla*, *Lignyostola criniscus* CRAM. (Hesperidae) und *Urania leilus* öfters in ungemischtem Zuge wandernd beobachtet worden.

Brasilien. Bisher fehlen fast durchweg systematische Beobachtungen über den Flug der Schmetterlinge, jedoch aus einigen Angaben geht hervor, daß Schmetterlingswanderungen über den großen Urwaldströmen eine regelmäßige Erscheinung darstellen. Es handelt sich hierbei hauptsächlich um *Catopsilia*-Arten. Bereits BATES (1863) bemerkte auf dem unteren Amazonas, daß einige Tage hindurch *Catopsilia*-Arten in Schwärmen den Strom von Norden nach Süden überflogen. Es sollen ausschließlich Männchen gewesen sein. Ein ähnliches Phänomen war im November 1849 von SPRUCE (1868) beobachtet worden. Die ausführlichsten Mitteilungen verdanken wir GOELDI (1902, 1904). Im Juni wandern die Falter täglich in Richtung gegen Westen über Para. Der Zug beginnt gegen 11 Uhr und hat sein Maximum gegen 13 Uhr. Sehr bekannt geworden ist sein Bericht über die Schmetterlingswanderungen auf dem Rio Capim von Juli-August 1897. Während sieben Tagen flogen die Falter (hauptsächlich *Catopsilia statira*) in einem dünnen Band an beiden

Ufern des Flusses in Mannshöhe über dem Wasserspiegel vormittags flußaufwärts nach Süden, nachmittags flußabwärts nach Norden. Eine Photographie dieser Falterzüge vom Rio Capim stellt wohl die einzige existierende Aufnahme einer Schmetterlingswanderung dar¹. Aus Brasilien sind ebenfalls einige Wanderzüge von *Urania leilus* beschrieben worden.

γ) **Wanderungen in Argentinien.** Kontinuierliche, von 1925—1928 in der Provinz Santa Fé von HAYWARD (1925—1929) durchgeführte Beobachtungen haben zu dem sehr bemerkenswerten Resultat geführt, daß alljährlich im Herbst (März und April) eine allgemeine Schmetterlingswanderung nach Norden, also in ein wärmeres Klima, stattfindet. 1925 und 1928 wurden große aus vielen Arten gemischte Züge beobachtet, in den Zwischenjahren wanderten die Falter in sehr diffuser Ordnung. Ein Zusammenhang dieser Flüge mit besonderen Winden besteht bestimmt nicht. Die Richtung nach Norden wurde konstant bei sehr wechselnden Winden eingehalten. Der am 27. III. 1925 beobachtete Zug war von der Dichte eines Heuschreckenschwarmes und bestand aus 17 verschiedenen Schmetterlingsarten und außerdem Libellen. Zwischen dem 3. und 24. IV. 1928 fanden die Flüge an 8 Tagen statt, es nahmen daran 8 Arten teil. Die wichtigsten Teilnehmer an diesen Wanderungen sind *Catopsilia sennae*, *Pieris monuste*, *Precis lavinia*, *Danais erippus* und *gillippus*.

Die Analogie der regelmäßigen Nordwanderungen im Herbst in Argentinien zu den regelmäßigen Südflügen im Herbst in Nordamerika ist äußerst bemerkenswert.

4. Allgemeines über Schmetterlingswanderungen.

Es liegen zahlreiche gute Schilderungen von Schmetterlingswanderungen vor, an Hand derer es wohl möglich ist, sich über das Aussehen eines Schmetterlingszuges zu unterrichten. Ein Abdruck einer größeren Zahl von Originalberichten ist an dieser Stelle nicht möglich. Es sei hier besonders auf die Zusammenstellung vieler sehr anschaulicher Schilderungen bei WILLIAMS verwiesen (1930c, S. 19—40), ferner auf einige wenige in der vorliegenden Arbeit gebrachten Originalberichte (S. 88, 90, 99, 120, 121). Es folgt hier im Anschluß an WILLIAMS eine Zusammenfassung über die wesentlichsten Typen von Schmetterlingswanderungen:

1. Einzelwanderer. Die besten Beispiele sind Sphingiden, die Wanderung kann nicht direkt beobachtet werden, sondern wird aus bestimmten Überlegungen erschlossen (vgl. S. 105).

2. Sehr dünne Wanderung, in der gleichzeitig nur *ein* Tier sichtbar zu sein braucht. Eine solche Wanderung kann nur von geschulten Beobachtern, die speziell diesem Phänomen ihre Aufmerksamkeit zuwenden, bemerkt werden.

¹ Leider eignet sich die Aufnahme wegen großer Unschärfe nicht für eine Reproduktion.

3. Wanderung, bei der gleichzeitig mehrere Exemplare sichtbar sind.
4. Ein dichter Schwarm, der vielfach mit einem Heuschreckenschwarm oder einem Schneegestöber verglichen wird, der die Sonne verfinstern kann, der Automobile durch die Anhäufung der Leichen an dem Radiator zum Stehen bringt.

Zwischen 2 und 4 gibt es alle Übergänge. Dies kann vielfach im Verlaufe eines einzigen Zuges beobachtet werden, wobei die Wanderungsdichte zu Beginn sehr gering ist, sich bis zu einem gewissen Maximum steigert und dann langsam wieder abnimmt. Auch in der Breitendimension eines Zuges kann eine allmähliche Abnahme der Dichte nach den Seiten zu statthaben. Jedoch in bestimmten Fällen wird ausdrücklich bemerkt, daß der Wanderzug nach den Seiten zu scharf konturiert ist. Dies ist namentlich dann der Fall, wenn die Schmetterlinge in einem deutlich sichtbaren schmalen Band fliegen, so z. B. bei GOELDI auf dem Rio Capim in der Nähe der Ufer (S. 124). Als besonderen Typ beschreibt WILLIAMS einen „Netzwerk“-Flug, in dem die Wanderung zwar über eine Front von mehreren Meilen stattfand, jedoch nicht mit gleichmäßiger Verteilung über die ganze Breite der Front, sondern in besonders dichtgedrängten schmalen Zügen, wobei in Zwischenräumen von mehreren hundert Metern nur sehr wenige Tiere flogen. Ein sehr deutliches Analogon zu diesem Flugtyp besteht in der Larvenwanderung der Heuschrecken (S. 22).

Über die Höhe, in der Schmetterlingswanderungen vor sich gehen, hat WILLIAMS alle erreichbaren Angaben in einer Tabelle gesammelt (Abb. 31). Hieraus geht deutlich hervor, daß in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die Wanderung dicht über dem Grunde geschieht, in der Höhe, in der Schmetterlinge im allgemeinen zu fliegen pflegen. Eine Ausnahme bilden wenige Arten wie *P. brassicae*, *Belenois* spez., *L. bachmanni* und *Urania fulgens*, die in Höhen bis 100 Fuß beobachtet wurde und vor allem *Danais plexippus*, die in 100—200 m Höhe wandernd gesehen worden sein soll.

In einer großen Zahl von Berichten, z. B. besonders bezüglich *P. cardui*, wird ausdrücklich darauf hingewiesen, daß die Falter so tief wie möglich fliegen. Die Fluglinie schmiegt sich vollkommen der Oberflächenform des Geländes an. An einem Waldrand steigen sie senkrecht hoch und segeln dicht über den Wipfeln der Bäume.

In engem Zusammenhang hiermit steht die vielfach erwähnte Tatsache, daß Hindernisse nicht um-, sondern überflogen werden. Bezeichnend für dieses Verhalten ist die Abb. 32 nach WILLIAMS, die für sich spricht. Es geht hieraus vor allem mit besonderer Deutlichkeit hervor, mit welcher Beharrlichkeit die einmal eingeschlagene Richtung verfolgt wird.

Als besondere Eigentümlichkeit der wandernden Falter, die sie von ihren vielfach gleichzeitig anwesenden nicht wandernden Artgenossen

unterscheidet, ist die oftmals erwähnte Tatsache anzuführen, daß sie sich unterwegs niemals auf Blumen niederlassen, um an ihnen zu saugen, sondern viele Stunden lang andauernd fliegen. Der Flug ist im allgemeinen stetiger und schneller, als sonst Falter fliegen. In zahlreichen

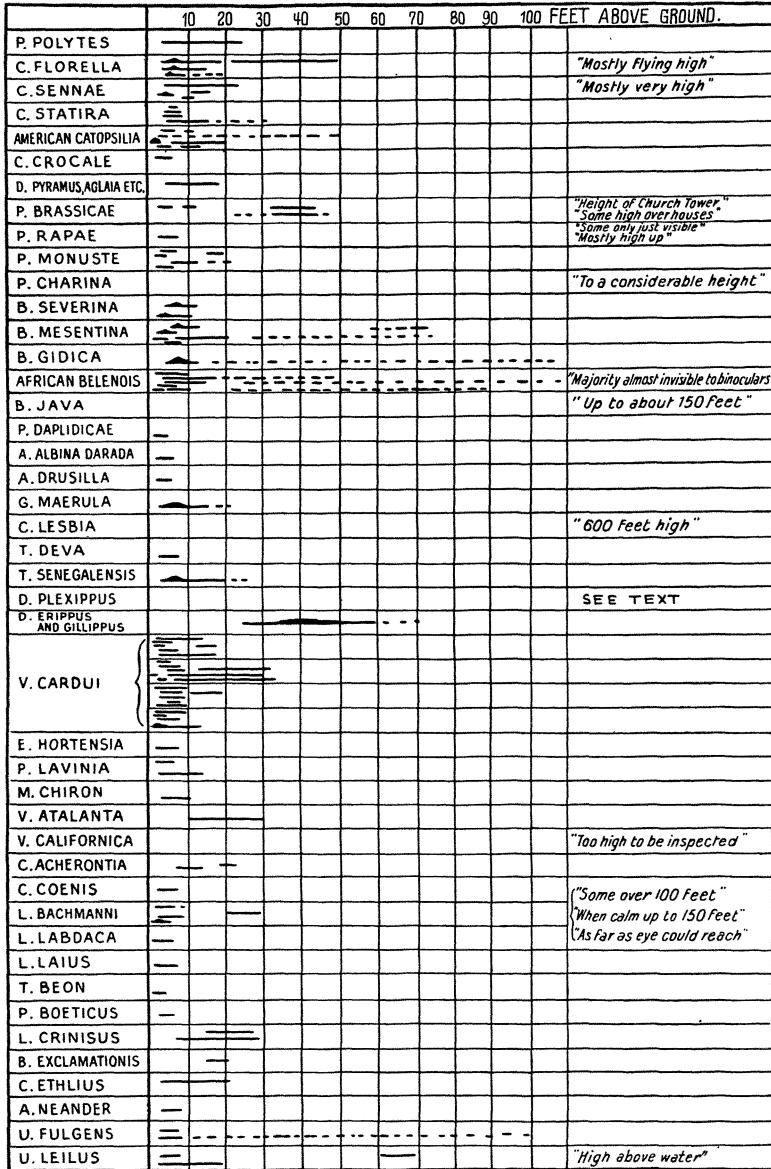


Abb. 31. Zusammenstellung der Höhe, in der Schmetterlinge beim Wandern beobachtet wurden. (Nach WILLIAMS 1930 c.)

Fällen, in denen die Schnelligkeit über kurze Strecken mit einer Uhr abgestoppt wurde, sind Werte gefunden worden, die im allgemeinen zwischen 10 und 20 km pro Stunde liegen, aber auch in manchen Fällen beträchtlich darunter oder darüber.

Über die Wegstrecke, welche wandernde Falter zurücklegen, herrschen die verschiedensten Auffassungen. PIEPERS bestreitet überhaupt, daß Schmetterlinge beträchtliche Entfernungen im Fluge zurücklegen.

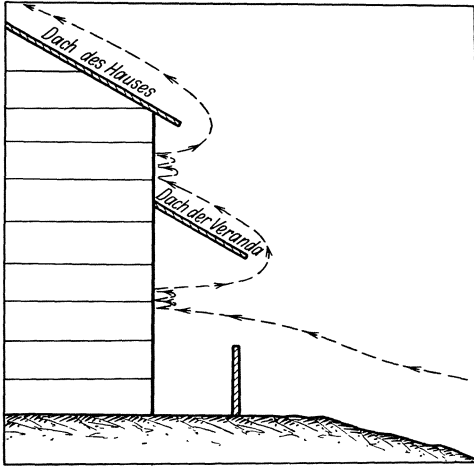


Abb. 32. Die typische Flugbahn eines wandernden Schmetterlings bei der Überwindung von Hindernissen. Illustriert die Tatsache, daß Hindernisse stets über-, nie umflogen werden. (Aus WILLIAMS 1930 c, umgezeichnet.)

Eine Wanderung soll dadurch vorgetäuscht werden, daß auf einer Strecke kurze Exkursionsflüge vieler Individuen sämtlich in einer bestimmten Richtung vor sich gehen. In dieser extremen Form ist diese Auffassung sicher unrichtig, was später ausführlicher gezeigt werden soll. Demgegenüber stehen Ansichten, wonach Wanderungen über mehrere tausend Kilometer geschehen, so soll *Pyrameis cardui* nach WILLIAMS von der südlichen Sahara bis Nord-europa fliegen, *Danaïd plexippus* soll nach SHANNON

von Kanada bis zum Golf von Mexiko wandern. Es ist früher gezeigt worden, daß diese Auffassungen zum mindesten unbewiesen sind und sehr viele Einwände gegen sie erhoben werden können.

Die einzigen sicheren Nachweise dafür, daß Schmetterlinge sehr große Entfernungen im Fluge zurücklegen können, ergeben sich aus der Tatsache, daß manchmal Falter auf dem freien Meere oder auf Inseln angetroffen worden sind. Wenn nun auch in vielen Fällen eine passive Verschleppung durch Winde oder durch den Schiffsverkehr vorliegen mag, so sind doch manchmal die Falter unter solchen Umständen angetroffen worden, die auf eine aktive Wanderung hindeuten. Den schlagendsten Beweis hierfür bildet die Tatsache, daß gerade dieselben Arten, die vom Festland als Wanderer bekannt sind, auch auf dem Meere angetroffen wurden z. B. *Pyrameis cardui* (zahlreiche Beobachtungen über dem Mittelmeer, vgl. S. 99), Sphingiden (vgl. S. 105), *Danaïd plexippus* (BARRET 1893) (S. 96), *Deiopeia pulchella* (MAC LACHLAN 1885), *Plusia gamma* über Helgoland (vgl. S. 108).

Im Zusammenhang mit der Wanderung von Faltern über dem freien

Meere ist sehr bemerkenswert die in mehreren Fällen mitgeteilte Beobachtung, daß sich Schmetterlinge auf der Wasseroberfläche niederlassen, ausruhen und wieder frei in die Luft erheben können. Diese Mitteilung findet sich über *Pieris brassicae* (THORNCROFT 1865, BUCHENAU 1873, POCKLINGTON 1873), *Danais plexippus* (Bucht von Sidney, SEITZ 1891), *Nemophila noctuella* (POULTON 1929a), Nachtfalter (POULTON 1909). Falls es sich hier um häufig vorkommende Erscheinungen handelt, ist eine Möglichkeit gegeben, eine regelmäßige Wanderung über weite Meeresstrecken, z. B. über das Mittelmeer, so zu verstehen, daß die Falter sich unterwegs auf der Wasseroberfläche ausruhen.

B. Wanderungen von Raupen.

Von einer Reihe von Schmetterlingsraupen sind in der Literatur Wanderungen verzeichnet. Jedoch handelt es sich meist um isolierte Beobachtungen, so daß es nicht möglich ist, allgemeine Gesetzmäßigkeiten abzuleiten. Nur bei zwei Arten scheinen Raupenwanderungen eine mehr oder weniger regelmäßige Erscheinung darzustellen, das ist *Pieris brassicae* und vor allem der sogenannte amerikanische Heerwurm *Heliophila unipuncta*. Einen (allerdings unvollständigen) Sammelbericht über Raupenwanderungen hat STEPHAN (1908) gegeben.

Pieris brassicae. Bei STEPHAN sind sechs Berichte von Wanderungen der Raupen zusammengestellt. Es handelt sich stets um die Erscheinung, daß Raupen in ungeheuren Mengen in gerichteter Wanderung ein Feld verließen, auf einen Bahndamm gelangten und dort Züge zum Stehen brachten. Alle Berichte beziehen sich auf Mitteleuropa (z. B. PABST 1899, DOHRN 1861).

Pyrameis cardui. ANKER (1884) beobachtete 1879 bei Budapest eine Massenwanderung. Es handelte sich um das gleiche Jahr, in dem über große Teile von Europa Wanderungen der Imagines hinweggingen.

Lymantria dispar (Schwammspinner). Im Juni 1888 fand eine Massenwanderung bei Budapest statt. Die Raupen wanderten aus einem von ihnen kahl gefressenen Walde aus, die Züge gelangten auf eine Bahnstrecke, wo sie einen Zug zum Stehen brachten (AIGNER-ABAFI 1901).

Prozessionsspinner. Es handelt sich bei den bekannten Zügen nicht um echte Wanderungen, sondern um Exkursionen. Denn die gesellig lebenden Raupen kehren stets wieder zu ihrem Nest zurück.

Saturnia spini. Am 12. VI. 1901 wanderten große Mengen von Raupen bei Billed in Ungarn auf einem Bahndamm nach Süden (WEISSMANTEL 1902).

Bombycidae. LICHTENSTEIN (1812) berichtet aus Südafrika über einen ungeheuren Raupenzug einer Bombycide. Sie wanderten in Reihen von 5—6 Tieren in der Breite, jede Reihe war von der nächsten etwa 1 Fuß entfernt.

Sphingidae. SEITZ (1930) sah in Nordafrika große Raupenzüge von *D. euphorbiae*, die sich in 2—3 m breitem Zug in mehrfacher Schicht übereinander kriechend nach Kahlfraß ihrer Geburtsstätte nach anderen Wolfsmilchfeldern begaben.

Der „Army Worm“ *Heliophila (Leucania) unipuncta* HAW.

Wohl das bekannteste Beispiel einer regelmäßig wandernden Raupe stellt der berühmte amerikanische „Army Worm“ *Heliophila unipuncta* dar. In Nordamerika, namentlich im Osten der Rocky Mountains, trat die Art in periodischen Abständen (z. B. 1861, 1875, 1880, 1896, 1900, 1914, 1919/20) in ungeheuren Mengen auf. Die Raupen schließen sich zu dichten, ausgedehnten Zügen zusammen und wandern gerichtet über relativ weite Strecken. Auf diese Eigenschaft bezieht sich der in Amerika populäre Name Army Worm¹. Wie wir noch später sehen werden, tragen noch andere Noctuidenarten in Amerika den Beinamen Army Worm, jedoch *H. unipuncta* stellt den Army Worm schlechthin dar. Seine Popularität beruht darauf, daß er einer der gefährlichsten landwirtschaftlichen Schädlinge ist.

Viele Autoren nehmen an (z. B. auch REH 1925), daß die Ursache der Wanderungen Futtermangel sei. Wenn die Raupen ein Feld kahlgefressen haben, schließen sie sich zu einem Zuge zusammen und wandern auf einen neuen Futterplatz zu. Jedoch geht bereits aus der Monographie von RILEY (1883) (aus der alle hier folgenden Angaben entnommen sind) hervor, daß diese Auffassung unrichtig ist:

„Those leaving one field all march in the same direction, but not always, as is supposed some, with unfailling certainty, toward another field in which there is proper food, ec. — Nor is it true that they always remain in one place so long as sufficient food is to be found there, for in more than one instance I have known them to leave a field abundantly supplied with suitable food and march into other.

Somit scheint also auch hier wie in so vielen anderen Fällen der klare Tatbestand vorzuliegen, daß der Wandertrieb nichts direkt mit Futtermangel zu tun hat.

Die Wanderungen vollziehen sich anscheinend im Laufe des Tages nach einem ganz bestimmten Stundenplan. Das direkte Sonnenlicht wird gescheut. Tagsüber halten sie sich unter Steinen, Grasbüscheln usw. versteckt oder verkriechen sich in die Erde. Abends, nachts und morgens wandern sie und fressen dabei alles Grüne von den Feldern, durch die sie ziehen. Nach einem anderen Bericht beginnt die Wanderung regelmäßig zwischen 14 und 15 Uhr. Gegen Sonnenuntergang verlangsamt sich der Zug. Nachts stockt die Wanderung, das Fressen geschieht hauptsächlich nachts und vormittags. Es ist vorderhand nicht möglich, die Wider-

¹ Wohl zu unterscheiden vom Heerwurm in Europa, vgl. S. 132.

sprüche zwischen diesen beiden Berichten aufzuklären, jedoch in Analogie zu ähnlichen Erscheinungen bei der Heuschreckenwanderung ist es durchaus möglich, daß der maßgebende Faktor die Temperatur ist. Nach den vorliegenden Berichten zu urteilen, scheinen überhaupt die Wanderungen des Army Worms in vielen Beziehungen denen der Heuschreckenlarven zu ähneln.

Die Geschwindigkeit des Zuges beträgt etwa 30 m pro Stunde. Für die Zugrichtung besteht keinerlei Regel. Benachbarte Züge bewegen sich vielfach in ganz verschiedenen Richtungen.

Ein anschauliches Bild von den Wanderungen des „Army Worm“ gibt FITCH (aus RILEY 1883):

„They all keep together like an army of soldiers, and usually advance in a particular direction, in a strait line, not swerving from their course to avoid hills, hollows, buildings or any other obstacle. A stream of running water, even, does not cause them to deflect from their line of march. We learn from SOLON ROBINSON that, on coming to a brook they crowd into it, although very few of them chance to be carried by its current to the opposite side. Millions of them are drowned, their dead bodies clogging and damming up the stream in places below, producing by their decay a stench in the atmosphere of the whole vicinity which is most noisome and intolerable. In their march they travel faster at some times than others, advancing at the rate of from two to six rods in an hour (1 rod = 5,029 m.). Thus instances have occurred in which an army of these worms, two or three miles wide, have advanced six or seven miles, leaving the track behind them as desolate as though fire had swept over it.“

Laphygma frugiperda S. u. A. Bei starker Vermehrung schließen sich die in Nordamerika dem Pflanzenbau sehr schädlichen Raupen in Schwärme zusammen und wandern (im Herbst), daher die Populärbezeichnung *Fall army worm* (CHITTENDEN 1901).

Prodenia eridana CRAM. The semitropical army worm. Die Raupe wandert in Scharen (CHITTENDEN 1909).

Charaëas graminis (Graseule). Ziehen vielfach in Schweden und Norwegen nach Kahlfraß einer Wiese in Scharen zu einer neuen Futterstelle (STEPHAN 1908).

Noctua (Xylophasia?) Ewingii, WESTW. EWING (1837) berichtet über eine große Wanderung, die sich über 14 Tage hinzog, aus Van Diemen's Land (Tasmanien). Die Raupen krochen regelmäßig von 4 Uhr morgens bis Mittag. Sie bewegten sich viel schneller als sonst Raupen zu tun pflegen.

Phlyctaenodes sticticalis L. (Pylalidae). Rübenzünsler. Die Raupen treten manchmal in Südrußland in ungeheuren nur mit Wanderheuschrecken vergleichbaren Mengen auf. „Die wandernden Raupen sind zuweilen in Zügen beobachtet worden, die aus Milliarden von Individuen bestanden, bis 20 cm hoch geschichtet waren und einem kolossalen Heerwurm glichen“ (SCHAUFUSS 1902). „Ist ein Feld leergefressen, so wandern sie in ungeheuren Mengen. Ebenso ziehen sie 3—4 Tage vor der Ver-

puppung in großen Scharen und bestimmter Richtung auf der Suche nach geeigneten Plätzen“ (REH 1925).

Aus dem spärlich vorliegenden Material über Raupenwanderungen lassen sich nur zwei allgemeine Regeln herauslesen:

1. Die Wanderungen hängen oft, aber nicht stets zusammen mit Futtermangel. Vielfach wird berichtet, daß nach einem vollständigen Kahlfraß eine Wanderung nach der nächsten Futterstelle einsetzte. Dabei wird die Auffassung vertreten, daß die Nahrung von weitem gewittert wird.

2. In engem Zusammenhang hiermit steht die Tatsache, daß Raupenwanderungen nur bei ungewöhnlich starker Vermehrung vorkommen.

IV. Die Wanderungen der Dipteren.

Es ist schwierig, bei Dipteren echte Wanderungen nachzuweisen. Meist handelt es sich um so kleine Tiere, daß auch der leichteste Wind ihre Flugrichtung beeinflussen kann. Sehr häufig findet sich bei Dipteren die Reaktion des Schwärmens. Zu gewissen Zeiten fliegen die Tiere in mehr oder weniger großen Schwärmen und werden dabei vielfach durch den Wind über weite Strecken getragen. Wenn hierbei die Fortbewegung auch im wesentlichen passiv erfolgt, so können wir doch in gewissem Sinne von Wanderung sprechen, da es sich um eine regelmäßig in Erscheinung tretende in der Organisation der Tiere begründete biologische Reaktion handelt, die eine Ausbreitung über weite Strecken zur Folge hat. Am häufigsten sind Wanderungen von Culiciden und Syrphiden beschrieben.

1. *Nematocera* (Mücken).

a) *Mycetophilidae* (der Heerwurm).

Der berühmte Heerwurm ist eine Aggregation der wandernden Larven des Genus *Sciara*. Die Erscheinung, daß sich Larven zu einem Wanderzug zusammenschließen, steht nicht vereinzelt im Insektenreiche da. Bei Schmetterlingsraupen findet sich dieselbe Reaktion, der sogenannte amerikanische Army-worm wird von der Raupe *Heliophila unipuncta* HAW. gebildet (siehe S. 130). Es scheint von vornherein paradox, so verschiedenartige Erscheinungen wie den Heerwurm und die übrigen meist im Fluge vor sich gehenden Insektenwanderungen unter einem Gesichtspunkt zusammenzufassen. Jedoch zeigt die Wanderung des Heerwurmes tatsächlich alle Kriterien, die wir an eine Insektenwanderung stellen. Es schließen sich viele Individuen zu einem sehr engen Verband zusammen und bewegen sich oft viele Stunden hindurch in einer bestimmten Richtung. Wenn wir etwas über die Bedeutung des Heerwurmes wüßten, ließen sich zweifellos noch weitere Parallelen zu anderen Insektenwanderungen ziehen.

Wenn über den Heerwurm auch eine große Literatur vorliegt, hier seien vor allem die wichtigen Arbeiten von BECHSTEIN (1885) und No-

WICKI (1868) genannt, so sind doch auffallend wenig Kenntnisse über seine Biologie verbreitet. Daher soll im folgenden ein Abschnitt aus der sehr anschaulichen Schilderung NOWICKIS (1868) gebracht werden:

„Ziehen des Heerwurmes.“

„Die merkwürdigste Eigentümlichkeit der Heerwurmlarven ist ihr Trieb, sich massenhaft zu vereinigen, dabei sich an ihre vorderen Gefährtinnen anzuschließen und anzudrücken, daß sie über und neben diese mit einem Teil ihres Körpers übergreifen und so gemeinsam ihre Züge ausführen.

Ihr Verhalten beim Beginn des Ziehens und während desselben ist folgendes: Man stelle sich einen Klumpen dieser fußlosen, klebrigen und ausgewachsen 7 mm langen Räumchen in ihrem unterirdischen Verstecke und in dem Augenblick vor, wenn sie voneinander getrennt daraus herauskriechen. Die zuerst erscheinenden ordnen sich neben- und übereinander dicht zusammen, setzen sich unverweilt in Marsch und bilden so den Anfang des Heerwurmes, der durch die ebenso nachrückenden Scharen an Länge und Umfang zunimmt, bis er sich ganz formiert hat. Einer grauen Schlange gleich zieht er nun in dicht geschlossenen Gliedern im Walddunkel gleichmäßig umher, und das unheimliche, ja widrige seiner Erscheinung vermag allerdings unkundige und befangene Anschauer mit Schrecken zu erfüllen. Die klebrige Feuchtigkeit an den Leibern der Maden vereinigt dieselben fest miteinander und sie hängen dadurch so eng zusammen, daß sie gleichsam nur einen Körper ausmachen und das Ende des Heerwurmes sich momentan wie ein Stäbchen emporheben läßt. Die Fortbewegung des Heerwurmes ist die Folge des Vorwärtsschreitens aller ihn zusammenhängenden Larven, was in der Weise erfolgt, daß sie an den nächsten Gefährtinnen glitschend den Vorderkörper vorwärts strecken und den Hinterkörper nachziehen, mit welcher Bewegung auch jene des Darmkanals korrespondiert, wobei sie jedesmal einen Vorsprung von mehr oder weniger 1 mm Länge gewinnen, und indem so eine der anderen nach einer und derselben Richtung voraustritt, gleitet der ganze Heerwurm vorwärts. Während des Marsches halten die ziehenden Larven ihre Körper in dessen Richtung, da sie jedoch ihre jeweilige Stellung in der Masse ändern, so herrscht dadurch im Heerwurm, trotzdem er langsam fortschreitet, eine eigentümliche Regsamkeit der einzelnen Individuen. Die oberen drängen sich nämlich gegen die innerhalb des Zuges eingeschlossenen, diese wieder nach oben oder auswärts, desgleichen die untersten, die eine Zeitlang alle über ihnen befindlichen Larven tragen müssen, ein Grund, weshalb ein Heerwurm keine bedeutende Dicke haben kann und bei großer Larvenzahl in breiteren Streifen zieht.

Der ziehende Heerwurm ist gewöhnlich ziemlich gerade, kann aber auch gebogen oder schlangenartig gewunden sein. Nimmt er über ebeneren Boden, wie derselbe in einem Fichtenwalde sein kann, seinen Weg, so gleitet er als Ganzes fort, wie es meistens der Fall ist. Erreicht er aber unterwegs ein aufrechtes Hindernis, z. B. Moos, ein Ästchen oder Steinchen, so geschieht es manchmal, daß er sich vorn gabelförmig teilt, hierauf die beiden Arme gleichzeitig die Seiten des hindernden Gegenstandes knapp umgeben, und drüben wieder sich vereinigen oder als zwei besondere Heerwürmer auseinandergehen und das Hindernis zwischen sich der ganzen Heerwurmlänge nach oder nur zum Teil durchlassen.

Trifft ein Heerwurm unterwegs mit einem zweiten, der mehr oder weniger in derselben Richtung zieht, zusammen, alsdann vereinigen sich manchmal seine in ihrer Fortbewegung nicht gehemmten Anführerinnen und alle anderen Larven mit diesem Zug und so entsteht ein längerer oder dickerer

Heerwurm. Kommen aber die Anführerinnen zweier gerade in entgegengesetzter Richtung gleitender Heerwürmer zusammen, alsdann kriechen sie übereinander, bilden hierdurch anfänglich einen Knäuel, der eine Weile wimmelt, bis die oberen Larven sich geordnet haben, und in einer gewissen Richtung in Marsch setzen, worauf alle übrigen, zu einem Zuge sich vereinigend, ihnen folgen.

Die Anführerinnen des vorhin gedachten, 56 Zoll (etwa 1,70 m) langen und auf glattem lehmigem Grabengrund gleitenden Heerwurmes kamen in 5 Minuten 2 Zoll (etwa 6 cm) geraden Weges vorwärts. Ein anderer, der bergauf über einen unebenen und teilweise bemoosten Grabenrand seinen Weg nahm, legte vorn in 7 Minuten 2 Zoll Weges zurück.

Anderer Heerwürmer führten auch stundenlang ihre anstrengenden Märsche aus.

Was schließlich die Richtung des Marsches anbelangt, welche die Volkspoesie verschieden deutet, so ist es eine Fabel, als zögen die Heerwürmer nach einer bestimmten Himmelsgegend. Ich sah sie in jeder Richtung ziehen, dieselbe aber auch häufig ändern.

Kommt die Zeit der Ruhe, wozu den Heerwurm Müdigkeit, das Bedürfnis der Nahrung, wie auch andere Umstände, z. B. warmer Sonnenschein auf dem Wege, den er zieht, schlechtes Wetter oder Gefahr veranlassen, alsdann bleiben die Anführerinnen stehen, dasselbe tun auch die allmählich bis zu ihnen nachgerückten Larven des ganzen Zuges, alle trennen sich dabei voneinander und ballen sich zu einem wimmelnden Klumpen zusammen, der dadurch, daß die unteren Larven einzeln zwischen der lockeren Nadelstreu tiefer in den Humus dringen, sichtlich an Größe abnimmt, bis er endlich ganz verschwindet.

Fragen wir uns endlich, was der eigentliche Zweck der massenhaften Madenanhäufung und ihrer gemeinschaftlichen Züge ist, so müssen wir einräumen, daß wir hierüber keine genügende Erklärung abgeben können.“

In der Tat ist die Bedeutung des Ziehens der Heerwurmlarven bis heute völlig unbekannt. Es scheint, daß die Erscheinung des Heerwurmes gebunden ist an eine vorausgegangene Massenentwicklung.

b) *Simuliidae*.

Simulium columbaczense FABR., die Kolumbazer Fliege, wandert nach AIGNER-ABAFI (1903) im Gebiete der unteren Donau. Die Mücken brüten in Bächen und Fließchen des Gebirges. Die schlüpfenden Imagines sammeln sich zu kleineren oder größeren Gruppen, die sich im Laufe einiger Tage zu ungeheuren wolkengleichen Schwärmen vereinigen. Diese Schwärme werden durch den Wind weit in die Tiefländer von Ungarn, Serbien und Rumänien verschlagen und stellen eine gefährliche Geißel für die Weidetiere dar. Nach AIGNER ziehen sie auf der Donau stromaufwärts mit dem Wind, in 2—4 m Höhe über dem Wasser. Die Wanderschwärme sollen nur aus Weibchen bestehen.

c) *Bibionidae*.

Dilophus vulgaris (spinatus) Wlk. Am 2. X. 1880 geriet ein Schiff an der Norfolkküste in England in „1 Kabel“ (232 m) Entfernung vom Land in einen solchen Schwarm hinein, daß es 4 Stunden lang unmöglich war, an Deck zu kommen (DOUGLAS 1880).

Bibio marci L. flog nach ROWLEY (1872) um den 10. V. 1872 herum in außergewöhnlich großer Zahl in der Gegend von Brighton (England) und verfolgte in seinem Flug dieselbe Richtung wie *Syrphus pyrastris* im August 1864 (nach Norden?).

Bibio spez. VAN BEMMELEN (1857) berichtet von Schwärmen in Südholland und in der Gegend von Leiden in den Sommern 1852 und 1854.

Dilophus vulgaris und *Bibio marci* fanden sich in ungeheuren Mengen am 24. Mai 1931 am Strande von Wilhelmshaven angeschwemmt. Wahrscheinlich handelte es sich um im Meer verunglückte Schwärme. (SCHWARZ 1931, FRANZ 1931).

d) *Chironomidae*.

Es existieren sehr viele Berichte über das Auftreten großer Schwärme von Chironomiden. Der Wind mag sicher auf die Fortbewegungsrichtung dieser Schwärme einen Einfluß ausüben. Jedoch gibt es hierüber keine Angaben.

e) *Culicidae*.

Anopheles elutus. REITLER u. SALITERNIK (1929) haben in Palästina eine regelmäßige Wanderung von *Anopheles* feststellen können. *Anopheles elutus* erscheint plötzlich im Oktober und November in großen Mengen in der Gebirgs- und Wadizone in der Umgebung des Hulesees in Obergalliläa. Sie finden sich dort fast ausschließlich an warmen Orten, in Ställen und Kellern. In diesem Gebiet gibt es von Juli ab keine Brutplätze mehr. Die nächsten Brutplätze liegen in den Sümpfen am Hulesee und am Jordan. Sie müssen also von dorthier eingewandert sein. Die Entfernung von Brutplätzen zu Fundorten beträgt bis zu 12 km. Der Aktionsradius der Mücken übersteigt sonst nicht 3,5 km.

Es soll sich um aktive Wanderung handeln und nicht um Verwehung durch Winde. Das zeigen folgende Tatsachen: 1. Zur Zeit der Invasion sind die Winde ihrer Stärke und Richtung nach nicht anders als den ganzen Sommer hindurch. 2. Die Imagines finden sich auch im Gebirge in anderen Gegenden, so daß anzunehmen ist, daß die Wanderung von den Brutplätzen aus radiär erfolgt.

„Es handelt sich um eine Wanderung in Winterquartiere, fort vom Schauplatz des bisherigen generativen Lebens in der Nähe der Brutplätze nach Orten, welche die individuelle Erhaltung für die Dauer des generativen Stillstands besser garantieren.“ Der Beweis für diese Auffassung liegt in den Fundorten, welche durchwegs Höhlen, Keller, dunkle Stallungen sind, sowie in der Tatsache, daß die ♀♀ keine entwickelten Eier besitzen, jedoch einen stark entwickelten Fettkörper.

Aedes spez. Unter den Culiciden Nordamerikas sind es vor allem einige in Salzsümpfen an der Küste brütende Arten der Gattung *Aedes*, von denen Wanderungen gemeldet sind.

SMITH (1903) untersuchte die Verbreitung der *Aedes*-Arten an der

Küste von New Jersey und stellte fest, daß die Arten *Aedes sollicitans* und *A. cantator* von ihren Brutplätzen in Salzsümpfen der Küste mit günstigem Wind regelmäßig bis 40 km landeinwärts wandern. Er beobachtete auch blutgefüllte Exemplare mit reifen Ovaren, die aus dem Binnenland an die Küste zur Eiablage zurückwanderten.

BALL (1918) verfolgte das Auftreten von verschiedenen Insekten an einem Leuchtturm (Rebecca Shoal Light-Station) zwischen Florida und Kuba. Nach 48 Stunden anhaltendem Nord- und Nordostwind erschienen am 5. VIII. 1917 viele *Aedes sollicitans* und *Aedes niger*, die von der Küste von Florida aus gegen 150 Meilen (etwa 230 km) übers Meer geflogen sein müssen. Am 11. VII. 1917 erschienen nach Süd- und Südwestwind Schwärme von *Aedes niger*, die mindestens über eine Entfernung von 95 km von der Küste von Kuba hergewandert sein müssen. Auch auf den übrigen Riffen (KEYS) im selben Meeresgebiet wurde dasselbe Ereignis festgestellt, so daß der Schwarm vom 11. VII. mindestens eine Breite von 20 Meilen gehabt haben muß.

A. G. MAYER stellte fest, daß in Tortugas *Aedes niger* regelmäßig mit dem Winde von Marquesas Key über 40 Meilen oder von Kuba aus über 90 Meilen über das Meer zuwandert (HOWARD 1912).

H. R. CARTER beobachtete im Golf von Mexiko große Schwärme von *Aedes sollicitans* in 15—18 Meilen Entfernung vom Lande (HOWARD 1912).

Weitere Wanderungen von Culiciden.

HOWARD (1912) stellt verschiedene Fälle von Culicidenwanderungen zusammen. Im Oktober 1879 beobachtete man bei Victoria, Texas, während eines dreitägigen starken Ostwindes einen ungeheuren Mückenschwarm von 3 Meilen Breite und 50 Fuß Höhe, der in 5 Tagen 35 Meilen gegen Westen wanderte. Im Oktober 1886 wanderte ein ähnlicher Schwarm die Küste von Matagorda Bay 50 Meilen weit entlang. Bei diesem Flug ist besonders bemerkenswert die Feststellung, daß die Wanderung *nicht* mit dem Winde erfolgte: „The wind was light and from the south, and did not affect the mosquitoes in their flight, which was westward; the main flight was low, ten or twelve feet high and always in the same direction.“ Nach Zeitungsberichten wurde im August 1909 ein Mückenschwarm im Golf von Mexiko 60 Meilen vom Land entfernt angetroffen.

HOWARD zieht aus seinen Untersuchungen folgende Schlüsse: Wirkliche Wanderer sind nur die *Aedes*-Arten, an der atlantischen Küste *A. sollicitans*, *cantator* und *niger*, an der kalifornischen Küste *A. quaylei* und *squamiger*. Nur die ♀♀ wandern, der Zweck ist augenscheinlich die Erlangung von Nahrung. Wahrscheinlich erfolgt zur Eiablage eine Rückwanderung in die Salzsümpfe. Es ist zweifelhaft, ob der Wind bei diesen Wanderungen eine notwendige oder wichtige Rolle spielt. „We must consider those cases in which large swarms of mosquitoes are

said to have been carried a considerable distance by the wind as problematical“.

Die Stellungnahme HOWARDS über den Einfluß des Windes erscheint jedoch zu weitgehend und wenig begründet. In fast allen Fällen von Fernflügen hat der Wind nach den Angaben der Beobachter eine ausschlaggebende Rolle gespielt, indem die Mücken immer vom Winde herbeigetragen waren. Allerdings gibt es auch Beobachtungen am Festland, wonach einzelne Mücken gegen den Wind fliegen. Bezüglich der oben angeführten *Anopheles*-Wanderung in Palästina wird ausdrücklich angegeben, daß die Tiere nicht vom Winde verweht wurden. Leider liegen zu wenig Beobachtungen vor, um ein abschließendes Urteil zu gestatten.

2. *Brachycera* (Fliegen).

a) *Tabanidae*.

Es existiert eine vereinzelt Beobachtung, wonach *Tabaniden* Ende Juni anfangs Juli an der Südküste von Trinidad in 2 Meilen Entfernung von der Küste gesichtet wurden. Sie flogen von Venezuela nach Trinidad (WILLIAMS 1920).

b) *Syrphidae*.

Nach einer Reihe von Berichten (ROGERS 1864, GIBSON 1864, WALKER 1864 u. SYMES 1864) haben vom 13. bis 20. VIII. 1864 Massenansammlungen und vielleicht auch Massenwanderungen von Syrphiden im Norden der Insel Wight stattgefunden. Am 15. wanderten sie in großen Massen gegen Osten, am 16. fanden Flüge zwischen Newport und Freshwater statt. Es ist wahrscheinlich, daß es sich damals um eine lokale Massenvermehrung gehandelt hat und daß die Flüge nur lokaler Natur waren. Folgende Arten wurden unter den Schwärmen festgestellt: *Syrphus pyrastris*, L., *topiarius* MEIG., *balteatus* DE G. und *arcuatus* FALL.

Am 5. und 6. VIII. 1928 hat wiederum eine Wanderung von Syrphiden auf der Insel Wight stattgefunden (MACKWORTH-PREAD 1929). Die Schwärme kamen aus Nordosten und flogen gegen den Wind. Sie überquerten anscheinend den Meeresarm Spithead. Es wurden folgende Arten festgestellt: *Syrphus auricollis* MG., *vitripennis* MG., *balteatus* DE G. und *Lasioplicus pyrastris* L.

Wenn es sich hier auch nicht um zweifellos gesicherte Wanderungen handelt, so gewinnen diese Beobachtungen an Interesse in dem Zusammenhang, daß bei großen gemischten Insektenzügen an der Ostküste Nordamerikas und in den Alpen Syrphiden in großer Zahl beteiligt sind (siehe S. 156). Zu Beginn der von EIMER (1881) beobachteten Wanderung wanderten allein Syrphiden, erst später gesellten sich Libellen zu ihnen.

c) *Ephydriidae*.

Ilythea spilota CURTIS wanderte nach SCUDDER (1891) bei Little Boar's Head, N. H., am 27. VIII. 1890 nach Süden. „There was practically no wind,

but the flies moved swiftly in one direction for the space of two hours, forming a stream such as might readily pass through an open barrel. Their numbers varied, at times three or four would pass a given point every second, at other times hundreds, but on the average, there were about as many in the given areas as drops of rain in a smart shower, rarely one would be seen moving out of the stream, and then it was in a diametrically opposite direction, and just as swiftly.“

d) *Muscidae*.

Glossina morsitans WESTW., die Tsetsefliege, soll nach ROUBAUD (1922) im westlichen Afrika regelmäßige jahreszeitliche Wanderungen unternehmen, die mit dem jahreszeitlichen Blätterfall zusammenhängen.

Musca domestica L. soll nach BALL (1918) zusammen mit *Aedes*-Arten von Kuba aus über eine Strecke von 95 km übers Meer gewandert sein (siehe S. 136).

V. Die Wanderungen der Käfer (*Coleoptera*).

Wanderungen von Käfern wurden vornehmlich bei Vertretern folgender Familien festgestellt: *Carabidae*, *Coccinellidae*, *Chrysomelidae* und *Scarabaeidae*. Es handelt sich naturgemäß um Arten von relativ guter Flugfähigkeit. Wirkliche Fälle von Fernflügen sind bei Käfern sehr selten zur Beobachtung gekommen. Meist handelt es sich um Berichte von Massenflügen ohne Kenntnis der durchflogenen Strecke, oder die Wanderung wurde aus plötzlichem Massenaufreten an ungewohntem Orte erschlossen. Hierunter fällt vor allem der oft gebrachte Nachweis von außergewöhnlichen Mengen von Käfern auf hohen Bergen, auf Vulkanen, auf Gletschern usw., sowie als Gegenstück dazu die Massenanhäufung angeschwemmter Käfer an Küsten. In beiden Fällen muß eine aktiv oder durch den Wind passiv erfolgte Wanderung vorausgegangen sein.

a) *Carabidae*.

Calosoma sycophanta L. Nach v. FRICKEN (1880) wurde einmal ein Zug beobachtet, der in den Straßen von Berlin einfiel. Als Bestätigung dieser Nachricht dient eine Beobachtung v. LENGERKENS, der im Juni 1924 inmitten Berlins vor der Landwirtschaftlichen Hochschule einen Wanderflug dieser Käfer verfolgte. Es war in einem Jahre, in dem die Forleule massenhaft auftrat und der Flug ging in Richtung auf befallene Gebiete (nach freundlicher mündlicher Mitteilung).

Calosoma sycophanta findet sich nach WALKER (briefliche Mitteilung an TUTT 1902) wiederholt in Südengland unter Umständen, welche darauf hindeuten, daß die Käfer den Kanal überquerten. Nach HEWITSON wurde die gleiche Art öfters von Fischern in zwischen 30 und 40 Meilen Entfernung von der Küste mit ihrem Netz lebend gefangen, was ebenfalls auf weite Flüge hindeutet.

Calosoma bonariensis DEJ. erschien im November 1865 und 1866 in ungeheuren Mengen in den Straßen von Buenos Aires in einer Regennacht, vom Pampero herbeigetragen (STROBEL 1869).

Calosoma inquisitor L. wurde von BERCIO (1930) in ungeheuren Mengen an der Küste der Kurischen Nehrung angeschwemmt gefunden.

Ophonus (Harpalus) griseus PAMP. und *calceatus* DUFT.. FALLOU (1874) beobachtete am 1. VIII. 1873 in Champrosay an der Seine nachts von 9—11 Uhr den Vorbeizug einer Wolke dieser Käfer, wobei *O. griseus* das Hauptkontingent stellte.

Ophonus calceatus DUFT. Am 21. VII. 1898 war eine Invasion abends um 10 Uhr in Bukarest. Ähnliche Ereignisse wurden von Braila, Galatz und Jassy gemeldet (MONTANDON 1899).

Ophonus gravis LEC. zog zusammen mit einer unbestimmten Heuschreckenart am 9. und 10. IX. 1890 über Gainesville, Texas, nach Osten in solchen Mengen, daß alles von den Käfern schwarz war. Derselbe Käfer war bereits im September 1887 in ungeheuren Mengen in Texas erschienen. (Ragsdale 1890).

Ophonus cupripennis erschien nach LACORDAIRE in zwei Frühjahren während 8 Tagen in außerordentlichen Mengen in Buenos Aires (MÜLLER 1871).

Harpalidenschwärme werden von WESTWOOD (1847) vom 12. IX. 1847 bei Dover gemeldet. Harpaliden finden sich sehr häufig unter den an Küsten angeschwemmten Insekten.

WALCH (1777) meldet eine sehr bemerkenswerte Wanderung eines Carabiden, den er als *Carabus vulgaris* LINN. 27 bezeichnet. Nach CORNELIUS handelt es sich vielleicht um *Anisodactylus binotatus* F. Der Zug erfolgte am 6. VIII. 1776 über Halle abends 9 Uhr in südlicher Richtung. Es waren solche Mengen, daß in 1 Minute über 100 Exemplare durch ein geöffnetes Fenster ins Zimmer eindrangen. Diesem Fluge war eine mehrere Wochen dauernde Dürre vorausgegangen.

b) *Cantharidae*.

Eine merkwürdige Wanderung von *Canthariden* meldet RASPAIL (1907). Vom 1. bis 5. VII. 1902 fand er in seinem Park in Gouvieux (Oise) eine große Menge von Canthariden, die er in 20 jähriger Sammlertätigkeit in jener Gegend niemals bemerkt hatte. Er beobachtete, daß dauernd neue Tiere in schnellem Fluge aus NO ankamen und alle auf dieselbe Stelle zusteuerten, wo sie sich versammelten. Ebenso plötzlich, wie sie auftauchten, waren sie dann wieder verschwunden. RASPAIL glaubt, daß es sich um einen Wanderzug gehandelt hat und bringt dies mit der Beobachtung in Verbindung, daß plötzlich Canthariden bei Cambrai aufgetreten waren.

c) *Coccinellidae*.

Wohl die eigenartigsten und interessantesten Fälle von Käferwanderung finden wir bei Coccinelliden. Diese Käfer finden sich zu gewissen Zeiten regelmäßig in großen Ansammlungen an bestimmten Punkten wie Berggipfeln oder Küsten, wohin sie nur durch eine Wanderung gelangt sein können. Dagegen sind auffallenderweise aktive Wanderungen fast niemals zur Beobachtung gekommen. Um so größeres Interesse verdient der oft erwähnte Fall einer Wanderung eines Coccinellidenschwarmes über den Kanal nach England, der hier im Wortlaut wiedergegeben sei:

(Aus The Times, 16. VIII. 1847 nach WOLLEY 1847):

„Between four and six o'clock on Thursday evening, a long cloud, reaching some few miles across the sea, was observed by many hundred spectators from the heights of Ramsgate and Margate, bending its course to our southern coast, from the direction of Calais and Ostende, but which had more the appearance of a long column of smoke from a steamer on a calm day; but about ten o'clock in the evening the excitement was intensely increased by the remaining promenaders on the several promenades and cliffs of the above places being literally covered with lady-birds. At an early hour in the morning, the whole of the line of coast was found to be covered with them, to the great annoyance of all parties ec. . .“

Nach einem anderen zeitgenössischen Bericht (an. 1847) erschienen sie vom 9. bis 12. August bei starkem SW-Wind in Brodstairs in dauernd zunehmenden Mengen, am 13. in Margate, Southend und London, am 16. in Ramsgate bei Ostwind, am 16. und 17. in Brighton und am 17. und 18. wieder in Brodstairs bei Nordwestwind. Es ist nicht möglich, sich aus diesen Angaben ein vollkommen klares Bild zu machen, aber es scheint immerhin aus ihnen hervorzugehen, daß große Coccinellidenschwärme in mehr oder weniger geschlossenem Verbande über beträchtliche Strecken wanderten, wahrscheinlich mit dem Winde. Es handelte sich hauptsächlich um *Coccinella 7-punctata* L., außerdem in geringerer Zahl um *Adalia bipunctata* L. und noch seltener *Coccinella 11-punctata* var. *9-punctata* L.

Ansammlungen von Coccinelliden auf Berggipfeln. Es gibt eine Menge Angaben, wonach sich ungeheure Mengen von Coccinelliden zu bestimmten Zeiten, namentlich im Herbst, Winter und Frühling auf Berggipfeln ansammeln. Es seien hier einige solche Beobachtungen angeführt.

Deutschland: *C. 7-punctata*, am Gipfel des Zobten und Geiersberg, einige Tage vor dem 28. X. 1905 (BENNER 1905).

Spanien: Juli 1905, Gipfel des Moncayo (7000 Fuß) (HAWKES 1923).

Frankreich: auf elf Gipfeln in der Auvergne (HAWKES 1923). September 1884 Südfrankreich (Hérault), Spitze eines Hügels (GINESTE 1885, *C. 7-punctata*). Gipfel des Mont Ventoux 1912 m (Provence) (FABRE 1879).

Italien: Gipfel vieler Berge im Apennin (CAMERANO 1879 und 1914).

Balkan: Anfangs April 1918, Gipfel des Wodno 1100 m bei Üsküb (Mazedonien), *C. 7-punctata*. Anfangs Mai verschwunden (NACHTSHEIM 1919).

Kleinasien: Anfang August 1901, Keschich Dagh, 2530 m, bei Brussa, *Cocc. 7-punctata* (WERNER 1913).

Turkestan: Leben im Sommer in der Ebene und wandern zur Überwinterung ins Gebirge (DOBHANSKY 1925 und KUSNEZOV 1929).

Nordamerika: Juli 1893, Gipfel von Moscow Mountain, Idaho, ungeheure Massen toter, Oktober 1893 (an derselben Stelle) lebender Tiere. Juli 1896, Blue Mountains, Washington, 5000 Fuß. Art *Coccinella transversoguttata* FALD. oder *Hippodamia lecontei* MLS. (PIPER 1897).

Allen diesen Berichten von Fundorten großer Massen von Coccinelliden ist gemeinsam, daß sie auf Berggipfeln liegen, meist auf der äußersten Spitze. Die Käfer finden sich dort in großen kompakten Massen in Felsspalten oder unter Steinen. Bei warmem Wetter kriechen sie heraus und sitzen auf den Felsen. Auffallend ist, daß die meisten Berichte aus dem Mittelmeergebiet stammen. Es erhebt sich nun die Frage, zu welchem Zwecke versammeln sich die Käfer an solchen exponierten Punkten und wie kommen sie hin?

Coccinelliden leben bekanntlich in der Hauptsache von Blattläusen. Diese Futtertiere finden sich niemals in entsprechender Menge in der Nähe der Versammlungsorte, vielfach liegt die Vegetationsgrenze bedeutend tiefer. Die Coccinelliden müssen also auf die Berggipfel gewandert sein, und müssen wohl oder übel zur Nahrungssuche wieder fortwandern.

Über die Gründe, welche die Tiere zu diesen Ansammlungen treiben, sind mehrere Vorstellungen entwickelt worden. Am wahrscheinlichsten ist die Auffassung, daß es sich um Überwinterungsplätze handelt. Zwar sind die Ansammlungen manchmal auch im Sommer gefunden worden, aber es überwiegen doch die Angaben, wonach sie hauptsächlich von Herbst bis Frühjahr anzutreffen sind, nicht aber im Sommer. Ein Parallellfall hierzu liegt in den weiter unten zu besprechenden Wanderungen von Coccinelliden in die Gebirge Kaliforniens zum Zwecke der Überwinterung vor. Es ist nun klar, daß die Anhäufung zu dichten kompakten Massen einen gewissen Wärmeschutz für die Tiere darstellt, wir kennen ja ähnliche Fälle von Ameisen und Bienen, aber völlig rätselhaft ist, warum gerade die Gebirge, besonders die Bergspitzen, diese Winterquartiere beherbergen. KUSNEZOV-UGAMSKY (1929) entwickelt die merkwürdige Vorstellung, daß der Vorteil der Überwinterung im Gebirge in der niederen Temperatur liegt. Die höhere Temperatur der Täler würde sie veranlassen, die Winterquartiere zu früh zu einer Zeit zu verlassen, zu der ihre Nahrungstiere noch nicht vorhanden sind. POULTON (1904) spricht die Ansicht aus, Insektenansammlungen auf Berggipfeln hätten die Bedeutung, das Treffen der Geschlechter zur Kopula zu erleichtern. Die Frage nach der Bedeutung der Massenansammlungen im Gebirge ist somit völlig ungeklärt.

Es ist nun weiter zu untersuchen, wie kommen die Käfer an ihre (vermeintlichen) Überwinterungsorte? Zwar besteht durchaus die Möglichkeit, daß die Ansammlungen sich auch anderswo im Gebirge finden als

auf den Spitzen der Berge, aber nur dort leichter entdeckt werden. Die Frage bleibt aber auch mit dieser Einschränkung voll bestehen. Oft wurde darauf hingewiesen, daß die Käfer durch aufsteigende Luftströmungen emporgetragen würden. Dagegen erhebt sich aber die Frage, warum geschieht das nicht mit anderen Insekten? (Allerdings wurden Chrysomeliden, z. B. *Chrysomela americana*, in ganz ähnlichen Situationen auf Berggipfeln angetroffen.) Weiter ist nicht ganz einzusehen, warum die Käfer durch den Wind nur gerade bis zu den Berggipfeln, aber nicht weiter getragen werden. Eine andere Erklärungsmöglichkeit wäre, daß die Käfer durch negative Geotaxis in die Höhe kriechen, bis sie am Gipfel angelangt sind. Damit wäre auch die Massenansammlung erklärt, da ja alle Tiere eines Berges schließlich am Gipfel zusammentreffen müßten. Eine gewisse Stütze dieser Auffassung besteht in einer Beobachtung NACHTSHEIMS (1919), wonach die Coccinelliden in großen Massen auf eine hohe Signalstange auf dem Gipfel des Wodno in Mazedonien geklettert waren. Wenn nun auch tatsächlich negative Geotaxis für die Richtungsbewegungen der Käfer eine große Rolle spielt, so ist es doch schwierig, die Massenansammlungen auf Berggipfeln einzig und allein durch diese Reaktion zu erklären. Denn da ein Bergabhang wohl selten in ununterbrochener Steigung zum Gipfel führt, so müßten sich die Coccinelliden an der Spitze jedes Vorgipfels, ja jedes hervorragenden Felsens fangen. Solange nicht einwandfreie Beobachtungen über das Zustandekommen einer Ansammlung vorliegt, ist es schwer, sich den Mechanismus, der diesem Phänomen zugrundeliegt, vorzustellen. Auf jeden Fall muß es sich hier um Wanderungen größten Umfanges handeln.

Wanderungen der Coccinelliden in Kalifornien. In engstem Zusammenhang mit den eben behandelten Fragen stehen in Kalifornien gemachte Beobachtungen. Im Herbst, anfangs November, wandern Coccinelliden aus der Ebene ins Gebirge. Dort scharen sie sich an bestimmten Plätzen, unter trockenen Kiefernadeln, an sonnigen Abhängen, gewöhnlich in der Nähe von fließendem Wasser, in großen kompakten Massen zusammen. Es handelt sich hauptsächlich um die Art *Hippodamia convergens* GUÉR. In der angewandten Entomologie macht man sich diesen biologischen Vorgang zunutze. Man hebt die Nester aus, speichert die Tiere auf und verwendet sie im nächsten Sommer zur Schädlingsbekämpfung. Es handelt sich um solche unglaubliche Mengen, daß zwei Mann in 1 Tag 50—100 Pfund dieser kleinen Tiere sammeln. Im Frühjahr erfolgt dann der Rückflug in die Ebene (CARNES 1912 u. HAWKES 1926).

Die Wanderungen selbst scheinen niemals beobachtet worden zu sein; sie werden vielmehr aus dem Vorkommen der Tiere zu verschiedenen Jahreszeiten erschlossen. Über die Erklärung dieser Wanderung gilt dasselbe, was oben über die Ansammlungen auf Berggipfeln gesagt ist. In Kalifornien finden sie sich übrigens auch (oder nur?) in Tälern.

Ansammlungen von Coccinelliden am Meeresstrand. Es gibt zahlreiche Angaben, wonach Unmengen von Coccinelliden vom Meere am Strand angespült wurden. In Anlehnung an den S. 140 gebrachten Bericht über einen Coccinellidenzug über den Englischen Kanal müssen wir uns vorstellen, daß es sich hier um verunglückte Wanderzüge handelt. Vielfach gelangen die Tiere in noch lebendigem Zustande aufs Festland. Solche Coccinellidenanhäufungen werden unter anderem gemeldet von der englischen Küste (zusammengestellt bei TUTT 1902), Ostende (PLATEAU 1888), Ostsee: Mecklenburg (TASCHENBERG 1918), Rügen (SCHUSTER 1913), samländische Küste (HILBERT 1914).

Es finden sich in der Literatur noch einige Angaben, wonach sich plötzlich Coccinelliden in überraschender Menge an einem Orte gezeigt haben, um dann ebenso plötzlich wieder zu verschwinden. In all diesen Fällen wird auf eine Wanderung geschlossen. So erschienen in Ostsibirien an verschiedenen Orten Ende September anfangs Oktober plötzlich große Massen, um nach einigen Tagen wieder zu verschwinden. Es waren mehrere Arten und Gattungen vermischt, man unterschied *Coccinella*-, *Halysia*- und *Exochomus*-Arten (BÜTTNER 1919 u. ARNDT 1919). FRANCOIS (1884) bemerkte am 21. VI. 1884 in Angers in einem Garten eines Morgens alle Pflanzen dicht bedeckt mit *Adalia bipunctata*. Am nächsten Tag, um 10 Uhr vormittags, verließen sie plötzlich die Pflanzen, vereinigten sich zu einem Schwarm und flogen ab. Kein Tier blieb zurück. In dieser Beobachtung liegen viele Vergleichspunkte zu den Wanderinstinkten der Wanderheuschrecken.

Zusammenfassend läßt sich über die Wanderungen der Coccinelliden sagen, daß unzweifelhaft bei dieser Käferfamilie die Wanderungen im Leben der Tiere eine große Rolle spielen. Jedoch beruht unser Wissen mehr auf theoretischen Ableitungen als auf exakten Beobachtungen. Es wäre dringend zu wünschen, daß bei dieser vom Standpunkte der landwirtschaftlichen Entomologie so wichtigen Käferfamilie eine genaue Beobachtung ihrer Lebensäußerungen in der Natur einsetzte, so daß die rätselhaften Vorgänge bei ihren Wanderungen eine Erklärung finden mögen.

d) *Chrysomelidae*.

Leptinotarsa decemlineata SAY., der Koloradokäfer. Einer der bestbekanntesten und bedeutungsvollsten Fälle einer schnellen Verbreitung über ein weites Areal stellt der berühmte Koloradokäfer dar. Dieser Käfer hat sich zwischen den Jahren 1859 und 1874 von seiner Heimat in den Rocky Mountains ostwärts durch die ganze Breite von Nordamerika bis an den Atlantischen Ozean verbreitet. Hier interessiert uns in erster Linie die Frage, wie weit bei dieser schnellen Ausbreitung aktive Wanderungen eine Rolle gespielt haben. Längere Flugperioden, die eine Ausbreitung begünstigen, sind nach TOWER (1906), der das auf die Ausbreitung bezügliche Material zusammenfassend referiert, zweimal im Jahre

festzustellen. Die überwinterten Imagines fliegen einige Wochen im Frühjahr, bevor die Kartoffelpflanzen erscheinen. Die letzte Generation Ende des Sommers bleibt 3 und mehr Wochen aktiv, bevor sie sich zur Überwinterung begibt. Diese Tiere, die noch keine Geschlechtsprodukte entwickelt haben, zeigen nach RILEY hauptsächlich die Tendenz zum Wandern. Nun hat zwar TOWER in Versuchen festgestellt, daß der Kartoffelkäfer kein guter Flieger ist, wenn sein Flug nicht durch den Wind unterstützt ist. Vor allem zeigt er bei Windstille nicht die Tendenz, wie andere wandernden Insekten, nach einer bestimmten Richtung in Scharen zu fliegen, vielmehr zerstreuen sich die Tiere nach allen Himmelsrichtungen. Wenn jedoch Wind weht, werden die Käfer mit dem Winde mitgerissen. Es zeigt sich auch tatsächlich, daß die Ausbreitung nach Osten und Nordosten in der Richtung der vorwiegend wehenden West- und Südwestwinde sehr viel schneller erfolgt als nach Süden gegen den vorwiegenden Südwind.

Es gibt nun eine Reihe Beobachtungen, wonach der Koloradokäfer in großen Schwärmen über beträchtliche Strecken gewandert ist (wahrscheinlich, wie oben ausgeführt ist, stets mit dem Winde). Der Mississippi wurde mehrmals von großen Schwärmen überflogen. Im Gebiete der Großen Seen, z. B. am Michigansee, wurden vielfach Schwärme über den See getrieben, und mancher Schwarm muß verunglückt sein, denn man fand oftmals einen Küstensaum toter Tiere. Derselbe Vorgang spielte sich in sehr großem Maßstabe an der Atlantischen Küste ab. Hier flogen ungeheure Schwärme aufs Wasser, so daß die im Hafen liegenden Schiffe die Luken schließen mußten. Die Leichen wurden in solchen Massen ans Land gespült, daß sie weithin die Luft verpesteten. Im Staate New York wurde ein Eisenbahnzug durch sie zum Stehen gebracht. Die hier angeführten Beobachtungen zeigen mit voller Deutlichkeit, daß das schwarmweise Überfliegen großer Strecken für die Verbreitung des Käfers eine große Rolle gespielt hat. Wenn die Wanderungen auch nur mit dem Winde erfolgt sind, so handelt es sich doch unzweifelhaft um echte Wanderung und nicht um passive Verbreitung. Denn den Einflüssen des Windes sind eine Unmenge fliegender Insekten ausgesetzt, die gleichwohl nicht dabei die rapide Verbreitung des Koloradokäfers durchmachen.

Chrysomela americana L. wurde von HELDREICH (1881) in ungeheuren Mengen auf den höchsten Gipfeln der Inseln Siphnos und Paros im Griechischen Archipel gefunden. Sie fanden sich dort eng zusammengedrängt zwischen Steinen und in Mauerspalteln in Situationen, die ganz analog sind zu den von Coccinelliden oben beschriebenen. Es muß daher auf eine Wanderung zu diesen Orten geschlossen werden.

Disonycha quinquevittata SAY. (the Western Willow Flea-Beetle). Dieser der Unterfamilie der *Halticinae* angehörige Käfer, der ein Schädling auf *Salix*-Arten in U.S.A. ist, wandert nach BROWN (1898 u. 1901) im

Gebiet des Kolorado in Schwärmen. Am 18. X. 1897 von 2—3 Uhr nachmittags flog ein ungeheurer Schwarm längs des Koloradoflusses. Der Schwarm war 20—25 Fuß hoch und von der Breite des Flusses. Die Käfer flogen ungefähr in 50 Fuß Höhe über dem Wasser. Am 3. und 4. XI. 1899 wanderte der Käfer den Gila River abwärts in der Richtung des Kolorado 2 Tage ununterbrochen in etwa 100 m breitem Zuge in 4 bis 20 Fuß Höhe über der Erde.

Lochmaea (Gallerucella) capreae L. ist vielfach in großen Mengen am Strande angeschwemmt gefunden worden, so z. B. Ende Mai 1870 bei Moray und Cromarty in England (ROMANES 1870). Am 3. V. 1877 beobachtete MAPLETON (1879) am Ufer des Crinan Kanals in Argyllshire einen großen dichten Schwarm dieser Käfer in der Luft. Durch einen plötzlich einsetzenden Sturm wurde er ins Meer getrieben und die toten Käfer wurden später von den Wellen ans Ufer gespült. Ein richtiger Wanderzug wurde von v. Lengerken (nach freundlicher mündlicher Mitteilung) im Juli 1912 bei Danzig beobachtet. Die Tiere zogen mit dem Winde aus der Richtung Neufahrwasser über die Danziger Bucht nach der Halbinsel Hela und von dort weiter auf die Ostsee. Diese Beobachtung ist insofern wichtig, als sie uns direkt veranschaulicht, auf welche Weise die in großen Massen angespülten Insekten ins Meer gelangen können.

Coelaenomenodera elaidis MAUL., eine als Larve in Blättern der Ölpalme minierende Hispine, wandert nach den Untersuchungen von COTTERELL (1925) an der Goldküste. Die Wanderung erfolgte in südwestlicher Richtung längs des „Akwapim ridge“ vom 20. bis 30. VII. 1923 und vom 15. bis 25. X. 1923 über 16 Meilen Entfernung. „Migration commenced at about ten in the morning on sunny days, reaching its maximum about two in the afternoon. During this time the air was thick with adultes, during both migrations.“ Als Ursache der Wanderung wird Futtermangel infolge Übervölkerung angegeben.

e) *Ipidae*.

Ips typographus L. ist einmal unter Umständen angetroffen worden, die eine Wanderung über große Strecken als möglich erscheinen lassen. Nach ESCHERICH (1914) ist dieser Borkenkäfer 1883 plötzlich im Gouvernement Nishnij-Nowgorod in einem kleinen Fichtenbestand in großer Menge aufgetreten. „Die nächsten Fichtenbestände sind 15—20 km entfernt und solche, in denen ein starker Borkenkäferfraß zur Zeit der Infektion herrschte, gar etwa 50 km“. Der Schluß, daß das Auftreten der Borkenkäfer nur durch Überflug erklärt werden kann, wird aber selbst von ESCHERICH als sehr fraglich bezeichnet.

f) *Scarabaeidae*.

In der Familie der *Scarabaeiden* ist das Schwärmen in den Abendstunden überaus weit verbreitet. Vielfach mögen durch den Wind die Schwärme in bestimmter Richtung getrieben werden, so daß im einzel-

nen Falle schwer zu entscheiden ist, ob es sich hierbei um Wanderung handelt oder nicht. Mit dieser Einschränkung sind die hier folgenden Tatsachen zu werten.

Aphodius inquinatus HRBST. SCHAFFER (1897) traf Ende März vor Sonnenuntergang in Delaware County einen Schwarm dieser Käfer an, der sich in $\frac{1}{4}$ Meile Breite fliegend von Ost nach West bewegte.

Phyllophaga (Lachmosterna) tristis flog bei Burrows, Ind. (U.S.A.) am 7. V. 1887 von Sonnenuntergang bis zum Eintritt völliger Finsternis von Nord nach Süd. Die Schwärme waren 1,5 Meilen breit und die Tiere flogen in 5—15 Fuß Höhe über dem Erdboden (LINTON 1888).

Melolontha melolontha L., der Maikäfer, schwärmt bekanntlich in den Abendstunden, ohne zu wandern. Nach LEFÉBRE (1832) flog er einmal in Frankreich in solcher Menge, daß eine Postkutsche zur Umkehr gezwungen war. Auffallend und mit Vorsicht zu behandeln ist eine vielzitierte Angabe von MOLYNEUX (1698) über einen Wanderflug in gewaltigen Massen von Frankreich nach Irland. 1688 erschienen nach langanhaltendem SW-Wind an der Südwestküste Irlands große Schwärme. Im Sommer 1696 oder 1695 wurden ungeheure Massen an der Südwestküste vom Meere ausgeworfen. MOLYNEUX glaubt, daß die Maikäfer aus der Normandie durch Winde herbeigetragen wurden. Jedoch ist der Maikäfer in Irland durchaus häufig und es ist möglich, daß die Schwärme durch Winde von Irland aus aufs Meer verschlagen wurden.

Macroductylus subspinosus F. erschien anfangs Juli 1888 plötzlich bei New York in großen Schwärmen (An. 1888).

Über die Auslösung des Schwärmtriebes beim Maikäfer hat MEUNIER (1929) festgestellt, daß das Schwärmen immer bei einer bestimmten Lichtintensität einsetzt. Außer bei *Melolontha melolontha* L. konnte er das Schwärmen noch bei folgenden Angehörigen der Familie der Scarabaeiden feststellen: *Melolontha hippocastani* F., *Rhizotrogus aestivus* OLIV., *Amphimallus solittialis* L., *Geotrupes stercorarius* L., *Geotrupes silvaticus* PANZ.

g) Käfer auf hoher See.

Berichte über das Vorkommen von Insekten auf hoher See sind mit einiger Vorsicht zu werten, da immer die Möglichkeit besteht, daß die Tiere auf dem Schiffe des Beobachters oder auf anderen Schiffen transportiert wurden. Immerhin existieren eine Reihe Berichte, denen zufolge Käfer auf dem Meere auf Schiffen angefliegen sind. DARWIN fing an Bord der „Beagle“ eine *Calosoma* in 10 Meilen Entfernung von der südamerikanischen Küste. Nach WALLACE (1876) wurde ein großer indischer Käfer in der Bucht von Bengalen in 273 Meilen Entfernung vom nächsten Land gefangen (*Chrysochroa ocellata*). *Stenolophus iridicolor* RDT. wurde häufig im Gelben Meere angetroffen. TURNER (1864) berichtet, daß ein kleiner Longicornier in 500 Meilen Entfernung von der westafrikanischen Küste an Bord eines Schiffes zuflog.

h) Massenanschwemmung von Käfern an Küsten.

Zahlreiche Berichte melden, daß vielfach nach Stürmen ungläubliche Mengen von Käfern an Küsten angeschwemmt werden. Wenn es sich dabei auch meist um rein passive Verwehung, die nichts mit aktiver Wanderung zu tun hat, handeln mag, so weisen doch einige Beobachtungen, nach denen Käfer aktiv in großen Schwärmen aufs Meer hinausgeflogen sind, darauf hin, daß es sich manchmal um die Reste verunglückter Wanderzüge handelt. Nach einer Untersuchung von SNOW (1902) an im Michiganssee an der Küste angeschwemmten Insekten stellen unter den Käfern die Familien *Carabidae*, *Coccinellidae*, *Chrysomelidae* und *Scarabaeidae* das Hauptkontingent. Es handelt sich also durchweg um Familien, bei welchen Wanderungen beobachtet wurden. Ähnliche Feststellungen verdanken wir TRUSHEIM (1929). Am 2. Mai 1928 fanden sich in einem Spülsaum am Strand von Wilhelmshaven ungeheure Massen von Insekten. Das Hauptkontingent bildete *Lochmaea suturalis* THOMS, in großer Anzahl fanden sich *Galerucella lineola* F., *Phyllotreta nemorum* L. (sämtlich Chrysomeliden) sowie einige der gemeinsten *Coccinella*-Arten. Es sind also fast sämtlich Gattungen bzw. Arten, von denen Wanderungen bekannt sind. Aus einer an TRUSHEIM gerichteten Zuschrift von OHAUS sei hier folgender Satz angeführt: „Ich habe unter diesen toten Insekten (im Spülsaum) nur Arten gefunden, die fliegen konnten, zumeist Käfer aus den Familien der Chrysomeliden (*Phaedon*, *Lochmaea*, *Galerucella*), Coccinelliden, Carabiden (*Pterostichus*, *Harpalus*) und Lamellicornier (*Aphodius*, *Onthophagus*), und zwar fast nur Arten, die ganz nahe am Strand leben.“ Am gleichen Orte hat SCHWARZ (1931) am 24. Mai 1931 einen Insekten-Spülsaum beobachtet, der hauptsächlich von Mücken (S. 135) und der Chrysomelide *Phyllotreta undulata* gebildet war. Es würde hier zu weit führen, alle in der Literatur diesbezüglich verzeichneten Beobachtungen darzustellen. Vielmehr dürfte es genügen, hier kurz auf diese Möglichkeit eines indirekten Nachweises von Coleopterenwanderung hinzuweisen.

i) Massenfunde von Käfern auf Bergen.

TUTT (1902) bringt eine Reihe von Berichten, wonach vielfach im Gebirge große Mengen von Käfern gefunden wurden, die nur von weither dorthin gewandert sein können. Die allgemeine Auffassung ist, daß die Insekten von aufsteigenden Luftströmungen erfaßt und nach oben geführt wurden. Jedoch liegen keine direkten Beobachtungen darüber vor. Deshalb wäre es unfruchtbar, diese Fälle zu diskutieren und es soll hier nur kurz auf diesen Fragenkomplex hingewiesen werden.

VI. Die Wanderungen der Hymenopteren.

Echte Wanderungen kommen bei Hymenopteren wahrscheinlich nur in wenigen Fällen vor. Es gibt zwar Erscheinungen, die eine gewisse äußere Ähnlichkeit mit Wanderungen besitzen und auch vielfach als

solche aufgefaßt werden. Jedoch stellt sich bei einer strengen Nachprüfung der Tatsachen fast stets heraus, daß es sich nicht um Wanderungen im Sinne unserer Definition handelt.

Die Bewegung von Ameisen auf einer Ameisenstraße kann äußerlich einer Wanderung ähnlich sehen, jedoch sind es nur Exkursionen, die zum Nest zurückführen. Dagegen kennt man auch bei unseren einheimischen Ameisen die Erscheinung des „Umzuges“: Ein Volk verläßt sein altes Nest und wandert in gerichtetem Zuge in ein neues. Hier ist die Bezeichnung Wanderung angebracht, wenn auch wohl die durchwanderte Strecke relativ kurz ist. Als echte, ewige Wanderer wurden früher vielfach die Treiberameisen der Tropen aufgefaßt. Man glaubte, daß diese Tiere von Ort zu Ort zögen, ohne feste Nester. Oftmals sind die kilometerlangen Raubzüge der gefürchteten „Eciton“ aus Südamerika beschrieben worden. Der Vorbeizug an einer Stelle dauert viele Stunden lang. Alles Getier, dessen die Ameisen habhaft werden können, wird gefressen. Wird ein Haus im Urwald von ihnen überfallen, so flüchten die menschlichen und tierischen Bewohner in großer Hast, die Treiberameisen verlassen es erst, wenn es vollständig von Ungeziefer gesäubert ist. Hinsichtlich der südamerikanischen Treiberameisen, der „Eciton“, ist es bis heute noch unentschieden, ob sie permanente Nester besitzen und von ihren Raubzügen dorthin zurückkehren, oder ob sie sich ewig auf der Wanderung befinden. Nach BELT (1874) beziehen sie temporäre Wohnungen in Baum- oder Felshöhlen. Darin hängen sie in einer dichten, großen Traube. Diese lebenden Nester sind von Gängen und Galerien durchzogen, gleich Nestern aus einem toten Material (WHEELER 1910).

Dagegen konnte VOSSELER (1905) für die ostafrikanischen Treiberameisen *Anoma molesta* und *Dorylus nigricans* feststellen, daß sie permanente Nester besitzen, zu denen sie von ihren Beutezügen stets zurückkehren. Von dort aus werden Wanderstraßen nach allen Richtungen angelegt, diese Straßen sind vielfach überbaut. Wenn die Umgebung des Nestes von allem freßbaren Getier gesäubert ist, wandert die ganze Kolonie aus nach einem neuen Nest. Diese Umzüge können wohl als Wanderungen aufgefaßt werden.

Das Schwärmen der Geschlechtstiere bei Ameisen kann mitunter Formen annehmen, die sehr an Wanderungen erinnern. *Lasius*-Arten schwärmen vielfach in dichten Wolken und werden dabei gelegentlich vom Winde verweht. Es handelt sich hierbei ebensowenig um echte Wanderungen wie bei den ganz analogen Erscheinungen des Schwärmens von Ephemeriden und Chironomiden.

Das bekannte Schwärmen der Bienen, wobei eine alte Königin mit einem Teil des Volkes den Stock verläßt, um sich eine neue Wohnung zu suchen, kann kaum als Wanderung aufgefaßt werden. Im allgemeinen entfernt sich der Schwarm nicht weit vom Nest. Jedoch kommt bei Bienen auch echte Wanderung vor. Tropische *Apis*-Arten (*dorsata* F. und

mellif. adansonii LATR.) wandern als ganzes Volk, wenn die Trachtverhältnisse ungünstig werden. „Ein Ausschwärmen von *Apis mellifica* bei unzureichender Ernährung kommt als Hungerschwarm ebenfalls vor und kann aus den mehr oder weniger regelmäßigen Wanderungen der tropischen Formen ohne weiteres hergeleitet werden“ (BISCHOFF 1927).

Nach ROUBAUD (1916) verlassen in Afrika Eumeniden in manchen Gegenden in der Trockenzeit ihre Nester und wandern aus an Wasserläufer oder in feuchtere Küstengegenden.

In der älteren Literatur finden sich mehrere unsichere Angaben über gerichtete Flüge von *Sphex*, *Athalia centifolia*, *Ammophila hirsuta* usw. (referiert bei TUTT 1902). Die Grabwespe *Ammophila hirsuta* soll nach FABRE im Herbst zum Überwintern in die Ebene und im Sommer ins Gebirge wandern. ROTH (1928) kam in Nordafrika zu denselben Schlüssen. Jedoch stellte GRANDI (1929) fest, daß die Art in Italien sowohl im Gebirge als auch in der Ebene lebt und nistet, womit die Wanderungshypothese widerlegt sein dürfte.

VII. Die Wanderungen der Rhynchoten.

Wenn wir von den Aphiden absehen, deren Wanderungen eine ganz besondere Erscheinung im Tierreich darstellen, können nur wenige Fälle echter Wanderung bei Rhynchoten angeführt werden. Meist handelt es sich dabei um Einzelbeobachtungen. Rhynchoten sind im allgemeinen sehr viel unscheinbarere und weniger auffallende Lebewesen als Heuschrecken, Libellen und Schmetterlinge, und es ist nicht ausgeschlossen, daß aus diesem Grunde nur spärliche Nachrichten über ihre Wanderungen vorliegen.

1. *Heteroptera* (Wanzen).

a) *Geocorisae* (Landwanzen).

Eurygaster integriceps PUT. ZWÖLFER (1930) hat uns in jüngster Zeit mit den Wanderungen dieser Getreidewanze bekannt gemacht. Ende März anfangs April erscheinen die überwinterten Imagines in der Ebene von Kilikien in Kleinasien. Dann erfolgt Begattung und Eiablage und Ende Mai erscheinen die jungen Imagines. Nach Ablauf des ersten Junidrittels setzt der Abflug zu den Übersommerungsplätzen ein. Diese liegen in den Gebirgen, welche die Ebene von Kilikien umgrenzen. Um dorthin zu gelangen, müssen die Jungwanzen „Wanderflüge bis zu einer Entfernung von etwa 200 km in der Luftlinie unternehmen, wobei ihnen die in Kilikien in den Sommermonaten regelmäßig tagsüber wehenden Seewinde zustatten kommen“. „Die Übersommerungslager befinden sich im Gebirge zwischen 500 und 1800 m in Waldstreu“. „Sie verfallen hier in einen Starrezustand, in dem sie bis zum kommenden Frühjahr verharren“. „Im Frühjahr setzt der Rückflug in die Ebene ein, wobei den Tieren der Bergwind bzw. Föhn vermutlich einen ähnlichen Dienst leistet

wie die Seewinde bei der Sommerwanderung“. Da die Sommertemperaturen in der Ebene tödlich für die Tiere sind, haben wir es hier mit echten Saisonwanderungen zu tun, welche die Erhaltung der Art garantieren.

Ähnliche Wanderungen von *Eurygaster integriceps* sollen auch in Syrien und Persien beobachtet worden sein. Bei KOBELT (1902) findet sich eine Notiz ohne Autorenangabe, wonach diese Wanze in Persien Wanderschwärme gleich der Heuschrecke bildet.

Blissus leucopterus SAY. (the Chinch Bug). Die Getreidewanze *Blissus leucopterus* besitzt in Nordamerika eine überaus weite und schnelle Verbreitung und tritt vielfach in aufeinanderfolgenden Jahren in voneinander entfernten Gegenden auf. Hierbei sollen Wanderungen der Imagines im Fluge eine Rolle spielen. Nach WEBSTER (1907) finden Wanderungen statt im Frühjahr nach Verlassen der Winterquartiere, im Sommer und Herbst. Es existieren jedoch keine exakten Beobachtungen (SAJO 1897, WEBSTER 1898, 1907).

Piesma quadrata FIEB., die Rübenblattwanze, unternimmt zwar keine eigentlichen Wanderungen, jedoch zeigt sie im kleinen Maßstab dieselben Reaktionen, die bei *Eurygaster integriceps* als Wanderungen ausgebildet sind. Von Anfang August ab verlassen sie die Rübenfelder und scharen sich in den Winterquartieren zusammen, an Wegrainen, Grabenböschungen, unter Büschen usw. in nächster Nähe der Felder. Sie wandern zu einer Zeit, zu der noch genug Futter vorhanden ist. „Das Aufsuchen der Winterquartiere ist also als eine durch die allgemeinen klimatischen Bedingungen des Spätsommers geleitete Instinkthandlung aufzufassen.“ Es handelt sich nur um Wanderungen von mehreren Metern, jedoch sind im Prinzip dieselben Elemente des Verhaltens vorhanden, die bei *Eurygaster* in den großen Wanderflügen zu erkennen sind (nach WILLE 1929).

b) *Hydrocorisae* (Wasserwanzen).

Familie *Nepidae*.

Ranatra linearis L. Ein in der Literatur vielfach zitierter Massenflug dieser Art hat nichts mit Wanderung zu tun. Man fand einmal viele hunderte Exemplare an dem frisch gestrichenen Dach eines Hauses kleben (Odessa, 22. IX. 1908) (KIRITCHENKO 1911).

Familie *Notonectidae*.

Notonecta glauca L. Im September 1846 wurde in Minnesota (48° nördl. Breite, 95—96° westlicher Länge) ein Massenflug von *Notonecta glauca* beobachtet (SHEPHERD 1847 u. SPENCE 1847). Es „regnete“ in großer Menge diese Insekten und der Beobachter Sir GEO SIMPSON stellte fest, daß auf seiner Reiseroute über einer Strecke von 25—30 Meilen dasselbe Phänomen stattgefunden hatte. Unmittelbar nach dem „Regen“ wurde das Wetter kalt. Man vermutet, daß durch die Kälte die in großer

Menge schwärmenden Insekten zum Absturz gebracht wurden. Ob es sich um Schwarmbildung an Ort und Stelle gehandelt hat, ist nicht festzustellen.

PROVAZEK (1905) beobachtete Mitte August durch zwei Sommer hindurch, „daß an ruhigen Abenden gegen die hellbeleuchteten Fenster der zoologischen Station Rovigno (Italien) kleine Rückenschwimmer in ziemlich großer Menge angefliegen kamen. Da in der Nähe keine Süßwasseransammlung ist, müssen sie aus dem etwa $\frac{3}{4}$ Stunde von der zoologischen Station entfernten Lago di Vau stammen und über den Meereseinschnitt Val di Bora geflogen sein.“

Notonecta irrorata lebt im Winter in tiefem Wasser und wandert im Frühling zur Eiablage in seichte Tümpel (HUNGERFORD 1919). Die Wanderung geht vor sich in wenigen warmen Frühlingstagen. Den Sommer über sind tiefe Teiche fast völlig frei von Notonecten. Im Herbst soll dann zum Zwecke der Überwinterung die Rückwanderung erfolgen. Die Wanderung ist selbst nicht beobachtet worden, sondern wird aus den Tatsachen der Verbreitung im Sommer und Winter erschlossen.

Familie *Corixidae*.

Corixa falleni FIEBER. LÖW (1868) berichtet: „Diese Wasserinsekten habe ich schon zu wiederholten Malen in Sommernächten in den Gärten Wiens in großen Mengen auf hellerleuchtete Tische einfallen sehen. Demnach müssen die Insekten die von ihnen bewohnten Teiche und Sümpfe zur Nachtzeit in großen Schwärmen verlassen, wahrscheinlich um andere Gewässer aufzusuchen.“

Corixa hieroglyphica DUF. Nach ROGENHOFER (1871) fielen am 23. VII. 1871 große Schwärme in der Gegend von Wien, bei Baden und Vöslau ein. Es war ein sehr warmer Tag und es herrschten SO-Winde. „Die Tierchen prallten abends, dem Lichte zufliegend, wie Regenschauer an die geschlossenen Fenster; die Gaslaternen in Baden waren mit tausenden von Tieren gefüllt und der umgebende Boden dicht damit bedeckt.“ Am 12. VIII. wiederholte sich dasselbe Ereignis in Wiener Neustadt, und am 13. in Berndorf.

Corixa geoffroyi LEACH. RICHARDSON (1907) beobachtete in England am 26. IX. 1904, daß frisch ausgeschlüpfte Wanzen von 11—14 Uhr aus einem Teich nach Osten abflogen. 100—200 Stück flogen pro Minute ab. Es war ein windstill, sehr warmer Tag. Dasselbe Phänomen stellte er am 11. X. 1904 an *Corixa fabricii* fest.

Corixa assimilis FIEB. PUTON (1882) erlebte auf einer Reise in Turkestan einen „Regen“ dieser Art.

Corixa spez. Am 11. X. 1904 von 14—16 Uhr flogen Tausende in den Straßen von St. Paul, Minn. herum. Die Gründe des Massenschwärmens sind unbekannt (LANGE 1904).

Bei Oglen, Utah, fiel in der Nacht vom 2. zum 3. VIII. 1921 ein

Schwarm von Corixiden nieder. Es existieren keine näheren Angaben (MCATEE 1922).

Aus den höchst spärlichen Angaben über Wanderungen der Wasserrwanzen lassen sich keine allgemeinen Schlüsse ziehen. Im allgemeinen wird es sich wohl nicht um echte Wanderungen handeln, sondern um örtliche Schwarmbildungen. Bemerkenswert ist jedoch, daß Wasserrwanzen unter bestimmten Umständen ein ganz erstaunliches Flugvermögen entwickeln können.

2. Homoptera (Pflanzensauger).

a) Cicadina (Zikaden).

Aphrophora spumaria L., Schaumzikade. Von einem merkwürdigen Zuge berichtet WALCH (1775):

„Vor etlichen Jahren schrieb ich an einem Sommerabend in meinem Studierzimmer, als es nachts gegen 11 Uhr an meine Fenster zu schmeißen anfing, nicht anders, als wenn sonst kleine Schloßen oder ein heftiger Platzregen an die Fenster anzuschlagen pflegt. Weil aber dieses Getöse an den Fenstern immer heftiger wurde, und man gleichwohl nicht regnen hörte, so öffnete ich ein Fenster neben einem solchen Tisch, worauf zwei Lichter brannten, mußte aber solche unverzüglich wieder zumachen, denn es zog auf einmal eine solche Menge Insekten herein, daß davon der Tisch und die darauffliegenden Papiere ganz schwarz aussahen. Nun fing ich erst an, meine erhaltenen Gäste zu besehen und fand, daß sie alle von einerley Gattung waren. Es war nämlich die *Cicada spumaria* L. Da das Anschlagen an die Fenster eine starke halbe Stunde gedauert hatte, und ich fast nur in einem Augenblick eine so unbeschreibliche Menge von diesen Cicaden, die sich noch dazu seitwärts nach dem Licht ziehen mußten, eingefangen hatte, so ist hieraus leicht ein Schluß auf die Größe des ganzen Heerzuges zu machen. Er ging von Ost nach West. Damals, als dieses Heer durch unsere Stadt zog, hatte es lange Zeit nicht geregnet, und es war eine große Dürre.“

Da diese Beobachtung ganz vereinzelt steht, läßt sich nichts darüber hinzusetzen.

Eutettix tenella BAKER (the Beet Leaf HOPPER), eine Zikade aus der Familie *Jassidae*, die bekannte Überträgerin der Blattrollkrankheit der Zuckerrübe, ist nach FELT (1928) ein bekannter Wanderer.

„Prof. H. H. SEVERIN of California states in a letter dated July 7, 1925, that in the spring of 1919 there immense swarms of this insect flew from the plains and foothills into the cultivated areas of the San Joaquin valley. A study of the situation showed that the insects flew from the coast range to the foothills of the Sierra Nevada mountains, a distance of 50 miles. He further states that beet leaf hoppers have been taken as far north as Red Bluff in the northern extremity of the Sacramento valley, a distance of about 200 miles from the northern limit of their breeding range, and adds that light winds probably play an important part in the dispersal and migration of this insects.“

Diese Wanderungen werden auch durch Mitteilungen aus Süd-Idaho bestätigt. Die Brutplätze sind dort mehr als 40 Meilen von den Rübenfeldern entfernt und die Zikaden erscheinen in den Feldern fast jedes Jahr.

b) *Aphidina* (Blattläuse).

Unter Wanderungen oder Migrationen der Aphiden begreift man einen ganz bestimmten Vorgang, nämlich den regelmäßig zu bestimmten Jahreszeiten erfolgenden Wechsel der Wirtspflanze. Die Wanderung kann stattfinden zwischen verschiedenen Pflanzen, gewöhnlich einem Holz- und einem Krautgewächs, oder auch zwischen Teilen derselben Pflanze, so zwischen Wurzel und Sproß. Die Wanderung kann obligatorisch oder fakultativ in den Entwicklungszyklus eingeschaltet sein. Es ist natürlich ausgeschlossen, im Rahmen dieses Aufsatzes all die mannigfachen Erscheinungsformen der Aphidenwanderung zur Darstellung zu bringen. Eine gute Übersicht findet sich bei WEBER (1930), eine wertvolle tabellarische Zusammenstellung unseres Wissens vom Wirtswechsel der Aphiden bringt BÖRNER (1925).

In den meisten Fällen mag es sich um Wanderung über sehr kurze Entfernungen, vielleicht vielfach nur von wenigen Metern handeln. Deshalb sei zunächst untersucht, ob wir überhaupt von Wanderungen im Sinne unserer Definition sprechen können. Hier kann nun festgestellt werden, daß die Aphidenwanderungen alle und noch mehr Kennzeichen besitzen, die eine echte Insektenwanderung charakterisieren: Die Flüge erfolgen aktiv mit bestimmtem Ziel, sie erstrecken sich vielfach über große Entfernungen und umfassen oftmals ungeheure Mengen von Individuen. Und als besonderes Merkmal, das die Aphidenwanderung über die meisten anderen Insektenwanderungen hinaushebt, kommt dazu, daß die Wanderung als erbliche Instinkthandlung in den Entwicklungszyklus einbezogen ist.

Der Wirtswechsel erfolgt meist im Fluge durch geflügelte Individuen. Nur bei der Reblaus *Phylloxera vastatrix* wandert die aus oberirdischen Blattgallen entstehende Junglarve „zu Fuß“ auf die Wurzel, während die Rückkehr zum Blatt durch die geflügelte Laus erfolgt. Man kann geradezu behaupten daß die Bedeutung der Flügel darin liegt, dem Individuum die Wanderung zu ermöglichen. Denn geflügelte Tiere entstehen dann, wenn ungünstige Nahrungsverhältnisse auf der Wirtspflanze die Auswanderung bedingen. Dies konnte auch auf experimentellem Wege bestätigt werden. Es ist bisher noch nicht entschieden, ob die Auffindung der neuen Wirtspflanze durch den Geruchssinn geschieht oder ob hier nur der Zufall mitspricht. Weiter steht nicht fest, ob die Verbreitung in bestimmter Richtung nur durch den Wind möglich ist. Denn es ist selbstverständlich, daß Luftströmungen gegenüber so zarten kleinen Lebewesen wie geflügelten Aphiden mindestens dieselbe Rolle spielen wie Wasserströmungen gegenüber dem Plankton. Aber auch wenn sich herausstellen sollte, daß eine gerichtete Wanderung nur mit Hilfe des Windes möglich ist, so haben wir es hier doch mit größter Wahrscheinlichkeit mit einer aktiven Wanderung zu tun. Darauf weisen folgende Tatsachen hin: 1. Die Flügel werden nur zum Zwecke der

Wanderung ausgebildet. 2. In Laboratoriumszuchten hat man beobachtet (nach DAVIDSON 1927), daß die Tiere im Frühjahr die Wirtspflanzen verlassen und nach oben fliegen. Es besteht also eine bestimmte Tendenz zur Wanderung und der Wind steht im Dienste dieser Tendenz. Die Bedeutung des Windes für die Wanderungen der Aphiden ist also von vornherein nicht gleichzusetzen mit den Fällen, in denen eine passive Verwehung von Insekten über große Entfernungen auf Gletscher oder aufs Meer hinaus erfolgt (wenn auch bei Aphiden sicherlich solche Katastrophen eintreten mögen).

Man hat vielfach festgestellt, daß Aphiden, vom Winde getragen, über sehr weite Strecken fliegen. Wohl den Streckenrekord stellt die von ELTON (1925) beschriebene Wanderung nach Spitzbergen dar. Am 8. VIII. 1924 fand die Expedition der Universität Oxford auf Gletschern von Spitzbergen viele lebende Exemplare von *Dilachnus piceae* Pz. und *Syrphus ribesii* L. Vom 6.—8. August wehten starke Süd- und Südostwinde, die Insekten können nur von der Halbinsel Kola stammen und haben eine Strecke von über 800 Meilen Luftlinie über das freie Meer im Fluge zurückgelegt.

BÖRNER (1922) stellte Fernflüge von der deutschen Nordseeküste nach dem Memmert und nach Helgoland fest. Am 26. V. 1921 fand er, daß folgende Arten auf Memmert frisch zugeflogen waren: *Brachycaudus helichrysi*, *B. pruni*, *Macrosiphum dirhodum*, *M. granarium*, *Aphis avenae*, *A. padi*, *Myzus crataegi*, *Rhopalosiphum ribis*, *Aphis nymphaeae*, *Hyalopteris pruni*. Diese Arten kommen auf den nächstliegenden Inseln nicht vor. „Die Lausfliegen müssen also, vom Winde getragen und durch ihn in ihrer eigenen Geschwindigkeit wesentlich beschleunigt, wenigstens eine Strecke von 25 km (von der holländischen oder ostfriesischen Küste) durchflogen haben. Ob sie aber wirklich aus dem Küstengebiet selbst oder nicht vielleicht weiter aus dem Binnenlande stammen, bleibt zwar ungewiß, ist aber durchaus möglich.“ Auch nach Helgoland fliegen alljährlich Aphiden über eine Strecke von 65—100 km zu. BÖRNER nimmt dies für folgende Arten an: *Brachycaudus pruni*, *B. helichrysi*, *Tetra-neura ulmi*, *Anoecia corni*, *Myzus hippophaes*.

HENRICH beobachtete vom 16. bis 18. V. 1909 in Hermannstadt in Siebenbürgen Schwärme von *Phyllaxis jagi*. Sie müssen mit schwachem Südwind aus der Buchenregion des Zibinsgebirges (12 km Luftlinie) zugeflogen sein. Nach seiner Ansicht hatte das Welken der Blätter infolge eines am 8./9. V. stattgehabten Frostes die Entwicklung der geflügelten Emigrans zur Folge.

Eine große Rolle sollen nach WEBSTER (1912) die Wanderflüge der „Spring Grain-Aphis“ oder „Green Bug“ *Rhopalosiphon (Toxoptera) graminum* ROND. in Nordamerika spielen. WEBSTER nimmt an, daß das Verbreitungszentrum in Texas liegt und daß ein Ausbruch von Kalamitäten auf Verbreitung von dort aus durch den Wind zurückzuführen ist.

Die Blattläuse sollen sich mit fortschreitendem Sommer mit dem Winde nach Norden bewegen. Im April 1907 bewegten sich in Oklahoma und Kansas große Schwärme mit dem Wind nach N oder NO. Am 4. VI. 1909 wurde eine Wanderung nach Osten mit dem Abendwinde in Texas beobachtet. Auch aus Europa ist dasselbe Phänomen bekannt. So erschienen plötzlich Schwärme über Parma (Italien) in den Jahren 1847 und 1852.

Von ungeheuren Zügen der *Aphis persicae* in Belgien im Herbst 1834 berichtet MORREN (1837). Seine Daten sind:

28. IX. 1834 zwischen Brügge und Gent in wolkengleichen Schwärmen.
29. IX. zogen sie in Gent den ganzen Tag, daß das Tageslicht verdunkelt ward.

5. X. zogen bei Tête de Flandre Wolken über die Schelde, Straße Antwerpen—Gent in Richtung auf Gent.

9. X. bis Aalst verbreitet.

12. X. gewaltige Schwärme in Brüssel und Mons.

21. X. von Brüssel nach Löwen.

Aus den Angaben MORRENS ist zu entnehmen, daß hier vielleicht eine Wanderung größten Ausmaßes von Westen nach Osten stattgefunden hatte, wenn auch nicht ganz ausgeschlossen ist, daß es sich um verschiedene zu verschiedener Zeit an verschiedenen Orten entstandene Schwärme gehandelt hat. Für die erstere Annahme spricht der Umstand, daß die Aphiden vielfach in östlicher Richtung ziehend gesehen wurden und daß sie schrittweise immer weiter im Osten auftauchten. Über die zur Zeit der Wanderungen herrschenden Winde erfahren wir leider nichts.

Die Massenvermehrung wird auf den milden Winter 1833/34 und den trockenen heißen Sommer 1834 zurückgeführt.

Massenschwärme von Aphiden wurden öfters aus England gemeldet, so von TWAITES (1847) aus Bristol und Shropshire im Juli 1847 und CLIFFORD (1885) von Surrey, Oxfordshire, Kent, Middlesex Ende Juli und anfangs August 1885.

VIII. Aus Vertretern verschiedener Insektenordnungen gemischte Züge.

1. Die gemischten Insektenwanderungen nach Süden an der nordamerikanischen Ostküste und im Inneren des Kontinentes.

Alljährlich sollen im Herbst an der Ostküste von Nordamerika von Maine bis New Jersey Wanderungen nach Süden stattfinden, an denen Insekten aus den verschiedensten Ordnungen in zahllosen Mengen teilnehmen (SHANNON 1915, 1916, 1917, 1921, 1926 u. HOWE 1921, 1925 u. [bei FELT] 1928). Diese Wanderungen erfolgen längs der Küste und sind vor allem an der Südküste von Long Island durch SHANNON in langjährigem Studium untersucht worden. Es nehmen an ihnen teil:

Odonaten (SHANNON 1917)	Lepidopteren (SHANNON 1917)	Dipteren (SHANNON 1926)
<i>Anax junius</i>	<i>Danais plexippus</i>	<i>Cochliomya macellaria</i> FABR.
<i>Epiaeschna heros</i>	<i>Pyrameis huntera</i>	<i>Phormia regina</i> MEIG.
<i>Libellula pulchella</i>	<i>Vanessa antiopa</i>	<i>Calliphora erythrocephala</i> MEIG.
<i>Tramea lacerata</i>	<i>Colias philodice</i>	<i>Eristalis tenax</i> L.
<i>Libellula semifasciata</i>	<i>Graphta interrogationis</i>	
<i>Sympetrum rudicundulum</i>	<i>Pieris rapae</i>	
<i>Celithemis elisa</i>	<i>Junonia coenia</i>	
<i>Pachydiplax longipennis</i>	<i>Basilarchia disippus</i>	
	<i>Pyrameis atalanta</i>	
	<i>Thecla melinus</i>	

All diese Insekten flogen in bunt gemischtem Zuge zusammen mit Zugvögeln an der Südküste von Long Island von Mitte August bis Oktober nach Westen. SHANNON hat diese Flüge über eine Strecke von 100 Meilen beobachtet. Er vermutet, daß sie einen Teil der allgemeinen Südwanderung von Insekten von Kanada nach den nordamerikanischen Südstaaten darstellen. Hierbei unterscheidet er 4 Wanderungsstraßen (vgl. Abb. 33).

1. Die Küstenstraße an der Ostküste. Die Wanderung folgt der Küste auch dort, wo sie nicht direkt nach Süden führt wie an der Südküste Long Islands.

2. Das Nordufer des Ontario- und Erie-Sees.

3. Das Westufer des Michigansees.

4. Vom Oberen See durch Minnesota, Jowa, Kansas, Oklahoma, Ost-texas.

Diese Aufstellung gilt in erster Linie für die Wanderungen von *Danais plexippus*, es sind aber überall auch Libellenzüge beobachtet worden, so *Anax junius* auf Route 1, *Anax junius*, *Libellula pulchella*, *Tramea lacerata* auf Route 2, *Aeschna eremita* und *Epiaeschna heros* auf Route 3.

SHANNON verfolgte diese Wanderungen über die ganze Südküste von Long Island. Vom Westpunkt der Insel, Nortons Pt. (südlich Brooklyn) fliegen die Insekten quer übers Meer aufs Festland nach Staten Island.

Bei diesen Wanderungen scheint die Küstenlinie einen unmittelbar richtenden Einfluß auf die Zugrichtung zu haben. Die Wanderungen erfolgen meist unmittelbar über dem Küstenstrich, bei kleinen Richtungsänderungen wird die Küstenlinie beibehalten und nur bei großen, anhaltenden Richtungsänderungen verlassen die Insekten die Küstenlinie und fliegen quer über Land oder Meer (Abb. 34). Über die Beziehung der Windrichtung zur Flugrichtung finden wir bei SHANNON keine Angaben. HOWE (bei FELT 1928) jedoch teilt mit, daß die Wanderungen „nicht nur häufig, sondern im allgemeinen, wenn nicht immer, gegen den vorherrschenden Südwestwind“ stattfinden.

SHANNON ist vollkommen überzeugt, daß es sich bei diesen Herbstflügen um echte jahreszeitliche Wanderungen handelt, ganz analog dem

Vogelzug. Die Insekten suchen zur Überwinterung südliche Gegenden auf. Die theoretischen Schwierigkeiten, welche diese Auffassung bietet, sollen später im Zusammenhang beleuchtet werden (S. 177). Ihre wichtigste Voraussetzung ist die Beobachtung eines Nordzuges im Frühjahr. Denn anders müßten die betreffenden Insektenarten im Norden aussterben. Für diesen Frühjahrsnordflug fehlten lange direkte Unterlagen



Abb. 33. Insektenwanderungen nach dem Süden im Herbst in U.S.A. Mit 1, 2, 3, 4 sind die angenommenen Zugstraßen unterschieden. (Nach SHANNON 1916, umgezeichnet.)

und man hatte angenommen, namentlich für *Danaüs plexippus*, daß die Insekten einzeln und vielleicht in mehreren Generationen nach dem Norden flögen, wodurch sich der Flug der direkten Beobachtung entzöge.

In recht guter Übereinstimmung zu den Angaben SHANNONS steht die Mitteilung von N. CRIDDLE an WILLIAMS (1930c), der Mitte August um das Ende des 19. Jahrhunderts einen südwärts gerichteten Insektenzug,

bestehend aus *Pieris occidentalis*, *Danais plexippus*, *Pyrameis cardui* und mindestens zwei Libellenarten, beobachtet hat. Der Ort der Beobachtung, Treesbank, Manitoba (Kanada), stimmt gut zusammen mit SHANNONs vierter östlichster Zugstraße.

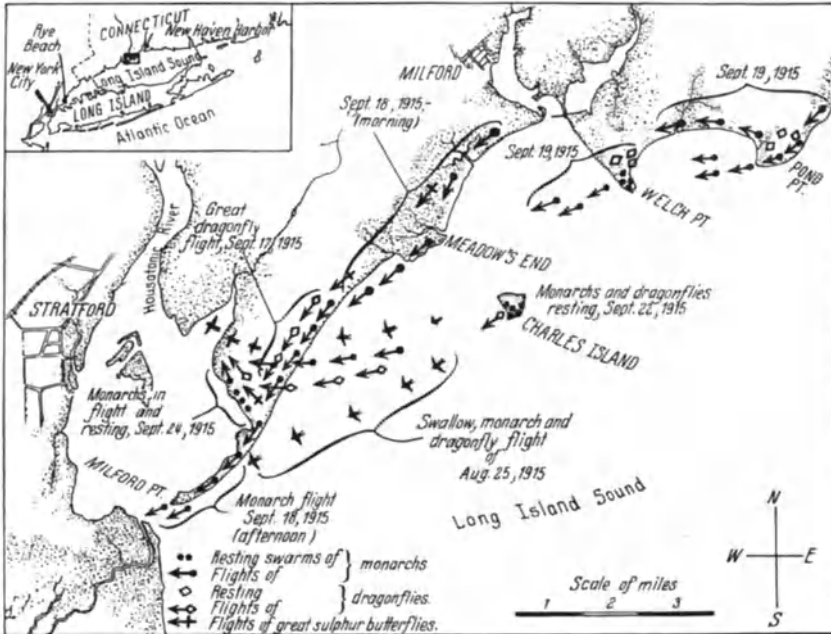


Abb. 34. Flugrouten von Schmetterlingen, Libellen und Schwalben an der Küste von Connecticut (U.S.A.). (Nach SHANNON 1916, umgezeichnet.)

2. Gemischte Insektenzüge in den Alpen.

Im Oberengadin bei Sils Maria beobachtete EIMER (1880 u. 1881) vom 2. bis 4. IX. 1880 eine gemischte Insektenwanderung, die aus den Fliegen *Eristalis silvaticus* MEIG., *Melithreptus (Syrphus) lavendulae* MACQ. sowie der Libelle *Sympetrum danae* bestand. Der Zug wurde beobachtet am 2. September zwischen Sils Maria und dem Malojapaß. Die Tiere flogen von 9—17.30 Uhr gegen den Südwestwind nach Südwesten. Am 3. September wurde dieselbe Wanderung auf der Reise über den Julierpaß nach Chur beobachtet. Alle Insekten flogen talaufwärts. Am gleichen Tage hatte ein anderer Beobachter einen ähnlichen Insektenzug bei Engelberg gesehen. An der Pfaffenwand zog ein dichter Zug von Fliegen von 4—5 m Breite steil nach oben.

Das Wetter war vom 1. bis 4. IX. ungewöhnlich warm bei hohem Barometerstand, jedoch vom 15. bis 31. VIII. kalt, trüb und regnerisch, bei niederem Barometerstand.

EIMERS anschaulicher Bericht besagt: „... Zunächst waren nämlich die Insekten so wenig zahlreich, daß ich es lediglich ihrem niederen Flug — sie

flogen kaum $\frac{1}{3}$ m und noch weniger über der Erde — und dem Umstande, daß dieser Flug quer über die halbe Straße ging, zu verdanken hatte, wenn ich jetzt schon auf sie aufmerksam wurde.

Bald gesellte sich zu den Fliegen eine kleine Libelle (*L. scotica*)¹, meist etwas höher als jene ziehend, und indem ich das etwa 10 Minuten breite Tal auf der Straße hin und her durchmaß, fand ich, daß sich die Wanderung in der ganzen Breite desselben überall in der gleichen Weise erstreckte.

Mehr und mehr aber hatte inzwischen die Zahl der Individuen aller drei Arten von wandernden Insekten zugenommen. Gegen 10 Uhr war dieselbe so groß, daß man vielleicht 100 und mehr Insekten in der Minute an ein und derselben Stelle an sich vorbeifliegen sehen konnte. Bunt durcheinander folgten sich Fliegen und Libellen, alle wie durch geheime Zauberkraft getrieben, schnurgerade nach derselben Richtung ziehend, so schnell und so unaufhaltsam, daß es schwierig war, einzelne der Fliegen, noch schwieriger Libellen mit dem Netze zu erhaschen.“

Als Ursache dieser Wanderung nimmt EIMER mit TASCHENBERG an, daß die Insekten im Herbst zum Zweck der Eiablage nach dem Süden flogen. „Da die *Melithreptus*-Larven von Blattläusen leben, so wäre eine Vorsorge für sie bezüglich der Nahrung bei spät im Jahre vor sich gehender Vermehrung wohl verständlich. Nicht in demselben Maße freilich für die in Mistjauche und fauligen Wässern lebenden *Eristalis*-Larven.“ „Es kann nichts wunderbares haben, wenn Libellen, welche so spät im Jahre Eier ablegen, zu diesem Zweck südlichere Gegenden aufsuchen.“

Die Deutung des Fluges als Saisonwanderung scheint uns nach allem, was wir über Insektenwanderungen wissen, vollständig unhaltbar. Vielmehr weisen die Angaben über das Klima eindeutig darauf hin, daß durch das anhaltend kühle und schlechte Wetter in der zweiten Augushälfte das Schlüpfen der Imagines verzögert wurde und daß dann in den ersten warmen Tagen ein Massenschlüpfen einsetzte. Für Libellen ist die kausale Beziehung zwischen Massenschlüpfen und Wanderung aus vielen Beispielen bereits bekannt (siehe S. 68). Für Fliegen dagegen ist diese Beziehung neu. Es geht jedoch nicht gut an, daß die Libellen die aktiven Wanderer gewesen sind und die Fliegen mit sich gerissen haben, denn EIMER spricht ausdrücklich davon, daß zu Beginn der Wanderung nur Fliegen flogen und daß sich die Libellen erst später zugesellt haben. Andererseits ist bestimmt die Auffassung zu verwerfen, daß die Fliegen die Libellen nach sich gezogen hätten, so wie die Wanderheuschrecken die Rosenstare, nämlich als willkommene Beuteobjekte, denn die Libellen haben auf der Wanderung nicht gefressen. So bleibt nichts anderes übrig, als anzunehmen, daß beide Insektenarten für sich nach einer Massenvermehrung Wanderschwärme gebildet haben, wobei eine gegenseitige Beeinflussung durch Imitation offen bleiben muß. Die Richtung des Zuges war unzweifelhaft bestimmt durch die Windrichtung, denn die Wanderung ging gegen den Wind. Dies ist für Libellen die Regel, wie wir

¹ = *Sympetrum danae*.

schon wissen (S. 71). Es ist somit kein Grund vorhanden, diese Wanderung als Saisonwanderung zu betrachten.

Ein ähnlicher Wanderzug nach Süden wurde von PRELL (1925) am 9. IX. 1924 in den Alpen am Weit-Ris-Paß (etwa 2350 m) im Brüniggebiet beobachtet. Er umfaßte folgende Arten:

Fliegen: *Eristalis tenax* L., *Syrphus balteatus* DEG., *Sphaerophoria menthastri* L., *Melanostoma mellinum* L., *Platychirus albimanus* F., *Polenia rudis* F., *Simulium* spez.

Schmetterlinge: *Pieris rapae* L., *Colias hyale* und *palaeno* L., *Vanessa urticae* L., *Pyrameis atalanta* L.

Libellen: *Sympetrum meridionale* SELYS. oder andere *Sympetrum*-Arten.

„An diesem Grat des Hohenstollens bot sich nun ein für den Biologen ebenso überraschendes wie interessantes Bild dar. Ununterbrochen kamen in geradem Fluge aus der Richtung des Melchtales Insekten herangezogen, welche deutlich gegen den von Süden wehenden Föhn ankämpfend über den Grat hinwegzukommen suchten. Handhoch bis meterhoch über die Felskante hinwegstreichend, die höchsten etwa mannshoch fliegend, kamen die Tiere scharenweise heran. . . . Der Eindruck dieses Wanderzuges war geradezu überwältigend. Man hatte förmlich das Gefühl, auf eine Straße gelangt zu sein, auf der in geradezu bewußt erscheinender Flucht ein gewaltiges Insektenheer nach dem Äretal und damit nach dem Süden strebte. . . . Nicht ein einziges Tier wurde während dieser ganzen Zeit in entgegengesetzter Richtung fliegend gesehen. Durch Schlagen und Winken ließen sich wohl die Tagesschmetterlinge beeinflussen, so daß sie auszuweichen suchten, und dabei sofort vom Winde seitlich gefaßt und talabwärts zurückgeworfen wurden. Mit bloßem Auge oder mit dem Fernglase ließ sich aber stets beobachten, wie sie sich wieder fingen und dann an anderer Stelle den Grat überwandten. Die Schlammliegen wichen nur aus der geraden Flugrichtung etwas aus, ohne aber aus der Gesamtflugrichtung gedrängt zu werden.“

Zur Erklärung des Zuges gibt PRELL an:

1. Luftwirbel haben die Tiere nach oben gerissen. Dies erscheint ihm jedoch unwahrscheinlich, da keine entsprechende Luftströmung beobachtet wurde und die Tiere auf der anderen Seite des Passes in derselben Richtung weiterflogen (gegen den Wind?).

2. *Phototaxis* könnte insofern beteiligt gewesen sein, als das Tal im Schatten lag und der Paß den tiefsten Ausschnitt der Felswand und somit eine helle Stelle darstellte. Dies erscheint aber unwahrscheinlich, da die Tiere hinter dem Paß in derselben Richtung weiterwanderten.

„So bleibt als Resultat der Überlegungen bestehen, daß der Wanderzug vielleicht durch vertikale Luftströmungen im Melchtal unterstützt wurde, und daß wahrscheinlich die Wanderung der Insekten durch die Lichtverhältnisse des Melchtales gefördert wurde. Aber diese Bedingungen genügen augenscheinlich nicht, um das Phänomen vollkommen zu erklären.“

PRELLs weitere Beobachtungen lassen darauf schließen, daß dieser Zug einen wesentlich größeren Umfang angenommen hatte. Am 11. Sep-

tember beobachtete er bei Hohfluh eine starke Zunahme der Syrphiden, am 12. erschienen dort zum ersten Male *Sympetrum* spez. in größerer Menge und endlich am 13. beobachtete er im Aartal zwischen Meiringen und Brienz lebhaft Libellenwanderung nach Westen von *Sympetrum* spez.

3. Gemischte Wanderzüge von *Pieris brassicae* und Libellen.

Es liegen verschiedene Beobachtungen vor, wonach Libellen sowie Vertreter anderer Insektenordnungen zusammen mit dem Kohlweißling wanderten. BUCHENAU (1873) beobachtete vor der Wesermündung über dem Meere einen sehr dichten Insektenschwarm, der aus *Pieris brassicae*, Fliegen, Schlupfwespen und großen Libellen bestand. KRAATZ (1876) beschreibt vom 9. VIII. 1876 von der Elbinsel Krautsand große Schwärme von *Pieris brassicae* und Libellen, welche die Unterelbe hinaufzogen. Am 22./23. IX. 1917 wanderten bei Royan (Charente Inf.) Kohlweißlinge zusammen mit Libellen (FEYTAND 1918).

4. Weitere Fälle von gemischten Insektenwanderungen.

An den alljährlich im Herbst (März, April) in Argentinien stattfindenden Insektenwanderungen, die in der Hauptsache aus vielen Schmetterlingsarten bestehen, nahmen in bestimmten Fällen (27. III. 1925) auch Libellen teil (HAYWARD 1925a, vgl. S. 125).

An den von EVERSLED am Observatorium Kodaikanal in Südindien beobachteten regelmäßigen nordwärts gerichteten Wanderungen vieler Schmetterlingsarten in den Monaten Oktober-Dezember sind auch Libellen beteiligt (z. B. vom 7. bis 12. X. 1908, WILLIAMS 1927 b, vgl. S. 118).

Auf einen im Meer verunglückten Insektenzug geht möglicherweise folgende Beobachtung zurück: WALKER (1872) berichtet, daß ein Schiff auf einer Seereise von Tunis nach Italien 4—5 Tage durch Wasser fuhr, das mit großen braunen Schmetterlingen (*Pyrameis cardui*?), Nachtfaltern aller Größe und Libellen bedeckt war.

D. Allgemeiner Teil.

I. Forschungs- und Beobachtungsmethoden.

1. Direkte Methoden.

Die allgemeinste und wichtigste Methode zur Erkennung und Erforschung einer Insektenwanderung ist die direkte Beobachtung. Sie kann allgemein nur da in Anwendung kommen, wo die Insekten in größeren Massen fliegen, also in Schwärmen oder Zügen. Denn das einzeln fliegende Insekt bleibt entweder unbeachtet oder die Tatsache des gerichteten Fluges über längere Strecken ist nicht feststellbar, wenigstens nicht auf direktem Wege. Insektenwanderzüge sind nun durch reine

Beobachtung der fliegenden Tiere in zahllosen Fällen festgestellt worden. Je dichter der Schwarm, um so leichter die Beobachtung. Es existieren alle Übergänge von Flügen in sehr losem Verbände, die nur von besonders in Hinblick auf dieses Phänomen geschulten Beobachtern erkannt werden können, bis zu den Massenwanderungen von Heuschrecken, Libellen und Schmetterlingen, die zu den grandiosesten Naturschauspielen gehören und seit den ältesten Zeiten die Aufmerksamkeit erregt haben.

2. Indirekte Methoden.

Kaum weniger wichtig als die direkte Beobachtung, in vielen Fällen als notwendige Ergänzung hierzu, in zahlreichen anderen als allein mögliche Forschungsart, sind eine Reihe von indirekten Methoden. Namentlich in all den Fällen, in denen wegen der Kleinheit der Objekte, der Seltenheit der Erscheinung oder der zerstreuten Verteilung der Individuen die direkte Beobachtung nicht zum Ziele führt, kann auf indirektem Wege eine Insektenwanderung erkannt und erforscht werden. Als besonderer Beweis für die wissenschaftliche Zulänglichkeit der indirekten Beweisführung muß die Tatsache gelten, daß vielfach bei den gleichen Arten, bei denen auf direktem Wege Wanderungen beobachtet wurden, auch mit indirekten Methoden das gleiche Resultat erzielt wurde. Es handelt sich bei allen indirekten Methoden um die Tatsache, daß Insekten regelmäßig unter bestimmten Umständen an solchen Örtlichkeiten angetroffen werden, wo ihr Vorkommen nur durch eine Wanderung erklärt werden kann, z. B. abseits ihres natürlichen Verbreitungsgebietes, auf Bergen, Inseln, auf dem Meere usw.

a) Regelmäßiges Vorkommen bzw. Abwesenheit zu bestimmten Jahreszeiten.

Zahlreiche Insekten werden während eines großen Teiles des Jahres regelmäßig in bestimmten Gebieten angetroffen, fehlen aber dort vollständig zu gewissen Perioden. Ihr Vorkommen beruht also nicht auf kontinuierlicher Fortpflanzung an Ort und Stelle, sondern auf regelmäßig erfolgender Einwanderung nach den Perioden des völligen Verschwindens. Am bekanntesten sind die Fälle von regelmäßigem Vorkommen einer Art in Gegenden, in denen sie nicht überwintern kann. Wahrscheinlich kommt dasselbe Phänomen in sinngemäßer Umkehrung auch in heißen Ländern vor, wobei eine Übersommerung nicht stattfinden kann, doch existieren diesbezüglich nur wenige Hinweise. So soll die Getreidewanze *Eurygaster integriceps* im Sommer aus der kilikischen Ebene verschwinden und alljährlich aus dem Taurus neu einwandern (vgl. S. 149). Für *Pieris brassicae* wird in Palästina angenommen, daß der Falter im Sommer in der Küstenebene verschwindet und stets wieder aus dem Gebirge zuwandert. Demgegenüber stehen aus Europa und Nordamerika zahlreiche mehr oder weniger gut gesicherte Fälle, in denen ein Falter

regelmäßig vorkommt, ohne aber im Gebiete zu überwintern. In erster Linie ist hier die Wanderung der Sphingiden zu nennen, die ja als Einzelwanderung niemals direkt beobachtet wurde, sondern nur aus Tatsachen der Abwesenheit im Winter erschlossen wird. Betreffs einzelner Arten sind die Angaben verschiedener Autoren verschieden, aber im ganzen scheint heute die Tatsache der Sphingidenwanderung nicht bezweifelt zu werden (näheres S. 105). Dieselbe Annahme wird in zahlreichen Fällen in Europa für folgende Arten gemacht: *Pyrameis cardui*, *Cobias edusa*, *Agrotis ypsilon*, *Plusia gamma* (vgl. S. 100). Namentlich für England, wo infolge der insularen Lage die Beobachtungsmöglichkeiten besonders günstig sind, wird für einige regelmäßig vorkommende Arten die Möglichkeit der Überwinterung bestritten. Wohl das besterforschte Beispiel stellt die Verbreitung von *Danais plexippus* in Nordamerika dar. Der Falter soll nach RICKER (1906) nördlich des 31. Breitengrades nicht überwintern, ist aber im Sommer sehr häufig im südlichen Kanada. Aus den Tatsachen von Überwinterung und Verbreitung wird eine regelmäßige Einwanderung von Süden im Frühjahr erschlossen. Diese Frühlingwanderung ist nur in wenigen, sehr unsicheren Fällen direkt beobachtet worden, im Gegensatz zur sehr gut bekannten Herbstwanderung nach dem Süden. Auch für Aphiden werden aus Tatsachen der Verbreitung regelmäßig erfolgende Wanderungen angenommen (vgl. S. 153).

b) Unregelmäßiges Auftreten fern vom Verbreitungsgebiet.

Es sind zahllose Fälle bekannt, in denen in unregelmäßigen und seltenen Perioden das Erscheinen eines Insekts fern von seinem natürlichen Verbreitungsgebiet gemeldet wird. Hierbei mag es sich vielfach um passive Verschleppung durch Verkehrsmittel oder Stürme handeln, jedoch existieren viele Hinweise darauf, daß manchmal aktive Wanderungen vor sich gegangen sind. Dies gilt vor allem für die Fälle, in denen von der gleichen Art zahlreiche direkt beobachtete Wanderungen bekannt sind. Beispiele sind aus nahezu allen Insektenordnungen zu erbringen. Das unregelmäßig-periodische Erscheinen der Wanderheuschrecke *Schistocerca gregaria* in Palästina setzt voraus, daß die Tiere von ihren Dauerbrutstätten über große Entfernungen gewandert sein müssen (vgl. S. 32). Dasselbe gilt für das Erscheinen der gleichen Art auf Inseln, z. B. Madeira, Teneriffa. Von Libellen sollen einige *Sympetrum*-Arten nur unregelmäßig in England einwandern. *Pantala flavescens* erscheint gelegentlich auf Inseln auf dem Indischen Ozean (S. 65). Verschiedene Mückenarten wandern auf kleinen Koralleninseln zwischen Florida und Kuba ein (S. 136). Die besterforschten Beispiele liefern wiederum Schmetterlinge. Zahlreiche Falter gelangen in unregelmäßigen Perioden nach England, ohne dort einen einzigen Lebenszyklus zu vollenden, z. B. *P. daphnidice*, *V. antiopa*, *L. boeticus*, *D. plexippus*. Auch der Distelfalter wird nicht alljährlich in England gefunden. Manche Sphingiden treten

in Europa nur selten auf, so *Celerio livornica*. Die Baumwollmotte *Alabama argillacea* tritt in Nordamerika in regelmäßigen 21 jährigen Perioden weitab von den nächsten Baumwollpflanzungen im Norden auf und muß dort zuwandern. (S. 109). Es handelt sich also stets um die Tatsache, daß eine Art aus bestimmten Gründen, z. B. Ungunst des Klimas zu gewissen Jahreszeiten oder Abwesenheit der Futterpflanze, nicht dauernd in einer Gegend vorkommt. Das unregelmäßige Auftreten muß auf Wanderung beruhen.

c) Insektenflüge über dem Meere..

Den besten Beweis für ununterbrochene Flüge über weite Entfernungen bilden die zahlreichen Fälle, in denen das Vorkommen auf der See fern von Küsten gemeldet wurde.. Es existieren hierüber eine große Anzahl gut verbürgter Beobachtungen, die Vertreter verschiedener Insektenordnungen betreffen. Eine Anzahl Beispiele sind im speziellen Teil der Arbeit erwähnt: Heuschrecken S. 32, Libellen S. 65, Coleopteren S. 146, Dipteren S. 136, Lepidopteren S. 128. Das beste Argument dafür, daß es sich in diesen Fällen mit großer Wahrscheinlichkeit um aktive Wanderung und nicht um passive Verschleppung handelt, ist wiederum darin gegeben, daß in erster Linie dieselben Arten, die regelmäßig auf dem Festland wandern, auch über dem freien Meere fliegen. So sind über dem Mittelmeer folgende Arten häufig angetroffen worden: *Pyrameis cardui*, *Plusia gamma*, *Nemophila noctuella*, *Sphingiden*.

d) Auftreten auf Inseln.

Einen besonderen Spezialfall für die Tatsache, daß das gelegentliche Auftreten von Insekten fern von ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet auf Wanderung schließen läßt, stellen bestimmte Beobachtungen auf ozeanischen Inseln dar. Systematische Beobachtungen dieser Art wurden angestellt in Helgoland (GÄTKE, Auftreten von Libellen und *Plusia gamma* S. 108), Bermuda (JONES 1875, Auftreten von *Terias lisa*), Kokos-Keeling-Inseln (WOOD-JONES 1910, Auftreten von Libellen S. 66), Tortugas und andere Key's zwischen Florida und Kuba (BALL 1918, HOWARD 1912, Auftreten von Mücken, S. 136). (Über die Zusammenhänge von Inselfauna und Wanderung siehe weiter S. 209).

e) Insektenleichen im Spülsaum der Küsten.

Es liegen zahlreiche Nachrichten vor, wonach sich vielfach große Mengen toter Insekten, namentlich Käfer, am Ufer von Seen sowie am Meere im Spülsaum finden. Meist wird dieses Ereignis so erklärt, daß durch ungünstige klimatische Bedingungen ein Wanderzug über dem Wasser verunglückte und die Leichen zurück an die Küste gespült wurden. Beobachtungen dieser Art liegen vor für Coccinelliden (S. 143), den Kartoffelkäfer *Leptinotarsa decemlineata* (S. 144), *Calosoma inquisitor* (S. 139), *Galerucella capreae* (S. 145), *Lochmaea saturalis* und *Phyllotreta*

undulata (S. 147), *Dilophus vulgaris* und *Bibio marci* (S. 135). Der beste Hinweis darauf, daß es sich hier tatsächlich um verunglückte Wanderzüge und nicht um einzeln vom Wind aufs Meer verschlagene Tiere handelt, besteht wiederum in der Tatsache, daß durchweg die Spülsäume von den gleichen Arten gebildet werden, die auch sonst als Wanderer bekannt sind.

f) Insektenvorkommen im Hochgebirge, namentlich auf Gletschern.

Vielfach sind Insekten in großen Mengen im Hochgebirge gefunden worden, weitab von den Orten ihres natürlichen Vorkommens. Namentlich von *Pieris brassicae* und *rapae* sind in Hochgebirgsregionen der Alpen vielfach Massenwanderungen beschrieben worden (STAUDER 1919 am Dachstein, OTTO 1888 im Pinzgau, FICKE 1884 am Berninapaß). Weiteres Beispiel: *Vanessa californica* am Mount Shasta in über 12000 Fuß Höhe (HOPKINS 1889). Diese Beobachtungen geben eine Erklärungsmöglichkeit für zahlreiche Beispiele von Insektenfunden auf Gletschern in lebendigem oder totem Zustande (HABERFELNER 1889, RÄTZER 1897). In vielen Fällen dürfte es sich um die Zeugen einer verunglückten Wanderung handeln.

Vollkommen verschieden von den oben gebrachten Beispielen, in denen die Wanderungen zufällig ins Hochgebirge führen, sind die zahlreich berichteten Funde von Coccinelliden auf hohen Berggipfeln zu bewerten. Hier hat die Wanderung allem Anschein nach eine biologische Bedeutung. Die Käfer überwintern in großen Massen auf Berggipfeln fernab von jeder Vegetation. Die Wanderung ins Gebirge ist niemals beobachtet worden und wird lediglich aus den Fundorten der Tiere zu verschiedenen Jahreszeiten erschlossen.

3. Experimentelle Methoden.

Es hat bisher nicht an Vorschlägen gefehlt, die tatsächliche Wanderung einzelner Insektenindividuen experimentell festzulegen mit Methoden, die in der Erforschung des Vogelzuges mit dem größten Erfolg angewendet werden, nämlich mit einer Bezeichnungs- oder Beringungsmethode (z. B. MEDER 1926). Es bedarf aber keiner großen Überlegungen, um einzusehen, daß eine erfolgversprechende Ausführung, falls sie überhaupt bei Insekten möglich ist, einen derartigen Aufwand an Zeit, Arbeit und Kosten verursachen würde, daß dieser Weg zur Erforschung der Insektenwanderungen für die nähere Zukunft wohl verschlossen bleiben wird.

Es sind mir nur zwei Fälle bekannt, in denen durch eine Markierung von Insekten versucht wurde, den Aktionsradius einzelner Tiere exakt zu bestimmen. BISHOPP (1919) färbte große Mengen verschiedener Fliegenarten und ließ sie frei. Es wurden dann eine Anzahl Exemplare in Fallen,

die in verschiedener Entfernung aufgestellt waren, gefangen. Die Maximalzahlen sind für Hausfliegen 13 Meilen, „Screw-worm flies“ 15 Meilen, *Phormia regina* 11 Meilen, *Ophyra leucostoma* 7 Meilen.

Als Ergebnis des Versuches läßt sich nur die Tatsache werten, daß eben die Verbreitung von Fliegen in bestimmter Zeit über bestimmte Entfernungen festgestellt wurde. Jedoch läßt sich hieraus keineswegs der Schluß ziehen, daß sie über die nachgewiesenen Entfernungen gewandert sind. Denn es besteht die Möglichkeit einer passiven Verschleppung, die wohl bei Fliegen ganz besonders groß ist.

Der zweite Fall betrifft den sogenannten European Corn Borer *Pyrausta nubilalis* HÜBN., einen berüchtigten Schädling an Mais, Getreide usw., der seit 1919 in Nordamerika eine beängstigend schnelle Verbreitung gefunden hat, die mit dem Winde erfolgt sein soll. Nach FELT (1928) wurden markierte Exemplare 20 Meilen entfernt von dem Orte ihrer Freilassung aufgefunden.

II. Der Charakter der Insektenzüge.

1. Sind die Wanderungen der Insekten tatsächlich als gerichtete Bewegungen über weite Strecken aufzufassen?

PIEPERS (1891 u. 1897) hat im Anschluß an ausgedehnte Beobachtungen über Schmetterlingswanderungen in Java die Theorie aufgestellt, es handle sich gar nicht um echte Ortsbewegungen über längere Strecken. Vielmehr solle jeder frisch geschlüpfte Falter den Instinkt besitzen, eine bestimmte kurze Strecke weit zu fliegen. Durch Wind und andere Richtungsfaktoren, z. B. Oberflächenkonturen, wird der Effekt erzielt, daß diese lokalen Flüge alle in derselben Richtung geschehen. Wenn dieses Ereignis über größeren Territorien stattfindet, so wird hierdurch eine Wanderung über weite Strecken vorgetäuscht, während tatsächlich nichts anderes vorliegt als gleichzeitig vor sich gehende lokale Flüge. Der Eindruck der Wanderung beruht also gleichsam auf einer optischen Täuschung. Die gerichteten Flüge sollen nur bis zur Kopula andauern, später fliegen die Falter in ihrer gewöhnlichen Flugweise.

Wenn auch die Beweise, welche PIEPERS zur Aufstellung seiner Theorie geführt haben, tatsächlich auf sehr schwachen Füßen stehen, wie z. B. TUTT hervorgehoben hat, so muß doch zugegeben werden, daß es sich hier, in einer allerdings allgemeineren Fassung, um ein sehr ernstes Problem handelt. Es ist schon früher in Fällen, in denen einige Forscher Beispiele von Wanderungen über sehr weite Entfernungen annehmen, z. B. betr. *Pyrameis cardui* (S. 101), *Danais plexippus* (S. 94), *Melanoplus spretus* (S. 32) darauf hingewiesen worden, daß es bisher noch keineswegs ausgeschlossen ist, daß diese weiten Entfernungen vielleicht etappenweise von verschiedenen Generationen zurückgelegt werden. In vielen Fällen ist es möglich, daß das sukzessive Auftreten von wandernden Schmetterlingen längs einer Linie von Norden nach Süden oder umgekehrt

allein damit erklärt ist, daß im Frühling vom Äquator zum Pol, im Herbst vom Pol zum Äquator in zeitlicher Sukzession die klimatischen Bedingungen eintreten, die eine Wanderbewegung veranlassen. Dann handelt es sich um eine Reihe örtlicher Flüge, die aneinander anschließend eine Wanderung über das ganze Gebiet, in dem dieses Phänomen eintritt, vortäuscht. Die zahlreichen Beobachtungen auf Schiffen zur See oder auf Inseln, die vielfach als Beweise dafür angeführt werden, daß tatsächlich Wanderungen über sehr weite Strecken vor sich gehen können, zeigen in einem Punkt einen wesentlichen Unterschied zu vielen auf dem Festlande beobachteten Wanderzügen: Es waren nämlich meist nur wenige Exemplare, die fern vom Lande fliegend gefunden wurden. Nur in seltenen Fällen waren es große Schwärme, die übers Meer wanderten, so z. B. beim Flug von Heuschrecken nach Madeira (S. 32), oder von *Terias lisa* nach Bermuda (JONES). Beide Male handelt es sich jedoch um passive Verwehungen. So muß also die Frage der Kontinuität der Wanderungen über weite Strecken als ein wichtiges ungelöstes Problem angesehen werden.

Gegen die Fassung der Frage durch PIEPERS lassen sich jedoch einige ernste Einwendungen geltend machen: In vielen Fällen wird zwar tatsächlich der Unterschied des Verhaltens der wandernden Falter zu dem ihrer nicht wandernden Artgenossen hervorgehoben, vielfach jedoch wird ausdrücklich bemerkt, daß sämtliche Angehörige derselben Art wanderten und daß nach dem Vorbeizug kaum Nachzügler zurückblieben (z. B. vielfach bei Wanderheuschrecken). Ein starker Beweis gegen PIEPERS ist in all den Fällen gegeben, wo eine Wanderung plötzlich Insekten in eine Gegend führt, die vor der Wanderung in keinem Entwicklungsstadium dort anwesend waren. Ganz sicher kann dies bei Heuschrecken festgestellt werden, z. B. bei dem Erscheinen von *Schistocerca gregaria* in Palästina. Bei Schmetterlingen ist die Sachlage bereits sehr unsicher. Es gibt kaum unbestrittene Fälle, wonach vor Beginn der Wanderung die Art in der betreffenden Gegend vollkommen gefehlt hat. So sind betreffs des Auftretens von *P. cardui* in Mittel- und Westeuropa in diesem Punkte die Meinungen geteilt (vgl. S. 102). Bei bestimmten Sphingidenarten sind die Auffassungen ebenfalls weitgehend darüber verschieden, ob das Vorkommen eines Schmetterlings im Sommer in Mitteleuropa notwendigerweise auf Wanderung zurückgeführt werden muß oder nicht. In den meisten Fällen jedoch spielen sich die Wanderungen innerhalb des natürlichen Verbreitungsgebietes einer Art ab und dann besteht immer die Möglichkeit, daß eine angeblich große Wanderung durch viele lokale Flüge vorgetäuscht wird. Dies kann noch durch einen Hinweis auf die übrigen Insektenordnungen ergänzt werden. Aus den Ordnungen Coleopteren, Dipteren und Hemipteren sind keine Fälle von aktiver Wanderung über weite Strecken bekannt. Hinsichtlich zweier über ein sehr weites Gebiet ausgedehnter Wanderungen von *Libellula quadri-*

maculata wurde nachgewiesen (S. 56, 63), daß es sich um viele gleichzeitig stattfindende lokale Flüge gehandelt hatte, und nicht um eine kontinuierliche Wanderung.

Heute kann nur für einige Wanderheuschrecken, namentlich für *Schistocerca gregaria* und *paranensis* und *Locusta migratoria* der Nachweis von regelmäßigen kontinuierlichen aktiven Wanderungen über weite Strecken als gesichert gelten. Damit ist aber noch keineswegs die Auffassung PIEPERS für die übrigen Fälle angenommen. Es läßt sich vielmehr aus zahlreichen Faktoren, die später noch im Zusammenhang besprochen werden, beweisen, daß ein Wanderzug von Insekten nicht eine lose, zufällige Vereinigung von Individuen ist, von denen jedes nur kurze Strecken daran teilnimmt, sondern eine geschlossene Einheit, mit einem ausgesprochenem Anfang. Dies ergibt sich vor allem aus dem Abschnitt IV (S. 188), der die Psychologie der Wanderinsekten behandelt. Außerdem läßt sich aus zahlreichen Feststellungen klar beweisen, daß die Wanderungen als aktive Bewegungen der Tiere aufgefaßt werden müssen und nicht passive Verwehungen durch den Wind darstellen.

2. Sind die Insektenwanderungen aktive oder passive Vorgänge?

Die Gegenüberstellung: Aktive oder passive Natur der Insektenwanderung? hat zu einer ausführlichen Diskussion zwischen FELT und WILLIAMS geführt, wobei FELT die Auffassung von der rein passiven Natur der Wanderungen vertritt.

FELT führt in einer Reihe von Aufsätzen (1925, 1926, 1928) aus, daß die Wanderungen der Insekten nichts anderes seien als „Verbreitung durch Luftströmungen“. Durch Konvektionsströmungen der Luft werden Insekten in hohe Schichten der Atmosphäre geführt und können hier durch die in der oberen Atmosphäre herrschenden starken Winde in kurzer Zeit über sehr weite Strecken verweht werden. Durch absteigende Luftströmungen, oder z. B. durch Verminderung der allgemeinen Aktivität bei plötzlich fallender Temperatur, kommen die Tiere in entfernten Gegenden wieder auf die Erdoberfläche zurück. Hierdurch entsteht der Eindruck, als habe eine Wanderung stattgefunden. Andererseits rechnet FELT jedoch auch, wie wenigstens aus vielen von ihm gebrachten Beispielen hervorgeht, mit einer Verfrachtung durch Winde in tieferen Luftschichten. FELT führt seine Theorie in vielen, jedoch, wie mir scheint, meist schlecht begründeten Beispielen durch. Hier können nur wenige angeführt werden.

1. Die physikalische Möglichkeit des Vorganges soll bewiesen sein durch zahlreiche Beobachtungen von der Verfrachtung kleiner Ballons über sehr weite Strecken in der oberen Atmosphäre sowie durch die gelegentliche Feststellung von Insekten in Höhen von 1000 m und mehr über der Erdoberfläche. FELT stellt sich die Atmosphäre in höheren Schichten als von einem Heer von Insekten bevölkert vor.

2. Die Anwesenheit von Insekten auf Bergen und Gletschern wird auf Konvektionsströmungen der Luft zurückgeführt.

3. Durch Abkühlung der Luft über Wasserflächen resultieren absteigende Strömungen. Hierdurch fallen Insekten ins Wasser und erscheinen später im Spülsaum der Küsten (Erklärung des Spülsaumes).

4. In zahlreichen einzelnen Beispielen wird eine Wanderung über weite Strecken als passive Verfrachtung durch Winde erklärt. Beispiele: Aphidenflug nach Spitzbergen, Flug von *Danaïis plexippus* und *Pyrameis cardui* sowie Libellen von Kalifornien nach Hawaii mit dem NO-Passat, von *Danaïis plexippus* über den Atlantik nach England mit den Westwinden, von *Alabama argillacea* in Nordamerika und viele andere.

5. Gelegentlich geschieht weite Verbreitung durch den Wind bei kleinen Insekten wie Chironomiden, Stechmücken, Aphiden.

6. Die vorherrschenden Windrichtungen in U.S.A. sollen die Verbreitung landwirtschaftlicher Schädlinge erklären (z. B. beim Kartoffelkäfer).

Die Theorie FELTS läßt sich in zwei Teile zerlegen, nämlich a) die Verbreitung der Insekten durch Luftströmungen in hohen Schichten, b) die Verbreitung durch Stürme in niederen Luftschichten. Der erste Teil der Theorie ist unbewiesen und unwahrscheinlich. Es ist allerdings sehr schwer, die Anwesenheit von Insekten hoch über dem Erdboden festzustellen, aber immerhin haben bisher alle Beobachtungen gezeigt, daß die Wanderungen in den allermeisten Fällen nahe dem Erdboden stattfinden. Wichtig ist hier die Feststellung, daß in 1000—3000 m Höhe über dem Mittelmeer und über Ägypten meist N-NW-W-Winde herrschen, die keineswegs geeignet sind, *P. cardui* nach Europa zu tragen, weiter, daß an der Ostküste Nordamerikas nördlich von Washington von August bis Oktober südwestliche bis westliche Winde in großen Höhen wehen, die keineswegs den SW-Zug von *Danaïis plexippus* vollbringen können (nach WILLIAMS). Am meisten jedoch spricht gegen die Hypothese FELTS, daß bisher eine unübersehbare Reihe von Beobachtungen über aktive und passive Wanderungen in niederen Luftschichten existieren, so daß keineswegs eine Notwendigkeit besteht, für bestimmte noch unerforschte Fälle eine Wanderung in hohen Luftschichten anzunehmen.

Was nun die Frage über die Natur der Wanderungen in tiefen Luftschichten betrifft, so wurden von WILLIAMS für Schmetterlinge eine Reihe Tatsachen zusammengestellt, die ganz exakt nachweisen, daß wenigstens in vielen Fällen die Wanderungen aktive Flüge sind, die in keinerlei Zusammenhang mit einer passiven Verfrachtung durch Winde gebracht werden können.

1. Es sind etwa ebenso viele Fälle von Wanderungen gegen den Wind wie mit dem Wind bekannt (vgl. S. 200).

2. An vielen Orten, z. B. in Südindien (S. 118) und Argentinien (S. 125) sollen regelmäßige jahreszeitliche Wanderungen stattfinden, die vollkommen unabhängig von der Windrichtung verlaufen.

3. Bestimmte Arten wandern regelmäßig, andere nie. Bei einer Verfrachtung durch den Wind würden alle Arten der gleichen Chance unterliegen. So wurden auf dem Mittelmeere bei verschiedenen Gelegenheiten gerade nur solche Falter angetroffen, die als Wanderer bekannt sind.

4. Warum sollten die gleichen Arten in verschiedener Höhe über der Erde so verschiedene Reaktionen zeigen, in einem Falle regelmäßig mit dem Wind, im andern gegen ihn zu fliegen? (Dieser Einwand ist nicht stichhaltig, da durch die An- oder Abwesenheit optischer Reize ganz verschiedene Bedingungen für die Orientierung im Raum gegeben sind.)

Wenden wir uns anderen Insektenordnungen zu, so ergibt sich, daß Libellen fast regelmäßig gegen den Wind fliegen (S. 71), Heuschrecken fast regelmäßig mit dem Wind (S. 33), ebenso Coleopteren, Dipteren und Hemipteren.

Nun wäre es aber völlig unrichtig, alle Fälle von Flügen mit dem Wind als passive Wanderung aufzufassen.

Viele Schmetterlingsarten wandern bald mit, bald gegen den Wind und es besteht keinerlei Veranlassung, den Charakter der Flüge in beiden Fällen als verschieden zu definieren. Bei kleinen Insekten hat der Wind lediglich die Wirkung, daß die Wanderung gelegentlich über eine weitere Strecke erfolgt, als die Tiere mit eigener Kraft zurücklegen können. Heuschreckenwanderungen erfolgen auch manchmal schräg zur Windrichtung, sowie bei Windstille, so daß die Tatsache der Wanderung unabhängig vom Winde bestehen bleibt (wie bei Schmetterlingen).

Während es so also bei den echten Wanderern unter den Insekten, nämlich Schmetterlingen, Libellen und Heuschrecken, feststeht, daß die Wanderungen *aktive* Vorgänge sind, so dürfte bei Coleopteren, Dipteren und Hemipteren, also Gruppen, bei denen Wanderungsinstinkte weniger gut entwickelt sind, in den meisten Fällen tatsächlich die Wanderung eine Verfrachtung durch Winde darstellen. Am klarsten ist dies bei Arten, die in bestimmten Perioden in Massen „schwärmen“, wie Mücken, Ameisen, Vespiden, Ephemeriden, Aphiden, wobei die Schwärme durch Luftströmungen vielfach über weite Strecken getragen werden. (Möglicherweise liegt *eine* biologische Bedeutung des Schwärmens in dieser passiven Wanderung, dann könnte theoretisch die Wanderung wiederum als aktiver Vorgang angesprochen werden, da ja das Schwärmen ein aktiver Vorgang ist. Doch führen solche müßige Spekulationen nicht weiter in der Erkenntnis und sollen nicht weiter verfolgt werden.) Jedoch zeigen sich auch bei Vertretern der Ordnungen der schlechten Wanderer vereinzelt Erscheinungen, die als aktive Wanderungen gedeutet werden können.

Man würde FELT Unrecht tun, wenn man nicht zugeben würde, daß wirklich in einer sehr großen Anzahl von Fällen Wanderungen über sehr weite Strecken durch ungewöhnliche Stürme zustandekommen. Es sei hier namentlich auf die auf S. 169 genannten Beispiele verwiesen, die

sich beliebig vermehren ließen, etwa durch das Auftreten von *Terias lisa* auf Bermuda, durch den Heuschreckenflug nach Teneriffa (S. 32), durch das Erscheinen von *Diadema bolina* und *Pyrameis cardui* auf dem Atlantik 600 Meilen von Gambia, 200 Meilen von dem Kap Verde entfernt während einer Zyklone (WILLIAMS 1866), durch zahlreiche Erfahrungen mit Wanderheuschrecken. Diese Fälle stellen aber nicht die Regel, sondern seltene Ausnahmen dar. Zudem handelt es sich durchwegs um sehr häufige und bekannte Wanderer. Da alle Arten dem Einfluß der Stürme in gleicher Weise ausgesetzt sind, kann hieraus der Schluß gezogen werden, daß nur solche Arten über weite Strecken vom Wind passiv verschleppt werden, die normalerweise wandern. Damit wird die Unterscheidung von aktiver und passiver Wanderung für diese Arten hinfällig. Denn es ist nicht möglich, bei ein und derselben Art die Wanderung bei schwachem oder starkem Wind als grundsätzlich unterschiedlichen Charakters aufzufassen. In beiden Fällen wandert das Insekt *aktiv*, nur ist der Effekt im zweiten Falle durch die Wirkung des Windes unsichtbar (so wie in vielen Fällen die Eigenbewegung der Heuschrecken durch die passive Verfrachtung durch den Wind beeinflußt ist, vgl. S. 34).

Endlich sei noch darauf hingewiesen, daß, abgesehen von allen Wanderungen bei völliger Windstille noch bei einer weiteren Gruppe von Erscheinungen vollkommen klar ist, daß die Luftbewegung keinerlei Rolle spielen kann, nämlich bei den Wanderungen von Larven (Raupen, Heuschreckenlarven, Heerwurm) auf der Erde. Hier kann demnach die Wanderung nur aktiven Charakters sein.

3. Sind Insektenwanderungen regelmäßig eintretende Vorgänge?

Obwohl heute über Insektenwanderungen eine reiche Literatur vorliegt, so besteht, wenigstens im Vergleich zu den Wanderungen anderer Tiergruppen, wie Vögel und Fische, im allgemeinen hiervon selbst in zoologisch gebildeten Kreisen eine auffallend geringe Kenntnis. Nur die Heuschreckenwanderungen bilden hier eine Ausnahme, die wohl vor allem auf die bekannten Darstellungen in der Bibel zurückzuführen ist. Das geringe Wissen von den Insektenwanderungen wäre noch verständlich, wenn es sich um selten stattfindende Vorgänge handeln würde. Es sei deshalb hier die Frage untersucht, wie weit Insektenwanderungen regelmäßig oder unregelmäßig eintretende Vorgänge darstellen.

In einem einzigen Falle stellt bei Insekten die Wanderung eine biologische Notwendigkeit dar, die fest im Entwicklungszyklus verankert ist, nämlich bei den *Aphiden*. Vielfach ist die Wanderung, meist in verschiedenen Jahreszeiten zwischen einem Holz- und einem Krautgewächs, völlig obligatorisch, ihre Verhinderung würde ein Aussterben der Art zur Folge haben (vgl. S. 153).

Jedoch in allen übrigen Fällen ist die Wanderung keine biologische Notwendigkeit. Ihr Fehlen würde wohl in bestimmtem Maße das Leben

des Individuums, aber nicht die Existenz der Art gefährden. Das Problem der Regelmäßigkeit läßt sich ganz allgemein so formulieren: unter bestimmten äußeren und inneren Bedingungen, die später noch genauer dargelegt werden, z. B. Übervölkerung, Klimaverhältnisse, tritt eine Wanderung ein, bei Abwesenheit dieser Bedingungen unterbleibt sie. Je nachdem ob diese Bedingungen regelmäßig, periodisch oder selten eintreten, ist die Wanderung einer Art ein regelmäßig oder unregelmäßig eintretender Vorgang. In dieses Schema fügt sich auch das Wandern der Aphiden. Es ist zwangsweise an den Wechsel der Jahreszeiten gebunden und tritt infolgedessen regelmäßig ein.

In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle ist die besondere Konstellation von äußeren und inneren Bedingungen, welche eine Wanderung auslöst, nur selten verwirklicht. Daher kommt es, daß im allgemeinen Insektenwanderungen ungewöhnliche Erscheinungen darstellen. Wenn man auf der Erde eine Insektenwanderung studieren will, so ist es von vornherein mit Schwierigkeiten verbunden, Fälle ausfindig zu machen, wobei die Wanderungen zu bestimmten Jahreszeiten regelmäßig stattfinden. Diese wenigen Fälle sollen hier zusammengestellt werden:

1. Aus dem großen Gebiet der Heuschreckenwanderungen existiert ein einziger Fall von anscheinend permanentem Auftreten: Nach einer von UVAROV zusammengestellten Tabelle hat *Schistocerca paranensis* in Argentinien zwischen 1897 und 1925 in jedem Jahr gewandert, allerdings mit verschiedener Intensität.

2. Nach zahlreichen Beobachtungen scheinen in Ceylon in zwei Perioden des Jahres die aus vielen Arten zusammengesetzten Schmetterlingswanderungen alljährlich stattzufinden. So sind allein nach 1899 von verschiedenen Beobachtern Flüge aus folgenden Jahren gemeldet worden: 1899, 1900, 1902, 1904, 1905, 1907, 1908, 1909, 1911, 1912, 1914, 1915, 1916, 1917, 1925.

In Anbetracht der Tatsache, daß kein Beobachter systematisch über längere Perioden hinweg sein Augenmerk auf die Falterwanderungen gerichtet hat, kann mit großer Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß die Schmetterlingswanderungen in Ceylon alljährlich geschehen.

3. In Südindien sollen nach EVERSLED alljährlich jahreszeitliche Wanderungen stattfinden. Beobachtungen liegen allerdings nur aus folgenden Jahren vor: 1907, 1908, 1909, 1911, 1912, 1913, 1914, 1921.

4. Einen regelmäßigen Charakter sollen nach WILLIAMS die Schmetterlingswanderungen in Ostafrika, namentlich in Tanganjika, Uganda und Kenia tragen. Sehr beweisend sind seine eigenen Beobachtungen in Amani, wo zwischen März 1927 und Juli 1929 nicht weniger als 12 verschiedene Falterzüge stattgefunden haben (vgl. S. 113). Auch in Kenia und Uganda dürfte sich durch konsequente Beobachtungen ein ähnliches Resultat ergeben.

5. Aus der Tatsache, daß in Südnigeria die Eingeborenen den Beginn

der Wanderung von *Libythea labdaca* als Zeichen nehmen, das ihnen den Beginn der Aussaat anzeigt, ist zu entnehmen, daß die Wanderungen alljährlich stattfinden (FARQUHARSON 1921).

6. In Java sollen ebenfalls die Wanderungen von *Catopsilia* regelmäßig alljährlich stattfinden, es existieren aber nur für wenige Jahre systematische Beobachtungen durch PIEPERS (1891, 1897).

7. In Argentinien sollen nach HAYWARD alljährlich im Herbst Schmetterlingswanderungen stattfinden (Beobachtung von 1924—1928).

8. Die Wanderungen der Sphingiden werden vielfach für regelmäßig wiederkehrende Erscheinungen gehalten. Doch scheint es, daß bei den nicht überwinternden Arten Wanderungen nur in unregelmäßigen Perioden stattfinden.

9. Nach SHANNON soll es sich bei den Herbstwanderungen von *Danais plexippus* und Libellen in Nordamerika um alljährlich wiederkehrende Ereignisse handeln. Jedoch existieren für keinen Punkt langjährige Beobachtungen (längste Beobachtungsreihe 1914—1916 in Long Island).

Hiermit ist bereits die Aufzählung der Fälle von regelmäßig wandernden Insekten beendet. Selbst bei so bekannten Wanderern wie *Pyrameis cardui* und *Pieris brassicae* sind längst nicht aus jedem Jahre Wanderungen bekannt, und am gleichen Orte wiederholen sie sich nur in sehr seltenen Abständen. Weitaus die meisten Nachrichten von Schmetterlingswanderungen sind für einen engeren Bezirk einmalige Fälle.

Heuschrecken wandern in der Regel in unregelmäßigen Perioden. Doch kommt vor, daß in einer Gegend in mehreren aufeinanderfolgenden Jahren Wanderheuschrecken fliegen. Dies beruht dann nicht auf einer Regelmäßigkeit des Vorgangs, sondern vielmehr darauf, daß die besondere Konstellation der auslösenden Bedingungen einige Jahre hindurch vorhanden war.

Libellenwanderungen sind wahrscheinlich nirgends regelmäßig eintretende Vorgänge. Auch für die häufig wandernde *Libellula quadrimaculata* liegen nur für wenige Gegenden (Holland, Baltische Küste) Nachrichten von Wanderungen aus mehr als einem Jahre vor.

Die meisten Berichte von Käferwanderungen sind einmalige Fälle. Einzig Coccinelliden scheinen in bestimmten Gegenden mit größerer Regelmäßigkeit zu wandern (S. 140).

Bei Hemipteren (Ausnahme Aphiden) und Dipteren sind von einer bestimmten Art immer nur vereinzelte Wanderungen bekannt, aus welchen keine allgemeinen Schlüsse gezogen werden können.

Es wurde verschiedentlich versucht, für die Wanderung von Heuschrecken, *Pieris brassicae* und *Pyrameis cardui* eine bestimmte Periodizität aufzudecken, jedoch stets ohne Erfolg. Dies ist ganz selbstverständlich. Denn das Eintreten einer Wanderung ist wohl in den meisten Fällen von bestimmten Klimabedingungen abhängig und es ist deshalb zu erwarten, daß Wanderungsperioden mit einer noch weniger

erkennbaren Periodizität sich folgen als Klimaperioden. Einzig für Wanderungen der *Baumwollmotte* ließ sich eine sechsmalige sehr regelmäßige Periode von 21—22 Jahren aufdecken, wofür es heute noch keine Erklärung gibt (vgl. S. 109).

III. Auslösungsursachen und teleologische Bedeutung der Insektenwanderungen.

Eine kausale exakte Erklärung der Insektenwanderungen ist bisher nur in wenigen Fällen mit Erfolg durchgeführt worden. Dagegen sind sehr viele Theorien entwickelt worden, welche die Wanderungen auf bestimmte mittelbar oder unmittelbar wirkende Faktoren zurückführen. Die meisten dieser Erklärungsversuche lassen sich unter drei Hauptgesichtspunkten zusammenfassen:

1. Jahreszeitliche Wanderungen.
2. Nahrungsmangel.
3. Fortpflanzung.

Eine exakte Untersuchung dieser Fragen müßte klar unterscheiden zwischen Ursachen, welche unmittelbar eine Wanderung auslösen, und solchen Faktoren, welche die Bedeutung, den „Zweck“ der Wanderungen erhellen. Es handelt sich aber nun vielfach um dieselben oder sehr ähnliche Faktoren, die bald als Auslösungsursache, bald als die teleologische Bedeutung einer Wanderung angesprochen werden. Deshalb sollen die drei oben genannten Problemkreise im ganzen eine kritische Besprechung finden.

1. Die Insektenzüge als jahreszeitliche Wanderungen in Analogie zum Vogelzug.

In Analogie zum Vogelzug wurde auch öfters für die Wanderungen der Insekten die Vermutung ausgesprochen, es handle sich um zweckmäßige Reaktionen auf jahreszeitliche Klimaschwankungen. Diese Theorie wird namentlich von SHANNON (1915, 1916, 1917, 1926) in einer Reihe von Abhandlungen vertreten. Den Ausgang bilden die bereits mehrfach (S. 92, 155) erwähnten Herbst-Süd-Flüge vieler Insekten in den Vereinigten Staaten. Im Herbst wandern große Schwärme von Schmetterlingen (hauptsächlich *Danais plexippus*), Libellen und Fliegen an der Ostküste der Vereinigten Staaten nach Süden bzw. Südwesten (S. 155). Ein Rückflug der Insekten im Frühling nach Norden wurde nur in wenigen Fällen beobachtet (Abb. 24, S. 95) und wird überhaupt von den meisten, die sich mit dem Problem beschäftigt haben, bestritten. Für *Danais plexippus* muß er aus logischen Gründen angenommen werden, da dieser Falter nördlich des 31. Breitengrades in U.S.A. in keinem Entwicklungsstadium überwintern soll. Mangels anderer Beobachtungen wird in diesem Falle angenommen, daß die Falter im Frühling einzeln nach dem Norden fliegen. Die Analogie zum Vogelflug wird für SHANNON

besonders auffällig dadurch, daß für die Wanderungen von *Danais plexippus* im wesentlichen dieselben Routen festgestellt wurden, die auch als Vogelzugstraßen bekannt sind (vgl. Abb. 33 u. 34, S. 157 u. 158).

Wenn auch die Theorie SHANNONS auf eine große Reihe eigener Beobachtungen an der Südküste von Long Island gestützt ist, so muß doch ausgesprochen werden, daß das vorliegende Beweismaterial absolut ungenügend ist. Wie schon früher ausgeführt ist (S. 94), ist die Kontinuität dieser Wanderungen über längere Strecken niemals bewiesen worden. Es kann sich um eine Reihe lokaler, getrennter Wanderungen handeln, die deshalb mit zeitlicher Verschiebung von Norden nach Süden auftreten, weil die auslösenden Klimafaktoren von Norden nach Süden zu verschiedenen Zeiten wirksam werden. Die Beobachtungen brechen viele hundert Kilometer nördlich der hypothetischen Winterquartiere ab, einzig auf der 4. Zugstraße im Westen des Mississippi existiert eine einigermaßen lückenlose Serie von Kanada bis Texas. Für *Danais* ist unbekannt, was aus den Faltern wird, die im Herbst nicht wandern und welcher Prozentsatz von ihnen nach dem Süden zieht. Für Libellen ist die teleologische Bedeutung des Südfluges nicht recht einzusehen. Denn es handelt sich meist um Arten, die als Larven überwintern, so daß für die Erhaltung der Art die Wanderungen keine notwendige Rolle spielen.

So ist also die Theorie SHANNONS auch für das Beobachtungsmaterial, an dem sie aufgestellt ist, sehr problematisch. Allerdings gibt es auch keine andere bessere Erklärungsmöglichkeit. Es soll hier aber kurz darauf hingewiesen werden, daß die Flüge etwa nördlich von Washington gegen den von August bis Oktober vorherrschenden Südwestwind vor sich gehen. Nachdem für Libellen nachgewiesen wurde, daß die Wanderungen fast stets gegen den Wind gerichtet sind, und auch von Schmetterlingen dieses Phänomen bekannt ist, besteht die Möglichkeit, die Flugrichtung mit der Windrichtung zu erklären.

SHANNON überträgt seine Theorie auch auf Europa. Er bringt eine Karte (Abb. 35), auf der Richtung und Datum vieler Libellenwanderungen eingezeichnet ist und aus welcher hervorgehen soll, daß die Frühlingswanderungen meist nach Norden, die Herbstzüge nach Süden gerichtet sind. Ein Blick auf die Zusammenstellung Abb. 13, S. 55 zeigt jedoch, daß diese Regelmäßigkeit bestimmt nicht vorliegt.

Es sind nun eine Reihe Wanderungen in allen Insektenordnungen bekannt, die nach der Zeit des Auftretens und der Richtung der Flüge den Schluß zulassen, es handle sich um jahreszeitliche Wanderungen. Einige Beispiele sollen hier angeführt werden:

1. In Argentinien fliegen alljährlich im März und April, also im Herbst, Schmetterlinge und Libellen nach Norden. Diese Richtung soll sehr konstant bei verschiedenen Winden eingehalten werden. Es handelt sich also hier wiederum um eine Wanderung, welche die Insekten im Herbst in ein wärmeres Klima führt (HAYWARD 1925—1929, vgl. S. 125).

2. EIMER beschreibt von anfangs September einen gemischten Zug von Libellen und Fliegen, die im Engadin nach Süden flogen. Der Flug wird als Saisonwanderung aufgefaßt und soll den Zweck haben, die Insekten im Herbst wärmeren zur Eiablage geeigneten Gegenden zuzuführen. Es ist bereits oben (S. 159) ausgeführt, daß diese Deutung unhaltbar ist. Der Eintritt der Wanderung kann erklärt werden durch besondere klimatische Bedingungen, die Zugrichtung war durch den Wind bestimmt (wiederum Wanderung gegen den Wind).

3. Die Wanderungen von *Pyrameis cardui* in Europa werden vielfach als jahreszeitliche Flüge gedeutet. Tatsächlich überwiegt bei den



Abb. 35. Wanderrouten von Libellen in Europa. Es soll hieraus eine Nordwanderung im Frühling und eine Südwanderung im Herbst hervorgehen, ebenso eine Übereinstimmung der Libellenwanderrouten mit Vogelzugstraßen, die durch gestrichelte Linien angegeben sind. (Aus SHANNON 1915.)

Flügen von März bis Juni die nördliche Richtung (Abb. 26) und es besteht kein Zweifel darüber, daß durch die Wanderungen die Falter in Gebiete gelangen, die weit nördlich von ihrem eigentlichen Verbreitungsgebiet gelegen sind (z. B. England, Island, Skandinavien). Jedoch einen Sinn würden diese Wanderungen erst bekommen, wenn im Herbst der entsprechende Südflug stattfände. Hiervon liegen jedoch sehr spärliche Nachrichten vor und es muß nach unserem heutigen Stand des Wissens als sehr wahrscheinlich angenommen werden, daß die nach Norden wandernden Falter bzw. ihre Nachkommenschaft dort im Herbst zugrunde gehen. Damit verliert die Auffassung von den Wanderungen des Distelfalters als Saisonflüge ihren eigentlichen Sinn.

4. Im Herbst, Winter und Frühling wurden vielfach große Ansamm-

lungen von Coccinelliden auf Berggipfeln, besonders in den Gebirgen Kaliforniens, gefunden. Man glaubt, daß die Käfer zur Überwinterung ins Gebirge wandern und schließt hieraus auf einen Rückflug in die Ebenen im Sommer. Jedoch liegen für die angeblichen jahreszeitlichen Wanderungen der Coccinelliden so wenig tatsächliche Unterlagen vor, daß vorläufig die Auffassung von den Saisonflügen der Coccinelliden mit Vorsicht bewertet werden muß (vgl. S. 140).

5. Als jahreszeitliche Flüge deutet ZWÖLFER (1930) Wanderungen der Getreidewanze *Eurygaster integriceps* in Kleinasien. Die Wanzen leben von März bis Juni in der Ebene von Kilikien, anfangs Juni erfolgt der Flug der jungen Imagines in die Gebirge, welche die Ebene umgrenzen. Dort verbringen sie den Sommer und Winter im Starrezustand, um im kommenden Frühjahr wieder in die Ebene zurückzufliegen. Die Wanderung ins Gebirge soll mit dem Seewind erfolgen, der Flug in die Ebene mit dem Bergwind. Die Auffassung der Flüge als echte Saisonwanderungen nach Analogie des Vogelzuges wird damit begründet, daß die Sommertemperaturen in der Ebene für die Tiere tödlich sind und nur durch die Wanderungen ins Gebirge die Erhaltung der Art gesichert ist. Allerdings fehlt die Nachricht darüber, ob die Wanze auch im Gebirge ihren Entwicklungszyklus vollenden kann (vgl. S. 140).

6. *Anopheles elutus* soll alljährlich im Herbst (Oktober-November) in Palästina von ihren Brutplätzen in Sümpfen am Hulesee etwa 12 km weit in die Gebirgs- und Wadizone wandern, um dort zu überwintern. Im Gebiete der Überwinterungsplätze gibt es ab Juni keine Brutplätze mehr. Für die Auffassung dieser Flüge als notwendige Saisonwanderungen fehlt der Nachweis, daß im Gebiet der Sommerbrutstätten eine Überwinterung nicht möglich ist (vgl. S. 135).

7. Die Tsetsefliege *Glossina morsitans* soll in Afrika nach ROUBAUD (1922) regelmäßige jahreszeitliche Wanderungen unternehmen. Doch fehlen nähere Angaben (vgl. S. 138).

8. Nach ROUBAUD (1916) verlassen in Afrika Eumeniden in manchen Gegenden in der Trockenzeit ihre Nester und wandern aus an Wasserrändern oder in feuchtere Küstengegenden. Nähere Angaben fehlen. Eine Bestätigung dieser Nachricht würde ergeben, daß nicht nur durch Temperatur-, sondern auch durch Feuchtigkeitsverhältnisse jahreszeitliche Wanderungen bedingt sein können.

Somit existieren kaum exakte Unterlagen für die Auffassung der Insektenwanderungen als Saisonflüge im Sinne der Bedeutung beim Vogelzuge. Es geht zwar aus einer Reihe von Fällen hervor, daß die Wanderungen streng an bestimmte Jahreszeiten gebunden sind und daß die Richtung der Flüge eine solche ist, daß von einer Verbesserung der Lebenslage für die Wanderer selbst oder ihre unmittelbare Nachkommenschaft gesprochen werden kann. Nun ist aber die Tatsache, daß eine Art nur in einer bestimmten Jahreszeit wandert, fast eine Selbstverständlichkeit.

Es gibt keinen Fall, in dem Wanderungen das ganze Jahr hindurch kontinuierlich auftreten. Vielmehr ist überall ein ganz klarer Zusammenhang (der zwar nur in wenigen Fällen kausal verstanden werden kann) zwischen Wanderung und Jahreszeit zu erkennen. Aus dieser unübersehbaren Reihe von Beobachtungstatsachen sind nun einige wenige herauszufinden, in denen aus Zeitpunkt und Richtung der Flüge eine zweckmäßige Saisonwanderung gefolgert werden kann. In einer viel größeren Reihe von Fällen ist die Wanderung nach Zeitpunkt und Richtung eine ausgesprochen unzuweckmäßige Reaktion und in der überwiegenden Mehrzahl aller Fälle kann überhaupt kein logischer sinnvoller Zusammenhang zwischen Wanderung und Lebenslage konstruiert werden. Zum Nachweis einer Wanderung als Saisonflug im Sinne des Vogelfluges genügt aber nun nicht die Feststellung, daß die Ortsveränderung für eine bestimmte Zeitspanne einen Vorteil bedeutet. Vielmehr muß die Wanderung im ganzen für die Erhaltung der Art notwendig oder wenigstens zweckmäßig sein. Damit, daß durch Wanderung alljährlich für einige Monate eine Gegend von einer Art besiedelt wird, die nicht das ganze Jahr hindurch dort leben kann, ist noch kein Vorteil für die Art verbunden. Ein Nutzen wäre erst dann gegeben, wenn vor Einsetzen der mortal wirkenden Klimabedingungen ein Rückflug in die Gegenden einsetzen würde, in denen die ungünstige Jahreszeit überdauert werden kann. Die Frage des Rückfluges hat nun auch alle Forscher, die sich mit der Bedeutung der Insektenwanderungen beschäftigt haben, sehr lebhaft interessiert, jedoch sind bisher für die wichtigsten Wanderer wie Heuschrecken, Distelfalter, *Danaïd plexippus*, Libellen, alle Bemühungen in dieser Hinsicht im Grunde erfolglos geblieben. Für die Wanderungen an der amerikanischen Ostküste und für den Distelfalter sind diese Verhältnisse bereits mehrfach dargestellt worden. Der Begriff der return flights bei der Rocky Mountain Locust spielt zwar bei RILEY (1878) eine große Rolle. Doch fehlt der Beweis dafür, daß die Heuschrecken tatsächlich in das Gebiet der Dauerbrutstätten zurückgelangen (S. 30). Aus Südindien wird über Schmetterlingswanderungen berichtet, die von November-Dezember nach Süden, von Februar-Mai nach Norden gerichtet waren (S. 118).

Allein für die Getreidewanze *Eurygaster integriceps* scheint der Rückflug sichergestellt, zugleich liegt hier der einzige Fall bei Insekten vor, in dem beide Flüge vom selben Individuum ausgeführt werden¹. So kann also ganz allgemein mit sehr wenigen unsicheren Ausnahmen festgestellt werden, daß Insektenwanderungen nicht als Saisonwanderungen im Sinne des Vogelzuges aufgefaßt werden können. Dies geht namentlich aus folgenden Tatsachen hervor:

¹ WILLIAMS stellt an einer Stelle seines Buches, S. 323, ohne jede Begründung für *Danaïd plexippus* die Behauptung auf, „that the same individuals perform the double journey“.

1. Nur in einer sehr kleinen Zahl von Fällen bedeutet die Wanderung einen aktuellen Vorteil.

2. In sehr seltenen Fällen ist ein Rückflug sichergestellt.

Es existiert noch ein Fall, in dem die Wanderung mit großer Sicherheit als echte Saisonwanderung aufgefaßt werden kann, nämlich bei Aphiden. Hier sind viele Arten bekannt, die im Frühling von einem Holzgewächs auf ein Krautgewächs übergehen und im Herbst zurück aufs Holzgewächs. Der Wechsel der Wirtspflanze ist jedesmal für das Tier zweckmäßig. Über Wanderungen zwischen Wurzel und Sproß (Reblaus) läßt sich sinngemäß dasselbe aussagen. Es liegt also eine Wanderung vor, die in vielen Fällen obligatorisch eintritt, die in einen Hin- und einen Rückflug zerfällt, wobei beide Flüge jahreszeitlich festgelegt und für die Erhaltung der Art von Vorteil sind.

Bisher ist die Frage der Auffassung der Insektenzüge als Saisonwanderungen nur in dem Sinne einer Analogie zum Vogelzug behandelt worden. Eine Untersuchung der zweifellos bestehenden kausalen Beziehungen von Jahreszeiten und Insektenwanderung soll an späterer Stelle erfolgen (S. 192).

2. Insektenwanderungen und Nahrungsmangel.

Unter den zahlreichen Versuchen, die mittelbaren und unmittelbaren Ursachen der Insektenwanderungen zu erkennen, sind wohl diejenigen, welche die Wanderungen als Folge eines Nahrungsmangels in weitestem Sinne auffassen wollen, am zahlreichsten. Unter der Überschrift Nahrungsmangel werden nun aber ganz verschiedene Dinge zusammengefaßt, die zunächst begrifflich zu trennen sind:

1. Die Wanderung ist eine Folge des aktuellen Nahrungsmangels für die Wanderer selbst, also des Hungers. Der Zweck ist die Aufsuchung des geeigneten Futters.

2. Bei Massenvermehrung ist die Wanderung ein Mittel, einem bevorstehenden Nahrungsmangel der Wanderer selbst vorzubeugen.

3. Die Wanderung dient der Aufsuchung der geeigneten Futterplätze für die Brut (bzw. der Futterpflanze), ist also ein Mittel, einem bevorstehenden Futtermangel der nächsten Generation vorzubeugen bzw. ihre Entwicklung zu sichern.

Bevor wir eine Untersuchung über das Zutreffen dieser drei Punkte vornehmen, soll zunächst für die einzelnen Insektenordnungen getrennt die Frage des Einflusses von Futtermangel im weitesten Sinn auf die Wanderungen behandelt werden.

a) *Heuschrecken*. Der aktuelle Futtermangel spielt wahrscheinlich für den Eintritt einer Wanderung weder bei Larven noch bei Imagines irgendeine Rolle. Denn es ist sehr oft festgestellt worden, daß die üppigste Vegetation verlassen wird, ohne nennenswerten Abfraß. Larven wie Imagines durchwandern manchmal vegetationsreiche Gegenden und ge-

langen in die Wüste. Die Larvenwanderung beginnt lange bevor an den Brutplätzen durch Fraß Futtermangel eingetreten sein braucht. Morgens werden die Pflanzen, die als Übernachtungsstätte dienten, vielfach wieder verlassen, ohne daß an ihnen gefressen worden war. Die Imagines fressen wahrscheinlich in einer Periode der Hauptflüge, nämlich kurz vor der Eiablage und auch nach der Eiablage überhaupt nicht, so daß dann Nahrungsmangel in keiner Weise als Ursache der Wanderung in Betracht kommt (vgl. S. 45). Der Gesichtspunkt, daß an einem Ort bei Massenvermehrung ohne einsetzende Wanderung bald Futtermangel herrschen würde, trifft zweifellos für Wanderheuschrecken in erheblichem Maße zu.

Heuschrecken fressen in allen Entwicklungsstadien dasselbe Futter. Fast jede Vegetation dient als Nahrung, nur ausnahmsweise wird eine Pflanzenart verschmäht. Infolgedessen ist es weder möglich, die Wanderungen als Aufsuchen der geeigneten Futterpflanzen für die Nachkommenschaft aufzufassen, noch ganz allgemein als Vorsorge für die nächste Generation. Zudem ist darauf hinzuweisen, daß Eiablageorte und Futterplätze von ganz verschiedener Beschaffenheit sein können.

b) *Libellen*. Der Nahrungsmangel kann keinerlei Einfluß auf die Entstehung der Wanderungen haben; denn es ist vielfach als Kennzeichen der wandernden Libellen angegeben worden, daß sie im Gegensatz zu nicht wandernden Libellen während des Zuges weder jagen noch fressen (S. 48). An den heißen Mai- und Junitagen, an denen meist *Libellula quadrimaculata* wandert, ist das Insektenleben in der Luft in sehr üppiger Entfaltung, wie beispielsweise bei FEDERLEY (1908) angegeben ist, ein Futtermangel ist in dieser Jahreszeit kaum möglich. Für die Flüge von *L. quadrimaculata* in Rußland gibt BARTENEF (1919) eine Reihe Hinweise dafür, daß Nahrungsmangel nicht der Grund der Wanderungen sein kann:

1. Bei Nahrungsmangel wäre es zweckmäßiger, sich in alle Himmelsrichtungen zu zerstreuen, statt in geschlossenem Zuge zu fliegen.
2. Aus einem See wandern vielfach alle frisch geschlüpften Imagines aus.
3. Unterwegs müßten sie Seen, welche sie überfliegen, besiedeln, was sie jedoch nicht tun.
4. Sie flogen nach Osten, wo das Wetter trockener war und die Nahrungsverhältnisse infolgedessen ungünstiger als im Westen.
5. An den Orten, an denen sich die Larven bis zur Metamorphose genügend ernähren konnten, existiert auch genug Nahrung für die Imagines.

Diese Gesichtspunkte mögen vielfach auch für andere Fälle Gültigkeit besitzen. Es besteht somit keine Möglichkeit, die Libellenwanderungen auf aktuellen Nahrungsmangel zurückzuführen. Daß eine örtliche Massenvermehrung von Libellen ohne Wanderung Nahrungsmangel zur Folge haben würde, ist sehr unwahrscheinlich. Denn dieselben klimatischen Verhältnisse, die einer Massenvermehrung der Libellen günstig

sind, begünstigen auch die Entwicklung ihrer Futtertiere, z. B. kleinerer Libellen. Ebenso wenig ist es möglich, die Wanderungen auf einen Nahrungsmangel, der für die nächste Generation eintreten könnte, zu beziehen. Denn in Tümpeln, in denen die Imagines geschlüpft sind, kann kein Nahrungsmangel geherrscht haben. Außerdem fressen Libellenlarven auch ihre eigenen Artgenossen, so daß ein Nahrungsmangel bei Massenvermehrung für das Individuum gar nicht aktuell werden kann. So kann für Libellen in keinem Sinne die Wanderung aus einem Nahrungsmangel abgeleitet werden.

c) *Schmetterlinge*. Für Raupen wird fast allgemein angegeben, daß der Hunger Wanderungen auslöst. In den meisten Fällen wird die Wanderung auf den Umstand bezogen, daß sich die Raupen nach Kahlfraß eines Feldes in Richtung auf ein anderes Feld in Bewegung setzen (Beispiele: *Pieris brassicae*, *Lymantria dispar*, *Deilephila euphorbiae*, *Charaëas graminis*, *Phlyctaenodes sticticalis* (näheres S. 129 bis S. 132). Auch für den amerikanischen Heerwurm *Heliophila unipuncta* wird diese Auffassung vertreten. Doch hat bereits RILEY (1883) darauf hingewiesen, daß sie nicht zutrifft. Die Auswanderung aus einem Felde kann auch zu einer Zeit erfolgen, in der noch genügend Futter vorhanden ist, und die Wanderung braucht nicht unbedingt direkt zu einer neuen Futterquelle führen (S. 130).

Bei den Imagines der Schmetterlinge findet keine Aufnahme fester Nahrung statt. Bekanntlich saugen die Falter den Nektar der Blüten sowie andere Flüssigkeiten wie Jauche, Baumsaft oder Wasser. Da an den Orten, an denen Falter zum Schlüpfen kommen, im allgemeinen Mangel an der flüssigen Nahrung nicht eintreten wird, so ist es nicht möglich, die Wanderungen der Falter auf einen aktuellen Nahrungsmangel zu beziehen. Aus demselben Grunde kann die Wanderung auch nicht die Bedeutung haben, einen bevorstehenden Nahrungsmangel der wandernden Tiere selbst zu verhindern.

Wenn bei einer starken Massenvermehrung die Futterpflanzen der Raupen weitgehend vernichtet wurden, so kann eine Wanderung der Imagines den Zweck oder die Wirkung haben, geeignete Eiablageorte und Futterplätze für die Nachkommenschaft zu gewinnen. In diesem Sinne bezieht PICTET (1918) die Wanderungen von *Pieris brassicae* (1917) in der Schweiz auf einen von ihm angenommenen eingetretenen Futtermangel in Deutschland. Daß tatsächlich während der Entwicklung Futtermangel bestanden hat, will man aus der anormal kleinen Größe der wandernden Falter folgern. So beschreibt PITMAN (1928) aus Uganda einen großen Brutplatz von *Belenois mesentina*, der eventuell als Ausgangsort für Wanderungen in Betracht kommt und bemerkt ausdrücklich, daß wohl infolge mangelhafter Ernährung die Falter sehr klein waren. Es existieren nur vereinzelte Angaben, die als Bestätigung dieser Beobachtungen dienen können, demgegenüber aber finden sich sehr viel

mehr Hinweise darauf, daß die wandernden Falter von ganz normaler Größe gewesen seien. Tatsächlich findet sich in der ganzen reichen Literatur über Schmetterlingswanderungen keine einzige Angabe, die mit Sicherheit die Tatsache bestätigt, daß einem vollständigen Kahlfraß der Raupen eine Wanderung der frisch geschlüpften Imagines gefolgt sei. Eine Angabe dieser Art würde wenigstens von teleologischem Standpunkt aus den Zweck der Wanderung in einem Suchen nach Eiablageplätzen und geeigneten Futterquellen für die Nachkommenschaft zu sehen erlauben.

So ist es also auch für Schmetterlinge (abgesehen von Raupen) nicht möglich, die Wanderungen in irgendeinem Sinne auf Nahrungsmangel zu beziehen. Es läßt sich nur die allgemeine Feststellung machen, daß in bestimmten Fällen von außergewöhnlicher Massenvermehrung schließlich bei Fehlen von Wanderungen Futtermangel für die kommende Generation eintreten könnte.

d) *Käfer*. Die meisten Käfer, von denen Wanderungen bekannt sind, haben eine derartige Ernährungsweise, daß Futtermangel gar nicht als Ursache einer Wanderung in Betracht kommen kann. Die Flüge der Coccinelliden ins Gebirge sind gerade vielfach in völlig nahrungsarme Gegenden gerichtet. Im Gebiete der Verbreitung der Koloradokäfer ist die Nahrung (Kartoffel) so massenhaft vorhanden, daß dieser Gesichtspunkt kaum in Betracht zu ziehen ist. Nur ganz vereinzelt werden Käferwanderungen auf die Nahrung bezogen. So soll *Calosoma sycophanta* 1924 über Berlin in Richtung auf von der Forleule befallene Gebiete geflogen sein (S. 138). Als Grund der Wanderung einer an der Goldküste lebenden Hispine wird Nahrungsmangel infolge Übervölkerung angegeben (vgl. S. 145).

e) *Rhynchoten*. Die Wanderungen der Aphiden können mit großer Sicherheit auf die Nahrungsverhältnisse bezogen werden. Denn die Entwicklung der geflügelten Emigrans erfolgt immer im Zusammenhang mit einer Verschlechterung der Ernährungsbedingungen auf der Wirtspflanze. Es handelt sich hier nicht um ein Knappwerden des Futters, sondern um eine jahreszeitlich bedingte qualitative Veränderung, z. B. Welken durch Frost oder Trockenheit. MORDWILKO (1907, 1909) bringt hierüber eine Reihe teilweise auch durch Experimente gestützte Beispiele. Die Wanderung der Getreidewanze *Eurygaster integriceps* aus den Gebirgen in die Ebene von Kilikien steht möglicherweise im Zusammenhang mit der Nahrungssuche.

f) *Dipteren*. Die spärlichen Nachrichten von Wanderungen können in keinem Falle in Beziehung zur Nahrung gebracht werden.

g) *Hymenopteren*. Nach BISCHOFF wandern tropische *Apis*-Arten als ganzes Volk, wenn die Trachtverhältnisse ungünstig werden. Die Beutzüge der Treiberameisen können hier nicht in Betracht gezogen werden, da es sich nicht um echte Wanderungen handelt.

Überblicken wir nun die Beziehungen, die zwischen Insektenwanderungen und Nahrungsverhältnissen herrschen, so ergibt sich ein sehr wenig positives Resultat:

1. Als Folge eines aktuellen Nahrungsmangels kann die Wanderung höchstens bei Schmetterlingsraupen, Aphiden, und tropischen Bienen aufgefaßt werden, also nicht bei den typischen Wanderern unter den Heuschrecken, Libellen und Schmetterlingen.

2. Ein vorbeugendes Mittel gegenüber eventuell zu erwartendem Nahrungsmangel kann die Wanderung bei Heuschrecken und Schmetterlingsraupen (*Heliophila*) darstellen.

3. Der Aufsuchung der geeigneten Futterpflanzen für die Nachkommenschaft kann die Wanderung vielleicht bei Schmetterlingen (keinerlei positive Beobachtungen) und sicher bei Aphiden dienen.

Als Erklärungsmöglichkeiten für Insektenwanderungen sind die drei hier dargestellten Beziehungen zwischen Wanderung und Nahrungsverhältnissen von verschiedener Art und ungleichem Wert. Als direkt auslösender Faktor einer Wanderung kann nur der Hunger, also der aktuelle Nahrungsmangel, in Betracht kommen und es ist gezeigt worden, daß für die typischen Insektenwanderungen dieser Fall bestimmt nicht zutrifft. Ein in Zukunft bevorstehender Nahrungsmangel kann unmöglich als auslösender Reiz für eine Wanderung in Betracht kommen, da er ja zu Beginn der Wanderung noch nicht wirksam ist. Dagegen ist es in manchen Fällen wahrscheinlich, daß eine andere, dem bevorstehenden Nahrungsmangel vorhergehende Erscheinung, nämlich die Massenentwicklung die Wanderung auslöst. Der Nahrungsmangel kann dann nur ganz indirekt kausal mit der Wanderung verknüpft werden, nämlich auf dem Wege der Vorstellung, daß die phylogenetische Entstehung des Wanderinstinktes bei Massenvermehrung ihre Wurzel in dem bevorstehenden Nahrungsmangel besitzt. Jedenfalls ist diese Ableitung so spekulativ und indirekt, daß sie hier nicht weiter verfolgt werden soll. Über den Faktor der Massenvermehrung als auslösender Reiz einer Wanderung siehe später ausführlich S. 188. Der sehr wenig bewiesene Zusammenhang von Wanderung und Aufsuchen der Futterpflanzen für die nächste Generation fällt unter die allgemeine Beziehung: Wanderung und sexuelles Leben in weitestem Sinne, die im nächsten Kapitel ausführlich dargestellt werden soll. Der Gesichtspunkt des Nahrungsmangels kann ebenfalls hier nur in sehr indirektem Sinne als Erklärung von Wanderungen angewendet werden.

Wenn wir von Aphiden absehen, so kann als Resultat dieser Ausführungen allgemein festgestellt werden, daß nur mit sehr geringer Wahrscheinlichkeit und in wenigen Fällen kausale Beziehungen zwischen Nahrungsmangel und Wanderung bei Insekten bestehen. Vor allen Dingen bei den wichtigsten Wanderern, den Heuschrecken, Libellen und Schmetterlingen (Imagines) spielt der allgemeine Faktor Nahrung wahrscheinlich keinerlei Rolle bei der Entstehung der Wanderungen.

3. Wanderung und Fortpflanzung.

Es liegen eine Reihe Beobachtungen vor, aus denen versucht wird, die Insektenwanderungen in einen kausalen Zusammenhang mit bestimmten Erscheinungen der Fortpflanzung zu bringen und sie auf diesem Wege zu erklären. Zwei Gruppen von Theorien lassen sich unterscheiden:

1. Die Wanderungen stehen in irgendeinem Zusammenhang mit der Reifung der Geschlechtsprodukte oder der Kopula und sind infolgedessen bei Imagines eingeschaltet zwischen Schlüpfen und Eiablage.

2. Die Wanderungen haben den Zweck der Aufsuchung geeigneter Eiablageplätze.

a) Wanderung und sexuelle Reife.

Den Ausgangspunkt der Überlegungen auf diesem Gebiete bildet die Erscheinung der „Hochzeitsflüge“. Bei einer großen Reihe von Insektengruppen wie Bienen, Wespen, Ameisen, Termiten, Chironomiden, Ephemeriden, Phyrnganeiden geht der Vereinigung der Geschlechter ein allgemeiner Flug in Schwärmen voraus. Diese Erscheinung wird sicherlich durch einen inneren Faktor im Zusammenhang mit der sexuellen Reifung ausgelöst und hat offenbar den Zweck, das gegenseitige Finden der Geschlechter zu ermöglichen. Nach der Auffassung mehrerer Autoren soll nun in manchen Insektenordnungen die Wanderung ein dem Schwärmen analoger Vorgang sein (wobei das *tertium comparationis* in der Flugperiode liegt) und ebenfalls kausal mit der sexuellen Reifung zusammenhängen.

Für Heuschrecken verfißt namentlich UVAROV (1928) mit großem Nachdruck diese Theorie. „There can be no doubt that the migration flight is intimately connected with the process of development of the genital products. An internal stimulus for the flight during the maturation of genital products is present in other insects, such as termites and ants, in which so-called nuptial flight precedes copulation; this is exactly what happens in locusts. In the case of the latter this nuptial flight acquires a special regularity and length owing to the gregariousness that makes it practically impossible for a swarm in flight to stop so long as the conditions are favourable.“ Am offensichtlichsten erscheint der Zusammenhang von Wanderung und sexueller Reifung nach der Phasentheorie (S. 38). Der wesentliche Unterschied zwischen der Wanderform und der Solitärform besteht darin, daß bei der ersteren im imaginalen Stadium eine Diapause in der Entwicklung der Geschlechtsprodukte eingeschaltet ist und die Wanderung im Zusammenhang mit dieser Diapause steht, während bei letzterer die sexuelle Entwicklung ohne Diapause und Wanderung vor sich geht. Von rein physiologischem Standpunkte aus wird der direkte Zusammenhang von Flug und Reifung der Geschlechtsprodukte so erklärt, daß infolge des erhöhten Stoffwechsels und der damit ver-

bundenen Erhöhung der Körpertemperatur eine Beschleunigung der sexuellen Reifung eingeleitet wird. So verlockend auch die Ausführungen UVAROVs klingen mögen, so muß hier doch betont werden, daß es sich um eine unbewiesene Theorie handelt. Bereits früher (S. 47) ist darauf hingewiesen worden, daß es nicht möglich ist, ganz allgemein große weittragende Flüge auf einen bestimmten Zustand der Geschlechtsorgane zu beziehen. Offenbar können sie ebenso unmittelbar nach dem Schlüpfen bei völlig unentwickelten Geschlechtsprodukten stattfinden, wie auch unmittelbar vor der Eiablage. Auch nach der Eiablage kommt die Wanderung nicht zum Stillstand, wie z. B. in Palästina und Syrien 1928 festgestellt werden konnte. Da die Frequenz der Flügelschläge verhältnismäßig gering ist und die Flüge meist *mit* dem Winde vor sich gehen, ist es unwahrscheinlich, daß eine merkliche Erhöhung der Körpertemperatur dabei eintritt. Der wesentlichste Einwand gegen die Theorie UVAROVs ist jedoch, daß sie keinesfalls auf die Wanderung der Heuschreckenlarven angewendet werden kann. Die Wanderungen der Larven und Imagines zeigen aber so weitgehend übereinstimmende Züge, daß es nicht angeht, sie auf verschiedene Ursachen zurückzuführen.

Für Schmetterlinge hat vor allem PIEPERS (1891 u. 1897) einen Zusammenhang von Wanderung und Sexualentwicklung angenommen, in enger Analogie zu den oben erwähnten Hochzeitsflügen. Jeder frisch geschlüpfte Falter soll sich auf die Wanderung begeben, die erst mit der Kopula abschließt (vgl. auch S. 166). POULTON (1929) versucht die Wanderungen der Schmetterlinge in enger Anlehnung an die UVAROVsche Phasentheorie zu erklären. In manchen Fällen wurde eine Eiablage wandernder Falter festgestellt, so bei MANDERS (1904) in Ceylon an *Catopsilia pyranthe* oder bei WICKWAR (1906), der betont, daß *C. pyranthe* am Ende der Wanderung in Ceylon mit der Eiablage begann. Über den tatsächlichen Zustand der Reifung bei wandernden Schmetterlingen existieren sehr wenige Angaben, meist nach Untersuchungen von WILLIAMS in Ostafrika:

Art	Datum	Ort	Material	Feststellung
<i>Belenois severina</i>	Juli 1928	Amani ¹		Eier entwickelt
<i>Belenois mesentina</i>	Febr. 1926	Nairobi ²	52 ♀ ♀	Eier entwickelt
			5 ♀ ♀	Eier halbentwickelt
			5 ♀ ♀	Ovarien leer
	Febr. 1929	Amani ¹	3 ♀ ♀	Ovarien entwickelt
	März 1929	Amani ¹	3 ♀ ♀	Ovarien entwickelt
<i>Terias senegalensis</i>	Jan. 1929	Amani ¹	2 ♀ ♀	Ovarien unentwickelt
<i>Pyrameis cardui</i>	Juni 1879	Württemb. ³		Reife Eier
	April 1925	Ägypten ¹		Ovarien unentwickelt
<i>Libythea bachmanni</i>	Sept. 1921	Texas ⁴		Reife Eier
<i>Andronymus neander</i>	März 1928	Amani ¹	2 ♀ ♀	Ovarien unentwickelt

Autor: ¹WILLIAMS, ²KIRKPATRIK, ³EIMER, ⁴GABLE.

Am deutlichsten zeigt eine Entwicklung der Ovarien während der Dauer der Wanderung eine Untersuchung von WILLIAMS an *Catopsilia florella* in Amani, die im Januar-Februar 1929 ganz unentwickelte Ovarien besaß, im März halbentwickelte und im April fast vollentwickelte. So wichtig diese Untersuchungen auch sind, so können doch heute noch keine allgemeinen Schlüsse aus ihnen abgeleitet werden. Für den Distelfalter scheint festzustehen, daß die Wanderung in Nordafrika mit ganz unentwickelten Geschlechtsdrüsen beginnen kann.

Libellula quadrimaculata wandert unmittelbar nach dem Schlüpfen, also in einem Zustand, in dem die Sexualprodukte noch ganz unentwickelt sind. Da die Wanderung im allgemeinen nur wenige Stunden oder Tage andauert, ist es sehr unwahrscheinlich, daß sie in irgendeinem Zusammenhang mit der sexuellen Reifung steht.

Von Hemipteren, Dipteren und Coleopteren sind keine Beobachtungen bekannt, die auf einen Zusammenhang von Wanderung und Entwicklung der Geschlechtsprodukte hinweisen. Hier ist noch die mehrmals gemeldete Beobachtung zu erwähnen, daß ein Wanderzug von Schmetterlingen (Beispiele bei WILLIAMS (1930c S. 344) oder Libellen¹ nur aus Männchen oder nur aus Weibchen bestanden haben soll. Die Richtigkeit dieser Behauptungen vorausgesetzt, und mit der Annahme, daß es sich jeweils um unbefruchtete Weibchen gehandelt hat, würden diese Tatsachen einen sehr scharfen Beweis gegen die Theorien, die in diesem Abschnitt dargestellt sind, enthalten. Denn schließlich erfüllt sich der angenommene Zweck der Wanderung nur mit der Eiablage, und eine solche kann entweder gar nicht oder nicht mit dem Erfolg der Fortpflanzung stattfinden, wenn ein Zug nur von Männchen oder unbefruchteten Weibchen gebildet wird. Es besteht nun aber Grund für die Annahme, daß die oben erwähnten Angaben über die Zusammensetzung der Züge nicht zuverlässig sind. Es handelt sich entweder um Beobachtungen an fliegenden Tieren, die sehr leicht zu Täuschungen führen können, oder um das Herausfangen einer Anzahl Insekten aus einem Schwarm, wobei aus verschiedenen Gründen in einem Zuge eine örtliche Sonderung der Geschlechter eintreten kann. Nur in einem einzigen Fall stimmt die Angabe mit absoluter Sicherheit, nämlich bei dem von GAETKE beobachteten Flug von *Hibernia defoliaria* und *aurantiaria* über Helgoland. Die Weibchen der beiden Arten haben reduzierte Flügel, so daß der Zug nur aus Männchen bestanden haben kann.

b) Wanderung als Suche nach Eiablageplätzen.

Man hat mehrfach versucht, die Wanderung als eine Suche nach geeigneten Eiablageplätzen zu erklären. Diese Erklärung kann nur für solche Fälle gelten, in denen aus irgendeinem Grunde an den Ausgangs-

¹ WEIDINGER (1881) nur ♂♂, ALTUM (1862) nur ♂♂.

punkten der Wanderung schlechte Bedingungen für die Eiablage herrschen.

TUTT vertritt die Auffassung, daß bei heißem, trockenem Wetter infolge Austrocknung von Tümpeln Libellen gezwungen seien, sich neue Eiablageplätze zu suchen. Ein von KLUNZINGER in der Wüste von Ägypten beobachteter Flug von Libellen wird ebenfalls so erklärt (EIMER 1880). Ebenso führt EIMER (1881) einen im Herbst im Engadin verfolgten Libellenflug nach dem Süden darauf zurück, daß die Insekten mit dem Herannahen des Winters zum Zweck der Eiablage südliche Gegenden aufsuchten. Es ist bereits mehrfach dargelegt worden, daß dieser Zug sich auf anderem Wege ganz zwanglos erklären läßt (S. 159). Tatsächlich gibt es keine Angabe, wonach ein Libellenzug auf einen Mangel an Brutplätzen zurückgeführt werden kann.

Notonecta irrorata soll den Winter in tiefem Wasser verbringen und im Sommer, offenbar zum Zwecke der Eiablage, in seichte Tümpel wandern (HUNGERFORD 1919, vgl. S. 151). *Aedes*-Arten (Culiciden), die im Brakwasser brüten und von den Salzsümpfen an der amerikanischen Ostküste aus mit dem Winde landeinwärts wandern, sollen nach SMITH (1903) und HOWARD (1912) zur Eiablage an die Küste zurückwandern. Damit sind bereits sämtliche positiven Angaben, die eine Wanderung auf die Suche nach Eiablageplätzen zurückführen, erschöpft.

Demgegenüber läßt sich ganz allgemein für Heuschrecken und Schmetterlinge aussagen, daß die Wanderungen sicher nichts mit der Eiablage zu tun hat. Bei Wanderungen innerhalb der Tropen, z. B. in Ceylon, Mittelamerika usw., finden vielfach die Flüge innerhalb eines Areales statt, in dem an jedem Punkte die gleichen günstigen Verhältnisse für die Eiablage herrschen, und auch überall dieselben klimatischen Bedingungen. Vielfach verlassen die Insekten die geeigneten Brutplätze, an denen sie selbst geschlüpft sind, woraus ohne weiteres hervorgeht, daß eine Suche nach Eiablageplätzen überflüssig ist. Heuschrecken überfliegen oft auf ihrem Zuge Orte, die zur Eiablage sehr günstig wären, um dann vielleicht an ganz ungeeigneten Plätzen zu brüten. Auch von Schmetterlingen wird ähnliches berichtet. Libellen überfliegen vielfach auf ihren Wanderungen Wasseransammlungen, ohne sie zu beachten. Die nordwärts gerichteten Züge der Felsengebirgsheuschrecke *Melanoplus spretus* werden von RILEY (1878) als Rückflüge zu den Dauerbrutstätten in den Rocky Mountains aufgefaßt. Diese Meinung ist jedoch völlig unbegründet, wie bereits an verschiedenen Stellen (S. 30) ausgeführt wurde.

Überblicken wir nun noch einmal alle Versuche, die gemacht wurden, um einen kausalen Zusammenhang zwischen Wanderung und Fortpflanzung zu finden, so erscheint ein im wesentlichen negatives Resultat. Eine Analogie mit den Hochzeitsflügen vieler Insektengruppen konnte nirgends nachgewiesen werden. Für Heuschrecken und Libellen ist nach unserem heutigen Wissen ein derartiger Zusammenhang zum mindestens unwahrschein-

lich, während bei Schmetterlingen das vorhandene Material noch keine Stellungnahme gestattet. Als Suche nach Eiablageplätzen, also als Brutpflegeinstinkt, kann die Wanderung nur in vereinzelt unsicheren Fällen aufgefaßt werden, während für Heuschrecken, Libellen und Schmetterlinge keinerlei Hinweise auf einen solchen Zusammenhang bestehen.

IV. Über Instinkte bzw. psychologische Faktoren, die an den Insektenwanderungen beteiligt sind.

Eine Analyse der auslösenden Ursachen einer Insektenwanderung, sowie die Beobachtung des Verhaltens der Insekten während der Wanderung führt zu der Erkenntnis, daß rein *psychologisch* deutbare Vorgänge eine große Rolle hierbei spielen. Den Ausgangspunkt der Untersuchungen bildet die Wahrscheinlichkeit (die allerdings erst bewiesen werden muß), daß die Wanderungen vornehmlich in dichten Verbänden (Schwärmen) erfolgen. Hieraus ergeben sich Hinweise auf die Möglichkeit eines kausalen Zusammenhanges zwischen Massenansammlung und Wanderung. Bei einer Untersuchung des Verhaltens der Insekten während der Wanderung stellt sich heraus, daß hierbei bestimmte soziale Instinkte wirksam sind, nämlich ein Aggregationsinstinkt und ein Imitationsinstinkt. Endlich ist dann noch zu untersuchen, ob unabhängig von allen anderen Faktoren noch ein besonderer Wanderinstinkt nachgewiesen werden kann. Eine Untersuchung der hier aufgerollten Fragen ist bisher nur einmal im Zusammenhang erfolgt, nämlich an den wandernden Larven der Wanderheuschrecke *Schistocerca gregaria* (FRAENKEL 1929). Eine ausführliche Darstellung der Verhältnisse bei den Heuschrecken findet sich auf S. 41—44 dieser Arbeit.

1. Massenansammlung und Wanderung.

Vor allem ist hier die Frage zu klären, ob denn der vielfach beobachtete Zusammenhang zwischen Massenansammlung und Wanderung tatsächlich kausaler Natur ist. Es könnte so sein, daß die betreffenden Insektenarten immer wandern; aber nur dann, wenn sie in größerem Verbände ziehen, wird die Wanderung bemerkt. Eine solche Auffassung ist für Schmetterlinge namentlich von PIEPERS vertreten worden (vgl. S. 166): Jeder Falter wandert zwischen Schlüpfen und Kopula, aber nur in seltenen Fällen, wenn durch besondere Umstände viele Falter auf engem Raum zusammenkommen, wird der Flug beobachtet.

Eine Entscheidung dieser Frage ließ sich nun sehr klar an der Wanderheuschrecke finden. Hier konnte mit Sicherheit nachgewiesen werden, daß die Tiere nur in Schwärmen wandern, aber nicht einzeln. Das Beweismaterial ist ausführlich auf S. 37 dargestellt, worauf hier verwiesen werden soll. Die kausale Verknüpfung von Massenvermehrung und Wanderung wird in gewissem Maße hergestellt durch die UVAROVschen

Phasentheorie (S. 38). Eine Wanderheuschrecke erscheint in zwei „Phasen“, bei Massenentwicklung tritt die Wanderphase auf, sonst bildet sich die Solitärphase aus. Beide Phasen sind morphologisch, und vor allem im biologischen Verhalten unterscheidbar. Die Entwicklung der Wanderform bei Massenaufreten ist vorläufig noch ein unerklärter, rätselhafter Vorgang. Es kann sich um einen Raum-Massen-Faktor eines gegenseitigen Einflusses der Tiere aufeinander handeln. Vielleicht liegt die Lösung aber darin, daß diejenigen noch unbekanntem klimatischen Faktoren, die eine Massenvermehrung einleiten, auch die Ausbildung der Wanderphase bestimmen. Diese Möglichkeit erscheint mir wahrscheinlich, denn die Entscheidung über die Ausbildung der Phase soll schon unmittelbar beim Schlüpfen aus dem Ei festgelegt sein. Ist es also noch zweifelhaft, ob bei der Ausbildung der Phase ein psychologischer Faktor eine Rolle spielt, so ist dies ganz unzweifelhaft der Fall bei dem Zusammenhang von Wanderung und Massenvermehrung. Denn das Wandern ist nicht von vornherein eine biologische Eigenschaft der Wanderphase, wie man vermuten könnte. Vielmehr kann durch eine Reihe Tatsachen, die auf S. 37 aufgeführt sind, bewiesen werden, daß auch das der Wanderphase angehörige Tier nur in Massen wandert, aber nicht isoliert. Für die Auslösung der Wanderung bei den Heuschrecken spielt also ein psychologisch wirkender Massenfaktor eine große Rolle.

Für Schmetterlinge kann vorläufig eine ähnliche Ableitung eines psychologisch aufzufassenden Zusammenhanges zwischen Massenvermehrung und Wanderung noch nicht durchgeführt werden, wenn auch eine Vermutung hierauf sehr nahe liegt. Zunächst kennen wir Falter, die einzeln wandern, nämlich Sphingiden. Dann kann aus dem gelegentlichen Auftreten einzelner Falter fern vom eigentlichen Verbreitungsgebiet, also z. B. von *Pyrameis cardui* in England oder auf dem Mittelmeere, vermutet werden, daß diese Falter nicht nur in Schwärmen wandern. Doch ist im einzelnen Falle hier ganz unsicher, ob es sich dabei um aktive Wanderung oder passives Verschlagensein handelt, während bei einem wandernden Schwarm ohne weiteres der aktive Charakter eines Fluges festgestellt werden kann. So können also die früher angeführten Vermutungen PIEPERS (S. 166), der bestreitet, daß Schmetterlinge *nur* in Schwärmen wandern, nicht widerlegt werden. Jedoch sind sehr viele Wanderungen von Faltern in Schwärmen bekannt, während es für das regelmäßige Vorkommen von aktiven Wanderungen weniger Tiere kaum Hinweise gibt. Bei dem sehr regen Interesse für Schmetterlingsforschung in Laienkreisen ist es sehr unwahrscheinlich, daß die Erscheinung der Einzelwanderung bei den bekannten Massenwanderern der Aufmerksamkeit entgangen wäre. Deshalb sprechen sehr viel Wahrscheinlichkeitsgründe dafür, daß bei Schmetterlingen ähnliche kausale Beziehungen zwischen Massenaufreten und Wanderung existieren wie bei Heuschrecken.

Für Libellen ist die Frage, ob die Tiere nur in Massen wandern, noch niemals behandelt worden. Auch hier besteht die Möglichkeit, daß die Wanderungen einzelner Tiere unbemerkt bleiben und es gibt in der Tat Beispiele von Einzelwanderungen. So sollen die Flüge von *L. quadrimaculata* nach Helgoland einzeln ausgeführt werden (S. 58). Doch existieren auch für Libellen Hinweise auf einen kausalen Zusammenhang von Massenvermehrung und Wanderung:

1. *Libellula quadrimaculata* wandert stets bei besonderen klimatischen Bedingungen, die gleichzeitiges Schlüpfen vieler Tiere veranlassen (vgl. S. 68).

2. Der Flug der wandernden Tiere unterscheidet sich von dem der nicht wandernden in vielen Eigenschaften, so daß es unwahrscheinlich ist, daß Wanderungen weniger Individuen unbemerkt bleiben würden (vgl. S. 49).

2. Der Aggregationsinstinkt bei den Wanderern.

Bisher wurde die Massenansammlung als ein gegebener Faktor aufgefaßt, der einen bestimmten Einfluß auf die Entstehung einer Wanderung hat. Es erhebt sich nun die Frage, auf welche Weise die Massenansammlungen zustandekommen, und wie es zu erklären ist, daß die Schwärme wochen- und selbst monatelang erhalten bleiben. Wenn tatsächlich die Wanderung nur von Schwärmen ausgeführt wird, dann ist zu erwarten, daß die Schwarmbildung kein zufälliger Vorgang ist, sondern eine aktive Reaktion. Tatsächlich läßt sich bei wandernden Insekten in vielen Situationen das Wirken eines Aggregationsinstinktes erkennen.

Für Heuschrecken ist auf S. 14 ausführlich ausgeführt, daß mehrmals im Tage, bei den Morgen- und Abendansammlungen, beim gemeinsamen Übernachten, die Tiere in engste Fühlung zu einander treten. Aufeinander treffende Züge von Larven und Imagines vereinigen sich und wandern zusammen.

Von *Danais plexippus* wird berichtet, daß im Herbst im Norden sich die Falter vor Beginn der Wanderung an bestimmten Orten sammeln und von dort zusammen abfliegen (S. 93).

Die zahlreichen Berichte über das Auftreten von Coccinelliden in dicken Klumpen in ihren Winterquartieren zeigen deutlich, daß bei diesen Käfern ein Zusammenschartrieb wirksam ist.

Das Schwarmphänomen bei Ameisen, Termiten, Chironomiden, Phryganeiden, Ephemeriden usw., das viele gemeinsame Züge mit den Wanderschwärmen aufweist, kann ebenfalls nur unter Zuhilfenahme eines Aggregationsinstinktes begriffen werden.

Endlich ist in dem Begriff des Wanderzuges bei Heuschrecken, Schmetterlingen und Libellen die Vorstellung von einem mehr oder weniger kompakten geschlossenen Verband enthalten. Die Tatsache, daß die Tiere sich nicht innerhalb kürzester Zeit zerstreuen, sondern im Schwarm

zusammenbleiben, verlangt die Annahme eines besonderen Aggregationsinstinktes. Besonders klar und offensichtlich ist dies in solchen Fällen, in denen ein Wanderzug eine ausgesprochene Form besitzt. So soll *Pyra-meis cardui* einmal in einem 10 Fuß breiten Band mehrere Stunden lang gewandert sein (HUBER 1826). *Libellula quadrimaculata* flog nach HAGEN (1861) dichtgedrängt in einem 60 Fuß breiten und 10 Fuß hohen Band. Die Schmetterlinge wanderten nach GOELDI auf dem Rio Capim in einem schmalen, scharf konturierten Band, das man sogar photographisch festhalten konnte. Es existieren zahlreiche Angaben über Libellen, Heuschrecken und Schmetterlinge, die in so dichtem Zuge flogen, daß die Sonne verfinstert wurde, Automobile zum Stehen gebracht wurden oder der Beobachter in ein Haus flüchten mußte. In allen diesen Fällen, aber auch in den viel zahlreicheren, in denen die Zugsdichten geringer waren, kann das Erhaltenbleiben der Schwärme über beträchtliche Zeitperioden nur durch das Wirken eines Aggregationsinstinktes erklärt werden.

3. Der Imitationsinstinkt.

Die Beobachtung der Heuschreckenzüge hat ergeben, daß zahlreiche Reaktionen auf das Wirken eines Imitationsinstinktes hinweisen (ausführliche Darstellung S. 43).

Ganz allgemein handelt es sich darum, daß unter Umständen die besondere Reaktion eines Individuums andere veranlaßt, dieselbe Reaktion auszuführen, ohne Rezeption des Reizes, der die erste Reaktion ausgelöst hat. Am deutlichsten zeigt sich dies in dem oft beobachteten Fall, daß einige auffliegende Heuschrecken einen ganzen Schwarm zum Auffliegen veranlassen. SAJÓ spricht von der „suggestiven Kraft“, welche die Tiere gegenseitig ausüben.

Ein Imitationsinstinkt spielt wahrscheinlich bei allen Insektenwanderungen eine große Rolle. Besonders offenbar ist sein Wirken in den zahlreichen Fällen von gemischten Wanderungen. Ein sehr großer Teil der Schmetterlinge, die jemals wandernd beobachtet wurden, wandert niemals aktiv allein, sondern immer in kleiner Zahl untergestreut unter die eigentlichen Wanderer. So sind von Ceylon etwa 69 Schmetterlingsarten als wandernd beschrieben, von denen aber nur etwa 12 primäre Wanderer sind. An allen aus vielen Arten zusammengesetzten Wanderungen, so in Argentinien (S. 125), Südindien (S. 118), Ostafrika (S. 113) nehmen solche „secondary or imitative migrants“ (WILLIAMS) teil. FEDERLEY (1908) konstatierte, daß in einem Wanderzug von *L. quadrimaculata* in Finnland auch einzelne *Libellula flaveola* und *Aeschna*-Individuen als Mitzügler festgestellt wurden. Besonders auffallend sind in dieser Beziehung die zahlreichen Beobachtungen von Insektenzügen, die aus Vertretern verschiedener Insektenordnungen zusammengesetzt waren (vgl. S. 155). Unter den vielen Arten, die nach SHANNON an den Wanderungen an der amerikanischen Ostküste teilgenommen haben, sind von einem großen

Teil sonst keine Wanderungen bekannt (S. 156). Gerade die Tatsache, daß manche Arten nur als Begleiter mitwandern, offenbar durch eine von den Wanderern ausgehende „suggestive Kraft“ (SAJÓ) veranlaßt, zeigt, daß die imitativen Beziehungen der Tiere untereinander bei den Wanderungen eine große Rolle spielen.

4. Der Wanderinstinkt.

Alein aus den Tatsachen der Aggregation und Imitation läßt sich das Wandern selbst noch nicht erklären. Es ist auch nicht als eine Taxie zu verstehen (vgl. S. 44). Wie bereits früher ausgeführt ist, besteht auch kein direkter Zusammenhang zur Nahrungssuche. So bleibt nichts anderes übrig, als das Wandern selbst als einen besonderen Instinkt aufzufassen, der bei bestimmten Arten unter bestimmten äußeren und inneren Bedingungen ausgelöst wird.

V. Der Einfluß klimatischer Bedingungen auf Entstehung der Insektenwanderungen.

In einem früheren Kapitel ist bereits die Frage behandelt, ob die Insektenwanderungen als jahreszeitliche Züge im Sinne des Vogelzuges aufgefaßt werden können (S. 174). Wenn sich hierbei auch im ganzen ein negatives Resultat ergab, so waren doch eine Reihe Fälle aufzuzählen, in denen die Wanderungen streng an bestimmte Jahreszeiten gebunden waren. Über die dort angeführten Beispiele hinaus (die ja unter dem Gesichtspunkt einer Analogie zum Vogelzug ausgesucht waren) wäre es leicht, weiteres Material anzuführen, das einen klaren Zusammenhang zwischen Wanderung und Jahreszeit zeigt. Auch in den Tropen wandern Insekten nicht kontinuierlich das ganze Jahr hindurch, sondern ebenfalls in bestimmten Perioden, die mit großer Wahrscheinlichkeit mit regelmäßigen jahreszeitlichen Klimaschwankungen zusammenhängen, z. B. den Monsunen, Passatwinden usw. (vgl. z. B. Schmetterlingswanderungen in Ceylon S. 114, Südindien S. 118, Java S. 121, Nigeria S. 114). Nun ist aber die Tatsache, daß Insekten stets in bestimmten Jahreszeiten wandern, kein rätselhaftes Problem, sondern eine Selbstverständlichkeit. Denn das Insektenleben spielt sich fast überall auf der Erde in bestimmten periodischen jahreszeitlichen Zyklen ab, abgesehen von seltenen Ausnahmen, in denen das ganze Jahr hindurch homogene Bedingungen herrschen. Wanderungen treten nur dann ein, wenn die betreffenden Insekten sich in einem bestimmten Entwicklungszustand befinden (z. B. *Libellula quadrimaculata* unmittelbar nach dem Schlüpfen, Heuschreckenlarven während der Larvenzeit), und außerdem mit großer Wahrscheinlichkeit nur dann, wenn eine besonders starke Massenentwicklung vorausgegangen ist. Beide Voraussetzungen werden nun in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle nur zu ganz bestimmten Jahreszeiten erfüllt werden.

Aus diesem Grunde sind Insektenwanderungen mit bestimmten Jahreszeiten notwendig verknüpft.

Aus der Tatsache, daß Insektenwanderungen saisonmäßig stattfinden, kann noch nicht ohne weiteres gefolgert werden, daß klimatische Bedingungen von unmittelbar auslösender Wirkung auf die Entstehung einer Wanderung sind. Es ist auch möglich, daß sie nur die Voraussetzungen dafür schaffen, den erforderlichen physiologischen Zustand, in dem andere Reize das Wandern auslösen. Da ohne Zweifel eine kausale Beziehung zwischen Massenentwicklung und Wanderung besteht, und da die Massenentwicklung unter allen Umständen in erster Linie auf klimatische Bedingungen bezogen werden muß, so dürfte der kausale Zusammenhang in Form folgenden Schemas zu verstehen sein:

Klima ———→ Massenvermehrung ———→ Wanderung

Die Zurückführung des Massenwechsels der Insekten auf klimatische Faktoren ist in den letzten Jahren zu einem zentralen Problem der angewandten Entomologie geworden. An dieser Stelle kann nur ganz allgemein auf dieses wichtige Arbeitsgebiet hingewiesen werden¹. Hier ist ein Weg aufgezeigt, auf dem in vielen Fällen eine kausale Klärung der Beziehungen zwischen Klima und Wanderungen zu erwarten ist.

Es soll nun für bestimmte wichtige Klimafaktoren, vor allem Temperatur und Feuchtigkeit, in zweiter Linie Barometerdruck und elektrischer Zustand der Atmosphäre, untersucht werden, inwieweit ein Zusammenhang zwischen ihnen und Insektenwanderungen herzustellen ist. Hierbei muß man scharf unterscheiden zwischen klimatischen Bedingungen als unmittelbar eine Wanderung auslösenden Faktoren oder Begleitfaktoren, sowie dem Falle, daß das Klima nur mittelbar eine Wirkung auf die Entstehung einer Wanderung auf dem Wege über die Massenvermehrung besitzt.

I. Die Temperatur.

a) als unmittelbar wirkender Faktor.

Bei allen poikilothermen Tieren ist der Zustand der Aktivität in erster Linie abhängig von der Temperatur. Unterhalb einer bestimmten Temperatur findet keinerlei Bewegung mehr statt. Der Flug erfordert in allen Fällen eine verhältnismäßig hohe Temperatur (Umgebungs- und Körpertemperatur stimmt bei Ausschluß strahlender Wärme weitgehend überein). So ist ohne weiteres einzusehen, daß unterhalb einer bestimmten Temperatur keine Wanderung im Fluge mehr erfolgen kann. Z. B.

¹ Literatur z. B. FRIEDERICHS, K., Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbes. der Entomologie, Berlin 1930. — UVAROV, B. P.: Insects and Climate. Trans. Ent. Soc. London 1931, S. 1—232.

fliegt *Schistocerca gregaria* nur oberhalb einer Temperatur von etwa 25°. Auch für am Boden wandernde Tiere gilt die Abhängigkeit von der Temperatur. Die Larven von *Schistocerca gregaria* wandern erst oberhalb einer Temperatur von etwa 28°. Es ist allgemein bekannt, daß Tag-schmetterlinge allgemein nur an sonnigen warmen Tagen fliegen. Irrtümlicherweise schreibt man im allgemeinen den bestimmenden Einfluß dem Licht zu, während sicherlich die Temperatur in erster Linie darüber entscheidet, ob ein Falter fliegt oder nicht.

Aus all diesen Beispielen ergibt sich ohne weiteres die Abhängigkeit der Wanderung von der im Augenblicke herrschenden Temperatur. Da das Maß der Aktivität mit steigender Temperatur (innerhalb bestimmter Grenzen) größer wird, so besteht theoretisch die Möglichkeit, daß Wanderungen nur bei besonders hohen Temperaturen, jedenfalls bei höheren als für das Eintreten des Fluges nötig sind, stattfinden. Jeder, der das reiche Insektenleben in der Luft an heißen Tagen und Abenden, verglichen mit weniger heißen Tagen, beobachtet hat, wird eine solche Beziehung von vornherein als wahrscheinlich annehmen.

Bei Libellen läßt sich mit großer Deutlichkeit nachweisen, daß Wanderungen immer an besonders warmen Tagen stattfinden. Dies ergibt sich ohne weiteres aus der Betrachtung der Kurven auf S. 68—70. Die Wanderung in Finnland am 16. VI. 1906 und 14. und 16. VII. 1907 fanden an ungewöhnlich heißen Tagen statt (Abb. 18) (Mittags 26—27°). Dasselbe gilt für die Flüge über Leningrad am 26. und 27. V. 1914 (Max. 26° und 25°, Abb. 20), über Belgien vom 5. bis 12. VI. 1900 (Max. 26—31°, Abb. 16). Von WILLIAMS (1925a) aus Ägypten beschriebene Libellenwanderungen fanden ebenfalls an besonders heißen Tagen nach plötzlichem Temperaturanstieg statt (bis 32° C.). Möglicherweise hängt die Seltenheit von Libellenwanderungen in Mitteleuropa (bei *L. quadrimaculata*) damit zusammen, daß neben allen anderen Voraussetzungen auch noch besonders hohe Temperaturen herrschen müssen.

Bei Heuschrecken sind anscheinend besonders hohe Temperaturen keine Voraussetzung der Wanderung. Für *Schistocerca* ist erwiesen, daß die Wanderungen der Larven und Imagines nur bei ausnehmend kaltem Wetter eingestellt werden.

Für Schmetterlinge ist bisher die Erforderlichkeit von besonders heißem Wetter für die Wanderung noch nicht nachgewiesen. Vereinzelt finden sich aber in der Literatur Angaben dieser Art. *Agrotis ypsilon* wanderte nach WILLIAMS (1930c) in Ägypten während besonders heißer Tage mit Maximen von 31° (im April!), *Pyrameis cardui* wanderte im April 1925 über Kairo an Tagen, an denen das Thermometer 36—39° erreichte. Derselbe Falter wanderte am 23./24. V. 1931 am Federsee (Württemberg) bei Mittagstemperaturen von ca. 31° (nach Beobachtungen einer Exkursion des Frankfurter Zoologischen Institutes).

b) Die Temperatur als mittelbar wirkender Faktor.

Innerhalb der gemäßigten und subtropischen Gebiete der Erde ist der Massenwechsel der Insekten in verschiedenen Jahren sehr stark von der Temperatur abhängig. Wenn einer Wanderung eine Massenvermehrung vorausgegangen sein muß, dann wird es in sehr vielen Fällen möglich sein, eine solche direkt auf bestimmte Temperaturverhältnisse zu beziehen, die während der Entwicklung der Insekten herrschten. Man wird von vornherein am ehesten geneigt sein, hierbei an sehr konstante Temperaturbedingungen zu denken, die z. B. bei hoher Temperatur eine schnelle Generationenfolge oder unter gewissen Bedingungen eine sehr geringe Mortalität während der Entwicklung bewirkten. Es sind aber in der Literatur keinerlei Angaben vorhanden, aus denen ein solcher Zusammenhang konstruiert werden könnte.

Für den Ausbruch einer Wanderung scheint aber nicht so sehr der Umstand maßgebend zu sein, daß eine Art über einen langen Zeitraum sehr günstige Entwicklungsbedingungen hatte. Vielmehr kommt es anscheinend darauf an, daß in einem Augenblick gleichzeitig auf engem Raume eine sehr große Anzahl von Individuen dasjenige Entwicklungsstadium erreicht, in dem dann durch andere auslösende Faktoren die Wanderung eintritt. Ein solcher Fall ist gegeben, wenn durch ungünstige Bedingungen eine Zeitlang die Entwicklung verzögert wird und dann durch plötzlich eintretende sehr günstige Verhältnisse gleichzeitig eine sehr große Individuenzahl zum Schlüpfen kommt.

Derartige Temperaturverhältnisse sind für den Eintritt der Wanderungen von *Libellula quadrimaculata* maßgebend. Wie auf S. 68 ausführlich nachgewiesen wurde, kann man die meisten Wanderungen dieser Art auf folgende Temperaturkonstellation beziehen: Durch langandauernde Kälte im Frühjahr, namentlich im April und Mai, wird die Metamorphose der Larven zur Imago verhindert. Nach einigen sehr warmen Tagen erfolgt das Schlüpfen dieser Tiere, das sich sonst über einen größeren Zeitraum verteilt hätte, sehr weitgehend gleichzeitig. Die Massenansammlung frisch geschlüpfter Imagines auf engem Raum sowie gleichzeitig herrschende große Hitze sind die Voraussetzungen für den Eintritt der Wanderungen.

Aus dem weiten Gebiete der Schmetterlingswanderungen ist mir kein einziger Fall bekannt, in dem eine Wanderung auf besondere Temperaturverhältnisse bezogen werden kann, die während der Entwicklung der Falter herrschten. Jedoch soll hier darauf hingewiesen werden, daß im Frühling 1879, als der berühmte Zug des Distelfalters durch Europa begann, Temperaturverhältnisse herrschten, welche unmittelbar mit denen, die für die Wanderung von *L. quadrimaculata* charakteristisch sind, verglichen werden können. April und Mai waren in ganz Europa ungewöhnlich kalt gewesen. Die Junitemperatur entsprach dem Durchschnitt, wie

aus folgender Tabelle hervorgeht (die eingeklammerten Zahlen bezeichnen den Durchschnitt):

	April	Mai	Juni
Mailand	10,8° (12,9°)	13,5° (17,6°)	22,7° (21,6°)
Paris	7,8° (9,6°)	10,0° (13,4°)	15,8° (16,5°)
Karlsruhe	8,1° (9,6°)	11,4° (13,9°)	17,7° (17,5°)

In Paris, Marseille und Mailand war der Mai 1879 der weitaus kälteste in einer Periode von 60 Jahren.

Es ist also möglich, daß durch das kalte Wetter im Mai das Schlüpfen der Imagines hinausgeschoben wurde und dann mit dem Beginn von Warmwetter im Juni plötzlich gleichzeitig in großen Massen einsetzte. Möglicherweise liegt aber hier nur ein zufälliges Zusammentreffen von Wanderung und besonderen Klimaverhältnissen vor, die in keinerlei kausalem Zusammenhang zueinander zu stehen brauchen.

2. Feuchtigkeit und Trockenheit.

Innerhalb der Tropen herrschen in vielen Gebieten der Erde das ganze Jahr hindurch sehr konstante Temperaturverhältnisse. In Ceylon z. B. schwanken die Monatsmittel zwischen den Extremen von 26° und 28° (Colombo). Dagegen sind die Feuchtigkeitsverhältnisse in verschiedenen Jahreszeiten (Regenzeiten!) und in verschiedenen Jahren sehr wechselnd. Hieraus ist ohne weiteres zu entnehmen, daß für den Eintritt von Insektenwanderungen die Feuchtigkeit eine wesentlich größere Rolle spielt als die Temperatur, im Gegensatz zu den gemäßigten Zonen. Die Beziehung zwischen Feuchtigkeit und Wanderung ist wohl stets auf dem Wege über die Massenentwicklung zu verstehen. Es ist kein Fall bekannt, in dem unmittelbar Regen oder Trockenheit eine Wanderung ausgelöst hat.

Besonders auffallend ist der enge Zusammenhang von Schmetterlingswanderungen mit den Regenzeiten in den Monsunländern, in denen ja in verschiedenen Jahreszeiten Regen- und Trockenperioden sehr scharf voneinander getrennt sind. So fällt die Periode der Wanderungen von Oktober bis Dezember in Ceylon und Südindien genau zusammen mit der Regenzeit des NO-Monsuns. Vor allem wird von vielen Beobachtern hervorgehoben, daß die Flüge unmittelbar mit dem Einsetzen des NO-Monsuns beginnen. Allerdings ist der kausale Zusammenhang nicht ganz geklärt. Wahrscheinlich liegen die Verhältnisse folgendermaßen: Während der Trockenperiode von Juli bis September wird die Entwicklung verzögert, mit dem Beginn der Regen anfangs Oktober ist hierdurch ein Massenschlüpfen verbunden. Die besondere Schwierigkeit dieser Erklärung besteht darin, daß die andere Wanderperiode von Februar bis April gerade in der trockensten Zeit des Jahres beginnt. Nun ist theoretisch auch denkbar, daß nach der starken Regenperiode des

NO-Monsuns gerade die Trockenheit des Februar für die Entwicklung der Schmetterlinge günstig ist. Außerdem nehmen die Regenmengen im März, dem Hauptflugmonat, wieder stark zu und im Innern des Landes, wo wahrscheinlich viele Flüge ihren Ausgang nehmen, ist der April der regenreichste Monat der ersten Jahreshälfte.

In Indien, in der Gegend von Bombay, fällt nach AITKEN eine starke Wandertätigkeit von Schmetterlingen sehr genau mit dem Höhepunkt der Regenzeit des SW-Monsuns im Juni-Juli zusammen. Auch in Südindien ist eine Wanderperiode im Mai-Juni zu Beginn des SW-Monsuns (Regenzeit) festgestellt.

So ist es heute noch nicht möglich, für die Falterwanderungen in Ceylon und Südindien den Zusammenhang zu den Regenzeiten exakt herzustellen, während aber an seinem Bestehen kaum zu zweifeln ist. Hier ist vor allem darauf hinzuweisen, daß für die Erkenntnis des Zusammenhanges allein maßgebend die Verhältnisse an den Brutplätzen, d. h. an den Ausgangspunkten der Wanderungen sind, und daß diese Orte völlig unbekannt sind.

Von zwei Wanderflügen von *Cirrochroa bajadeta* in Sarawak im Januar 1903 und 1915 wird angenommen, daß der ungewöhnlich geringe Regenfall der NO-Monsun-Periode einen bestimmenden Einfluß gehabt habe (SHELFORD 1903 u. MOULTON 1915).

Besonders klar liegen nach den Untersuchungen PIEPERS die Verhältnisse bei den Schmetterlingswanderungen in Java (vgl. S. 86). *Catopsilia crocale* wandert dort vornehmlich zwischen November und Februar in den ersten Monaten des Westmonsuns, der die Regenzeit darstellt. Dies wird damit erklärt, daß infolge der großen Trockenheit des Ostmonsuns die Eier, Larven und Puppen in lethargischem Zustand verharren. Zu Beginn der Regenzeit erfolgt dann stürmische Entwicklung und gleichzeitiges Massenschlüpfen. Wenn November und Dezember sehr trübe und regenreich waren, erfolgt das Schlüpfen erst im Januar und Februar. Starke Flüge sollen einer besonders großen Trockenheit der Ostmonsunzeit folgen.

ROGERS (1912) bezieht Wanderungen von *Catopsilia florella* in Kenia auf eine normale Trockenheit. *Libythea labdaca* wandert in Nigeria und an der Goldküste im April und Mai unmittelbar gleichzeitig mit dem Beginn der Regenzeit (FARQUHARSON 1918, 1922, CARDINAL 1926, vgl. S. 104). Flüge von *Libythea bachmanni* in Texas werden von KNIGHT (1895) mit besonderen Feuchtigkeitsverhältnissen in Verbindung gebracht: Juni und Juli waren abnorm trocken gewesen, im August regnete es während einiger Wochen: „This very moist and at the same time hot weather must have favoured the simultaneous issuing of an unusually large number of specimens from their chrysalids . . .“ (RILEY).

Die Massenentwicklung der Wanderheuschrecken wird vielfach zu den Regenverhältnissen in Beziehung gesetzt. Für *Schistocerca gregaria* wird

von manchen Seiten (z. B. JOHNSTON) angegeben, daß eine regenreiche Saison die Massenentwicklung begünstigt. Für *Melanoplus spretus* soll gerade Trockenheit im Frühling nach RILEY (1878) die Vermehrung begünstigen. Dasselbe wird angegeben für *Locusta migratoria* in Südrußland (FILIPJEV 1926) und *Calliptamus italicus* in Niederösterreich (KLEIN 1930). Wenn auch von vornherein sehr wahrscheinlich ist, daß die Feuchtigkeitsverhältnisse auf den Massenwechsel der Heuschrecken von großem Einfluß sind, so sind die vorliegenden Hinweise durchaus ungenügend für eine Erkenntnis der kausalen Beziehungen. Es ist nicht anzunehmen, daß die Feuchtigkeitsverhältnisse allein von bestimmendem Einfluß sind. So wanderte *Schistocerca* in den Jahren 1928, 1929, 1930 und 1931 in Palästina. Die in einer Regensaison (Oktober—April) gefallenen Regenmengen in Tel-Aviv (Jaffa) waren: 1927/8 418 mm, 1928/9 517 mm, 1929/30 661 mm, 1930/31 401 mm. Die einzelnen Jahre waren also von sehr unterschiedlicher Feuchtigkeit.

3. Beziehungen zwischen Wanderung und Barometerdruck.

Es gibt vereinzelte Angaben über einen Zusammenhang von Wanderungen mit Luftdruckverhältnissen. So beobachtete GOUGH anlässlich der Einfälle von *Schistocerca gregaria* in Ägypten 1915, daß 18mal die Flüge zusammenfielen mit dem Herannahen eines barometrischen Minimums. Wahrscheinlich liegt die Erklärung darin, daß die Heuschrecken mit den Winden ins Zentrum der Zyklone flogen (nach WILLIAMS 1923).

PETERSEN (1907) glaubt feststellen zu können, daß in Zuchten das Schlüpfen der Falter immer bei steigendem Barometer erfolgte. Demgegenüber beobachtete PICTET (1917) an einem Material von 1758 Puppen, die verschiedenen Schmetterlingsfamilien angehörten, daß 91,32% bei sinkendem Drucke schlüpften. Das Fallen des Barometers um 1 mm soll für das Schlüpfen genügen.

In Anbetracht des spärlich vorliegenden Materials lohnt es nicht, die Frage eines eventuellen Zusammenhanges zwischen Luftdruck und Insektenwanderungen weiter zu diskutieren.

4. Beziehungen zwischen Gewitter und Wanderung.

Nach einigen Angaben sollen zwischen dem elektrischen Zustand der Atmosphäre und Insektenwanderungen Beziehungen bestehen. Sehr bekannt sind in dieser Hinsicht die Beobachtungen GAETKES über die Ansammlungen von *Libellula quadrimaculata* in großen Massen in Helgoland unmittelbar vor Ausbruch eines Gewitters. Unter ganz ähnlichen Bedingungen scheinen die Wanderungen von *Aeschna bonariensis* in Argentinien unmittelbar vor Ausbruch eines Pampero vor sich zu gehen (S. 51). Auch für Schmetterlinge sind Wanderungen vor oder nach Gewittern bekannt (WILLIAMS 1930c).

Im Ganzen lassen sich aus den vereinzelten Angaben keinerlei Schlüsse

ziehen. Vor allem ist darauf hinzuweisen, daß bei Gewitter auch die Temperatur-, Luftdruck- und Windverhältnisse sehr stark beeinflußt werden, so daß auch bei einem erwiesenen Zusammenhang zwischen Gewittern und Insektenwanderungen die kausalen Beziehungen erst geklärt werden müßten.

VI. Das Problem der Zugrichtung.

Eines der wesentlichsten Kennzeichen der Insektenwanderung ist die mehr oder weniger ausgeprägte konstante Beibehaltung der Zugrichtung über eine bestimmte Entfernung. Es erhebt sich nun die Frage: Wie orientiert sich das Insekt auf der Wanderung? Wie ist die konstante Einhaltung der Zugrichtung zu erklären? Von vornherein ist anzunehmen, daß die Richtung des Zuges von äußeren Kräften bestimmt wird. Für Wanderungen, die im Fluge vor sich gehen, und hierunter fallen weit-aus die meisten Fälle von Insektenwanderungen, ist ohne weiteres wahrscheinlich, daß der Wind einen wesentlichen Einfluß auf die Richtung des Fluges haben muß, sei es, daß er die Insekten in eine bestimmte Richtung trägt, sei es, daß die Tiere sich aktiv in eine bestimmte Richtung zu ihm einstellen. Es ergibt sich aber in zahlreichen Fällen, daß der Wind nicht als die orientierende Kraft in Betracht kommen kann, so daß auch andere außerhalb der Tiere liegende Kräfte als richtunggebende Faktoren in Erwägung zu ziehen sind.

1. Der Wind als orientierender Faktor.

a) Heuschrecken.

Wie bereits auf S. 33 ausgeführt ist, stimmen alle Beobachter darin überein, daß Heuschrecken stets *mit* dem Winde wandern. Dieser Nachweis ist vor allem sehr klar für *Melanoplus spretus* und *atlanis*, sowie *Schistocerca gregaria* erbracht worden. Doch beruht das Wandern mit dem Wind nicht auf einer aktiven Einstellung in die Windrichtung, sondern auf einem passiven Triften. Hierbei scheint vielfach der Kopf gegen den Wind gerichtet zu sein, wobei dann die passive Bewegung nach rückwärts geht. Diese Beobachtungen sind deshalb wichtig, da in anderen Insektenordnungen die Orientierung gegen den Wind häufig oder die Regel ist und der Mechanismus dieser Reaktion sehr leicht als positive Anemotaxis verstanden werden kann. Jedoch kann der Körper während des Triftens nach RILEY usw. auch schräg zum Winde eingestellt sein. Nach LEPINEY besteht überhaupt keine Verbindung zwischen Windrichtung und Orientierung des Körpers. Die Heuschrecken fliegen in einer beliebigen Haltung zum Winde und werden durch den Wind passiv versetzt. Die effektive Flugrichtung ergibt sich dann nach dem Parallelogramm der Kräfte (S. 34).

Es scheint also für Heuschrecken festzustehen, daß der Wind die Richtung, in der eine Wanderung erfolgt, dadurch bestimmt, daß er die Tiere verfrachtet.

b) Libellen.

In der überwiegenden Mehrzahl aller Fälle (16 mal von 23) wanderten die Libellen genau gegen den Wind, wie auf S. 71 ausführlich ausgeführt ist. Hierbei ist besonders wichtig, daß alle anders lautenden Beobachtungen sehr viel weniger zuverlässig sind und zum Teil historisch weit zurückliegen. Bei nahezu allen eingehend beschriebenen Libellenwanderungen war der Flug gegen den Wind gerichtet. Zu einer anderen Auffassung kam BARTENEF, der bei den großen Libellenflügen in Rußland 1914 keine Beziehungen zwischen Wind- und Flugrichtung feststellen konnte. Doch wird von ihm selbst betont, daß am Orte der Flüge keine Beobachtungen in dieser Hinsicht angestellt wurden. So scheint mir für Libellen festzustehen, daß der Wind die Wanderungsrichtung bestimmt, indem die Tiere sich in seine Richtung einstellen und aktiv gegen ihn fliegen.

c) Schmetterlinge.

Über die Beziehungen von Wind- und Wanderrichtung hat WILLIAMS in seinem Buche sehr eingehende Zusammenstellungen gegeben, deren Quintessenz aus der Abb. 36 ohne weiteres klar wird. Wenn man unvoreingenommen die zusammenfassende Mittelfigur betrachtet, so geht ein sehr starkes Überwiegen der Einstellungen in der Richtung des Windes hervor, wobei etwa ebensoviele Flüge mit dem Winde (84) wie gegen ihn (87) beobachtet wurden, bei im ganzen 367 Einzeldaten. Damit wäre an sich der bestimmende Einfluß des Windes auf die Zugrichtung nachgewiesen, denn der Unterschied, ob der Falter mit oder gegen den Wind wandert, ist kein prinzipieller in Beziehung auf die Mechanik der Einstellung. Nun weist aber WILLIAMS ganz mit Recht darauf hin, daß aus der Abb. 36 keine definitiven Schlüsse gezogen werden können. Denn von vornherein besteht bei Beobachtern, die gleichzeitig Zug- und Windrichtung feststellen, die Neigung, beides in Beziehung zueinander zu bringen, nämlich als identisch, wobei kleine Abweichungen aus rein psychologischen Momenten vernachlässigt oder übersehen werden. Außerdem schließen solche Angaben, wonach der Flug mit oder gegen den Wind stattgefunden haben soll, nicht aus, daß die Richtung eventuell schräg mit oder gegen den Wind gewesen sei. So schließt WILLIAMS seine Untersuchung mit der Feststellung, daß wahrscheinlich keine allgemeine Beziehung zwischen Flug- und Windrichtung besteht. Das einzig positive Ergebnis ist der sehr klare Nachweis, daß die Wanderungen nicht als passive Verfrachtung durch den Wind aufgefaßt werden können (vgl. S. 168—171).

Wenn so auch für Schmetterlinge keine allgemeine Regel über einen Einfluß des Windes auf die Flugrichtung aufgestellt werden kann, so kann daraus noch nicht gefolgert werden, daß dieser Einfluß nirgends vorhanden ist. Es existieren einige Angaben über eine plötzliche Ände-

zung der Zugrichtung, die sehr klar auf einen Wechsel der Windrichtung bezogen werden kann. PENDLEBURY (1921) schreibt, daß bei Gaza *Pyrameis cardui* tagsüber nach Nordwesten gegen den Seewind und am späten Nachmittag nach Südosten gegen den Landwind flog. POULTON (1921b) glaubt, daß ein Wechsel der Flugrichtung im Laufe des Tages wahrscheinlich stets auf eine Änderung der Windrichtung zurückgeführt werden kann.

Auf der andern Seite aber konnte in vielen Fällen klar beobachtet werden, daß die Flugrichtung ganz unabhängig vom Winde eingehalten wird. HAYWARD (1929) schreibt, daß zwanzig von ihm im Herbst in Argentinien beobachtete Schmetterlingswanderungen stets nach Norden gerichtet waren, bei wechselnden Winden (5 mal S, 7 mal N, 2 mal SW, 2 mal NNW, 2 mal NO, 2 mal SO). EVERSLED (1910) hebt ausdrücklich hervor, daß die Frühlingsflüge in Südindien konstant nach Norden, die

Herbstflüge konstant nach Süden gerichtet waren, ganz unabhängig vom Winde (vgl. auch S. 118). Eine von WILLIAMS (1919) beschriebene Wanderung von *Catopsilia statira* in Trinidad war meist nach Westen gerichtet und fand gewöhnlich mit dem Ostpassat statt. Doch existieren so viele Ausnahmen, in denen sie in anderer Richtung zum Winde flogen, daß kein Zusammenhang zwischen beiden Richtungen erwiesen ist. Die Wanderungen von *Catopsilia florella* bei Amani hatten über längere Zeiträume eine konstante Zugrichtung bei wechselnden Winden (vgl. S. 83).

In einigen wenigen, aber gut verbürgten Fällen wurden an einem Orte

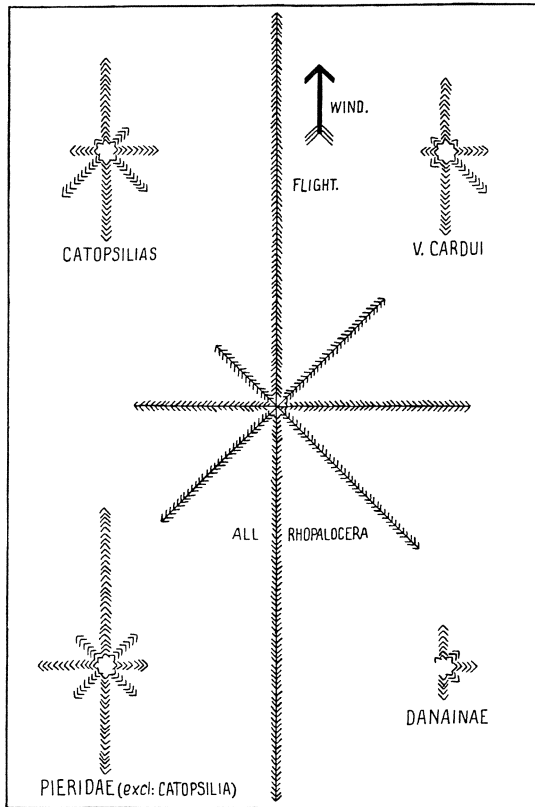


Abb. 36. Schematische Darstellung der Beziehung von Windrichtung (großer Pfeil) und Wanderrichtung der Schmetterlinge. Jeder Pfeilkopf bedeutet eine gesonderte Wanderung. (Aus WILLIAMS 1930 c).

gleichzeitig mehrere Flüge verschiedener Arten in verschiedenen Richtungen festgestellt. UTZEL (1912) sah in Ceylon gleichzeitig *Euploea montana*, *Danaüs limniace* und *Catopsilia crocale* nach NO, NW und W fliegen. EVERSHERD (1910) beobachtete Ende November 1908 zwei Flüge von *Catopsilia*, einen gegen Süden, einen andern gegen NNO gerichtet; sie kreuzten sich, ohne ihre Richtung zu ändern. Andere Beobachtungen EVERSHERDS von Zugkreuzungen referiert WILLIAMS (1927b). Ein besonders schönes Beispiel von verschiedenen Zügen, gleichzeitig in verschiedenen Richtungen, bringt WILLIAMS (1930c) von Amani. Zwischen Januar und März 1929 wanderten vielfach gleichzeitig *Catopsilia florella*, *Terias senegalensis* und *Belenois mesentina* in verschiedenen Richtungen, so z. B. am 30. Januar *Catopsilia* nach Nordosten, *Terias* nach Südwesten, *Schistocerca gregaria* nach OSO, bei Nordostwind. Flüge, die gegeneinander gerichtet sind, können möglicherweise mit und gegen den Wind stattfinden. Jedoch die wenigen Fälle, in denen gleichzeitig Flüge in spitzem oder stumpfem Winkel zueinander standen, sind ein sehr klarer Beweis dafür, daß der Wind nicht der richtende Faktor gewesen sein kann.

So ist also für Schmetterlingswanderungen erwiesen, daß die Zugrichtung in keinerlei allgemein festgelegten Beziehungen zur Windrichtung steht, wie bei Libellen und Heuschrecken. Damit ist jedoch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß in den zahlreichen Fällen von Flügen mit oder gegen den Wind eine derartige Beziehung wirksam ist.

d) Übrige Insektenordnungen.

Die Wanderungen der Käfer erfolgen in allen Fällen, in denen etwas über die Windrichtung angegeben ist, *mit* dem Winde. Dies trifft vor allem zu für die Wanderer großen Stils, nämlich Coccinelliden (S. 140) und den Koloradokäfer (S. 143). In diesen Fällen sind die Wanderungen dennoch als aktive Reaktionen zu betrachten. Im übrigen betreffen aber sicher eine Reihe Angaben über Käferflüge nichts anderes als passive Verwehung durch den Wind.

Mücken (*Nematocera*) wandern fast immer *mit* dem Wind. Dies ist ohne weiteres begreiflich, da es sich durchwegs um sehr leichte und kleine Tiere handelt. In fast allen Fällen von Culiciden-Fernflügen scheint der Wind eine ausschlaggebende Rolle gespielt zu haben, indem er die Tiere verweht hat. Auf diese Weise kann das gelegentliche Auftreten auf Inseln und Leuchttürmen erklärt werden. Von dieser Regel gibt es zwei Ausnahmen: HOWARD (1912) berichtet von einem Fluge über 50 Meilen, der bei leichtem Südwind gegen Westen gerichtet war (S. 136). Bei einer von REITLER usw. beschriebenen *Anopheles*-Wanderung in Palästina wird ausdrücklich betont, daß sie unabhängig vom Wind vor sich ging. Denn die Tiere sollen von einem Zentrum aus strahlenförmig nach verschiedenen Richtungen geflogen sein (S. 135). HOWARD

ist überhaupt der Ansicht, daß *Aedes*-Arten in Amerika unabhängig vom Winde wandern.

Von Syrphiden sind mehrere Flüge *gegen* den Wind bekannt, z. B. Wanderungen auf der Insel Wight (MACKWORTH 1929). Wanderungen von Fliegen sind vor allem in gemischtem Zuge zusammen mit Libellen und Schmetterlingen bekannt. Zwei derartige aus den Alpen beschriebene gemischte Züge (EIMER 1880 u. PRELL 1925) fanden gegen den Wind statt. Die von SHANNON beschriebenen Flüge an der amerikanischen Ostküste erfolgen wahrscheinlich ebenfalls gegen den Wind. An diesen drei Wanderungen nahmen Syrphiden in großer Zahl teil. Von vornherein wäre denkbar, daß die Zugrichtung gegen den Wind durch die Libellen bestimmt wird, die ja fast stets in dieser Einstellung zum Winde wandern. Jedoch kann für die von EIMER aus dem Engadin beschriebene Wanderung diese Auffassung widerlegt werden. Denn es wird ausdrücklich angegeben, daß zuerst nur Fliegen wanderten und erst später sich Libellen dazu gesellten. So muß also als erwiesen gelten, daß Syrphiden gegen den Wind wandern können.

Von Hemipteren sind nur Flüge *mit* dem Winde bekannt. Die Getreidewanze *Eurygaster integriceps* soll im Juni aus der Ebene von Kilikien mit dem Seewind ins Gebirge wandern und Ende März von dort zurück in die Ebene mit dem Föhn (ZWÖLFER 1930, vgl. S. 149). Alle bekannten Fernflüge von Aphiden sind als passive Verwehung durch Winde aufzufassen.

e) Die Mechanik der Orientierung zum Winde.

Nachdem also in den meisten Fällen von Insektenwanderungen, mit einer noch ungeklärten Ausnahme bei den Schmetterlingen, der bestimmende Einfluß des Windes auf die Flugrichtung nachgewiesen werden konnte, muß untersucht werden, auf welche Weise die Insekten während des Fluges sich zur Richtung des Windes orientieren.

Hier sind zunächst alle Fälle herauszugreifen, in denen die Wanderung dadurch mit dem Winde erfolgt, daß die Tiere passiv verweht werden. Von einer aktiven Orientierung kann dabei nicht gesprochen werden. Es fallen hierunter viele Flüge von Coleopteren, Dipteren, Hemipteren. Von den großen Wanderern soll nach LEPINEY auch die Wanderheuschrecke nur passiv mit dem Winde mitgetragen werden und dabei eine beliebige, von anderen Faktoren bestimmte Einstellung zu ihm einnehmen. In allen den Fällen, in denen die Insekten mit dem Winde fliegen, kann die Wanderung aber erst dann als passive Verwehung bezeichnet werden, wenn nachgewiesen ist, daß die Achse des Tieres während des Fluges eine beliebige Einstellung zur Windrichtung hat. Dieser Nachweis ist jedoch, abgesehen von den obenerwähnten Beobachtungen LEPINEYS an Heuschrecken, nirgends erbracht worden.

Überall da, wo das Insekt auf der Wanderung seine Hauptachse in

die Richtung des Windes einstellt, ist anzunehmen, daß der Wind für die Orientierung des Fluges den richtenden Reiz darstellt. Dies gilt natürlich nicht für die Fälle von Einstellung in die Windrichtung bei Insekten, deren Flugrichtung in keinerlei Beziehung zur Windrichtung steht und die auch zufällig einmal in der Windrichtung wandern. Doch ist sehr fraglich, ob diese Auffassung WILLIAMS von den Wanderungen der Schmetterlinge in dieser extremen Form richtig ist (S. 200). Für die Erkenntnis der Mechanik der Einstellung zum Winde ist es ganz gleichgültig, ob die Insekten genau *mit* dem Wind oder *gegen* ihn fliegen. Auch in ersterem Falle gibt es keine Möglichkeit, die Einstellung in die Windrichtung anders als aktive Orientierungsreaktion aufzufassen.

Ein Analogon zu der Orientierung fliegender Tiere gegenüber Luftströmungen bildet die Orientierung von Wassertieren gegenüber Wasserströmungen, die als *Rheotaxis* bezeichnet wird. Nach allem, was über die Rheotaxis von freischwimmenden Tieren, z. B. Fischen, Mysis bekannt ist, ist es sehr unwahrscheinlich, daß bei der Orientierung gegen den Strom etwas anderes als optische Reize die Reaktion hervorruft. Indem das Tier sucht, bestimmte Eindrücke der Netzhaut festzuhalten, stellt es sich in die Richtung des Stromes ein. Schon vor über 30 Jahren hat WHEELER (1899) versucht, die Rheotaxis der Wassertiere auf die Orientierung fliegender Insekten gegenüber dem Winde zu übertragen und hat diese Reaktion als *Anemotaxis* bezeichnet. Nach der allgemein für Orientierungsreaktionen üblichen Nomenklatur kann also eine Wanderung gegen den Wind als *positive Anemotaxis*, mit dem Wind als *negative Anemotaxis* bezeichnet werden. Die einfachste und natürlichste Erklärung der Orientierung fliegender Insekten zum Winde wäre dann gegeben, wenn man sie in Analogie zur Rheotaxis auf optische Fixierreaktionen zurückführen könnte. Die Orientierung gegen den Wind käme dann so zustande, daß das Insekt bestimmte optische Eindrücke festzuhalten suchte, wodurch es seinen Kopf dem Wind entgegenstellt. Einmal in dieser Richtung eingestellt, fliegt es geradeaus weiter, sich offenbar gleichsam von einem Fixierobjekt zum nächsten tastend. Die Orientierung mit dem Winde käme prinzipiell auf die gleiche Weise zustande, indem Fixierobjekte festgehalten werden. Der Unterschied von positiver oder negativer Einstellung beruht, wie bei allen Taxien, auf einem zentralen Mechanismus, wobei die Art der Einstellung von der „Stimmung“ (physiologischer Zustand) des Tieres abhängig ist.

Ein exakter Beweis für die hier vorgetragene Auffassung ist heute nicht möglich und es ist fraglich, ob an dem Objekt der Insektenwanderungen jemals ein experimenteller Beweis zu erbringen ist. Jedoch kann untersucht werden, ob die bekannten Tatsachen mit dieser Auffassung im Einklang stehen. Hier ist vor allem zu erwähnen, daß die meisten aller Insektenzüge dicht über dem Erdboden vor sich gehen, so daß die Orientierung an optischen Marken durchaus möglich erscheint. In den

wenigen Fällen, in denen die Insekten hoch in der Luft wandern, wurde bisher nichts über die Einstellung gegenüber dem Winde in Erfahrung gebracht. In diesem Zusammenhang ist es besonders wichtig, etwas über die Orientierung gegenüber dem Winde über einem homogenen Untergrund, z. B. der Meeresoberfläche, zu erfahren. Wenn tatsächlich allein durch optische Marken die Einstellung gegenüber dem Winde geleistet werden kann, müßte dann die Orientierung unmöglich sein. Tatsächlich werden fast alle Fälle, in denen Insekten auf der Hochsee oder auf Inseln aufgefunden wurden, mit besonderen Winden in Beziehung gebracht, welche die Tiere herbeigetragen haben sollen (Beispiele: *Pantala flavescens* auf den Kokos-Keeling-Inseln S. 65, *Terias lisa* auf Bermuda JONES 1875).

Jede Erklärung von einer Einstellung fliegender Insekten zum Winde, die auf Strömungsreize selbst zurückgeführt wird, stößt auf große theoretische Schwierigkeiten. Zunächst ist klar, daß innerhalb einer sich mit homogener Geschwindigkeit bewegend Luftmasse bei Ausschluß optischer Orientierung ein fliegendes Insekt ebensowenig die Windrichtung perzipieren kann, wie die Insassen eines Freiballons. Praktisch ist aber sicherlich die Luftbewegung niemals völlig homogen und es ist anzunehmen, daß es möglich ist, durch plötzliche Stromstöße innerhalb der Luftbewegung die Richtung des Windes innerhalb der Luft zu perzipieren. Es müßte nun bewiesen werden, daß diese Strömungsreize die Orientierung zum Winde bewirken können, wobei nur von vornherein die Bedeutung der Reaktion schwer einzusehen wäre. Wenn die Orientierung zum Winde auf keine andere Weise verstanden werden könnte, müßte ein solcher Erklärungsversuch unternommen werden. Nachdem aber in Analogie zu einer experimentellen Lösung ähnlicher Fragestellungen bei der *Rheotaxis* eine andere Erklärung mit einem hohen Grad von Wahrscheinlichkeit hier angewendet werden kann, besteht keine Veranlassung, eine Theorie über die Orientierung der Wanderung durch Strömungsreize der Luft zu entwickeln.

2. Andere Erklärungsversuche für die Zugrichtung.

In vielen Fällen war es unmöglich, die Zugrichtung auf die Windrichtung zu beziehen, da die Wanderung längere Zeit hindurch bei wechselnden Winden in derselben Richtung stattfand. Für Schmetterlinge sind einige Beispiele auf S. 201 erwähnt. Auf der Suche nach den in diesen Fällen richtenden Kräften sind verschiedene Meinungen geäußert worden, die wenigstens kurz erwähnt werden sollen. LENZ (1931) beobachtete vielfach im Frühling in Oberbayern *Pyrameis cardui*, die stets konstant bei verschiedenen Winden nach Norden flogen. Der Autor glaubt dieses Phänomen nicht anders als durch einen *magnetischen Sinn* erklären zu können. BARTENEV erklärt die Zugrichtung von *Libellula quadrimaculata* in Rußland 1914 damit, daß die Tiere immer von Orten

hohen zu solchen tieferen Druckes geflogen sein sollen. Doch ist sein Beweismaterial für einen derart weittragenden Schluß durchaus ungenügend. Nach LEPINEY (1928) soll sich *Schistocerca gregaria* im Fluge vielfach nach der Sonne orientieren (positive Phototaxis), doch ist die Phototaxis nicht immer wirksam. Aus neueren Untersuchungen ist bekannt, daß für Exkursionen kurzer Dauer bei Bienen und Ameisen die Orientierung zur Sonne eine sehr wesentliche Rolle spielt¹. Jedoch für weittragende Wanderungen kann dieser Mechanismus nicht in Betracht kommen, da die Sonne im Laufe des Tages wandert. Alle Versuche, die Flugrichtung einer Insektenwanderung auf andere äußere Kräfte als den Wind zu beziehen, sind im Grunde erfolglos geblieben und es lohnt nicht, sich mit ihnen weiter zu beschäftigen. Doch muß zugestanden werden, daß in zahlreichen Fällen der Wind keine genügende Erklärung für die beobachteten Phänomene darstellt.

3. Die Zugrichtung der wandernden Heuschreckenlarven.

Auf S. 26 ist das Problem der Zugrichtung bei den wandernden Heuschreckenlarven ausführlich besprochen worden. Von verschiedenen Autoren wurde die Schwerkraft als richtender Reiz angenommen. Eine systematische Untersuchung von FRAENKEL (1929) an *Schistocerca gregaria* hat jedoch ergeben, daß weder Licht noch Schwerkraft die Marschrichtung bestimmen kann, während bezüglich des Windes die Ergebnisse nicht ganz eindeutig sind.

4. Die Kontur des Untergrundes und die Frage der Zugstraßen.

Es ist öfters die Ansicht ausgesprochen worden, daß Konturen der Erdoberfläche einen Einfluß auf die Richtung einer Wanderung haben sollen. Doch existieren sehr wenig positive Angaben über diesen Punkt. Nach WEISSENBERG (1839) folgten die Libellen bei ihren Wanderungen in Mitteldeutschland dem Laufe der Flüsse. Die von GÖLDI (1902) beschriebenen Falterzüge auf dem Rio Capim in Brasilien folgten den beiden Ufern des Flusses. *Disonycha quinquevittata* wanderte längs des Laufes des Colorado River und des Gila River (S. 145). Bei den von SHANNON beschriebenen gemischten Wanderungen an der Südküste von Connecticut soll die Küstenlinie einen unmittelbar richtenden Einfluß auf die Zugrichtung gehabt haben. Die Wanderung erfolgte genau über dem Ufersaum, bei kleinen Richtungsänderungen wird die Küstenlinie beibehalten, nur bei großen anhaltenden Abweichungen wird diese Linie verlassen (Abb. 34, S. 158).

In engem Zusammenhang hiermit steht die Frage, ob man bei In-

¹ Lichtkompaßbewegung, Photomenotaxis. Literatur z. B. FRAENKEL, G.: Die Mechanik der Orientierung der Tiere im Raum. *Biolog. Reviews* 6, 36 bis 87 (1931).

sektenwanderungen konstant beflogene Gebiete festgestellt hat, so daß es möglich ist, von Zugstraßen zu sprechen. Ein etwa erwiesener Einfluß von Oberflächenkonturen wäre eine notwendige Voraussetzung für die Existenz von Zugstraßen, die ja durch bestimmte morphologische Merkmale ausgezeichnet sein müßten. SHANNON hat mit großem Nachdruck eine Auffassung von der Existenz von Insektenwanderstraßen vertreten und sie namentlich durch Beobachtungen in Nordamerika zu begründen versucht (vgl. S. 156).

Vor ihm hat SAVERNER (1908) an der Nordküste des Eriesees eine von Schmetterlingen und Vögeln gemeinsam beflogene Zugstraße festgestellt. Sonst existieren aus der ganzen Welt keinerlei Angaben über Zugstraßen von Insekten und ihre reale Existenz ist höchst unwahrscheinlich.

VII. Wanderung und geographische Verbreitung.

Die hohe Bedeutung, welche die Wanderungen der Insekten für ihre Verbreitung besitzen, dokumentiert sich darin, daß viele Insekten, von denen weite Wanderungen bekannt sind, eine überaus große Verbreitung haben. Es liegt der Schluß nahe, daß hier Wanderung und Verbreitung in einem kausalen Verhältnis zusammenstehen. Dieser Zusammenhang kann selbstverständlich nicht als Gesetz aufgefaßt werden. Es gibt natürliche Schranken, welche die Ausbreitung in einer bestimmten Richtung verhindern, so Klimagrenzen, Vorkommen der Futterpflanze, widrige Winde, Feinde(?) und vor allem unübersteigbare Hindernisse, wie hohe Gebirge und die großen Ozeane. Es gibt nur wenige Arten, für welche einige dieser natürlichen Barrieren nicht existieren und die imstande sind, im Fluge große Meeresräume zu überwinden. Es seien hier einige Beispiele angeführt:

Libellula quadrimaculata ist zirkumboreal durch die palä- und nearktischen Gebiete verbreitet, Wanderungen sind aus Europa, Sibirien und Nordamerika bekannt. *Pantala flavescens* lebt in den Tropen und Subtropen der ganzen Welt. Sie wandert weite Strecken über die Hochsee und hat viele ozeanische Inseln besiedelt (Hawaii, Osterinsel, Kokos-Keeling).

Von wandernden Schmetterlingen ist vor allem der Distelfalter *Pyrameis cardui* zu nennen, dessen Verbreitung nahezu kosmopolitisch zu nennen ist, mit Ausnahme weiter Gebiete Südamerikas. Er fliegt auf vielen landfernen Inseln, Wanderungen sind aus dem Mittelmeergebiet, Europa, Nordamerika, Indien, Australien und dem Pazifik bekannt. *Danaüs plexippus* hat sich von Amerika aus über den ganzen Pazifik bis Australien und zum Malayischen Archipel verbreitet, ebenso über einige atlantische Inseln (Azoren, Madeira, Bermuda) und gelangt gelegentlich an die Westküste Europas. Die Nymphaline *Hypolimnas bolina* fliegt über dem Pazifik und ist von vielen Inseln bekannt (St. Helena, Kokos-Keeling, Fanning-Inseln). *Lambides boeticus* besitzt eine nahezu kosmo-

politische Verbreitung, ebenso die Noctuide *Agrotis ypsilon*. Es gibt eine Reihe anderer wandernder Falter, welche über sehr weite Landgebiete verbreitet sind, aber anscheinend eine Ausbreitung über das Meer nicht vollbringen. *Pieris brassicae* fliegt in der ganzen paläarktischen Welt mit Ausnahme von Ostasien, jedoch das Vorkommen in Amerika geht auf Einschleppung durch den Menschen zurück. *Catopsilia florella* fliegt in den ganzen Tropen der Alten Welt, *Catapsilia sennae* und *Pieris monuste* in den Tropen und Subtropen Amerikas, *C. pyranthe*, *pomona* und *crocale* in der orientalischen Region, *Belenois mesentina* in den Tropen der Alten Welt.

Auch die wichtigsten Wanderheuschrecken haben eine sehr weite Verbreitung, wengleich hier die sehr schwierige Frage auftaucht, warum es keine Art vermocht hat, die ganze Erde zu umwandern. *Locusta migratoria* ist in der Solitärphase nach UVAROV in der ganzen Alten Welt ungefähr südlich des 60. Breitengrades bekannt, die Wanderform tritt in Südrußland, Südsibirien, China und dem Malayischen Archipel, Westafrika und Madagaskar auf. *Schistocerca gregaria* wandert in Wüsten- und Steppengebieten Afrikas und Vorderasiens (Umkreis der Sahara, Arabien, Belutschistan bis Indien), *Schistocerca paranensis* in nahezu ganz Süd- und Mittelamerika bis Mexiko. Beide *Schistocerca*-Arten stehen einander systematisch sehr nahe und es wird angenommen, daß das Genus amerikanischen Ursprungs ist und durch aktive Wanderflüge nach Afrika gekommen ist. Diese Vorstellung hat eine gewisse Stütze in einer Reihe von Beobachtungen auf dem Atlantik, in denen, allerdings in umgekehrter Richtung von Ost nach West, bereits über die Hälfte des Wegs über dem Meere zurückgelegt war (S. 32).

So ist es also erwiesen, daß solche Arten, die häufig wandern, auch eine sehr weite Verbreitung besitzen. Der hieraus folgende Schluß, daß nämlich die weite Verbreitung auf das Wandern zurückzuführen ist, liegt sehr nahe. Es gibt zwar auch viele kosmopolitisch verbreitete Insekten, die wahrscheinlich nicht wandern, wie *Musca domestica*, *Cimex lectularius* usw., Schaben, *Tineola biselliella* (Kleidermotte), doch ist hier überall die Verbreitung durch den Menschen geschehen. Andererseits existieren sehr viele wandernde Arten, die nur in kleineren begrenzten Gebieten vorkommen. Die Verbreitung dürfte dann überall durch bestimmte begrenzende Faktoren wie Klima, Vorkommen der Futterpflanze zu erklären sein.

Ein besonders klarer Beweis für den kausalen Zusammenhang von Wanderung und weiter Verbreitung ist das häufige Vorkommen bekannter wandernder Insekten auf landfernen Inseln. Allein aus der Tatsache, des Vorkommens von Insekten auf Inseln im allgemeinen kann noch nicht auf aktive Wanderung geschlossen werden. Im Gegenteil, auf vielen kleinen Eilanden ist der Großteil der Insektenfauna flügellos, da nur solche Formen vor dem Verwehtwerden ins Meer geschützt sind. Die Einführung

weitaus der meisten Insekten geht auf zufällige passive Transporte zurück, z. B. durch Schiffe, durch eingeführte Pflanzen, auf Treibholz oder treibenden Inseln, durch Sturmwinde. Aus solchen Importen, die vor langer Zeit geschehen sind, haben sich vielfach endemische Rassen oder gar Arten und Gattungen gebildet, die den besonderen Verhältnissen des Insellebens angepaßt waren. Nur da, wo immer wieder von Kontinenten her frischer Nachschub erfolgte, ist die Herausbildung endemischer Formen unterblieben. Andererseits besteht auf kleinen Inseln für fliegende Insekten die ständige Gefahr, durch Winde weggeweht zu werden, so daß nur durch ständigen Zuzug von außerhalb die Erhaltung auf der Insel gesichert ist. Es liegt nun klar auf der Hand, daß der notwendige ständige Nachschub nicht auf den Zufällen der passiven Verschleppungen, sondern auf aktiven Wanderungen beruhen muß. Denn nur bei diesen ist mit einer regelmäßigen Wiederholung der Einwanderung zu rechnen, die einerseits die Bildung endemischer Formen verhindert, andererseits die Erhaltung sichert.

So nimmt es nicht Wunder, daß man vielfach auf Inseln neben endemischen Formen bekannte weitverbreitete Wanderer antrifft. Die Gefahr der Verwehung betrifft namentlich große Schmetterlinge, hieraus ist zu verstehen, daß vielfach der Großteil der Schmetterlingsfauna aus solchen bekannten Wanderern besteht. Unter den Libellen wandern nur die großen Anisopteren, dagegen nicht die kleineren Zygopteren. So ist zu erklären, daß auf Hawaii von fünf vorkommenden Anisopterenarten vier Wanderer sind (siehe unten) und nur eine (*Nesogonia blackburni*) endemisch, dagegen sämtliche Zygopteren (24 Agrionidenarten) endemische Formen. Allein auf die ständige Wanderung von Schmetterlingen geht die Tatsache zurück, daß auf vielen Inseln wie Madagaskar, Kanaren, die Coleopterenfauna sehr viel mehr endemischen Charakters ist als die Lepidopterenfauna. Über das Vorkommen von Wanderern auf Inseln folgen hier einige Beispiele (Wanderer sind kursiv gedruckt):

Azoren. Im ganzen 5 Tagfalter: *Pieris brassicae*, *Colias edusa*, *Pyrameis cardui*, *P. atalanta*, *Danais plexippus* (HOLDHAUS 1929).

Bermuda. *Danais berenice*, *D. plexippus*, *Dione vanillae*, *Pyrameis cardui*, *P. atalanta*, *P. antiopa*, *Precis lavinia*, *Catopsilia sennae*, *Eurymus philodice*, *Pieris rapae*, *Terias lisa*, *Debis portlandica*, *Papilio cresphontes* *Calpodus ethlius* (sämtliche Großschmetterlinge, nach WILLIAMS 1930).

Madeira. Unter 13 Rhopalocera: *Danais plexippus*, *Hypolimnas misippus*, *Pyrameis cardui*, *Colias edusa*, *Colias hyale*, *Lampides boeticus*. Von Nachtschmetterlingen: *Sphinx convulvuli*, *Plusia gamma*, *Leucania unipuncta*, *Nemophila noctuella* (aus WILLIAMS 1930c).

Ascension. Die einzigen Tagfalter: *Pyrameis cardui*, *Lampides boeticus* (HOLDHAUS).

St. Helena. Von 4 Tagfaltern: *Danais chrysipus*, *Hypolimnas bolina*, *Pyrameis cardui*, *Lampides boeticus*, außerdem: *Chaerocampa celerio* und *Acherontia atropos* (HOLDHAUS).

Kokos-Keeling-Inseln. Von 5 Tagfaltern: *Precis villida*, *Hypolimnas bo-*

lina, *Hypolimnas misippus*, *Pyrameis cardui kershawi*, *Danais chrysippus* (WOOD-JONES). Von Libellen: *Pantala flavescens* (S. 65).

Hawaii. Ständig einwandernde Schmetterlinge: *Pyrameis cardui*, *P. huntera*, *Danais plexippus*, *Nemophila noctuella*. Von 4 Anisopteren-Arten: *Anax junius*, *Anax strenuus*, *Pantala flavescens*, *Tramea lacerata* (FELT 1928). *Zygoptera* sämtlich endemisch.

Galapagos. Unter 7 Tagfaltern: *Catopsilia sennae*, *Dione vanillae*, *Pyrameis huntera*, *Pyrameis carye*, *Danais plexippus* (HOLDHAUS).

Osterinsel. Sämtliche Schmetterlinge: *Agrotis ypsilon*, *Leucania loreyi*, *Achaea melicerta* (weit verbreitet im Indik und Pazifik), *Plusia chalcites*. Libelle: *Pantala flavescens* (HOLDHAUS).

Aus den oben gemachten Ausführungen ergibt sich als Selbstverständlichkeit, daß endemische Formen nicht wandern, wenigstens nicht über größere Strecken. Über die Beziehungen von Endemismus, Wanderung und Verbreitung sind ein einziges Mal systematische Untersuchungen angestellt worden, die zu sehr interessanten Ergebnissen geführt haben. WILLIAMS (1927 b) stellte fest, daß unter 38 für Ceylon endemischen Großschmetterlingsarten nur drei wandern (sämtlich unsichere Fälle, wahrscheinlich nur Imitatoren), während von 159 Arten, die in Ceylon und Indien fliegen, etwa 66 wandern. So wird der kausale Zusammenhang von Wanderung und weiter Verbreitung hier noch von einer anderen Seite her beleuchtet.

VIII. Die wirtschaftliche Bedeutung der Insektenwanderungen.

Eine große Anzahl wandernder Insekten sind bedeutende land- oder forstwirtschaftliche Schädlinge. Hieraus geht ohne weiteres die wirtschaftliche Bedeutung der Insektenwanderungen hervor. Die angewandte Entomologie gebraucht für die plötzlich erfolgenden Wanderungen von Schädlingen den Ausdruck „Überflüge“. Doch wird diese Bezeichnung vielfach mißbräuchlicherweise dann angewendet, wenn irgendwo der plötzliche Ausbruch einer Kalamität erfolgt, ohne daß vorher die Massenvermehrung beobachtet werden konnte. Aus diesem Grunde spricht sich ESCHERICH in seinem bekannten Werk¹ sehr skeptisch gegen eine allgemein wichtige Bedeutung von Überflügen bei Forstinsekten aus.

Es ist wohl überflüssig, zu bemerken, daß die Schadwirkung bei Insektenwanderungen eine Begleiterscheinung ist, die in keinem Zusammenhang mit den Ursachen der Wanderungen steht. Denn es ist bereits früher (S. 179) ausführlich klargelegt worden, daß die Wanderungen in keiner Weise mit Futtermangel im weitesten Sinne in Beziehung gebracht werden können. Der Grund, warum in diesem Kapitel auf den wirtschaftlichen Wert der Insektenwanderungen besonders hingewiesen wird, liegt darin, daß gerade von dieser Seite her die Beschäftigung mit dem Wanderungsproblem ihren Ausgang und ihre fruchtbarste Bearbeitung erfahren hat. Die Heuschreckenzüge stellen wohl die erste Tierwanderung

¹ Die Forstinsekten Mitteleuropas. I (Berlin 1914).

dar, die in den Gesichtskreis der Menschheit getreten ist. Auch für die Zukunft ist gerade vonseiten der angewandten Entomologie her eine Lösung vieler Probleme der Insektenwanderungen zu erwarten. Denn für eine erfolgreiche Bekämpfung eines wandernden Schädling ist die Kenntnis der Ursachen der Wanderung (Massenvermehrung, Klimafaktoren) sowie des Wanderweges (Zugrichtung!) von fundamental wichtiger Bedeutung. Es sollen hier nur ganz in Kürze einige Beispiele dargestellt werden, in denen die Wanderungen große wirtschaftliche Bedeutung besitzen.

Die Wanderheuschrecken stellen wohl den Prototyp eines landwirtschaftlichen Schädling dar. Außerhalb der ständigen Brutplätze kann ein Einfall nur durch Wanderung erfolgen, hieraus ergibt sich ohne weiteres die Wichtigkeit der Erforschung der mit den Wanderungen zusammenhängenden Probleme.

Bei Schmetterlingen stellt die Raupe den eigentlichen Schädling dar. Die Wanderung der Imagines mag wohl gelegentlich Veranlassung zu einer Raupenplage geben. Allerdings mag auch oft der Fall eintreten, daß die Wanderung selbst unter Umständen erfolgt, unter denen eine spätere Schädwirkung ausgeschlossen ist. Dann ist die Wanderung zwar eine Folge einer vorausgegangenen Massenvermehrung, aber nicht die Ursache einer Kalamität. Man kann jedenfalls bei wandernden Schmetterlingen nicht allgemein einen starken Raupenfraß auf eine vorausgegangene Wanderung zurückführen.

Von besonderer Gefährlichkeit sind die Wanderungen von Raupen. Das berüchtigste Beispiel ist der amerikanische Army Worm *Heliophila unipuncta*. Erwähnt seien hier noch *Pieris brassicae*. (Kohlweißling), Graseule (*Charaëas graminis*), Rübenzünsler (*Phlyctaenodes sticticalis*). (Näheres S. 129—132).

Die Wanderungen von *Pieris brassicae* (Imagines) haben wohl schon in zahllosen Fällen Veranlassung zu einer Raupenplage auf Krautfeldern gegeben, wenn auch oft schwer zu entscheiden sein wird, ob die Raupen von zugeflogenen oder einheimischen Faltern stammen.

Der Distelfalter *Pyrameis cardui* ist im allgemeinen unschädlich, da die Raupe an Disteln lebt. Doch wird vielfach berichtet, daß in Perioden großer Wanderungen Artischockenfelder kahlgefressen wurden.

Alabama argillacea ist ein berüchtigter Schädling der Baumwolle. Der Falter soll in den Baumwollstaaten Nordamerikas nicht überwintern und alljährlich frisch aus den Tropen zuwandern. Die Herbstflüge nach Norden (S. 109) sind ein Beispiel dafür, daß die Wanderung eines Schädling nicht unbedingt eine Kalamität erzeugen muß.

Die Nonne (*Lymantria monacha*) wandert gelegentlich und gibt so Veranlassung zu einer Übertragung der Seuche. Weitere Beispiele von wandernden Schädlingen unter Nachtschmetterlingen sind *Plusia gamma*, *Agrotis ypsilon*, *Plutella cruciferarum*.

Aus der Ordnung der Käfer ist vor allem der Koloradokäfer *Leptinotarsa decemlineata* zu nennen, der in Nordamerika ein schlimmer Schädling der Kartoffel ist. Seine schnelle Verbreitung von den Rocky Mountains bis zur atlantischen Küste wird vor allem auf Wanderungen zurückgeführt. Weitere Beispiele wirtschaftlich schädlicher wandernder Käfer sind *Ips Aypographus*? (S. 145), *Meloloniha meloloniha*.

Aus der Ordnung der Rhynchoten ist hier vor allem die Getreidewanze *Eurygaster integriceps* zu nennen, deren Vorkommen im Frühjahr in der Ebene von Kilikien nur auf Wanderung beruhen soll (S. 149). *Eutettix Aenella* (the beet leaf hopper), die Überträgerin der Blattrollkrankheit der Zuckerrübe in Nordamerika, wandert und befällt bisweilen Felder, die 40—50 Meilen von den Brutplätzen entfernt sind. Auf die wirtschaftliche Bedeutung vieler Aphidenarten soll hier nur kurz hingewiesen werden.

Vom medizinischen Standpunkt aus wichtig sind die Wanderungen einiger Stechmücken, von *Anopheles elutus* in Palästina (S. 135) und *Aedes*-Arten in Nordamerika (S. 136), ebenso von der Tsetsefliege (S. 138).

Literatur.

Für die Benutzung des Literaturverzeichnisses seien einige Bemerkungen vorausgeschickt. Das Verzeichnis bringt die einzelnen Insektenordnungen getrennt. Jedoch alle diejenigen Arbeiten, in denen Vertreter mehrerer Insektenordnungen behandelt sind, sowie solche allgemeinen Inhalts sind in einem besonderen Teil zusammengefaßt. Man suche zunächst immer im Verzeichnis der betreffenden Insektenordnung; ist eine Arbeit hier nicht verzeichnet, so findet sie sich im allgemeinen Teil. Alle mit einem Stern bezeichneten Arbeiten sind von mir nicht im Original eingesehen.

Insektenwanderungen (Allgemeines, Sammelarbeiten, gemischte Wanderungen).

- ADAMS, L. E.: Swarms of insects in the Crimea. *Zoologist* (4) **12**, 9—12 (1908).
 ANON.: Insekteninvasionen. *Zbl. Forstwesen* **25**, 239—240 (1899).
 BACH, M.: Über Insektenwanderungen. *Natur u. Offenbarung* **4**, 147—155 (1858).
 BACHMETJEW, P.: *Exper. entomol. Studien* **2**, 741—745. Sophia 1907.
 BEHRENS, H.: Insektenchwärme auf der Wanderung. *Die Natur* **49**, 427 bis 429. Halle 1900.
 VAN BEMMELEN: Waarnemingen over het trekken van Insekten. *Handel. d. Nederl. Entomol. Ver. D. J. Stk.* **3**, 1—23 (1857).
 BERLESE, A.: *Gli Insetti. Migrazione* **2**, 571—575. Milano 1919.
 BOWLES, J. G.: *Migratory insects. Canad. Entomol.* **12**, 130—137 (1880).
 BUCHENAU, F.: Schmetterlinge auf dem Meere. *Abh. naturwiss. Ver. Bremen* **1873**, 297—298.
 BUCKSTONE, A. W. W.: *Migration of insects. Entomologist* **59**, 5—8. London 1926.
 BÜTTNER, I. G.: Das Wandern der Tiere. *Bull. Soc. imp. Nat. Moscou* **30**, 273—289 (1857).
 CAHN, A. R.: The migration of animals. *Amer. Naturalist* **59**, 539—556 1925.

- *CARTER: Insect migration in the Arkansas Valley, Colorado. *Pan Pacific Entomol.* **6**, 133—134 (1922).
- CAVE, C. J. P.: The physical basis of insect drift. *Nature (Lond.)* **118**, 50 (1926).
- CORNELIUS, C.: Zug- und Wandertiere aller Tierklassen, S. 211—320. Berlin 1865.
- CRIDDLE, N.: Insect migration at Aweme, Manitoba. 42d Annual Rep. entomol. Soc. Ontario 1911. **1912**, 74—76.
- DARWIN, C.: Reise eines Naturforschers. Halle 1893.
- DESCOURTILZ, M. T.: Description de quelques insectes nouveaux découverts en France en 1825. *Mém. Soc. Linnean Paris* **5**, 156—163 (1827).
- EIMER, T. (1): Eine Dipteren- und Libellenwanderung. *Biol. Zbl.* **1**, 549—558 (1881).
- (2): Über eine Wanderung von Dipteren und Libellen. *Entomol. Z.* **43**, 260. Stettin 1882.
- (3): Eine Dipteren- und Libellenwanderung, beobachtet im September 1880. *Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemb.* **38**, 105—113 (1882).
- ELLIOT, G. F. S.: Insect migration. *Zoologist* (3) **19**, 386—387 (1895).
- FELT, E. P. (1): The dissemination of insects by air currents. *J. Econ. Entomol.* **18**, 152—158 (1925).
- (2): Dispersal of butterflies and other insects. *Nature (Lond.)* **116**, 365 bis 368 (1925).
- (3): The physical basis of insect drift. *Ebenda* **117**, 754—755 (1926).
- (4): Dispersal of insects by air currents. *N. Y. State Mus. Bull.* **274**, 59 bis 129 (1928).
- FLETCHER, T. B.: Migration as a factor in pest-outbreaks. *Bull. entomol. Res.* **16**, 177—181. London 1925.
- FOWLER, W. W.: Migration of insects. *Entomol. Month. Mag.* **24**, 204—205 (1888).
- FRANZ E.: Insektenbegräbnis im Meer. *Senckenbergiana* **13**, 228—230 (1931).
- V. FRAUENFELD, G.: Das Insektenleben zur See. *Verh. zool.-bot. Ges. Wien* **17**, 425—464 (1867).
- GÄTKE, H.: Die Vogelwarte Helgoland. Braunschweig 1891.
- GILLMER, M.: Insektenwanderung. *Insektenbörse* **22**, 196 (1905).
- GUPPY, H. B.: Dispersal of butterflies and other insects. *Nature (Lond.)* **116**, 543 (1925).
- HABERFELNER, J.: Über Insektenwanderungen von und in den Alpen. *Soc. Entomol.* **4**, 40—41, 50 (1889).
- HAGEN, H. A. (1): Über Insektenzüge. *Stett. Entomol. Ztg* **22**, 73—83 (1861).
- (2): *Bibliotheca entomologica*. Teil 2, S. 485. Leipzig 1863.
- HALL, E. A.: Migration of insects. *Entomol. Month. Mag.* **24**, 159 (1887).
- HANDLIRSCH, A.: Biologie. *Handbuch d. Entomologie* **2**, 23—26. Jena 1929.
- HOLDHAUS, K.: Die geographische Verbreitung der Insekten. *Ebenda* **2**, 592—1057. Jena 1929.
- V. HOMEYER, E. F.: Die Wanderungen der Vögel, mit Rücksicht auf die Züge der Säugetiere, Fische und Insekten. Leipzig 1881.
- HORN, W.: Einige Bedenken gegen neuere Anschauungen über Massenvermehrung von Insekten. 4. Wandervers. dtsch. Entomol. in Kiel 1930, S. 43—50.
- HURD, W. E.: Influence of the wind on the movements of insects. *U. S. Month. Weather Rev.* **48**, 94—98 (1920).
- JENNER, J. H. A.: Migrations of insects. *Entomol. Month. Mag.* **24**, 113 (1887).
- JORDAN, R. C. R.: Migration of insects. *Ebenda* **24**, 64 (1887).

- KEFERSTEIN, G. A.: Einige Bemerkungen über Insektenzüge. *Z. Naturwiss.* **22**, 249—275 (1863).
- KELLOG, V. L.: On the gregarious hibernation of certain Californian insects. *Proc. Entomol. Soc. Lond.* **1904**, 23—26.
- KIRBY, W. a. W. SPENCE: Einleitung in die Entomologie (übers.). **2**, 8—22. Stuttgart (1823—1833).
- KNAUER, F.: Massenwanderungen in der Tierwelt. *Natur u. Haus* **17**, 316 bis 319, 332—335, 341 (1909).
- (2): Tierwanderungen und ihre Ursachen. Köln 1909.
- KOBELT, W.: Die Verbreitung der Tierwelt, S. 499—512. Leipzig 1902.
- LUTZ, F. E.: Wind and the direction of insects flight. *Amer. Mus. Nov.* **1927**, No. 291, 1—4.
- MARSHALL, G. A. K.: The bionomics of South African Insects. 29. The gregarious instinct in Hybernation and Emigration of Insects (E. B. POULTON). *Trans. Entomol. Soc. Lond.* **1902**, 460—465.
- MÜLLER, A.: On the dispersal of non-migratory Insects by atmospheric agencies. *Ebenda* **1871**, 175—186.
- *NININGER: Migration of Lepidoptera and Coleoptera in Mexico. *J. Kansas Entomol. Soc.* **3**, 28.
- PAX, F.: Die Tierwelt Schlesiens, S. 94—99. Jena 1921.
- PETERSEN, W.: Über den Einfluß des Luftdrucks auf die Entwicklung der Schmetterlinge. *Entomol. Z.* **21**, 169—170 (1907).
- PICTET, A.: Influence de la pression atmosphérique sur le développement des Lépidoptères. *Arch. Sci. Phys. Hist. Nat. Genève* (4) **44**, 413—454 (1917).
- PLIGINSKIJ, V.: Multiplication et vol en masse de quelques insectes (russ.). *Rev. russe Entomol. Petrograd* **14**, 491—493 (1914).
- POULTON, E. B. (1): The gregarious instinct in Hybernation and Emigration of Insects. *Trans. Entomol. Soc. Lond.* **1902**, 460—465.
- (2): A possible explanation of insect swarms on mountains-tops. *Proc. Ent. Soc. Lond.* **1904**, 24—26.
- (3): The UVAROV theory of locust migration and its possible bearing upon butterfly migration. *Ebenda* **4**, 16—20 (1929).
- PRELL, H.: Ein Insektenwanderzug in den Alpen. *Biol. Zbl.* **45**, 21—26 (1925).
- PRIOR, S.: Insect migration. *Zoologist* (3) **19**, 435—436.
- PROCHNOW, O.: Biologie und Meteorologie. *Insektenbiol.* **5**, 271—277 (1909).
- RÄTZER: Massenhaftes Vorkommen von Insekten auf Hochfirn. *Mitt. schweiz. Ent. Ges.* **10** (1), 3—4 (1897).
- SAJÓ, K. (1): Insektenreisen. *Illustr. Wschr. f. Entomol.* **2**, 229—235, 241 bis 242, 257—263 (1897).
- (2): Das Wandern der Insekten. *Prometheus* **10**, 737—741, 758—761, 770—772, 785—789, 802—806, 817—821.
- SCHUSTER, W.: Coccinellen- und Libellenschwärme übers Meer. Meteorologische Einwirkungen (magnetisch-elektrische Vorgänge in der Atmosphäre) als Ursachen der verschiedenen Insektenzüge, insbesondere der Schmetterlingswanderungen. *Entomol. Jb.* **22**, 70—77. Leipzig 1913.
- SCHWARZ A.: Insektenbegräbnis im Meer. *Natur und Museum* **61**, 453—465 (1931).
- SCOTT, H.: Coleoptera, Sawflies and Tipulidae drowned in the sea. *Entomol. Month. Mag.* **62**, 165—169 (1926).
- DE SERRES, MARCEL: Mémoires sur les causes des migrations des divers animaux. *Naturk. Verh. v. d. Hollandsche Maatschappij d. Wetenschapen te Haarlem.* 2. Verz., 2. Deel, S. 296—301. Haarlem 1842.

- SHANNON, H. J. (1): Do insects migrate like birds? *Harpers Mag.* **131**, 609 bis 618 (1915).
- (2): Insect migration as related to those of birds. *Sci. Monthly* **3**, 227 bis 240 (1916).
- (3): Autumn migrations of butterflies. *Amer. Mus. J.* **17**, 33—40. New York 1917.
- (4): A preliminary report on the seasonal migration of insects. *J. N. Y. Entomol. Soc.* **34**, 199—206 (1926).
- SOUTH, R.: Migration of insects. *Entomol. Month. Mag.* **24**, 85—86 (1887).
- SPENCE, W.: Einige Fragen. *Stett. entomol. Ztg* **8**, 376—377 (1847).
- SPRUCE, R.: Notes on some insect-and other migrations observed in equatorial America. *J. Linnean Soc. Zool.* **9**, 346—367 (1868).
- TASCHENBERG, O.: Insektenschwärme oder Insektenzüge. *Z. Naturwiss.* **53**, 903—905 (1880).
- TRAUTMANN, W.: Wandern in Deutschland südliche Insekten ein? *Entomol. Z.* **35**, 1. Frankfurt a. M. 1921.
- TRUSHEIM, F.: Massentod von Insekten. *Natur und Museum* **59**, 54—61 (1929).
- TUTT, J. W.: Migration and Dispersal of Insects. *Entomol. Record* **10—14**, viele Aufsätze, als Sonderdruck erschienen 1902, 132 S.
- VISHER, S. S.: Tropical cyclones and the dispersal of life from island to island in the Pacific. *Amer. Naturalist* **59**, 70—78 (1925).
- VOSSLER, J.: Insektenwanderungen in Usambara. *Insektenbörse* **23**, 68, 70—71, 75, 77—78 (1906).
- WALKER, J. S.: Insects a sea. *Entomologist* **6**, 457 (1872/73).
- WALLACE, A. R.: The geographical distribution of animals **1**, 32—34. London 1876.
- WEBSTER, F. M.: Winds and storms as agents in the diffusion of insects. *Amer. Naturalist* **36**, 795—801 (1902).
- WHITE, F. B.: On involuntary migration in insects. *Entomol. Month. Mag.* **8**, 97—99 (1871).
- WILLIAMS, C. B. (1): Some notes on Butterflies migrations in British Guiana. *Trans. Entomol. Soc. Lond.* **1917**, 154—164.
- (2): A migration of yellow butterflies (*Catopsilia statira*) in Trinidad. *Ebenda* **1919**, 76—88.
- (3): Records of insect migration in tropical America. *Ebenda* **1920**, 146 bis 165.
- (4): Records and problems of insect migration. *Ebenda* **1923**, 207—233.
- (6): Notes on insect migration in Egypt and the Near East. *Ebenda* (1924), **1925a**, 349—356.
- (7): The migrations of the Painted Lady Butterfly. *Nature (Lond.)* **115**, 535—537 (1925b).
- (8): Migrations of Butterflies. *Ebenda* **118**, 118—119 (1926a).
- (9): Some insolved problems of Butterfly migration. *Verh. 3. internat. Entomol. Kongr. Zürich* 1925. 1926b, 100—108.
- (10): Voluntary and involuntary migration of insects. *Entomologist* **59**, 281—288 (1926c).
- (11): Further records of insect migration. *Trans. Entomol. Soc. Lond.* **74**, 193—202 (1926d).
- (12): Records of migratory insects, chiefly from Africa. *Bull. Soc. roy. Entomol. Egypte* 1926, **10**, 224—256 (1927a).
- (13): A study of Butterfly migration in S. India and Ceylon. *Trans. Entomol. Soc. Lond.* **75**, 1—33 (1927b).

- WILLIAMS, C. B. (14): Collected records relating to insect migration. *Ebenda* **76**, 79—91 (1928).
 — (15): The seasonal abundance of four common butterflies in Egypte. *Bull. Soc. roy. Entomol. Egypte* **13**, 85—92 (1929a).
 — (16): Evidence for the migration of butterflies. *Ebenda* **13**, 193—210 (1929b).
 *— (17): Records of butterfly migration in East Africa. *Bull. East Africa and Uganda Nat. Hist. Soc.* **35**, 9—24 (1930a).
 — (18): Collected records relating to insect migration (second series). *Trans. Entomol. Soc. Lond.* **1930b**, 139—170.
 — (19): *The Migration of Butterflies*. Edinburgh 1930c, 473 S.

Orthoptera (speziell Wanderheuschrecken).

- BODKIN, G. E. a. L. D. CLEARE: An invasion of British Guiana by locusts, with a complete account of the life history of the species. *Bull. Entomol. Res.* **9**, 341—357 (1919).
 *BRUNER, L. (1): The first report of the Merchant's Locust Investigation Commission of Buenos Aires. Buenos Aires 1898, 100 S.
 *— (2): The second report etc. Lincoln, Neb. 1900, 80 S.
 BÜCHER, H. und Mitarbeiter: Die Heuschreckenplage und ihre Bekämpfung. *Monogr. angew. Entomol.* **3**. Berlin 1918, 274 S.
 CORKINS, C. L.: Notes on the migration of *Melanoplus atlantis* RILEY, in northern Dakota in 1920. *Canad. Entomol.* **54**, 1—4 (1922).
 Egypt. Ministry of Agriculture: Report on the great invasion of locusts in Egypt in 1915 and the measures adopted to deal with it. Cairo 1916, 72 S.
 *FAURE, J. C.: The life history of the brown locust. *Bull. Transvaal Univ. Coll.* **4** (1923), 30 S.
 FILIPJEV, I. N. (1): *Locusta migratoria* in Western Europa (russ.). *Rev. russe Entomol.* **20**, 245—249 (1926).
 — (2): The Locust question in Soviet Russia. Fourth International Congress of Entomology, Ithaca, August 1928, *Transactions*, **2**, 803—812 (1930).
 FRAENKEL, G. (1): Untersuchungen über Lebensgewohnheiten, Sinnesphysiologie und Sozialpsychologie der wandernden Larven der afrikanischen Wanderheuschrecke *Schistocerca gregaria*. *Biol. Zbl.* **49**, 657—680 (1929).
 — (2): in BODENHEIMER, FRAENKEL usw.: Studien zur Epidemiologie, Ökologie und Physiologie der afrikanischen Wanderheuschrecke. *Z. angew. Entomol.* **15**, 27—43, 105—120 (1930).
 — (3): Die Orientierung von *Schistocerca gregaria* zu strahlender Wärme. *Z. vergl. Physiol.* **13**, 300—313 (1930).
 HERRICK, G. W. a. C. H. HADLEY: The lesser migratory locust. *Bull. Cornell Univ. Agr. Exp. Stat.* **378** (1916), 45 S.
 HOFFMANN, C. C.: Las migraciones de la langosta *Sch. paranensis* y contribucion al conocimiento de sus movimientos en Mexico. *Mem. Soc. Ant. Alzate* **44**, 191—227. Mexico 1925.
 HOFFMANN, C. C., DAMPF, A. u. VARELA: Informe de la comision científica exploradora de la Plaga de la langosta en el Estado de Veracruz. *Monogr. Inst. Hyg.* **3**. Mexico 1925, 140 S.
 HOWARD, L. O.: A migration of Cockroaches. *Insect Life* **7**, 349 (1895).
 HURD, W. E.: Grasshoppers at Sea. *Monogr. Weather Rev. (U. S.)* **11** (1917). Institut International d'Agriculture: La lutte contre les sauterelles dans les divers pays. Rom 1916, 167 S.
 JABLONOWSKI, J.: Ungarns Heuschreckengefahr einst und jetzt. *Verh. 3. internat. Entomol. Kongr. Zürich* 1926, S. 377—388.

- JOHNSTON, H. B.: A further contribution to our knowledge of the bionomics and control of the migratory locust, *Schistocerca gregaria* in the Sudan. Bull. Entomol. Sect. Wellcome Trop. Res. Lab. **22** (1926).
- *KIRITCHENKO, A.: Materials on the ecology and biology of *Calliptamus italicus* L. in the steppe zone of Ukraine (russ.). Odessa Agr. Exp. Stat. Entomol. Dep. **1** (1926), 47 S.
- KLEIN, B. M.: Die Heuschrecken von Ober-Eggendorf. Naturforscher **7**, 478 (1931).
- KÜNCKEL D'HERCULAI, J. P. A.: Invasions des Acridiens vulgo Sauterelles en Algérie. Alger 1893—1905.
- LA BAUME, W. (1): Die afrikanischen Wanderheuschrecken. Beih. TROPENPFLANZER **11**, 65—128 (1910).
- (2): Siehe Bücher 1918.
- LEAN, O. B.: On the recent swarming of *Locusta migratorioides*. Bull. entomol. Res. **22**, 365—378 (1931).
- *LEFROY, H. M.: The Bombay Locust (*Acridium succinctum* L.). Mem. Dep. Agricult. India Entomol. Ser. **4**, 1—109 (1906).
- DE LEPINEY, J. (1): Sur le comportement de *Schistocerca gregaria* au cours des vols. Rev. pathol. vég. entomol. agr. Marseille 1928.
- (2): Sur l'orientation des mouvements gregaires de *Schistocerca gregaria*. Ebenda **18**, 193—200 (1931).
- NIKOLSKI, V. V.: The Asiatic Locust (russ.). Leningrad 1925.
- PITMAN, C. R. S.: Immense numbers of a large Mantid and Moth blown on to a ship off the E. coast of Africa and out of sight of land. Proc. Entomol. Soc. Lond. **5**, 84 (1931).
- PLOTNIKOV, V. I. (1): Some observations on the variability of *Locusta migratoria* L. in breeding experiments. Bull. entomol. Res. **14**, 241—243 (1924).
- *— (2): *Locusta migratoria* L. and *danica* L. as independent forms and their derivatives (russ.). Taschkent 1927, 33 S.
- POSPELOV, V. P.: The influence of temperature on the maturation and general health of *Locusta migratoria* L. Bull. entomol. Res. **16**, 363—367 (1926).
- RILEY, C. V., Packard etc. (1): U.S. Entomol. Comm. first annual Rep. Washington 1878.
- (2): Ebenda, second Rep. Washington 1880.
- (3): Ebenda, third Rep. Washington 1882.
- SAJÓ, K.: Die marokkanische Heuschrecke. Prometheus **15**, 705—709, 725 bis 730, 740—742 (1904).
- SANDER, L.: Die Wanderheuschrecken und ihre Bekämpfung in unseren afrikanischen Kolonien. Berlin 1902, 544 S.
- SCUDDER, S. H.: Locusts in Mid-Ocean. Psyche **2**, 124—125 (1878).
- TUTT, J. W.: Migration and Dispersal of Insects: Orthoptera. Entomol. Record **11**, 14—18, 43—45, 64—67, 89—93, 117—121 (1899).
- UVAROV, B. P. (1): A revision of the genus *Locusta* L. (*Pachytylus* FIEB.) with a new theory as to periodicity and migrations of locusts. Bull. entomol. Res. **12**, 135—163 (1921).
- (2): Locusts and Grasshoppers. London 1928, 352 S.
- VOSSELER, J. (1): Die Wanderheuschrecken in Usambara im Jahre 1903/04, zugleich als ein Beitrag zu ihrer Biologie. Ber. Land- u. Forstwirtschaft. Dtsch.-Ostafrika **2**, 291—374 (1905).
- (2): Siehe S. 215 (1906).
- ZACHER, F.: Orthopteren; in SORAUER-REH: Handbuch d. Pflanzenkrankheiten **4**, 150—237 (1926).

Odonata.

- ACLOQUE, A.: Migration des Libellules. Le Cosmos **44**, 521—524 (1901).
- ADELUNG, N.: Vol en masse de Libellulides à St. Petersbourg. Rev. Russe Entomol. **14**, 177 (1914).
- ALBARDA, H.: Massenvorkommen von Libellen. Tijdschr. Entomol. **17**, Verslag, 19—22 (1874).
- ALTUM: Libellenzüge. Natur u. Offenbarung **8**, 382 (1862).
- ANDRES, A.: The dragonflies of Egypt. Mem. soc. entomol. Egypte **3**, 1—43. Cairo 1928.
- ANON, J. D. K. (1): Vol de Libellules. Feuille jeune Natur. **10**, 15 (1879/80). — (2): Libellenflug. Ill. Wschr. f. Entomol. **2**, 416 (1897).
- *AVERIN, V. G.: Über den Massenflug der Libellen i. J. 1914 im europäischen Rußland (russ.). Charikov Bull. vredit. selësk choz. **3**, Nr 2, 16—23 (1915).
- *AZOV, Z.: Migration of *Leptetrum quadrimaculatum* L. in the North Dvina district. Plant. Prot. **6**, 533. Leningrad 1929.
- BARTENEV: Wanderung von Libellen 1914 und über Libellenwanderungen im allgemeinen (russ.). Prot. Obsc. Est. Donsk. Univ. Rostof. 1918/19.
- BAXTER, T.: Migratory (?) flights of *Libellula depressa*. Entomol. Record **23**, 243—244 (1911).
- VAN BEMMELEN (1): Waarnemingen over het trekken van Insekten. Handel. d. Nederl. Entomol. Ver. 1857, D. I. Stk. **3**, 1—23 (1857). — (2): Libellenzug über Rotterdam. Tijdschr. v. Entomol. Versl. **27**, 91 (1883/84).
- BEUTHAN, K.: Libellenwanderung. Internat. entomol. Z. **8**, 112. Guben 1914/15.
- BLASIUS, W.: Über die großen Libellenzüge durch Norddeutschland (Sachsen, Braunschweig usw.) im Sommer 1881. 3. Jber. Ver. Naturwiss. Braunschweig **1883**, 72—77.
- BRIGGS, C. A.: Dragon-Flies in 1892. Entomol. Monthly Mag. **29**, 8—9 (1892).
- BROWN, J. J.: Flights of Dragon-Flies. Insect Life **3**, 413—414 (1891).
- CAMPBELL, F. M.: Dragon-Fly migration. Entomol. Monthly Mag. **21**, 192 (1884/85).
- CHYZER, K.: Migration des Libellulides. Rovart. Lapok. **1**, 125—126 (1884).
- CODINA, A.: Un Neuroptero emigrante. Zaragoza Bol. Soc. Arag. Cienc. Nat. **9**, 271—273 (1910).
- CORNELIUS, C.: Über Libellenzüge. Verh. naturwiss. Ver. preuß. Rheinl. **19**, 321 (1862).
- DEMEL, K.: La migration des Libellules par Hel [Pologne]. Kosmos, Bull. de la Soc. Pol. d. Natur. a Leop. **1924**.
- DESCOURTILEZ, M. T.: Description de quelques insects nouveaux découverts en France en 1825. Mem. Soc. Linnean Paris **5**, 156—163 (1827).
- EIMER, TH.: Siehe S. 213.
- FEDERLEY, H.: Einige Libellenwanderungen über die zoologische Station bei Tvärminne. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica **31**, Nr 7, 1—38 (1908).
- FLOERIKE, K.: Heuschrecken und Libellen. Kosmos. Stuttgart 1922.
- FONTAINE, M.: Migration de *Libellula quadrimaculata* L. Ann. Soc. Entomol. Belg. **46**, 7—8 (1902).
- V. FRAUENFELD, G.: Das Insektenleben zur See. Verh. zool.-bot. Ges. Wien **17**, 425—464 (1867).
- FROHAWK, F. W.: Dragonfly migrating. Entomologist **57**, 260 (1924).
- GAUCKLER, H.: Libellenschwarm. Entomol. Nachr. **7**, 216 (1881).

- GEISSLER, R. u. GALVAGNI: Libellenzüge. Bl. Naturkde u. Naturschutz **12**, 115—116. Wien 1925.
- GERMAR, E. F.: Libellenzüge. Z. Entomol. **2**, 443 (1840).
- GHILLANI, V.: Sopra alcune invasioni di Libelluline nell' Italia superiore. Bull. Soc. Entomol. Ital. **6**, 227—228 (1874).
- GÖDLIN, E. A.: Libellenwanderung. Zool. Gart. **21**, 125/26 (1880).
- GRASSÉ, P.: Observations et remarques sur les migrations d'odonates. Soc. entom. de France. Livre du Centenaire. 657—668. Paris 1932.
- HAGEN H. A.: Über Insektenzüge. Entomol. Z. **21**, 73—83. Stettin 1861.
- HALL, C. G.: Migratory swarms of *Libell. quadr.* at Dover. Entomol. Monthly Mag. **25**, 324 (1888/89).
- VAN HASSELT: Libellenzug. Tijdschr. v. Entomol. **28**, Verslag, 12 (1884/85).
- HAYWARD, K. J.: Siehe S. 225.
- HOWE, R. H. (1): The distribution of New-England Odonata. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. **36**, Nr 2 (1921?).
- (2): Another instance of the northward migration of Odonata in the spring. Psyche **32**, 113. Boston 1925.
- HUDSON, W. H.: The Naturalist in La Plata. Kap. IX. Dragonfly storms. S. 130—134. London 1892.
- KARSCH, F.: Eine Invasion von Libellen. Entomol. Nachr. **26**, 253 (1900).
- KEFERSTEIN, A.: Libellenzüge. Mag. Entomol. **2**, 336—337. Halle 1817.
- KEILHOLZ: Massenzüge von Libellen. Entomol. Z. **39**, 38—39. Frankfurt a. M. 1925.
- KÖHLER, K.: Der Libellenzug durch Schlesien im Jahre 1925. Mitt. naturwiss. Ver. Troppau **33**, 26—30 (1927).
- KOLOSOV, J. M.: Sur l'apparition en masses des Odonates aux environs de Petrograd et de Novaja Alexandrija, gouvernement de Ljublin, au mois de mai 1914. Rev. Russe d'Entomol. **15**, 413—419 (1916).
- KÖPPEN, F. T.: Einige Fälle von Massenerscheinungen verschiedener Insekten, und speziell der Libellen. Entomol. Z. **32**, 183—190 (1871).
- KUWERT, A.: Eine Völkerwanderung der *Libellula quadrimaculata*. Entomol. Z. **34**, 374—375 (1873).
- LAMBORN, R. H.: Dragon Flies. vs. Mosquitoes. New York 1890. — BEUTENMÜLLER, W.: Records of Migrations of Dragon-Flies, especially *Libellula quadrimaculata*, from 1868 to 1888. S. 161—162.
- LANCASTER, A.: Les passages de Libellules du commencement du juin 1900. Ciel et Terre **21**, 247—270 (1900).
- LANDWEHR, F.: Der Zug von *Libellula quadrimaculata*. Entomol. Nachr. **7**, 280 (1881).
- LICHTENSTEIN, J. et PIERRE GRASSÉ: Une migration d'odonates. Bull. Soc. entomol. France **1920**, 160—163.
- LUCAS, W. J. (1): Migration of dragonflies. Entomologist **33**, 210—211 (1900).
- (2): British Dragonflies. London 1900, 350 S.
- (3): *Sympetrum fonscolombii* in the act of migrating. Entomologist **36**, 70 (1903).
- (4): Presumed immigration of the dragonfly *Sympetrum flaveolum* L. in 1926. Ebenda **60**, 76—78 (1927).
- MCLACHLAN, R. (1): Dragonflies at Sea. Entomol. Monthly Mag. **9**, 273 (1872/73).
- (2): The british Dragonflies annotated. Ebenda **20**, 251—256 (1883/84).
- (3): Oceanic migration of a nearly cosmopolitan dragonfly (*Pantala flavescens* F.). Ebenda **32**, 254 (1896).
- (4): Abstract of an article by Mons. A. Lancaster on migration of *Libellula quadrimaculata* in Belgium in June 1900. Ebenda **36**, 222—226 (1900).

- *MASCHIN, W. N.: Flug der *Libellula quadrimaculata* über die Stadt Simbirsk. Rev. Sci. Nat. St. Petersburg 4, Nr 9, 333—334 (1893) (russ.). Inhaltsangabe im Zool. Anz. 17, Lit., 88 (1894).
- MORREN, M. C.: Sur une émigration de demoiselles. Bull. Acad. roy. Sci. Belg. 20, 2, 323—324 (1853).
- MULDER, C.: Aanteekening over groote zwermen von glazenmakers in Nederland, in 1855. Algemeene Konst-en Letterbode 67, 410—411 (1855).
- MUNDT, A. H.: Migration of Dragonflies *Aeschna heros* FABR. Canad. Entomol. 14, 56—57 (1882).
- NEWTON, A.: An extraordinary flight of Dragonflies. Nature (Lond.) 28, 271 (1883).
- OSBORN, R. C.: A migratory flight of dragonflies. J. N. Y. Entomol. Soc. 24, 90—92 (1916).
- PATON, C. J.: Migration of Dragonflies and Uraniid Moth in British Guiana. Entomologist 62, 212—213 (1929).
- PENDER, S.: Migratory swarm of *Libellula quadrimaculata* off the Essex coast. Entomol. Monthly Mag. 25, 93 (1889).
- PRELL, H.: Ein Insektenzug in den Alpen. Biol. Zbl. 45, 21—26 (1925).
- RIS, F.: Über die Libellen *Sympetrum striolatum* und *S. meridionale* in den Alpen. Entomol. Anz. 1, 28—30 (1922).
- RITSEMA: Libellenzug. Tijdschr. v. Entomol. 28, Verslag, 21—22 (1884/85).
- RIVEAU, CH.: Migration des Libellules. Feuilles jeun. Natur. 12, 123 (1882).
- ROOT, F. M.: Dragon-flies collected at Point Pelee and Pelee Island, Ontario, in the Summer of 1910 and 1911. Canad. Entomol. 44, 208/09 (1912).
- RUDOW: Massenhaftes Erscheinen einiger Insektenarten. Entomol. Jb. 7, 120—126 (1898).
- SCHAITER, H. J.: Libellenschwärme in Galizien. Entomol. Nachr. 6, 133, 167 (1880).
- SCHMIDT, E.: Libellen in Brohmer usw., Die Tierwelt Mitteleuropas IV. 1928.
- SCHNABL: Über Libellenschwärme. Entomol. Nachr. 6, 167 (1880).
- SCHNEIDER, G.: Libellenzug in Riga. Riga. Korr.-Bl. naturforsch. Ver. 53, 110 (1910).
- DE SELYS-LONGCHAMPS, E.: Revue des odonates ou Libellules d'Europe. Mém. Soc. roy. Sci. Liège 6 (1850).
- SHELFORD, R.: Siehe unter Schmetterlinge, S. 231. 1903.
- TARNUZZER, C.: Wanderzüge in der Insektenwelt im Sommer 1921. Naturw.-techn. Jb. 3, 185—187 (1921) (1922).
- TILLYARD, R. J.: The Biology of Dragonflies. S. 333. Cambridge 1917.
- TORREY, B.: Migration of Dragonflies. Amer. Naturalist 14, 132—133
- TRYBOM, F.: Masswandring of trollsländor. Entomol. Tidskr. 15, 178 (1894).
- TULLOCH, J. B. G.: Dragonfly migration. Entomologist 62, 213 (1929).
- TUTT, J. W.: Migration and Dispersal of Insects; Dragonflies. Entomol. Record 11, 153—155, 181—183, 213—215, 231—233 (1899).
- VIEWEG, K.: Libellenflug. Ill. Wschr. 2, 464 (1897).
- WAGNER, W.: Der Libellenzug in Hamburg. Ebenda 2, 479 (1897).
- WEIDINGER, G.: Libellenschwarm. Entomol. Nachr. 7, 187—188 (1881).
- WEISSENBORN, W.: Great migration of dragonflies, observed in Germany. Lond. Mag. Nat. Hist., N. S. 3 (1839).
- WESENBERG-LUND, C.: Odonatenstudien. Die Wanderungen der Odonaten. Internat. Rev. d. Hydrobiol. 6, 410—413 (1913/14).
- WILLIAMS, C. B.: Some records of dragonfly migration. Entomologist 62, 145—148 (1929).

WILLIAMS: Siehe S. 215. 1924.

WOLF, H. T.: Migrations of Dragonflies (Odonata) and of Ants (Hym.). Entomol. News **22**, 419—420 (1911).

WOOD-JONES, F.: Corals and Atolls. London 1910.

Lepidoptera (Schmetterlinge).

ADKIN, R. (1): More lazy days by the Sea. Proc. South Lond. Entomol. nat. hist. Soc. **1899**, 47—48.

— (2): Some thoughts on the probability of the abundance of certain species of Lepidoptera in 1906 being due to immigration and its possible effect on our insect fauna. Ebenda **1906**, 33—37.

— (3): Migration of Lepidoptera in regard to the British Isles. Ebenda **1920**, 41—48.

— (4): White butterflies flying in from the sea. Entomologist **57**, 205 (1924).

— (5): Dispersal of butterflies and other insects. Nature (Lond.) **116**, 467 (1925).

v. AIGNER-ABAFI, L. (1): Lepidopterenwanderungen in Ungarn. Allg. Z. Entomol. **6**, 102—103.

— (2): Wanderzüge des Distelfalters. Ebenda **9**, 6—9 (1904).

*AITKEN, E. H. (1): The migration of butterflies. J. Bombay nat. hist. Soc. **11**, 336—337 (1897).

— (2): Migration of *Euploea core*. Ebenda **12**, 229—230 (1898).

ALA: Flight of Butterflies. Nature (Lond.) **4**, 487 (1871).

ALTUM, B.: Über den wirtschaftlichen Wert der Wanderzüge unserer Schmetterlinge. Z. Forst- u. Jagdw. **29**, 599—605 (1897).

ANDREWES, H. L. (1): Migration of butterflies. J. Bombay nat. hist. Soc. **19**, 271 (1909).

*— (2): The migrations of butterflies. J. E. Africa and Uganda nat. hist. Soc. Nairobi **17**, 72—75 (1922).

ANKER, L.: Migration d'une chenille. Rov. Lapok. **1** (1884).

Anonym (1): Extraordinary flight of butterflies. Zoologist **4**, 1443 (1846).

— (2) M. B.: Butterfly swarm. Nature (Lond.) **20**, 581 (1879).

— (3): Schwärme von *Bupalus piniarius*. Entomol. Jb. **11**, 76 (1902).

— (4) S. B.: Zahlreiches Auftreten und Wanderungen von *P. cardui*. Schweiz. entomol. Anz. **5**, Nr 8, S. 2 (1926).

ANSCHÜTZ, W.: Wanderungen von *Pieris brassicae*. Internat. entomol. Z. **3**, 137 (1909).

AUEL, H.: Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von *Pieris brassicae*. Allg. Z. Entomol. **7**, 186 (1902).

BALES, B. R.: Migration of *Anosia plexippus* L. Entomol. News **18**, 402 (1907).

BALL, E. D. u. W. E. STONE: A puzzling butterfly migration. Sci. (N. Y.) **68**, 110—111 (1928).

BANDERMANN, F.: Ein Wanderzug der Kohlweißlinge. Entomol. Z. **41**, 232. Frankfurt a. M. 1927.

BARLETT, J. P.: Extraordinary migration of Butterflies. Zoologist **4**, 1442/43 (1846).

BARRET, C. G. (1): Probable immigration of white butterflies. Entomol. Monthly Mag. **24**, 85 (1887).

— (2): *Anosia plexippus* (*Danaüs archippus*) in the Atlantic. Ebenda **29**, 163 (1893).

BARRET, J. P. (1): Migration of Lepidoptera. Entomologist **38**, 213—214 (1905).

- BARRET, J. P. (2): Migration of butterflies. Proc. South Lond. entomol. nat. hist. Soc. **1913/14**, 118—119.
- BATES, H. W.: The Naturalist on the River Amazonas **1**, 249. London 1863.
- BATH, W. H.: Lepidoptera and migration. Nature (Lond.) **34**, 618 (1886).
- BAYNE, A. F.: Migration of butterflies in Buenos Aires. Entomol. Record **18**, 187—188 (1906).
- BEHR, H.: On Californian Lepidoptera. Proc. California Acad. Sci. **3**, 124 (1864).
- BELL-MARLEY, H. W. (1): *Pieris daplicide* migrating. Entomologist **34**, 98 (1901).
- (2): Migratory flight of *Crenis boisduvali*. Ebenda **37**, 116 (1904).
- BELT, T.: The Naturalist in Nicaragua. S. 152—154. London 1874.
- VAN BEMMELEN: Über Insektenwanderungen. Tijdschr. Entomol. **5**, 24—27 (1862).
- BENNET, G., CLARKE, W. B. u. F. SMITH: Massenflug der Motte *Agrotis spina* in Australien. Proc. entomol. Soc. Lond. **1868**, 2—7.
- BERNHEIM, J. L.: Swarms of butterflies. Entomol. News **28**, 339—340 (1917).
- BLAHA, E.: Wanderzug der Kohlweißlinge. Internat. entomol. Z. **2**, 124. Guben 1908.
- BOHN, G.: Observations sur les papillons du rivage de la Mer. Bull. Inst. gén. Psychol. Paris **1906**.
- BONNIFAY: La migration de papillons. La Nature **7**, 130 (1879).
- BOX, H. E.: Observations on a migration of butterflies in Venezuela. Trans. entomol. Soc. Lond. **1930**, 51—59.
- BRADSHAW, G. H.: A swarm of butterflies. Ottawa Naturalist **20**, 211—213 (1907).
- BROMLEY, S. W.: The Monarch Butterfly wintering in the Everglades. Entomol. News **39**, 96—97 (1928).
- BUCKSTONE, A. W. W.: *Pyrameis cardui* at sea. Entomologist **59**, 171 (1926).
- *CALVERT, P. P. u. A. S.: Year of Costa Rican Natural History. New York 1917.
- CAMERANO, L. (1): Wanderungen von *Pyrameis cardui* 1879 in Italien. Bull. Soc. Entomol. Ital. Res. Ad. **1879**. S. 14, 22—23. 1879.
- (2): Di una apparizione della *Vanessa cardui* nel 1883 nei pressi di Torino. Bull. Soc. Entomol. Ital. **17**, 95 (1885).
- CARDINAL, A. W.: Migration of *Libythea labdaca* in West Africa. Entomologist **59**, 171 (1926).
- CARDON, R.: On a migration of *Catopsilia pomona* F. J. Malayan Branch roy. Asiatic Soc. Singapore **5**, 314—315 (1927).
- CECIL, H.: Butterfly swarms. Nature (Lond.) **20**, 291 (1879).
- CHABOZ, M.: Migration de *Vanessa cardui*. Soc. entomol. de France. Bull. d. séances **1879**, 100—101.
- CHEUX, A.: La migration de papillons. La Nature **7**, 129 (1879).
- CHITTENDEN, F. H. (1): The Fall Army Worm and variegated Cutworm. Bull. **29**. U. S. Dep. Agr. Washington 1901.
- (2): The Semitropical Army Worm. Ebenda **66**. Washington 1909.
- *— (3): The Larger Canna Leaf-Roller. U. S. Dep. Agr. Entomol. Circ. **145**, 1—4 (1912).
- CHRIST: Schmetterlingszüge im 17. Jahrhundert. Mitt. schweiz. entomol. Ges. **11**, 2, 105 (1905).
- CLARK, A. H.: A supposed migration of pieridae witnessed in Venezuela in the summer of 1901. Canad. Entomol. **35**, 219—222 (1903).

- CLEARE, L. D. (1): Butterfly migration in British Guiana. Trans. Entomol. Soc. Lond. 1920, 331—339.
 — (2): Butterfly migrations in British Guiana. II. Ebenda 1929, 251—264.
- COCKERELL, T. D. A.: Migrations of insects. Entomol. Monthly Mag. 21, 159, 232—234 (1884/85).
- COLLENETTE, C. L. (1): The status of *Danaida plexippus* in the Pacific islands. Ebenda 61, 198—202 (1925).
 — (2): A migration of *Libythea carinenta* CR. Ebenda 64, 124—126 (1928).
- CONDAMY: La migration des papillons. La Nature 7, 65 (1879).
- CORDEAUX, J. (1): Migration of butterflies. Entomologist 7, 161 (1874).
 — (2): Migration of *Plusia gamma*. Field 60, 407 (1882).
 — (3): Migration of Moth. Entomol. Monthly Mag. 21, 30 (1884).
 — (4): Insect migration. Zoologist (3) 19, 387 (1895).
- CRAMER, F.: Butterfly migration. Nature (Lond.) 118, 191—192 (1926).
- CROMPTON, J.: Migration of white butterflies. Entomol. Monthly Mag. 7, 18 (1870/71).
- CROZET-NOYER: La migration des papillons. La Nature 7, 129 (1879).
- CRUTTWELL, T.: Great flight of *Colias edusa* in the West of Ireland. Entomol. Monthly Mag. 36, 1 (1900).
- CUMMING, G.: Insect migration. Zoologist (3) 19, 434—435 (1895).
- DANIEL, J. A.: Migration of butterflies. Spol. Zeyl. Colombo 5, 106/07 (1908).
- DAVIS, J. M.: Migration of *Callidryas eubule*. Insect Life 3, 335—336 (1890).
- DAVIS, S. A.: Swarming of *Urania boisduvali* in South America. Ebenda 2, 22 (1889/90).
- DAVIS, T.: A migration of Red Admiral Butterfly. J. N. Y. entomol. Soc. 20, 293—294 (1912).
- DECHARME, M.: Une migration de papillons de l'espèce *Vanessa cardui*. C. r. Acad. Sci. Paris 88, 1280 (1879).
- DEMAISON, L.: Migration de lépidoptères observé en 1923 en Algérie. L'Amateur de Papillons 2, 30—31 (1924/25).
- DE ONDARZA: Der Distelfalter (*Pyrameis cardui* L.) ist dieses Jahr auf dem Zug! Arch. Insektenkunde d. Oberrheingebiets usw. 2, 77—79 (1926).
- DISTANT, W. L.: The geographical distribution of *Danais archippus*. Trans. entomol. Soc. Lond. 1877, 93—104.
- DOHRN, C. H.: Raupenzug von *P. brassicae*. Entomol. Z. 22, 82—83 (1861).
- DOW, R. P. (1): Migration of *Pyrameis cardui*. J. N. Y. entomol. Soc. 32, 121 (1924).
 — (2): Migration of *Pyrameis cardui*. Ebenda 34, 287/88 (1926).
- DUDGEON, G. C.: The migration of butterflies in the Kangra Valley. J. Bombay nat. hist. Soc. 14, 147—148 (1902).
- EDWARDS, W.: A flight of butterflies. Amer. Naturalist 11, 244 (1877).
- EHINGER, K.: Die Wanderung von *Pyrameis cardui*. Internat. entomol. Z. 12, 75. Guben 1918/19.
- EIMER, T.: Beobachtungen über die Züge des Distelfalters. Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemb. 36, 88—93 (1880).
- ELLZEY, M. G.: A swarming of the Milk-weed Butterfly in 1886. Insect Life 1, 221 (1888/89).
- ESSIG, E. O.: A butterfly migration. Pan-Pacific Entomol. San Francisco 2, 211—212 (1926).
- EVERSHED, J. (1): Migration of butterflies in India. Bombay J. nat. hist. Soc. 20, 390—391 (1910).
 — (2): Butterfly migration in relation to mimicry. Nature (Lond.) 89, 659 (1912).

- EWING, T. J.: Observations upon the natural history of two species of Lepidopterous insects of van Diemen's Land. Proc. entomol. Soc. Lond. **2**, 54—56 (5. VI. 1837).
- FALLOU, M. J.: Migration de *Vanessa cardui* et de *Plusia gamma*. Soc. entomol. de France, Bull. d. séances **1879**, 91.
- FARNHAM, G. D.: *Pyrameis cardui*-Wanderung in Kalifornien. Entomol. News **6**, 150 (1895).
- FARQUHARSON, C. O.: The migration of *Libythea labdacca* at Moor Plantation, S. Nigeria. Trans. entomol. Soc. Lond. **1921**, 404—405.
- FATIO, V.: La migration de papillons. La Nature **7**, 129 (1879).
- FEYTAUD, J.: Notes sur le Pieride du Chou. Bull. Soc. Zool. Agr. Bordeaux **1918**, 33—38.
- FICKE, H. (1): Wanderungen der Gattung *Pieris*. Entomol. Nachr. **10**, 373 bis 374 (1884).
- (2): Alpenwanderungen von Schmetterlingen. Soc. Entomol. **2**, 163 (1888).
- FIELD, W. L. W.: *Callidryas eubule* in migration. Entomol. News **10**, 71—73 (1898).
- FISCHER, E.: Zur Einwanderung von *Cotias edusa* F., *Pyrameis cardui* L. und *Celerio livornica* ESP. im Sommer 1928 mit Angaben über deren Zucht. Entomol. Z. **42**, 212—214. Frankfurt a. M. 1928.
- FLETCHER, R. K.: Notes on a migration of the Snout Butterfly. Entomol. News **37**, 106—107 (1926).
- FLETCHER, T. B. (1): Do Butterflies migrate by night? Spol. Zeyl. Colombo **4**, 178—179 (1907).
- (2): Possible causes of migration in Lepidoptera. Proc. entomol. Soc. Lond. **4**, 103—104 (1930).
- FOREL, F. A.: Butterfly Swarms. Nature (Lond.) **20**, 197 (1879).
- FRI TSCH, K. (1): Notiz über den Zug des Distelfalters. Entomol. Nachr. **5**, 195—197 (1879).
- (2): Über den Herbstzug des Distelfalters in Salzburg. Ebenda **5**, 314 bis 316 (1879).
- FROHAWK, F. W. (1): Migration of *Pyrameis atalanta*. Entomologist **56**, 278/79 (1923).
- (2): Great immigration of *Pyrameis cardui*. Ebenda **61**, 172 (1928).
- (3): Migration of *Vanessa urticae*. Ebenda **62**, 110—111 (1929).
- GABLE, C. H. u. W. A. BAKER: Notes on a migration of *Libythea bachmanni* KIRTL. Canad. Entomol. Orillia **54**, 265—266 (1922).
- GASCHET, M. A.: Observations sur les migrations des Sphingides et de quelques autres Lépidoptères. Ann. Soc. Entomol. France, 5. sér., **6**, 509 bis 521 (1876).
- GAUCKLER, H.: Lepidopterologische Reiseerinnerungen vom Jahre 1879. Insektenbörse **22**, 168 (1905).
- GEROULD, J. H.: The cotton-worm moth in 1912. Sci. (N. Y.) **41**, 464—465 (1915).
- GEYER: Wanderzüge von *Vanessa cardui*. Natur u. Haus **13**, 140. Dresden 1904.
- GHILIANI, M.: On the appearance of large swarms of butterflies. Ann. a. Mag. Nat. Hist. ,2. ser., **9**, 355 (1852).
- GIARD, A.: Migration de *Plusia gamma* L. et *Vanessa cardui* L. dans le Pas-de-Calais en Septembre 1903. Feuille jeun. Natur. Paris **34**, 67 (1904).
- GIBBES, R. L.: Flight of Butterflies. Canad. Entomol. **12**, 60 (1880).
- GILLES, W. S.: Migration of Lepidoptera. Entomologist **38**, 237 (1905).

- GILLOT, A. G. M.: Peregrinatory flight of Lepidoptera in Costa Rica. *Ebenda* 57, 45 (1924).
- GILNICKI, H.: Migration de Papillons. *Le Naturaliste* 1, 52—54, 69—70 (1879).
- GIRARD, M. M.: Migration de *Vanessa cardui* et de *Plusia gamma*. *Soc. entomol. de France, Bull. d. séances* 1879, 91—92.
- GODFREY, E. J. (1): Migrations of butterflies in Siam, with some remarks on migrations in general. *J. Siam Soc. Nat. Hist. Suppl.* 7, 93—100 (1927).
— (2): Note on a migration of Butterflies at Pak, Siam. *Ebenda Suppl.* 7, 189—190 (1928).
- GOELDI, E. A. (1): Großartige Schmetterlingsflüge am Amazonenstrom. *Die Schweiz (Zürich)* 4, 441—444 (1900).
— (2): Großartige Schmetterlingswanderungen am Amazonenstrom. *Prometheus* 1902, Nr 648, 376—380.
— (3): Grandiosas migrações de borboletas no valle amazonica. *Bolet. Mus. Goeldi Para* 4, 209—316 (1904).
- GRAEBENER, L.: Wandernde Schmetterlinge. *Prakt. Bl. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz* 4, 141—142. Stuttgart 1906.
- GRAPES, G. J.: Insects caught at Sea. *Entomologist* 21, 161—162 (1888).
- *GREEN, E. E.: Notes by the way. *Spol. Zeyl. Colombo* 3, 219 (1906).
- GROSSBECK, J. A.: Migration of *Alabama argillacea* HÜBN. *N. Y. J. entomol. Soc.* 19, 259—261 (1911).
- GRUND, F.: Massenhaftes Auftreten von Schmetterlingen i. J. 1908. *Z. Insektenbiol.* 4, 428 (1908).
- GUPPY, L. jun.: Life history of *Cydimon (Urania) leilus* L. *Trans. entomol. Soc. Lond.* 1907, 405—410.
- HAENSCH, R.: Kurzer Bericht über die entomologischen Ergebnisse meiner Ecuador-Reise. *Berlin. entomol. Z.* 48, 150. Frankfurt a. M. 1903.
- HAFNER, J.: Distelfalterwanderung. *Entomol. Z.* 42, 84 (1928).
- HAINES, F. H.: Butterfly swarms. *Nature (Lond.)* 20, 243 (1879).
- HALL, A.: On a migratory flight of *Catopsilia statira* CR. *Entomologist* 60, 97—98 (1927).
- HALL, J.: Schwärme von Nachtschmetterlingen zur See. *Proc. entomol. Soc. Lond.* 1889, 31—32.
- HAMILTON, J.: Entomology at Brigantine Beach, N. J. in September. *Canad. Entomol.* 17, 201—206 (1885).
- HAMLIN-HARRIS, R.: *Pyrameis atalanta* 500 miles from land. *Entomol. Record* 11, 279 (1899).
- HANCOCK, G. L. R.: A winter entomological visit to Central Brazil. *Entomologist* 59, 131—137 (1926).
- HARTING, J. E.: The migration of butterflies. *Zoologist* (3) 19, 335—346 (1895).
- HASEBROCK, K.: Über die Wanderungen der Schmetterlinge. *Internat. entomol. Z.* 13, 27—30, 59—62. Guben 1919.
- HAWKSHAW, J. C.: Insect swarms. *Nature (Lond.)* 20, 426—427 (1879).
- HAYWARD, K. J. (1): Migration of Butterflies. *Entomologist* 58, 147—149, 169—170 (1925).
— (2): Migration of butterflies in N. E. Argentina. *Ebenda* 59, 228—229 (1926).
— (3): Migration of insects in N. E. Argentina. *Ebenda* 60, 188—189 (1927).
— (4): Migration of insects in N. E. Argentina 1928. *Ebenda* 61, 210—212 (1928).
— (5): Sobre migración de insectos con referencia especial a la Argentina. *Rev. Soc. entomol. argent.* 2, 209—216. Buenos Aires 1929.

- HEE, J. H.: A migration of butterflies in Peninsula Siam. J. Siam Soc. 6, 368 (1926).
- HEESE, A.: Wanderzug der Kohlweißlinge. Internat. entomol. Z. 11, 169 bis 170. Guben 1917.
- HERING, M.: Biologie der Schmetterlinge. Berlin 1926.
- HEWETSON, H. B.: Insect migration. Zoologist (3) 19, 387—388 (1895).
- HICKS, J. B.: A migratory flight of *Urania fulgens*. Proc. entomol. Soc. Lond. 1925, 5—6.
- HILSE, O.: Kurze Notizen über das Vorkommen von Schmetterlingen bei Wahlstadt, Schlesien. Insektenbörse 17, 371, 379 (1900).
- *HOBLEY, C. W.: Migration of Butterflies. J. East Africa. Nat. Hist. Soc. 2, 72—73 (1911).
- HOLZGANG, C.: Swarming of the Hackberry Butterfly. Insect Life 1, 29 (1888).
- HOPKINS, C. L.: Mountain swarming of *Vanessa californica*. Insect Life 2, 355—356 (1889/90).
- HOPKINS, G. H. E.: Insects of Samoa. Brit. Mus. Nat. Hist. 3 (1927).
- HUBER, P.: Notice sur une migration de Papillons. Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève 3, 2, 247—253 (1826).
- HUNTER, W. D.: The outbreak of *Alabama argillacea* in 1911. J. Econ. Entomol. 5, 123—131 (1912).
- JENNER, J. H. A.: Butterfly swarms. Nature (Lond.) 20, 220 (1879).
- JERGOVIČ, F.: Zug von *Vanessa cardui*. Verh. zool.-bot. Ges. Wien 38, 62 (1888).
- JOHNSON, C. W.: A flight of *Pieris monuste*. Psyche 36, 92 (1929).
- JONES, J. M.: On an immense flight of small butterflies (*Terias lisa*) in the Bermudas. Ebenda 1, 121—125 (1875).
- JORDAN, K.: Sphingiden; in SEITZ: Großschmetterlinge der Erde. Paläarkt. 1913, 229—260.
- KAPP: Beytrag zur Geschichte der Insektenzüge. Naturforscher, 11. Stück, S. 92—95. Halle 1777.
- KARSCH, F.: Schmetterlingszug. Entomol. Nachr. 12, 286 (1886).
- KATTER, F.: *Vanessa cardui* auf der Wanderschaft. Ebenda 5, 188, 197, 211, 226 (1879).
- KENRICK, G. H.: (*Callidryas*-Wanderung in Transvaal). Entomologist 32, 288 (1899).
- KERRY, F. (1): Notes from Harwich. Ebenda 11, 269—270 (1878).
- (2): Migration of *Pieris brassicae* at Harwich. Ebenda 25, 231 (1892).
- KERRY, M.: Migration of *Pieris brassicae* observed at Harwich. Essex Naturalist 6, 205 (1892).
- KNAB, F.: Migration of *Athena chiron* FABR. Entomol. News 20, 154 (1909).
- KNIGHT, G. W.: A remarkable migration of butterflies. Insect Life 7, 357 (1895).
- *KONAKOV, N.: Migration of *Pieris daplidice* (russ.). Défense des Plantes Leningrad 3, 101 (1926).
- KRAATZ, G.: Schmetterlingszug. Entomol. Mbl. 1, 109 (1876).
- KRANCHER, O.: Schmetterlinge mitten auf dem Meere. Entomol. Jb. S. 236. Leipzig 1899.
- v. KRAUSS, F.: Die Flüge des Distelfalters *Vanessa cardui* L. Jh. Ver. vaterl. Naturk. Württemb. 36, 86—88 (1880).
- KRÜGER: Wanderung von *Pieris brassicae*. Ill. Z. Entomol. 5, 299 (1900).
- VAN LEEUWEN, D.: Een Vlinderzwerf in die Straat van Malakka. Tropische Natuur 1924, 182—185.

- LE CERF, F.: Migration d'une espèce du genre *Delias* HUBN. Bull. Soc. Entomol. Paris 1912, 348—349.
- V. LENDENFELD, R.: Forschungsreisen in den australischen Alpen. PETERMANN'S Mitt. 1887, Erg.-Nr 87, S. 32.
- LENZ, F.: Über Zugfalter. Internat. entomol. Z. 25, 197—201. Guben 1931.
- LICHTENSTEIN, H.: Reisen im südlichen Afrika. 2. Teil, S. 564. Berlin 1812.
- LINSTOW: Schmetterlingszüge in Europa. Internat. entomol. Z. 7, 80—83. Guben 1913.
- LOOS, K.: Der Nonnenfalterzug im Juli 1920. Z. Forst- u. Jagdwesen 53, 454—466 (1921).
- LUCAS, F. A.: Lepidoptera at sea. Sci. 9, 340—341 (1887).
- LUGGER, O.: On the migrations of the milkweed Butterfly. Proc. entomol. Soc. Washington 1890, 256—258.
- LYELL, C.: Principles of Geology (12th edition) 2, 381 (1875).
- MACE, H.: The Butterfly as a traveller. Nineteenth Century 92, 977—985 (1922).
- MALDEN, H. C.: Field 49, 735. London 1877.
- MANDERS, N.: Some breeding experiments on *Catopsilia pyranthe* and notes on the migration of butterflies in Ceylon. Trans. entomol. Soc. Lond. 1904, 701—706.
- MANN, P.: Migration of *Aganisthos acheronta*. Psyche 5, 168 (1891).
- MAROTT, J. P.: Emigrations et apparitions de certain Lépidoptères. Feuille jeun. Natur. 10, 115—117 (1880).
- MATHEW, G. F. (1): Lepidoptera at sea. Entomologist 31, 220 (1898).
- (2): Migration of *Anosia archippus*. Entomol. Record 15, 162 (1903).
- MAY, E.: Migrações de Borboletas no Brasil, e em particular da *Mechanitis nessaea* HUBN. Bol. Mus. Nac. 1, 165—166. Rio de Janeiro 1924.
- McLACHLAN, R. (1): The recent abundance of *Vanessa cardui*. Entomol. Monthly Mag. 16, 49—51 (1878).
- (2): A swarm of *Deiopeia pulchella* in the Atlantic Ocean. Ebenda 22, 12—13 (1885).
- MEDER, O.: Über die Kennzeichnung von Weißlingen zwecks Erfassung ihrer Wanderungen. Internat. entomol. Z. 19, 325—330. Guben 1926.
- MELlichAMP, J. H.: Migration of Butterflies. Amer. Naturalist 15, 577 (1881).
- MELLOWS, C.: Some problems of butterfly migration. Lond. Naturalist 1926, 23—36.
- METZGER: Wandernde Kohlweißlinge. Prakt. Bl. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz 4, 126—127 (1906).
- MILLOT: Curieuse migration de papillons. La Nature 7, 46 (1879).
- MITFORD, E. L.: Insect migration. Zoologist (3) 19, 388—389 (1895).
- MÖBIUS, E.: Die Großschmetterlingsfauna des Königreiches Sachsen. Iris 18, 2. Dresden 1905.
- MOFFAT, C. B.: Some Habits of the Red Admiral and Painted Lady Butterflies. Irish Natur. 31, 61—65. Dublin 1922.
- MOFFAT, J. A. (1): Swarming of *Archippus*. Canad. Entomol. 12, 37 (1880).
- (2): *Danaïs archippus*. Ebenda 20, 136—138 (1888).
- *MOKRZECKIJ, S. A.: Massenwanderung des Distelfalters (russ.). Choizajstvo 2, 1345—1348. Kiev 1907.
- MOORE, F.: Lepidoptera of Ceylon. 1, 1, 116—117, 122. London 1880/81.
- MORRIS, C. E. (1): Invasion of the Riviera by *Pyrameis cardui*. Entomologist 52, 20 (1919).
- (2): *Colias edusa* migrating in the Cannes district. Ebenda 55, 35—36 (1922).

- MOSS, B.: Migration of Butterflies. Field 40, 623. London 1872.
- MOULTON, J. C.: A swarm of butterflies in Sarawak. Entomologist 48, 153—156 (1915).
- MUIR u. E. B. POULTON: Small moths captured at sea probably 190 miles from the land they had left. Trans. entomol. Soc. Lond. 1909, 38—40.
- MÜLLER, G.: Schmetterlingszüge. Natur u. Haus 3, 300—301 (1894).
- NEAL, J. C.: Swarming of the *Archippus* butterfly. Insect Life 5, 197 (1893).
- NINNI, A.: *P. cardui* 1879 in Italien. Bull. Soc. entomol. ital. Res. Ad. 1879, 14—15.
- NORRIS, H.: Insect migration. Entomol. Monthly Mag. 21, 232 (1884/85).
- NURSE, C. G.: Migration of butterflies. J. Bombay nat. hist. Soc. 14, 179 (1902).
- NÜSSLIN, O. u. L. RHUMBLER: Forstinsektenkunde, S. 440. Berlin 1927.
- OBERTHÜR, C. u. R.: Migration de *Vanessa cardui* et de *Plusia gamma*. Soc. entomol. de France. Bull. d. séances 1879, 87—88.
- OLIFF, A. S.: Australian Butterflies. Sidney 1889.
- ORMEROD, E. A.: Notes of observations of injurious insects. Report 1879. Bericht in Entomol. Nachr. 6, 124 (1880).
- ORMISTON, W. (1): Notes on Ceylon Butterflies. Spol. Zeyl. 11, 1—69, 126 bis 188 (1918).
- (2): The Butterflies of Ceylon. S. 1—143. Colombo 1924.
- OSTEN-SACKEN: Der amerikanische Heerwurm (Army Worm). Stettin. entomol. Z. 23, 409—410 (1862).
- OTTO, A.: Alpenwanderungen von Insekten. Soc. Entomol. 3, 3—4, 13, 20 bis 21, 26 (1888).
- PABST (1): Die Heimat, das Verbreitungsgebiet und die Entwicklungsgeschichte von *Acherontia atropos* L. Entomol. Jb. 4, 137—147 (1895).
- (2): Die Papilionidae und Pieridae der Umgebung von Chemnitz und ihre Entwicklungsgeschichte. Ebenda 8, 151.
- PAGENSTECHER, A.: Die geographische Verbreitung der Schmetterlinge. S. 32—38. Jena 1909.
- PALUMBO, M.: Auswanderung der Distelfalter, *V. cardui*. Zool. Gart. 19, 383 (1878).
- PAOLUCCI, L.: Passaggio straordinario di Lepidotteri. Boll. Soc. Roma Stud. Zool. 3, 114—115 (1894).
- PARMAN, D. C.: Migration of the long-beaked butterfly, *Libythea bachmanni* KIRTLAND. Entomol. News 37, 101—106 (1926).
- PATON, C. J.: Migration of Dragonflies and Uraniid moths in British Guiana. Entomologist 62, 212—213 (1929).
- PEILE, H. D. (1): Some butterflies in a persian garden. Ebenda 57, 172, 176 (1924).
- (2): Migration of *Pieris brassicae*. Ebenda 57, 234 (1924).
- PENDLEBURY, W. LE M.: Daily migrations against a land and sea breeze by *Pyrameis cardui*. Proc. entomol. Soc. Lond. 1921, 16—17.
- PÉREZ, J.: Observations relatives aux prétendues migrations des Lépidoptères. Acta Soc. Linn. Bordeaux, Proc. verb. 1879, 118.
- PICET, A. (1): Les migrations de la pieride du chou en 1917 (*P. brassicae*) et leurs conséquences. Arch. Sci. phys., Genève (4) 45, 356—366 (1918).
- (2): Les migrations de *Pieris brassicae* en Suisse en 1917. Verh. schweiz. naturforsch. Ges. Aarau 1917, 277.
- (3): Observations biologiques sur *Pieris brassicae* en 1917. Bull. Soc. Léop. Genève 4, 53—66 (1918).
- (4): Migrations de Papillons au Parc National suisse. Ebenda 5, 148 bis 149 (1927).

- PIEPERS, M. C. (1): Observations sur les vols de Lépidoptères aux Indes orientales neerlandaises et considérations sur la nature probable de ce phénomène. *Naturkund. Tijdschr. Nederl. Ind.* **50**, 198—257 (1891).
- (2): Nouvelles observations sur les vols des Lépidoptères. *Ebenda* **57**, 107—162 (1897).
- PITMAN, C. R. S. (1): On the migratory flight of *Belenois mesentina* in Kenya. *Proc. entomol. Soc. Lond.* **2**, 43 (1927).
- (2): A further note on Pierine migration in Kenya Colony. *Ebenda* **3**, 17 (1928).
- (3): The Area, in the West Nile Province of Uganda, from which start the great southward migrations of *Belenois mesentina* CRAM., in Uganda and Kenya Colony. *Ebenda* **3**, 45—46 (1928b).
- (4): Observations on the migration of Pierine butterflies, especially *Belenois severina* CRAM., in Uganda. *Ebenda* **3**, 83—87 (1928c).
- (5): Observations on the excessive abundance and possible migration of a Catocaline moth in Uganda. *Ebenda* **3**, 64 (1930).
- *PLAXTON, J. W.: Migrations of Butterflies in Jamaica. *Hardwicke's Sci. Gossip* **27**, 221 (1891).
- PLUMANDON: La migration de Papillons. *La Nature* **7**, 65—66 (1879).
- POCKLINGTON, C.: Butterflies migrating and settling on the sea. *Entomologist* **6**, 151—152 (1872/73).
- POULTON, E. B. (1): Small moths captured at sea probably 190 miles from the land they had left. *Proc. entomol. Soc. Lond.* **1909**, 38—40.
- (2): Butterflies (*Delias*; Pierinae) migrating in evening from one valley to another in Selangor, F. M. S., and back in morning. *Ebenda* **1920**, 63—68.
- (3): Pierine butterflies and mimetic moths migrating from one valley to another in Selangor, F. M. S. *Ebenda* **1921**, 5—6.
- (4): Notes on the migration of Lepidoptera, with a suggestion as to the cause on the backward and forward flight occasionally observed. *Ebenda* **1921**, 12—17.
- (5): A note on the migratory flight of *Libythea labdaca* WESTW., in Nigeria. *Ebenda* **2**, 50 (1927).
- (6): The migratory flight of the Nymphaline butterfly *Cymothoe caenis* DRURY, in Uganda and the Belgian Congo. *Ebenda* **3**, 70—72 (1928).
- (7): Notes on the butterfly migration in East Africa. *Ebenda* **4**, 22 (1929).
- POWELL, H.: Notes from Hyères: The immigration of *Pyrameis cardui*. *Entomol. Record* **30**, 138—139 (1918).
- POWELL, M.: Migration de Papillons. *L'Amateur de Papillons* **1**, 242. Paris 1923.
- PREHN, A.: Die Verbreitung der Lepidopteren. III. *Wschr. Entomol.* **2**, 305 bis 309, 332—334 (1897).
- PRYER, H.: White butterflies in Japan. *Entomol. Monthly Mag.* **24**, 161 (1888).
- R. J.: Encore un vol de *P. cardui*. *Schweiz. entomol. Anz.* **5**, Nr. 10, S. 4 (1926).
- RADLEY, P. E.: Migration of butterflies. *Entomologist* **26**, 134—135 (1893).
- RANDOLPH, V.: On the seasonal migration of *Dione vanillae* in Kansas. *Ann. entomol. Soc. America*. Columbus **20**, 242—244 (1927).
- REBEL, H.: Über eine Massenwanderung von *Pyrameis cardui* in der Herzogowina. *Verh. zool.-bot. Ges. Wien* **53**, 571—572 (1903).
- REEKS, H.: Migration of butterflies. *Entomologist* **7**, 110—112 (1874).
- RÉGIMBART, M.: Migration de *Vanessa cardui*. *Soc. Entomol. France, Bull. d. séances* **1879**, 101.

- REUTER, O. M.: Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten. S. 348 bis 355. Berlin 1913.
- REUTTI, C.: Übersicht der Lepidopterenfauna des Großherzogtums Baden. Berlin 1898.
- *RICKER, M.: The seasonal migration of *Anosia plexippus*; in Butterflies of Montana, Univ. Montana Bull. 30 (Biol. Ser. 10), 47—49 (1906).
- RILEY, C. V. (1): On migratory butterflies. Proc. Acad. of St. Louis 3, 273 bis 274 (1877).
- (2): The migrations of butterflies. Amer. Entomologist 3, 100—102 (1880).
- (3): The Army Worm (*Leucania unipuncta* HAW.). 3th Rep. Entomol. Com. Washington 1883, 89—156.
- (4): Swarming of the *Archippus* Butterfly. Insect Life 5, 205—206 (1893).
- RIPON, BISHOP OF: Migration of *Pyrameis atalanta*. Entomologist 48, 284 (1915).
- DE ROCQUIGNY-ADANSON, G.: Passage à Moulins de *Vanessa cardui*. Rev. Sci. Bourbonnais 7, 126—127 (1894).
- (2): *Vanessa cardui* à Moulins. Ebenda 15, 120 (1902).
- ROGENHOFER, A.: *Vanessa cardui*-Wanderung. Verh. zool.-bot. Ges. Wien 29, 40—41 (1879).
- ROGERS, K. ST. A. (1): Occasional migration due to excessive drought as a cause of the spread of butterflies into new localities. Proc. entomol. Soc. Lond. 1912, 97—99.
- (2): Migration of Pierine Butterfly *Belenois mesentina* CRAM. across the wind at Nairobi toward the end of the season. Ebenda 1924, 31—32.
- (3): Migration of the Pierine butterfly *Belenois mesentina* CRAM. at Nairobi. Ebenda 1, 8 (1926).
- (4): Observation on migrating butterflies in the Nairobi District. Ebenda 5, 65 (1930).
- *ROJAS, R. T.: Estudios Entomologicos Lepidopteros. S. 1—70. San José, Costa Rica 1925.
- RÖMER, J.: Ein Wanderzug von *Vanessa cardui* im Hochgebirge. Natur u. Haus 13, 62. Dresden 1905.
- ROWLAND-BROWN, H.: Migration of *Pyrameis atalanta* etc. Entomologist 53, 189 (1920).
- SAUNDERS, A. P.: The cotton worm moth. Sci. (N. Y.) 41, 65 (1915).
- SAUNDERS, W.: On the swarming of *Danaïs archippus*. Canad. Entomol. 3, 156—157 (1871).
- SAVERNER, P. A.: Migrating butterflies. Entomol. News 19, 218—220 (1908).
- SCHAUFUSS, C.: Ein neuer Feind der Rüben. Insektenbörse 19, 196—197 (1902).
- SCHLÖSSER, J.: Massenaufreten von Insekten. 4. Wandervers. dtsch. Entomologen in Kiel 1930. S. 65—68.
- SCHMIDT, F.: Wandernde Kohlweißlinge bei Wismar. Entomol. Nachr. 3, 124 (1877).
- SCHOMBOURGH, R.: Observations on the migrations of certain butterflies in British Guiana. Proc. entomol. Soc. Lond. 1840, 12.
- SCHULTE: Kohlweißlinge auf der Nordsee. Entomol. Nachr. 3, 71—72 (1877).
- SCHULTZE, A.: Einige Beobachtungen über die Neigung zum Wandern bei den tagfliegenden Uraniiden Kolumbiens. Iris 41, 187—195. Dresden 1927.
- SCHUSTER, L. (1): Über einen Schmetterlingszug in Deutsch-Ostafrika. Z. Insektenbiol. 10, 307 (1914).
- (2): Zug des Kohlweißlings (*Pieris brassicae*). Ebenda 19, 78 (1924).

- SCHUSTER, W.: Sind Schmetterlinge richtige Zugvögel und warum ziehen sie in gleicher Richtung und zur gleichen Jahreszeit mit den Vögeln. Entomol. Bl. Schwabach 1, 44—46, derselbe Titel Kosmos 2, 241—244. Stuttgart 1905.
- v. SCHWEPPENBURG, GEYR: Wanderflug des Baumweißlings. Z. Insektenbiol. 13, 250 (1917).
- SCOTT, H.: Note on a mass flight of *Pyrameis cardui* near Baghdad and on the capture of an example at sea. Entomol. Monthly Mag. 66, 31—32 (1930).
- SCUDDER, S. H. (1): The introduction of *Danaida plexippus* into the Pacific islands. Psyche 1, 81—84 (1875).
- (2): The Butterflies of the Eastern United States and Canada. S. 1077 bis 1086: The swarming and migration of butterflies, S. 376—379: Butterflies at night and at sea, S. 727—737: Wanderungen von *Danais plexippus* Cambridge 1889.
- SCUDDER, S. H. u. EDWARDS: A flight of butterflies. Amer. Naturalist 11, 244—245 (1877).
- SEITZ, A. (1): Allgemeine Biologie der Schmetterlinge. Das Wandern der Schmetterlinge. Zool. Jb., Abt. System. 5, 290—296 (1891).
- (2): Sphingiden. Großschmetterlinge der Erde. Die afrikanischen Spinner und Schwärmer. Stuttgart 1930.
- SELZER, A. (1): Die Wanderungen des Kohlweißlings (*Pieris brassicae*). Internat. entomol. Z. 11, 226—229 (1918).
- (2): Die Wanderungen des Distelfalters *Pyrameis cardui* und Bemerkungen über *Vanessa atalanta*, *Daphnis nerii*, *Chaerocampa celerio* und *Acherontia atropos* und die Frage: Wandern die Falter wieder zurück? Ebenda 13, 62—64. Guben 1919.
- (3): Allerlei über die Wanderungen und Paarungen der Schmetterlinge. Ebenda 14, 99—101. Guben 1920.
- SERVICE, R.: Insect migration. Zoologist (3) 19, 389—390 (1895).
- SHELDON, W. G.: A spring migration of *Pyrameis cardui* in the Mediterranean. Entomologist 46, 170 (1913).
- SHELFORD, E.: A swarm of butterflies in Sarawak. J. Straits Branch roy. Asiat. Soc. 39, 203—204 (1903).
- SKERTCHLEY, S. B. J.: Butterfly swarms. Nature (Lond.) 20, 266 (1879).
- SLATER, J. W. (1): A cloud of butterflies. Entomologist 12, 180 (1879).
- (2): Flight of *Plusia gamma*. Ebenda 12, 223 (1879).
- SLEVOGT, B. (1): Ein *Pyrameis-cardui*-Massenflug, beobachtet in Bathen, Juli 1903. Soc. Entomol. 18, 100—101 (1903).
- (2): Ein *P. atalanta* L.-Massenflug, beobachtet in Bathen (Kurland), vom 12. bis 16. IX. 1910. Ebenda 25, 62—63 (1911).
- v. SOMEREN, G. V. L.: Migration of *Belenois mesentina* at Nairobi. Proc. entomol. Soc. Lond. 1, 8 (1926).
- SOUTH, R.: Insect migration. Entomol. Monthly Mag. 21, 208—211 (1884/85).
- STAUDER, H.: Massenwanderung und Gletschertod von *Pieris rapae* L. Z. Insektenbiol. 15, 263—264 (1919/20).
- STEPHAN, J. (1): Zugvögel unter den Schmetterlingen. Natur u. Haus 12, 372—374 (1904).
- (2): Massenwanderungen von Faltern. Natur u. Offenbarung 53, 644 bis 658, 721—732. Münster 1907.
- (3): Massenwanderungen von Raupen. Ebenda 54, 1—8 (1908).
- (4): Einzelwanderungen von Faltern. Ebenda 54, 157—169 (1908).
- (5): Nachtrag zu der Abhandlung Massenwanderung von Faltern. Ebenda 54, 397—405 (1908).
- (6): Wandernde Schmetterlinge. Mh. naturwiss. Unterr. 6, 351—353 (1913).

- STICHEL, H.: Lepidopterologische Ergebnisse einer Sammelreise der Gebr. Ragnow nach Persien. *Z. Insektenbiol.* **7**, 5—8, 73—77 (1911).
- STIRLING, F.: Southern migration of butterflies. *Florida Entomol.* **7**, 8—9. Gainsville 1923.
- STONER, D.: Swarming of the Monarch Butterfly in Iowa. *Entomol. News* **30**, 38 (1919).
- STOWELL, E. A. C.: *Pyrameis cardui* abundant in Cornwall. *Entomologist* **51**, 213 (1918).
- TAIT, W. C.: Migration of Lepidoptera. *Ebenda* **27**, 133—134 (1894).
- TARGIONI-TOZZETTI, A.: Sulle apparizioni della *Vanessa cardui*, della *Plusia gamma*. Relaz. ai lavori della R. Stazione di Entomologia agraria di Firenze per gli anni 1879—1882. *Ann. Agricolt.* **1884**, 501—511.
- THAXTER, R.: Swarming of *Archippus*. *Canad. Entomol.* **12**, 38—39 (1880).
- THOMAS, H. S.: Butterflies and wind. *Proc. entomol. Soc. Lond.* **1906**, 18 bis 19.
- THORNCROFT, T.: The „Blown-over“ Theory. *Entomologist* **2**, 289—290 (1865).
- TISCHER, K.: Einige Worte über den Schmetterlingsregen am 22. VIII. 1805 usw. *Neue Lausitz. Mschr.*, S. 104—119. Görlitz 1807.
- TOUSSAINT, P.: La migration de papillons. *La Nature* **7**, 129 (1879).
- TRIMEN, R. (1): Notes on butterflies collected by J. H. Bowker in Basutoland, South Africa. *Trans. entomol. Soc. Lond.* **1870**, 341—390 (382/83).
— (2): South African Butterflies **1**, 31—32 (1887).
- TUGWELL, W. H.: Moths at sea. *Entomologist* **6**, 80 (1872/73).
- TUKE, S.: Early *Pyrameis cardui* not all immigrants. *Ebenda* **62**, 17—18 (1929).
- TULLOCH, J. B. G.: The immigration of *Pyrameis cardui*. *Ebenda* **45**, 17—20 (1912).
— (2): A possible explanation of an apparent migration of butterflies. *Ebenda* **57**, 287 (1924).
— (3): Notes on migration. *Ebenda* **60**, 268 (1927).
— (4): Hibernating *Pyrameis atalanta*, sudden appearance of *P. cardui* at Hyères. *Ebenda* **61**, 209—210 (1928).
- TUTT, J. W. (1): The probable migration of *Aporia crataegi*. *Entomol. Monthly Mag.* **24**, 36—38 (1887/88).
— (2): Migration and Dispersal of Insects. *Lepidoptera. Entomol. Record* **11**, 319—324; **12**, 13—16, 69—72, 127—128, 154—159, 182—186, 206 bis 209, 236—238, 253—257; **13**, 97—102, 124—125, 145—147, 198—201, 233—237, 255—256 (1900/01).
- UTZEL, H.: Beobachtungen über wandernde Schmetterlinge auf Ceylon. *Z. Insektenbiol.* **8**, 69—71 (1912).
- WALKER, J. J. (1): *Anosia plexippus* L.: A study in geographical distribution. *Entomol. Monthly Mag.* **22**, 217—224 (1885/86).
— (2): The geographical distribution of *Danaïda plexippus* L. with especial reference to its recent migrations. *Ebenda* **50**, 181—193, 224—237 (1914).
— (3): A summary of butterfly migrations. *Proc. entomol. Soc. Lond.* **1921**, 20—25.
- WALL, F.: Butterflies at sea. *J. Bombay nat. hist. Soc.* **28**, 293 (1921).
- WARNECKE, G. (1): *Pyrameis cardui* L. *Internat. entomol. Z.* **12**, 62—63 (1918/19).
— (2): Zur Distelfaltereinwanderung. *Ebenda* **12**, 116—117 (1918/19).
— (3): Über Einwanderung und Grenzvorkommen von Großschmetterlingen in Ostholstein. *Schr. naturwiss. Ver. Schlesw.-Holst.* **19**, 26—58. Kiel 1929.

- WATERHOUSE, G. A. u. G. LYELL: Butterflies of Australia. 1914.
- WEBSTER, F. M. u. C. HOLZGANG: Swarming of Hackberry Butterflies. Insect Life 1, 28—29 (1888/89).
- WEBSTER, F. M. (1): A flight of *Danaïs archippus*. Entomol. News 3, 234 bis 235 (1892).
- (2): The migration of *Anosia plexippus*. Canad. Entomol. 44, 364 (1912).
- (3): The disastrous occurrence of *Vanessa californica* in California and Oregon during the years 1911—1912. Ebenda 45, 117—120 (1913).
- (4): Another migration of *Anosia plexippus*. Ebenda 46, 100 (1914).
- (5): Migrating notes on the Milk-weed Butterfly *Anosia plexippus*. Ebenda 47, 406 (1915).
- WEISSMANTEL, W.: *Saturnia spini* SCHIFF. als Schädling. Rov. Lapok. 8, 145—146; Allg. Z. Entomol. 7, 188 (1902).
- WERCKLÉ, C.: Uranidenzüge. Naturwiss. Wschr. 22, 91 (1907).
- WESCHE-DART, G.: Migration of Butterflies. J. Bombay nat. hist. Soc. 33, 726 (1929).
- WHITE, F. B.: Extraordinary migration of *Pyrameis cardui*. Entomol. Monthly Mag. 9, 149 (1872/73).
- WICKWAR, O. S.: Flight of white and yellow butterflies. Spol. Zeyl. Colombo 3, 216—218 (1906).
- WILKINSON, C.: *Vanessa cardui* double brooded. Entomol. Monthly Mag. 17, 43—44 (1880).
- WILLET, J. E.: Migration of butterflies. Canad. Entomol. 12, 40 (1880).
- WILLIAM, H. H.: Butterflies at sea. Entomologist 3, 226 (1866/67).
- WOLCOTT, G. N. (1): Notes on the Pierid butterfly *Kricogonia castalia* FAB. Entomol. News 38, 97—100 (1927).
- (2): The mystery of *Alabama argillacea*. Amer. Naturalist 63, 82—87 (1929).
- WÜNSCH, R.: Massenflug von *Pyrameis cardui* L. Entomol. Z. 37, 26. Frankfurt a. M. 1923.
- XAMBEU: Note au sujet de l'apparition en France de la *Vanessa belle dame*. Le Naturaliste 1, 76—77 (1879).

Diptera.

- v. AIGNER-ABAFI, L.: Die Kolumbacser Fliege. Allg. Z. Entomol. 8, 124 bis 127 (1903).
- Anonym: Autumn migration of mosquitos. Brit. med. J. Lond. 1929, 965.
- BALL, S. C.: Migration of Insects to Rebecca Shoal Light-Station and the Tortugas Islands, with special reference to Mosquitoes and Flies. Papers Departm. Marin. Biol. Carneg. Inst. of Washington 12, 195—212 (1918).
- BECHSTEIN, L.: Der Heerwurm. Nürnberg 1851, 82 S.
- BECKER, G. G.: Migrating larva of *Sciara congregate* JOH. Psyche 21, 94—95. Boston 1914.
- BISHOPP, F. C. u. E. W. LAKE: The Dispersion of Flies by flight. J. Econ. Entomol. 12, 210—211 (1919).
- DOUGLAS, J. W.: A swarm of flies. Entomol. Monthly Mag. 17, 142 (1880).
- DUMMING: Über Coccinellen- und Syrphidenschwärme. Proc. entomol. Soc. Lond. 1869, 25—26.
- EIMER, TH.: Siehe allg. Teil.
- GIBSON, W. u. C. F. SEAMAN: Multitudes of *Syrphus pyrastris* in the Isle of Wight. Entomologist 2, 84—85 (1864).
- HORNE, C.: Flights of Insects. Ebenda 4, 356/57.

- HOWARD, L. O.: The Mosquitoes of North and Central America and the West Indies. Influence of Wind on the Dispersal of Mosquitoes 1, 339—345. Washington 1912.
- MCATEE, W. L.: A remarkable flight of caddis flies and chironomids. Sci. (N. Y.) 42, 694/95 (1915).
- MACKWORTH-PRAED, C. W.: Migration of Hover-Flies in the Isle of Wight. Entomologist 62, 19 (1928).
- NOWICKI, M.: Der Kopaliner Heerwurm. Verh. 6, 1—69. Brünn 1868.
- REITLER, R. u. H. SALITERNIK: Über Anopheleswanderung. Arch. Schiffs- u. Tropenhyg. 33, 170—181 (1929).
- ROGERS, H.: Immense Swarms of *Syrphus pyrastris*. Zoologist 22, 9254/55 (1864).
- ROSS, E. H.: The influence of certain biological factors on the question of the migration of mosquitoes. J. trop. Med. Lond. 12, 256—258 (1909).
- ROUBAUD, E.: Les Mouches Tsétsés dans l'Ouest Africain. Distribution géographique etc. Ann. Inst. Pasteur 36, 720—728. Paris 1922.
- ROWLEY, G. D.: Immense abundance of *Bibio marci* at Brighton. Entomologist 6, 143 (1872/73).
- SCUDDER, S. H.: Do Flies migrate? Psyche 5, 402/03 (1891).
- SEVERIN, H. H. P. u. W. J. HARTUNG: The flight of two thousand marked male Mediterranean fruit flies (*Ceratitis capitata*). Ann. entomol. Soc. Amer. Columbus 5, 400—407 (1912).
- SMITH, J. B.: Concerning mosquito migrations. Sci. 18, 761—764 (1903).
- SMITH, W. W.: Great flight of *Culex*, *Tipula* and *Tetramorium* in New-Zealand. Entomol. Monthly Mag. 26, 320—322 (1890).
- SYMES, G.: Swarms of *Syrphus pyrastris* on the coast near Bridport, Dorset. Zoologist 22, 9273 (1864).
- TOWNSEND, M. T.: Seasonal abundance and vertical migration of *Lucilia caesar* L. and other insects in an artificial grove. Ann. entomol. Soc. Amer. Columbus 21, 121—129 (1928).
- VILLENEUX, J.: Les mouches qui voyagent. C. r. Assoc. Franc. Avanc. Sci. Paris 49, 413/14 (1925) (1926).
- WALKER, F.: On the late swarms of *Syrphi* in the Isle of Wight. Entomol. Monthly Mag. 1, 139—140 (1864).
- WEYENBERGH, H.: Nog een paar Waarnemingen van Vliegenschermen etc. Tijdschr. Entomologie 14, 220—231 (1871).
- WILLIAMS, C. B.: Records of Insects Migration in Tropical America. Trans. entomol. Soc. Lond. 1920.
- TUTT, J. W.: Migration and Dispersal of Insects. Diptera. Entomol. Record 14, 173—181 (1902).

Coleoptera (Käfer).

- ALLEN, W.: Extraordinary quantity of Coccinellae. Zoologist 5, 1898—1900 (1847).
- Anonym: Swarm of Ladybirds (Coccinellae). Ann. Mag. Nat. Hist. 20, 212/13 (1847).
- (2): Recent swarming of Insects. Insect Life 1, 90—91 (1888/89).
- ARNDT, W.: Notiz über das Massenaufreten von Marienkäferchen im Ussuri-gebiet, Ende September 1916. Naturwiss. Wschr. 34, 754/55 (1919).
- BENNER: Z. Entomol. 30, 16. Breslau 1905.
- BERCIO: Diskussionsbemerkung. 4. Wandervers. dtsh. Entomol. in Kiel. S. 51. Berlin 1930.
- BROWN, H.: Swarming (migration) of Western Willow Flea-beetle. Bull. U.S. Dep. Agr. 18, 100 (1898); 30, 97 (1901).

- BÜTTNER, K.: Massenwanderungen von Marienkäfern in Ostsibirien. Naturwiss. Wschr. **34**, 216 (1919).
- CAMERANO, L. (1): Emigrazioni della *Coccinella septempunctata* L. Soc. entomol. ital. Res. Ad. **1879**, 23—26.
- (2): Le riunioni della *Coccinella*. Z. Insektenbiol. **10**, 187—189 (1914).
- CARNES, E. K.: Collecting ladybirds (*Coccinellidae*) by the ton. Exper. Stat. Record **27**, 361 (1912).
- COOK, A. J.: Massenansammlungen von Coccinelliden. Entomol. News **9**, 117 (1898).
- COTTERELL, G. S.: The Hispid Leaf Miner (*Coelaenomenodera elaeidis*) of oil palms on the Gold Coast. Bull. Entomol. Res. **16**, 77—83 (1925/26).
- DEYROLLE, M.: Bull. Soc. Entomol. France, 2. sér., **5** (1847).
- DOBZHANSKY, TH. (1): Über Massenaufreten und Wandern der *Coccinellidae* (russ.). Reports of the Bureau of Appl. Entomol. of Agricult. Sci. Commit. **2**, 103—124 (1922).
- (2): Über das Massenaufreten einiger Coccinellen im Gebirge Turkestans. Z. Insektenbiol. **20**, 249—256 (1925).
- DUNNING: Über Coccinellen und Syrphidenschwärme. Proc. entomol. Soc. Lond. **1869**, 25—26.
- DÜRCK, H.: Über einen außerordentlichen Massenflug von *Zygaena exulans*. Entomol. Rundschau **41**, 6—7, 10—12 (1924).
- ESCHERICH, K.: Die Forstinsekten Mitteleuropas **1**, 310—312. Berlin 1914.
- FALLOU, M.: Migration de *Harpalus griseus*. Ann. Soc. Entomol. France. Bull. d. séances **1874**.
- FRANÇOIS, S.: Un vol de Coccinelles. Feuille de jeun. Natur. **14**, 147 (1884).
- v. FRICKEN, W.: Naturgeschichte der in Deutschland einheimischen Käfer. 3. Aufl., S. 37. 1880.
- GINESTE, F.: Coccinellenansammlung. Feuille de jeun. Natur. **15**, 48 (1885).
- HALLEZ, P.: Apparition en grand quantité de quelques insectes dans les environs de Lille pendant l'été de 1885. Bull. Sci. Dep. du Nord (2) **9**, 1, 48—49 (1886).
- HAWKES, O. A. M. (1): Hibernation of Coccinellidae on Mountains. Entomol. Monthly Mag. **59**, 53—55 (1923).
- (2): On the massing of the ladybirds, *Hippodamia convergens*, in the Yosemite Valley. Proc. zool. Soc. Lond. **1926**, 693—705.
- v. HELDREICH, TH.: Der Käfer des Propheten Elias. Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berl. **1881**, 125—127.
- HEWITSON, W. C.: Entomologist **11**, 175—176 (1876).
- HILBERT, R.: Über das massenhafte Auftreten von Coccinellen. Z. Insektenbiol. **10**, 32 (1914).
- KUSNEZOV-UGAMSKIJ, N. N.: Das Massenaufreten einiger Insekten in ihren Überwinterungsorten und biologische Bedeutung dieser Erscheinung. Rev. zool. Russe **9**, livr. 2, 111—125 (Moskow 1929).
- LEFEBRE, M.: (Maikäferschwärmen). Ann. Soc. entomol. France **1**, 236 (1832).
- LEWIS, G.: The influence of Volcanos on flying Coleoptera. Entomol. Monthly Mag. **18**, 138—139 (1881/82).
- LINTON, S. H.: An extraordinary twilight flight of *Lachnosterna*. Insect Life **1**, 17 (1888/89).
- MAPLETON, C. W.: Great flight of beetles. Entomol. Monthly Mag. **16**, 18 (1879).
- MEUNIER, K.: Experimentelles über den Schwärmtrieb und das periodische Auftreten verschiedener Aktivitätsformen beim Maikäfer (*Melolontha melolontha* L.). Z. angew. Entomol. **14**, 91—139 (1929).

- MOLYNEUX, TH.: Swarms of insects, that of late years have much infested some parts of the province of Connought in Ireland. *Philos. Trans. Lond.* **1698**, 741—756.
- MONTANDON, A. L.: A propos des soi-disant pluies d'insectes. *Bull. Soc. des Sci. Bucarest* **8**, 179—190 (1899).
- NACHTSHEIM: Massenversammlungen und Massenwanderungen von Marienkäferchen. *Naturwiss. Wschr.* **34**, 21—22, 753—754 (1919).
- NEEDHAM, J. K.: Insect drift on the shores of lake Michigan. *Occas. Mem. entomol. Soc. Chicago* **1**, 19—28 (1900).
- PIPER, C. V.: A remarkable habit of *Coccinella transversoguttata*. *Entomol. News* **8**, 49—51 (1897).
- PLATEAU, F.: Une forme de colonies temporaires de *Coccinella septempunctata*. *Ann. Soc. Entomol. Belg.* **36**, 393—396 (1892).
- RAGSDALE, G. H.: Swarming of a cricket and a ground beetle in Texas. *Insect Life* **3**, 176—177 (1890).
- RASPAIL, X.: Exode de Cantharides. *Bull. Soc. Zool. Paris* **1907**, 90—93.
- ROMANES, G.: Arrival of beetles on the north-east coast. *Entomologist* **5**, 98—99 (1870/71).
- SCHAFFER, C.: A swarm of *Aphodius inquinatus*. *Entomol. News* **8**, 173 (1897).
- SCOTT, H.: Coleoptera, Sawflies and Tipulidae drowned in the sea. *Entomol. Monthly Mag.* **62**, 165—169 (1926).
- SNOW, L. M.: The Microcosmos of the drift line. *Amer. Naturalist* **36**, 855 bis 864 (1902).
- STROBEL, P. u. E. STEINHEIL: Symbolae ad historiam Coleopterum Argentinae meridionalis etc. *Atti Soc. ital. Sci. natur.* **1869**, 240.
- TASCHENBERG, O.: Auffällige Häufigkeit von *Cocc. septempunctata* L. im Sommer 1918. *Entomol. Mitt. Dahlem* **7**, 214—215 (1918).
- TOMBIN, B. u. E. J. B. SOPP: Coleoptera on Snowdon. *Entomol. Record* **13**, 242—245 (1901).
- TOWER, W. L.: An investigation of evolution in chrysomelid beetles of the genus *Leptinotarsa*. Washington 1906.
- TUTT, J. W.: Migration and Dispersal of Insects. Coleoptera. *Entomol. Record* **13**, 281—284, 317—320, 353—358; **14**, 73—75 (1901).
- VILLA, A.: Straordinaria apparizione di insetti carnivori in Lombardia. *Atti Soc. ital. Sci. natur.* **2**, 295—297 (1860).
- WALCH, J. E. J.: Über einen Käferzug. *Naturforscher*, **11**. Stück, S. 95—96. (1777).
- WERNER, F.: Massenansammlung von Coccinelliden. *Z. Insektenbiol.* **9**, 311 (1913).
- WESTWOOD: Schwärme von Coccinelliden und Harpaliden. *Proc. entomol. Soc. Lond.* **5**, 24 (1847).
- WOLLEY, J.: Migration of Insects. *Zoologist* **5**, 1899—1900 (1847).

Hymenoptera.

- BISCHOFF, H.: *Biologie der Hymenopteren*. Berlin 1927.
- GRANDI, G.: Contributi alla conoscenza biologica e morfologica degli Imenopteri melliferi e predatori. *Boll. Lab. Entomol. R. Ist. sup. Agr. Bologna* **2**, 259—262 (1929).
- LUCKHAM, A. M.: Great Migration of „Bumles Bees“. *Entomologist* **39**, 65 (1906).
- ROTH, P.: Les Ammophiles de l'Afrique du Nord. *Ann. Soc. Entomol. de France* **97**, 153—240 (1928).

- ROUBAUD, E.: Recherches biologiques sur les Guêpes solitaires et sociales d'Afrique. Ann. Sci. nat. zool., 10. sér., 1, 1—157 (1916).
- TUTT, J. W.: Migration and Dispersal of Insects. Hymenoptera. Entomol. Record 14, 207—214 (1902).
- VOSSELER, J.: Die ostafrikanischen Treiberameisen. Der Pflanze. Beilage zur Usambarapost 1, 289—302 (1905).
- WHEELER, W. M.: Ants, their Structure, Development and Behavior. New York 1910.

Rhynchota.

- *ACHARD, E.: Le Souné dans l'Etat de Syrie. In: Le Souné ou Seu (*Eurygaster integriceps*) et ses dégâts en Syrie et en Perse. Inst. internat. d'Agr. Rom 1927, 1—35.
- *ADLE, A. H.: Le „Seu“ en Perse. Ebenda 1927, 36—46.
- BLOCHMANN, F.: Über die regelmäßigen Wanderungen der Blattläuse. Biol. Zbl. 9, 271 (1889).
- BÖRNER, C. (1): Über Fernflüge von Blattläusen nach Beobachtungen auf Memmert und Helgoland. Verh. dtsh. Ges. angew. Entomol. 3, 27—35. Eisenach 1922.
- (2): Züchtung der Homopteren. Handbuch d. biol. Arbeitsmeth., Abt. IX, 1, S. 215—270. 1926.
- CLIFFORD, J. R. S.: An unusual aphid migration. Entomologist 18, 254—257 (1885).
- DAVIDSON, J.: The biological and ecological aspect of migration in Aphids. Sci. Progr. Lond. 21, 641—658; 22, 56—69 (1927).
- ELTON, C. S.: The dispersal of insects to Spitsbergen. Trans. entomol. Soc. Lond. 1925, 289—299.
- HENRICH, C.: Ein Schwarm geflügelter Blattläuse. Naturwiss. Wschr., N. F. 9, 90—91.
- HUNGERFORD, H. B.: The Biology and Ecology of aquatic and semiaquatic Hemiptera. Bull. Univ. Kansas 11, 183—184 (1919).
- KIRICENKO, A.: Un cas de vol en masse de *Ranatra linearis* L. Revue Russe d'Entomol. 11, 167 (1911).
- LANGE, D.: A remarkable flight of Corisa, „Water Boatmen“. Canad. Entomol. 37, 364 (1905).
- LARSEN, O.: Welche Bedeutung hat ein Verlust des Flugvermögens der Wasserhemipteren. Z. Insektenbiol. 25, 157—167, 173—178 (1930).
- LÖW, F.: Zoologische Notizen. Verh. zool.-bot. Ges. Wien 16, 946 (1868).
- MCATEE: A shower of Corixidae. Entomol. News 33, 88 (1922).
- MORDWILKO, A.: Die Migration der Pflanzenläuse. Biol. Zbl. 27, 747—767, 769—816 (1907); 29, 82—118, 147—160, 164—182 (1909).
- MORREN, CH.: Von den Wanderungen der Blattläuse. Frieries Notizen 1, 114—119 (1837).
- NORRIS, E. H.: The migration of Aphides.
- PARSHLEY, H. M.: A note on the migration of certain Water-Striders (Hemiptera). Bull. Brooklyn entomol. Soc. 17, 136—137 (1922).
- PATCH, E. M.: Wolly aphid migration from elm to mountain ash. J. Econ. Entomol. Concordia 5, 395—398.
- PROWAZEK, J.: Insektenbeobachtungen. Z. Insektenbiol. 1, 67 (1905).
- PUTON, A.: Pluie de Corisa. Rev. d'Entomol. 1882, 22—23.
- RICHARDSON, N. M.: The migration of aquatic Hemiptera. Entomol. Monthly Mag., 2. Ser., 18, 105—107 (1907).
- RILEY, C. F. C.: Migratory responses of Water-Striders, during severe droughts. Bull. Brooklyn entomol. Soc. 15, 1—16. New York 1920.

- ROGENHOFER, A.: Massenflug von *Corixa hieroglyphica* DUF. Verh. zool.-bot. Ges. Wien 21, 65 (1871).
- SHEPHERD, F.: A fact concerning the habits of *Notonecta glauca*. Sillimans Amer. J. (2) 4, 423—424 (1847).
- SPENCE, W.: Züge von *Notonecta glauca*. Proc. entomol. Soc. Lond. 5, 36 (1847).
- THWAITES, G. H. K.: Flights of Aphides. Ebenda 5, 25 (1847).
- TUTT, J. W.: Migration and Dispersal of Insects. Coccides and Aphides. Entomol. Record 10, 233—238 (1898).
- WALCH, J. F. J.: Zug von *Cicada spumaria* L. Naturforscher, 6. Stück, S. III—III2. 1775.
- WEBER, H.: Biologie der Hemipteren. Berlin 1930.
- WEBSTER, F. M. u. W. J. PHILLIPS: The Spring Grain-Aphis or „Green Bug“. Bull. U.S. Dep. Agr. 110, 81—88 (1912).
- WEBSTER, F. M.: The Chinch Bug. Ebenda 15, N. S., 17—18 (1898).
- WILLE, J.: Die Rübenblattwanze *Piesma quadrata* FIEB. Berlin 1929.
- ZWÖLFER, W.: Untersuchungen zur Epidemiologie der Getreidewanze *Eurygaster integriceps* PUT. Z. Entomol. 17, 227—252 (1930).

The Movements of the Retinal Pigment.

By G. H. PARKER, Cambridge (Mass.) U. S. A.

With 13 illustrations.

Table of Contents.

	Page
I. Introduction	239
II. Vertebrates	241
1. Introductory	241
2. Occurrence of Pigment Migration.	241
3. Retinal Pigment Epithelium	243
4. Retinal Pigment Migration.	245
5. Time of Migration	247
6. Temperature and Other Exciting Agents	247
7. Migration and Adaptation	249
III. Mollusks.	251
IV. Arthropods	253
1. Introductory	253
2. Ocelli	253
3. Compound Eyes	254
a) Introductory	254
b) Simple Type of Compound Eye	255
c) Complex Type of Compound Eye	258
<i>Distal or Iris Pigment</i>	259
<i>Proximal or Retinular Pigment</i>	263
<i>Reflecting Pigment or Tapetum</i>	266
<i>Proximal Pigment in Insects</i>	267
d) Types of Compound Eyes and Times of Pigment Migration	269
e) Pseudopupil and Glow	273
f) Rhythmic Migration	275
g) Internal Environment	276
V. General Considerations.	277
1. Functions of the Retinal Pigment	277
2. Light as an Activator of Retinal Pigment Migration	278
3. The extra-retinal Control of Pigment Migration	280
Bibliography	283
1. Vertebrates.	283
2. Mollusks	288
3. Arthropods	289

I. Introduction.

The pigment cells in the eyes of many animals exhibit movements quite like those seen in the more usual types of dermal chromatophores. These movements, however, were not discovered until about half a century ago. Although as early as 1852 H. MÜLLER noted that the posi-

tion of the retinal pigment varied more or less in different animals, it was not till 1877 that BOLL and KÜHNE independently discovered that under the influence of light and darkness, the retinal pigment of the frog moved outward between the rods and cones and inward toward the bodies of the pigment cells. The movement of the pigment in the eyes of invertebrates was first recorded by EXNER for arthropods in 1889 and was subsequently described in these animals by STEFANOWSKA (1890), EXNER (1891), and SZCZAWINSKA (1891). In 1891 RAWITZ observed pigment movements in the eyes of cephalopods. Thus these pioneer workers identified retinal pigment migrations in the vertebrates, the arthropods, and the mollusks.

For a long time it was the opinion of most workers that the migration of pigment in the eyes of animals was due to the direct action of light upon the containing cells. However in 1885 ENGELMANN showed that a frog whose retinal pigment was in the position characteristic for darkness, and whose one eye was covered with a light-proof cap, would show a migration of pigment to the position for light in the covered eye if the uncovered one were exposed to light. ENGELMANN concluded from this observation that in the frog the two eyes are sympathetically related and that this relation is nervous. From the time of ENGELMANN'S declaration to the present, investigators have attempted to show in one way or another that the retinal pigment of animals was to some extent at least under nervous control.

The importance of internal secretions for the movement of dermal chromatophores was pointed out as early as 1898 by CORONA and MORONI. It is therefore not surprising that in 1908 KLETT declared that adrenalin would influence the movement of retinal pigment also. According to him this internal secretion, if applied directly to the retina of the frog, would bring about a contraction of its pigment. In 1912 FUJITA without knowledge of KLETT'S work, stated that the injection of adrenalin into a frog was followed by an expansion of its retinal pigment, a situation the reverse of that maintained by KLETT. To clear up this confusion the subject was reinvestigated by BIGNEY (1919) who gave unqualified support to FUJITA'S claim. Thus the general view of investigators to-day, namely, that adrenalin even when present in very small amounts, induces a contraction of the retinal pigment was established. In this way the direct action of external environmental agents, of nervous influences, and of humoral factors have all been invoked as means of inducing migration in the retinal pigment of animals. In the following pages it is intended to present in the form of a summary the more important facts of retinal pigment migration and to point out the differences of opinion on some of the unsolved problems in this field.

II. Vertebrates.

1. Introductory.

The mobility of the retinal pigment in vertebrates was suggested by the observations of several investigators some years before its actual discovery. Thus in 1856 H. MÜLLER pointed out that this pigment varied in position in the eyes of different frogs, an observation subsequently confirmed by MORANO (1872). In 1867 CZERNY found that on excessive illumination of the frog's eye the retina could no longer be easily separated from the retinal pigment layer, a condition that led him to suggest that the processes of the pigment cells might have the contractility of a pseudopod and that the pigment particles might migrate back and forth in the cell process. The actual movement of this pigment was first demonstrated in 1877 by BOLL and by KÜHNE who independently discovered this phenomenon in the frog. Since that time a voluminous bibliography has grown up on this subject. Good surveys of the general field, some longer and others shorter, have been published by KÜHNE (1879), GARTEN (1907a), HESS (1913), AREY (1915a, 1928), ADLER (1928), and DITTLER (1929).

2. Occurrence of Pigment Migration.

Early in these investigations KÜHNE expressed the belief that a retinal pigment migration would be found in the eyes of all vertebrates, but this opinion has not been entirely confirmed. With the exception of the mammals, however, the majority of vertebrates show more or less movement of the retinal pigment. The eyes of fishes almost invariably exhibit a well pronounced pigment migration. This has been identified in many forms including *Perca* (VAN GENDEREN STORT, 1886, 1887a, 1887b; WUNDER, 1925a, 1925b, 1926a, 1926b); *Leuciscus* (PERGENS, 1896a; CHIARINI, 1904a, 1904b; GARTEN, 1907a; WUNDER, 1925a, 1925b, 1926b), the sea-eel and *Scorpaena* (HESS, 1902), *Abramis* (EXNER and JANUSCHKE, 1905; GARTEN, 1907a; AREY, 1916a; WUNDER, 1925b), *Ameiurus* (AREY, 1916a, 1916b, 1919a; WUNDER, 1925b), *Fundulus* (AREY, 1916a; WYMAN, 1922; GILSON, 1922), *Carassius* (AREY, 1916a; HIROSE, 1927; WUNDER, 1925b), *Gasterosteus*, *Gobio* (WUNDER, 1924, 1925b, 1926b), *Trutta*, *Rhodeus*, *Squalius*, *Lucioperca*, *Acerina*, *Blicca*, *Anguilla*, *Barbus*, *Lota*, *Cyprinus*, *Tinca* (WUNDER, 1925b), *Leucaspius*, *Phoxinus*, *Esox*, *Misgurnus*, *Cobitis* (WUNDER, 1925b, 1926b), *Coregonus* and *Salmo* (WUNDER, 1926a).

It is interesting to observe that in the brook lamprey *Entosphenus*, according to WALLS (1928), the retinal pigment though present shows no evidence of migration under changed illumination and that in certain elasmobranchs, such as *Scyllium* (MÜLLER, 1856, GARTEN, 1907a) and

Torpedo (GARTEN, 1907a), the pigment cells are completely devoid of pigment, a condition commonly characteristic of albino animals.

In amphibians the retinal pigment migration may be as pronounced as it is in fishes, and of the amphibians the frog of course has been most universally studied (BOLL, 1877a, 1877b; KÜHNE, 1877a, 1877b, 1879; ANGELUCCI, 1878; KÜHNE, 1879; ENGELMANN, 1885; GRADENIGO, 1885; VAN GENDEREN STORT, 1887b; HAMBURGER, 1888; FICK, 1889, 1891; VON KORANYI, 1892; NAHMACHER, 1893; GAGLIO, 1894; CHIARINI, 1904a; 1904b; HERZOG, 1905; DITTLER, 1907; KLETT, 1908; LEDERER, 1908; FUJITA, 1912; AREY, 1919b; BIGNEY, 1919; DETWILER and LEWIS, 1926; SMITH, 1927). Excepting the toad, in which a pigment migration was identified by ARCOLEO (1890), the other amphibians in which this process has been sought and identified were the urodeles *Triton* (ANGELUCCI, 1898; VAN GENDEREN STORT, 1886; CHIARINI, 1904a, 1904b; GARTEN, 1907a), *Necturus* (AREY, 1916a) and *Amblystoma* (LAURENS and WILLIAMS, 1917). In these forms and especially in *Necturus*, the migration is said to be much less pronounced than in the frog.

The movement of the retinal pigment in reptiles was a question of much uncertainty to the older workers. ANGELUCCI (1878) was unable to decide whether or not there was a migration in the eye of the lizard or the turtle. BOLL (1881), who worked on the lizard, was left in equal uncertainty. ANGELUCCI (1890) subsequently identified a migration in the eye of *Testudo marina*, but he stated that it was much less pronounced than in the frog. CHIARINI (1906) also described a slight migration in the lizard. GARTEN (1907a), who worked on *Lacerta*, *Chameleon*, and *Ernys*, was unable to find any conclusive evidence for a migration in these three reptiles.

Contrasted with this uncertainty the more recent work has favored the view that reptiles show a slight but unquestionable pigment migration. DETWILER (1916) demonstrated such a movement of the retinal pigment in three turtles, *Chelopus guttatus*, *Chelopus insculptus*, and *Chrysemys picta*, and one lizard, *Sceloporus undulatus*. Notwithstanding the failure of ABELSDORFF (1898) and of GARTEN (1907a) to identify a migration in the crocodile, LAURENS and DETWILER (1921) demonstrated this process with certainty in *Alligator mississippiensis*. These positive results on reptiles were supported by DETWILER's further discoveries (1923, 1924a) of a pigment migration in the eye of the lizards *Eremias* and *Gecko*. It is therefore probable that reptiles in general will be found to show migrations in the retinal pigment indubitable but slight in character. The limited amount of these migrations as compared with what had been seen in the frog was what probably led to the confusion of the early workers.

In birds a retinal pigment migration is readily demonstrable. ANGELUCCI (1878) noted in the owl and VAN GENDEREN STORT (1887a, 1887b)

in the pigeon, an observation that was later confirmed by GARTEN (1907a). KRAUSE (1894) showed it in the common fowl, *Gallus domestica*. In all these instances the migration is much more pronounced than in reptiles and recalls in its conspicuousness the conditions found among the lower vertebrates.

In mammals a retinal pigment migration has never been satisfactorily demonstrated. ANGELUCCI's statement (1878) that such a migration can be shown in the rabbit was not confirmed by DEUTSCHMANN (1882). Nor is it probable that the difference claimed by CHIARINI (1906) for the retina of dogs exposed to direct sunlight or kept in the dark is reliable. GARTEN's careful tests (1907a) on the ape, ox, rabbit, and rat failed to demonstrate any significant differences and DETWILER's observations (1924b) on the field mouse and the bat showed a pigment, scanty in amount and motionless under changes of illumination. All in all these results lead to the conclusion that in mammals the retinal pigment migration is at best reduced to its lowest terms if in fact it occurs in these animals at all. That the mammalian retina adheres to the pigment epithelium slightly more tenaciously after the eye has been exposed to light than after darkness, has been urged in favor of migration, but this argument has proved far from convincing (EWALD and KÜHNE, 1878). It is to be inferred from the evidence thus far advanced that in man as in other mammals a retinal pigment migration is probably absent (AREY, 1915b) notwithstanding the assumption repeatedly implied in some of the less critical contributions (KLEIN, 1911; BARD, 1919; COBB, 1919).

In summarizing the foregoing account of the groups of vertebrates in which a migration of the retinal pigment has been investigated, it may be stated that the most extensive migrations are found in fishes and in anuran amphibians. Such changes are less evident in urodeles and still less so in reptiles. They are met with in unquestionable clearness in both day- and night-birds. Although in mammals there may be some slight evidence for pigment migration this evidence is very meagre, and it is more than probable that this process is scarcely recognizable as such in mammals including man.

That the pigment migration takes place to different extents in different parts of the retina in the same animal has been shown by HESS (1910) for the stickleback, frog, lizard, turtle, and swallow.

3. Retinal Pigment Epithelium.

The retinal pigment epithelium in vertebrates is a single layer of polygonal cells with one face resting on the choroid and the other on the free ends of the rods and cones of the retina. The individual epithelial cells of the retinal pigment layer are block-like in form and fit snugly one to the other as in a mosaic. Each cell has been described as com-

posed of three parts: a *base* comprising about half the cell next the choroid and composed of unpigmented cytoplasm containing usually one spheroidal nucleus or rarely two; a *body* next the retina and carrying a dense mass of pigment granules; and *cell processes* which emerge from the body and reach between the rods and cones as far at times as to the external limiting membrane. In the frog (ANGELUCCI, 1878), the number of processes for a pigment cell varies from 10 to 40 according to the size of the cell. This provision appears to hold for most vertebrates but in *Lucioperca*, as described by WUNDER (1930), each cell carries as a rule only a single large blade-like process.

Oil, the lipochrin of KÜHNE (1879), occurs as droplets in the cell base of such vertebrates as the frog, owl, and rabbit. It is said to be absent from the hog, ox, and man. Myeloid or alemonoid granules, bodies with a wax-like appearance, have also been identified by KÜHNE (1882) in the bases of the pigment cells. They occur in amphibians, birds, and mammals including monkeys but not in man (AREY, 1928).

The most striking content of the retinal pigment cell is the melanin or fuscine granules, small bodies, usually dark-brown in color, that fill a large part of the body of the cell. Except in certain elasmobranchs already mentioned and in albino individuals, this pigment is characteristic of the retinal epithelium of vertebrates. It is ordinarily in two forms, granules and short rods. Both types occur in the body of the cell but the processes are occupied almost exclusively by the rods which are often arranged in series with their long axes parallel to that of the process. In the migration of the pigment the pigment rods are said to be much more active than the granules (VAN GENDEREN STORT, 1887a, 1887b). RAELMANN (1907) described the granules as enveloped in a special protoplasmic layer which MAJIMA (1925) regarded as a sheath. MIESCHER (1923) attributed to the granule a double nature, an albuminous base to which the pigment proper was held by adsorption.

Much uncertainty exists as to the origin of the retinal melanin pigment. LUNA (1911, 1912, 1913) believed that it arose from the mitochondria in the base of the pigment cell, an opinion that he finally abandoned (1917) and that was opposed by SMITH (1920). The view that it arose from the nucleus, as maintained by VON SZILY (1911), was opposed by CHAMPY (1911), HOOKER (1915) and SMITH (1920). Apparently the most that can be said about it is that it first appears in the cytoplasm of the pigment cell.

Guanin, a reflecting pigment, is also contained in the retinal pigment cells of certain vertebrates. In a member of animals such, for instance, as the cat, the eyes shine in the dark. This is due to the reflection of light that has entered the eye through the pupil and is turned outward again by a glistening layer in the choroid, — the choroidal tapetum. Beside this type of tapetum a number of vertebrates possess

a retinal tapetum composed of particles of guanin contained in the retinal pigment cells. This material was early recognized as a constituent of the retina in the fish *Abramis* by H. MÜLLER (1856), and later by KÜHNE and SEWALL (1880). It was subsequently identified in the alligator (CHIEVITZ, 1889; LAURENS and DETWILER, 1921) and in the crocodile (ABELSDORFF, 1898). Its properties were fully described in *Abramis* by EXNER and JANUSCHKE (1905) and by GARTEN (1907a) and it was identified in a number of bony fishes by WUNDER (1925b, 1930). Of the 24 species of teleosts studied by WUNDER (1925b) the following four gave clear evidence of a tapetum of guanin in the retinal pigment: *Lucioperca*, *Abramis*, *Acerina*, and *Blicca*. WUNDER (1930) also found a retinal tapetum of guanin in *Pelecus*. All these fishes were normal inhabitants of dimly lighted waters. The guanin did not occur throughout the whole of the pigment epithelium of these retinas but was limited to special regions. Thus in *Lucioperca* (WUNDER, 1930) a horizontal oval area rich in guanin and poor in melanin occupies the center of the retinal field. This is surrounded by a zone narrow anteriorly and posteriorly and broad above and especially below in which guanin is mingled with melanin. Finally the periphery of the retina is represented by a zone in which there is no guanin at all, and there is present a rich deposit of melanin. Thus the guanin is limited to the more nearly central portion of the eye of this fish and absent from its periphery. Similar and characteristic types of guanin distribution occur in the other fishes possessing this kind of pigment.

4. Retinal Pigment Migration.

The retinal pigment cells in those vertebrates that exhibit pigment migration undergo profound changes with differences of illumination (Figs. 1 and 2). GARTEN (1907a) has recorded six such changes. Under bright illumination the melanin moves from the base of the cell into its processes often crowding and distending their retinal ends; the cell body in consequence of the migration of melanin shortens on its vitroscleral axis (ANGELUCCI, 1884), the nucleus migrates slightly toward the retina, the cytoplasm is said to change color, the oil drops lose color and disintegrate, and the pigment granules according to some authors are reduced in number and in depth of color. All these operations are reversed in the dark.

The migration of the melanin which is the most significant step in all these changes, is the one that has been followed by most investigators. It appears to occur for the most part within the limits of a fixed process by a kind of protoplasmic streaming. Some processes, however, show at least a certain amount of terminal extension and retraction as shown in *Lucioperca* by WUNDER (1930), who claims that the activities of the pigment cells are due in part to amoeboid movement and in part to

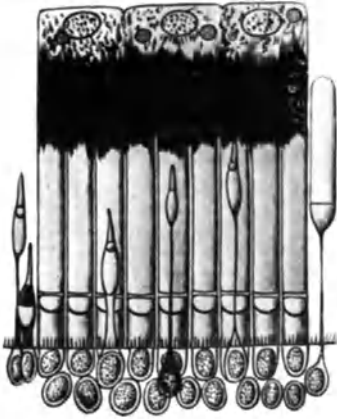


Fig. 1. Retina of a frog, *Rana esculenta*, that had remained in the dark 48 hours. Retinal pigment contracted. From VAN GENDEREN STORT, 1887 b, Taf. 7, Fig. A.

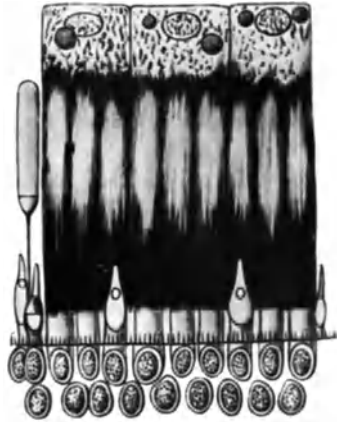


Fig. 2. Retina of a frog, *Rana esculenta*, that had remained in daylight 5 hours. Retinal pigment expanded. From VAN GENDEREN STORT, 1887 b, Taf. 7, Fig. B.

internal streaming (Fig. 3). The movement of the melanin into the cell process in some way consolidates the union between pigment epithelium



Fig. 3. Pigment cells from the middle region of the retina in the fish *Lucioperca sandra*; a, condition in darkness; b, in weak light; c, in strong sunlight. The melanin is shown as dark dots; the guanin as lighter dots. In the dark the melanin is next the choroid and the guanin occupies the retinal part of the cell. In dim light the melanin has moved toward the retina. In bright light the melanin and guanin are uniformly distributed through the retinal region of the cell. From WUNDER, 1930, p. 759.

and retina, for, after the retinal migration has taken place, the two layers are almost inseparable as compared with their former loose connection. The melanin pigment was at one time supposed to be essential to the formation of visual purple in the rods, for when the pigment epithelium is loosened from the retina this substance fails to regenerate in the adjacent part of the retina even when it is fully cut off from the light. This failure, however, also occurs when the non-pigment-bearing cells of the albino are loosened from the retina, a condition which shows that the regeneration of the visual purple is dependent upon some other element in the retinal epithelium than its pigment.

The migration of the guanin in those eyes in which it occurs a matter of much uncertainty. The movement at best must be small and is doubtless more or less disguised by the change in position of the much more abundant melanin. KÜHNE and SEWALL (1880) were unable to discern a guanin migration in *Abramis* and ABELSDORFF (1898) failed to identify such a movement in the crocodile. EXNER and JANUSCHKE (1905), who reinvestigated

Abramis, succeeded in demonstrating a guanin migration and their observations were confirmed on the same fish by GARTEN (1907a). According to this author the guanin which in the light stretches from the retinal pigment almost to the external limiting membrane concentrates in the dark so as to draw away from both the retinal pigment cells and the external limiting membrane. In the half of the retina next to the external limiting membrane the direction of this concentrating movement in the dark agrees with that of the melanin migration; in the half next the retinal pigment it is the reverse. It is certainly remarkable, as several authors have noted, that in a given part of a cell two classes of pigment granules should be present and migrate in opposite direction. The guanin in the retinal pigment cells of *Lucioperca* has been well described by WUNDER (1930), but this author is doubtful whether or not a real movement of this pigment occurs. One feature, however, seems to be certain; the melanin migrates distally and proximally through the region in which the guanin particles remain relatively fixed (Fig. 3).

5. Time of Migration.

No systematic observations have been carried out on the rate of retinal pigment migration. A small amount of scattered data on this subject has been collected by GARTEN (1907a), but this is sufficient to give only a most general conception of what this field may yield. CHIARINI (1904a, 1904b) observed that the exposure of the eye of *Leuciscus* for 1 minute to sunlight was enough to start the distal migration of the pigment whereas it required from 4 to 5 minutes in the dark to start the reverse operation. These results were confirmed in all essentials by PERGENS (1896a, 1896b). VAN GENDEREN STORT noted that in a frog in daylight the distal pigment migration was completed in an hour but that in the dark the reverse movement required some four hours. AREY (1916a), who worked on three fishes exposed to either diffused daylight or darkness, found that in *Ameiurus* and in *Fundulus* full expansion or contraction was reached each in about one hour, and that in *Abramis* full expansion came in 45 minutes and full contraction in 30 minutes. It is clear from these few records that the movement of the retinal pigment is relatively slow, and that this migration is only of significance in the adaption of the given animal to its light environment in general. It is further evident from this standpoint that there is no reason to suppose that the inability of investigators to demonstrate a retinal pigment migration in mammals is due to the quickness of the migration as compared with the steps in preserving the tissue.

6. Temperature and Other Exciting Agents.

The first tests on the effects of temperature differences on the migration of the retinal pigment were carried out by EWALD and KÜHNE (1878)

on frogs, but since the animals on which they worked had been poisoned with curare with certain definite objects in view it is impossible to draw any unquestionable conclusions from their results. In 1885 GRADENIGO subjected frogs to a temperature of 30° C. in the dark and observed that the retinal pigment assumed full expansion. This was confirmed by ANGELUCCI (1890) and by FUJITA (1912). Meanwhile HERZOG (1905) without knowledge of GRADENIGO's work made similar observations and thus not only confirmed GRADENIGO but he showed further what at low temperatures (0°—14° C.) in the dark the pigment was also fully expanded. Between these high and low points, that is, over a range from 14° to 18° C., in the dark the pigment was fully contracted. AREY (1916a) confirmed in all essential respects the observations of HERZOG and showed further that in the particulars mentioned tadpoles behave as adult frogs do. In *Necturus* AREY could discover no very definite pigmentary effect from temperature changes. Subsequent investigations enabled DETWILER and LEWIS (1926) to reaffirm the main conclusions of HERZOG and of AREY.

In fishes the relation of temperature changes to the migration of the retinal pigment appears to have been investigated only by AREY (1916a) who studied for this purpose four fishes *Ameiurus*, *Fundulus*, *Abramis*, and *Carassius*. In all these both in light and in darkness the retinal pigment was expanded more at low than at high temperatures. At low temperatures the conditions were like those in the frog; at high temperatures the retinal pigment was by no means so fully expanded as in the frog.

Various drugs and anaesthetics have been applied to the retinal pigment. According to OVIO (1895) and to LODATO (1895) cocaine can arrest pigment migration. This effect can also be produced by ether (AREY, 1916a; WYMAN, 1922) and by carbon dioxide but not by chloretone or urethane (AREY, 1916a). Santonin (FILEHNE, 1900; SIVÉN and VON WENDT) apparently excites a slight expansion acting in this respect as light does. No effects were observed by FUJITA (1912) from strychnine and quinine. Increase or decrease of oxygen so long as the fishes subjected to the test remained alive does not influence the pigment migration (AREY, 1916a). Hormones have been little investigated in this respect. As stated in the introduction KLETT in 1908 was the first to report on the effects of adrenalin on retinal pigment. According to this investigator adrenalin in the frog induces in the light a contraction of the retinal pigment. FUJITA, without knowledge of KLETT's results, published in 1912 a brief statement on the same subject and declared that adrenalin caused the retinal pigment of the frog to expand. In consequence of this contradiction BIGNEY (1919) reinvestigated the subject and completely confirmed FUJITA. An injection of adrenalin into a frog according to BIGNEY induces at once an expansion of the retinal

pigment and a contraction of the dermal melanophores, a remarkable reversal of reponse. BIGNEY's results were subsequently confirmed by GILSON (1922) and, so far as they refer to the retinal pigment, by AREY (1919b) and by NAKAMURA and MIYAKE (1922). NONAKA (1931) has pointed out the importance of the neutrality of the adrenalin solution in this reaction. With progress in this field of research it is natural to expect that hormones or other humoral agents will be found to play an increasingly important part in these activities.

7. Migration and Adaptation.

It is now generally believed that the Duplicity-Theory of vertebrate vision is the best working hypothesis with which to approach the intricacies of retinal functions in these animals. According to this conception cones are concerned with distinct, colorful, bright-light vision and rods have to do with indistinct, colorless, dim-light vision. Vertebrates whose activities are carried out mainly in the day-time should be expected to have retinas in which cones are the predominant if not the exclusive element. Those whose activities are primarily nocturnal should have rods in excess. Vertebrates that may be active either at day or at night might be expected to have retinas with a mixture of rods and cones. In general these conditions are realized throughout the vertebrates (SCHARRER, 1929). The retinal pigment migration might, therefore, be expected to conform to this general conception and to serve as a means of adapting any given retina to its immediate surroundings. This interpretation has been accepted by AREY (1919a) who has sought to show that the vertebrate retina whose rods and cones as well as the pigment may under changes of illumination shift their positions is in consequence of these changes a mechanism of especially efficient vision.

This opinion can be well exemplified by the conditions of the retina for light and for dark adaptation as described by AREY (1919a) in *Ameiurus* (Fig. 4). In darkness the retinal pigment and the rod myoids are fully retracted and the cone myoid fully elongated. If this is the state in dim light the retina is well arranged for vision under such circumstances for the rods, elements for dim-light vision, are most fully exposed and the cones and pigment removed as completely as can be from the functional field. In bright diffuse daylight the retinal pigment is expanded, the rod myoid elongated, and the cone myoid retracted. Here also the retina exhibits an appropriate adaptation, for the rods are covered by the pigment and the cones, the elements for distinct bright-light vision, are brought far enough forward to be accessible to the light and yet isolated one from the other by the surrounding pigment. Thus the retina is adjusted for sharp, bright-light vision. AREY (1919a) showed that the responses of the *Ameiurus* retina to dim light were essentially the same as to darkness and he therefore concluded that the

retinal changes already described were of adaptational value. Thus the retina of such a fish as *Ameiurus* may be regarded as a mechanism of really efficient vision.

WUNDER (1926b, 1930) has pointed out in detail a wide range of retinal adaptations among fishes. In confirmation of AREY (1916a) WUNDER showed on a much more extensive series of fishes that in dim-light species though the contraction of the melanin is complete its expansion is only partial, and that in bright-light forms expansion is complete and retraction partial, conditions to be expected on the assumptions already made. Hence as AREY pointed out (1916a, 1928) extreme expansion and extreme contraction do not occur in the same retina. WUNDER (1925b, 1926a) further pointed out that retinal guanin occurs only in such fishes as live in dim light or at great depths, and is often

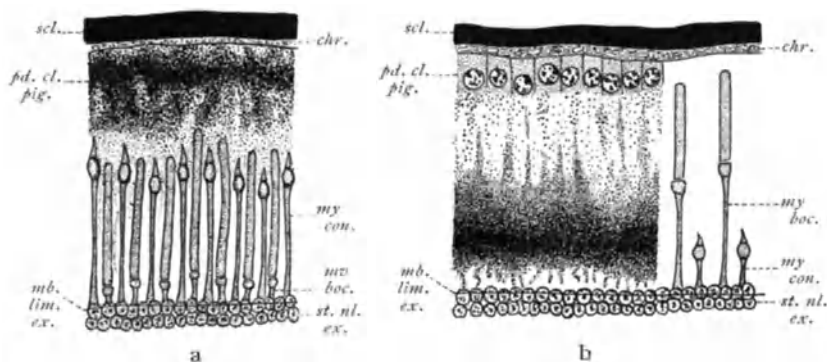


Fig. 4. Retina of a catfish, *Ameiurus nebulosus*, that had been subjected to total darkness (a) and to bright, diffuse daylight (b). In the dark the pigment is withdrawn toward the choroid; in the light it has moved toward the external limiting membrane. From AREY, 1919a, p. 344. chr. choroid; mb. lim. ex. external limiting membrane; my. bac. rod myoid; my. con. cone myoid; pd. cl. pig. base of pigment cell; scl. sclera; st. nl. ex. external nuclear layer; st. pig. pigment layer.

distributed over the retina in such a way as to meet special demands of illumination, as in the upper area of the retina as contrasted with the lower one in fishes whose vision included both upper (bright) and lower (dark) visual fields.

Interesting and accurate as many of these generalizations are they seem to apply only to the lower vertebrates. Here both the melanin and the guanin with their migrations appear to be harmoniously related to the type of vision in which both rods and cones play a part. In higher forms, however, a more specialized retina is present. Thus in some reptiles the retinas are provided exclusively with rods, in others with cones. Pigment migration, which according to the views already set forth mediate in the change from rod to cone vision and the reverse, ought to find no place in such a homogeneous retina. Nevertheless, to quote from only the more recent work, DETWILER (1916, 1923, 1924a)

found that in the pure cone retinas of the turtles, *Chelopus* and *Chrysemys*, and of the lizards, *Sceloporus* and *Eremias*, and in the pure rod retina of the *Gecko* small but unmistakable migrations take place. The fact that the pure rod retinas of the field mouse and the bat, nocturnal mammals, were found by DETWILER (1924b) to show no pigment migration is consistent with the general scheme of pigment relations already developed, but the additional fact that in man where both rods and cones occur, and yet presumably without pigment migration indicates that the scheme that applies with such completeness to the lower vertebrates has little relation to the higher forms. That many of these higher types adapt the retina admirably to dim and to bright light is most certain and yet it appears to be accomplished by means quite different from that exhibited by the vertebrates lower in the series. To some extent this condition raises the question whether what has already been done on the lower forms is really on as sound a theoretical basis as it appears to be.

III. Mollusks.

Although the mollusks, and particularly the cephalopods, have highly developed eyes, relatively little attention has been paid to their retinal pigment migration. In 1865 HENSEN intimated that the retinal pigment in cephalopods might be capable of migrating, but it was not till 1891 that RAWITZ actually demonstrated this movement. RAWITZ worked on three cephalopods: *Fledone*, *Sepia*, and *Sepioloa*. In all these forms the retinas are composed of much elongated retinal cells arranged with great regularity and usually in groups of four or more. The center of each group is occupied by a receptive element, the rhabdome, probably the united product of the surrounding cells which not only contribute thus to an essential part of the retina but also carry in their core the retinal pigment. After one of these cephalopods had been kept in the dark for 24 or better 48 hours the pigment was found densely concentrated in the base of each retinal cell with a small number of straggling

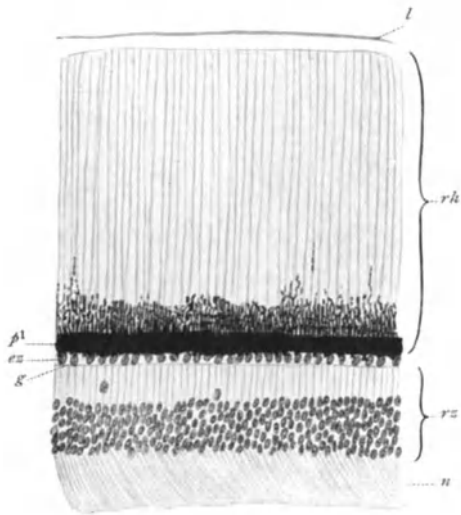


Fig. 5. Section of retina of *Sepia officinalis* showing pigment in position after 48 hours of darkness; all pigment inward (p^1). From RAWITZ, 1891, Taf. X, Fig. 2b.

granules distal to this position (Fig. 5). On exposing the animal to light more or less of the pigment still remained in the basal position but the rest is found scattered through the length of the retinal cell with a special accumulation at its distal end (Fig. 6). Thus in the light the retinal pigment must have moved distally and in the dark proximally. RAWITZ illuminated a part of the retina of *Eledone* leaving the rest of it in darkness, whereupon he found the pigment in the illuminated area distal in position and in the darkened area proximal. Thus a degree of regional independence was demonstrated. RAWITZ regarded the pigment and its movement as a

means of protecting the retina from over-illumination.

HESS (1905) studied the condition of the eyes and retinal pigment in about a dozen species of cephalopods. From a structural standpoint he was led to distinguish three types of eyes: those with a relatively uniform retina (*Loligo, Todaropsis*), those in which the retina shows a differentiated band of longer and finer rods presumably for sharper vision (*Rossia, Scaevurgus, Eledone*, etc.) and finally those with a fovea (deep-sea cephalopods). In all the cephalopods investigated by HESS the pigment moved distally in the light and proximally in the dark as first demonstrated by RAWITZ.

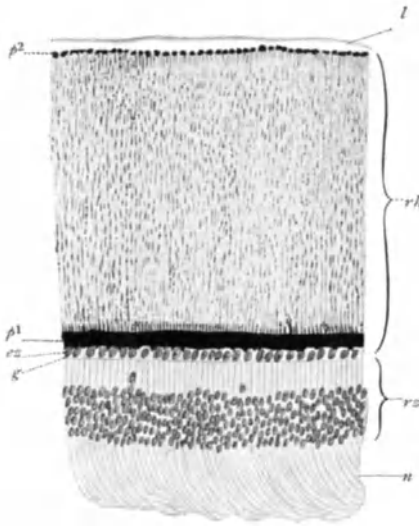


Fig. 6. Section of the retina of *Sepia officinalis* showing the pigment in the normal (light) position outward (p^2) and inward (p^1).
From RAWITZ, 1891, Taf. X, Fig. 1 a.

The times consumed in these migrations were found by HESS to be extremely diverse for the different species studied and were shorter than those implied in the tests carried out by RAWITZ. HESS pointed out that in an illuminated retina the color was brown or brownish red while in one from an animal kept in the dark the color was light gray. These color differences depend upon the relative positions of the migrating pigment.

Although little work has been done on the cephalopod eye still less has been carried out on that of gastropods. In 1906 SMITH stated that he was able to get only inconclusive experimental evidence of a retinal pigment migration in the fresh-water snail *Planorbis* and that he could find no evidence at all in favor of such a change in *Helix* or in *Limax*. Ten years later AREY (1916), also experimenting with *Planorbis*, recorded the following observations. Light induced in this snail a distal

migration of the retinal pigment which ended in about four hours. In darkness a proximal migration took place which required about five hours for its completion. High temperatures (30° C.) brought about a proximal migration and low ones (3° C.) a distal one. Both these reactions occurred in excised eyes, a condition suggestive of a direct response independent of nervous influence. AREY declared that the adaptional significance of these changes were to him quite obscure.

These few records on the movement of the retinal pigment in mollusks are sufficient to indicate this field as one open to future cultivation.

IV. Arthropods.

1. Introductory.

Arthropods are commonly described as possessing two kinds of eyes: — simple and compound. This division is perhaps more convenient than it is thorough-going, for it is more than probable that the so-called simple eyes are really subject to further classification (PLATE, 1924). Nevertheless this grouping will be adhered to in the present account for the reason that at least so far as pigment migration is concerned, the different types of simple eyes or ocelli have never been separately investigated.

2. Ocelli.

Very little attention has been given to pigment migration in the ocelli of arthropods. STEFANOWSKA as early as 1890 reported that after the arachnid *Phalangium opilio* had been in the light for some hours the pigment in its eye was in the main concentrated in the front of that organ and arranged in three layers; after it had been in the dark the pigment was generally diffused throughout the eye and arranged in two layers. In the same year SZCZAWINSKA stated that in the eyes of the spider *Epeira diadema* the pigment moves outward in the light and inward or toward the optic nerve in the dark. In another spider *Lycosa hortensis* she reported the reverse conditions and in the arachnid *Linyphia triangularis* she observed no migration at all. Much later in 1920 and 1921 HESS described pigment migration in the ocelli of the dragonflies *Calopteryx* and *Aeschna*. When these insects were brought from the light into the dark their ocelli became white in from a quarter of a minute to a minute. When they were carried from the dark into the light their ocelli became brown in from half a minute to a minute. Similar observations were made by SCHMITT-AURACHER (1923) on the larval ocelli of the moth *Euproctis chrysorrhoea*. HOMANN (1924), however, found that in the dragonflies *Calopteryx* and *Agrion*, the changes described by VON HESS though present were very much slighter than that author had indicated and took place at a rate much slower than what he recorded. HOMANN observed no pigment changes in the ocelli of certain

flies. KÖHLER (1925), who reported work on simple eyes done by LAMMERT, stated that in *Calopteryx* and *Agrion* the pigment migration though present was at best only partial. He was therefore led to believe that VON HESS was somewhat in error in his observations on dragonflies. No migration was observed by LAMMERT in the larval ocelli of moths and butterflies. From statements as conflicting as these it is impossible to draw with certainty any safe general conclusions. That some ocelli exhibit a pigment migration that may in a measure protect these organs against excessive illumination seems possible, but the subject is at best so poorly understood that it may be described as an essentially open field for investigation in which even the occurrence of the phenomenon itself is still more or less in question.

3. Compound Eyes.

a) **Introductory.** The movement of the pigment in the compound eyes of arthropods is a much more complex process than it is in the eyes of other animals. As a result much still remains to be investigated in this aspect of crustacean and insect vision and it is not surprising that the really important contributions to this subject are almost all of comparatively recent date. The condition of the pigment in the eyes of arthropods occupied to no small extent the attention of the older workers, but it was not until 1889 that the migration of this pigment was first seriously investigated. In that year EXNER published two papers on the physiology of insect vision in both of which the part played by the retinal pigment was considered. In the second of these papers (1889b) the relation of pigment migration to the vision of certain water-beetles was set forth with an analytic fullness that had never been approached before. These studies were the forerunners of EXNER's monograph on this subject, „Die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insecten“, published in 1891.

Meanwhile in 1890 two independent investigations on the movement of the pigment in arthropod eyes had made their appearance, one by STEFANOWSKA and the other by SZCZAWINSKA. Notwithstanding the importance of these papers the theoretic conceptions advanced by EXNER in the publication already referred to were so sweeping and so fundamental that they literally dominated the whole of this field of research. In fact in all of the two score or more of papers on this subject that have appeared since the publication of EXNER's monograph, the authors have been chiefly concerned with a discussion of the problems raised by that publication, and have given very little attention to other possible matters. These comments are not to be taken as a reflection on the workers in this field. The problems brought out by EXNER's studies were so far-reaching that their solution called for years of work. Nor have these problems been fully solved yet (HESSE, 1929).

The migration of pigment in the compound eyes of arthropods is a subject that calls for a definite understanding of the structure of the organs concerned. From an anatomical standpoint compound eyes may be divided conveniently into two groups: relatively simple eyes such as occur in the lower crustaceans and more complex eyes which characterize the higher crustaceans and the insects (PARKER, 1891).

b) Simple Type of Compound Eye. The simpler eyes are well exemplified by those in *Gammarus*. In this amphipod each eye is a sessile more or less kidney-shaped body situated on the side of the head and is composed of relatively few ommatidia. Each ommatidium consists of a distal cone whose shape is such that it acts as a catoptric organ and causes to be absorbed or discharged all rays of light falling upon it except those that are parallel or very nearly parallel with its longitudinal axis. Proximal to the cone is the receptive element or rhabdome formed ordinarily from five reticular cells in each of which three portions may be distinguished, — a distal thin blade-like part applied to the sides of the cone, a middle attenuated portion carrying a segment of the rhabdome, and a proximal enlarged part below the basement membrane and including the nucleus. The attenuated inner end of the proximal portion passes over into the retinal nerve fiber. Such reticular cells carry the mass of melanin particles making up the black pigment of this type of eye. The interommatidial spaces in *Gammarus* are filled with reflecting pigment contained in cells whose nuclei may occur anywhere between the ommatidia and whose mass collectively constitutes the tapetum. Essentially this interpretation of the eye of *Gammarus* has been accepted by most of the workers on this subject including GREINER (1879), CARRIÈRE (1885), PARKER (1891, 1899), and BENNITT (1924).

SZCZAWINSKA'S claim that the three parts of the reticular cell as just described are really three distinct cells is certainly quite erroneous. It is also probable that the opinion of STRAUSS (1926, p. 12) that what has been described in this account as the distal blade-like part of the reticular cell represents an independent cell secondarily fused with the true reticular cell is a mistaken view. STRAUSS in his monograph on the eyes of gammarids called attention to the difficulties in this interpretation and admitted that a separation between what he assumed to be the distal pigment cell and the reticular cell could not ordinarily be shown to exist.

A simple type of ommatidium such as that described for *Gammarus* appears to be found in the great majority of the crustaceans below the Schizopods. The images formed by such eyes are always apposition images and the cones of these eyes are catoptric cones in most cases probably unassociated with the migration of pigment.

In *Gammarus* and some allied forms, however, a pigment migration occurs. This was first described by SZCZAWINSKA (1890) and was studied

subsequently by PARKER (1899), by SMITH (1905), and by BENNITT (1924). All workers on this subject agree that in the dark the melanin pigment is absent from the middle portion of the reticular cell where it had previously cut off the tapetal pigment from the rhabdome and that it has moved into the adjacent proximal segment. In the light the middle portion becomes filled again with this pigment (Fig. 7).

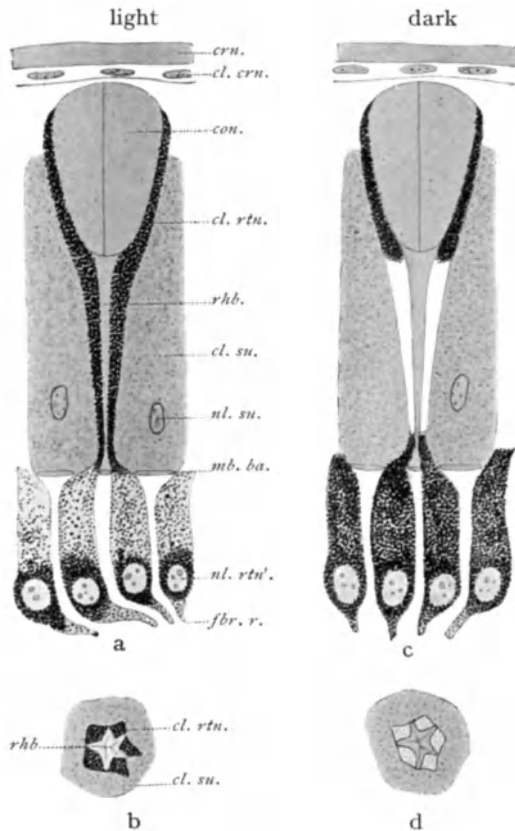


Fig. 7. Ommatidia from the eyes of *Gammarus ornatus* after exposure to bright light and to darkness. a and c longitudinal sections; b and d transverse sections in the region of the rhabdome. In the dark the pigment has moved from the region of the rhabdome to a position below the basement membrane; in the light it has returned to surround the rhabdome. From PARKER, 1899.

(1890) believed that the discharge of the pigment from the middle portion of the reticular cell was accomplished by a migration partly in an inward direction and partly in an outward one, but PARKER (1899) showed that this migration was chiefly, if not entirely, inward and that on the return of the pigment from the proximal part of the cell to the middle part, the proximal part was left with relatively little melanin in it.

The intervals of time consumed in these migrations have been recorded by SMITH (1905) and by BENNITT (1924). In *Gammarus annulatus* the outward migration (in the light), according to SMITH, is for the most part accomplished in a quarter of an hour but may not be completed before a full hour.

BENNITT showed that in *Gammarus locusta* the time intervals were influenced as might have been expected by the intensity of the light and by the surrounding temperature. The times of migration at different temperatures necessary to complete the movements are shown in Table 1.

As Table 1 shows the outward migration in the light is completed in much less time than the inward one (in the dark): at room temperature

Table 1. Time intervals in minutes for outward and for inward migrations of retinal pigment in the eyes of *Gammarus locusta* at different temperatures (BENNETT, 1924).

Outward Migration					
Degrees Centigrade	3.4	8	13.25	18.8	23
Time in Minutes	8	5	4	2.5	2
Inward Migration					
Degrees Centigrade	2.9	7	14	18.1	23.4
Time in Minutes	50	37	24	18	13

in the light in about two and a half minutes and in the dark in about 18 minutes. The process has a temperature coefficient of approximately 2 and hence may be assumed to involve chemical activity as might be expected. The migration in the light takes place in shorter time as the light increases in intensity. At 0.0031 candle-meter the migration requires 14 minutes; at 0.011 candle-meter 6 minutes and at 0.072 candle-meter 4 minutes.

The means by which this migration is effected has been worked out by BENNETT (1924) in *Talorchestia longicornis*. If measurements of the volumes of the middle segment and of the proximal segment in this amphipod are compared for the two conditions of illumination important relations will be disclosed (Table 2).

Table 2. Volumes in cubic μ of the middle and of the proximal parts of the reticular cells from *Talorchestia longicornis* under different degrees of illumination (BENNETT, 1924).

	Light	Dark
Middle Part	4495.64	1770.64
Proximal Part	2208.65	4341.42
Total	6704.29	6112.06

As Table 2 shows, the outward migration of the pigment in bright light is accompanied by a considerable enlargement of the middle segment into which the pigment passes, and a corresponding reduction of the proximal segment from which it migrates. The inward migration involves a reversal of these conditions. In each instance the recipient segment is about twice the size of the donating one. BENNETT concluded from these measurements that the pigment migrations are accomplished by what may be described as a voluminous streaming back and forth of the cell protoplasm of so vigorous a nature as to be fairly described as a surging. In this way the pigment granules are carried bodily back and forth. The migration of the pigment results in the exposure or the covering up of the reflecting pigment, steps which intensify the illumina-

tion of the rhabdome in dim light and reduce it in bright light. Such eyes probably maintain under all conditions an apposition image and show no tendency to pass over into a superposition state even in extreme darkness.

The significance of these changes for the phototropism of *Gammarus* has been worked out by SMITH (1905), who showed that when an animal with the pigment in the dark position is exposed to horizontal illumination it remains essentially indifferent for some 10 minutes, after which it becomes distinctly positive, a state which increases markedly till it reaches a maximum in about an hour when the pigment has assumed the full light position.

Very little attention has been given to the pigment migration in the eyes of other lower crustaceans. According to SZCZAWINSKA (1890) a slight distal concentration of pigment occurs when the eyes of *Branchipus* or of *Phronima* are exposed to the light, but this is so slight that EXNER (1891), who studied the eyes of *Phronima* independently of SZCZAWINSKA, was unable to discover any sign of migration at all. Although the eyes of *Phronima* and of *Branchipus* exhibit at best very little pigment migration, the eyes of certain other lower crustaceans, as for instance those of *Gammarus* and of *Talorchestia*, show such marked activity in this respect as to invite an extended study of this phenomenon in other related forms.

c) Complex Type of Compound Eye. The more complex type of compound eye, judged from the standpoint of its pigment migration, is found in the higher crustaceans and in the insects. In an ommatidium of such an eye from among the crustaceans there may be as many as three kinds of pigment cells disposed around a transparent central axis. The distal portion of this axis is occupied by the cone which is dioptric in function and which extends inward to the receptive element or rhabdome in the proximal portion of the axis. The most distal band of pigment in this type of eye is the iris or distal pigment contained in cells which are usually two in number for each ommatidium and which together surround the cone in sleeve-like fashion. The proximal or reticular pigment is contained in the reticular cells which to the number of eight, one often rudimentary, envelop the centrally located rhabdome. The rhabdome as a matter of fact is made by the fusion of the inner differentiated faces of the functional reticular cells whose outer cytoplasmic portions are filled with pigment granules. The pigment of the distal and of the proximal cells consists of melanin particles; hence the pigmented parts of these cells are black in appearance. The third kind of pigment, the reflecting pigment, is white, at least when viewed by reflected light, and is contained in cells that fill the somewhat irregular spaces between the proximal ends of neighboring ommatidia. This kind of pigment may reach out to the front face of the distal pigment cells

and inward to a point below the basement membrane. It is believed to be made up of guanin particles and is collectively designated as the tapetum. The retinal nerve fibers are inward prolongations from the proximal pigment cells, one for each functional cell and hence seven or eight for an ommatidium. They pass proximally from the bodies of the cells through perforations in the basement membrane to terminate in the subjacent optic ganglion. They are relatively coarse and their substance may be invaded to a considerable extent by the proximal melanin pigment which may thus make its way from the bodies of the reticular cells to situations well below the basement membrane.

The ommatidia in the eyes of insects have the same general structure as have those in the higher crustaceans. In insects as in crustaceans the transparent axis of the ommatidium is occupied by a distal cone or cone-like body and a proximal rhabdome. This axis is surrounded by two tiers of pigment cells, the distal or iris cells and the proximal or reticular cells both of which ordinarily contain an abundance of melanin. In addition to these two sets of pigment cells accessory black cells may also be present. A reflecting pigment or tapetum is not known to occur in the eyes of insects, but its place is taken by a mat of very fine tracheal tubes which occupy the space between the bases of the ommatidia and which in consequence of their contained air reflect light efficiently. The innervation of the insect retina agrees with that in crustaceans.

The *distal* or *iris pigment*, as already stated, surrounds the transparent axis of the ommatidium at the level of the cone. In an ommatidium from one of the higher crustaceans this pigment is contained in two opposing cells. The distal pigment often exhibits an extremely active migration. In bright light it is proximal in position abutting against the proximal pigment; in darkness it occupies a distal location between the cones (Fig. 8). When the distal pigment is at its innermost position the eye is assumed to act as an apposition eye; when it has reached its outermost position the eye may function as a superposition organ. Thus the migration of the pigment is assumed to regulate the light leading to a given rhabdome, numerous avenues when the light is dim, few when it is bright (Fig. 9).

At least two types of movement are known to occur in the distal pigment. In the first type the distal cells that together form a sheath around the transparent axis of the ommatidium slip as a whole up and down on this axis (Fig. 8), a movement the extent of which can be measured by the distance over which the nucleus of the cell moves (PARKER, 1897). Judging from the figures given by various authors this type of movement is well exemplified in the following macrurans: *Palaemon* (SZCZAWINSKA, 1890; EXNER, 1891; VON FRISCH, 1908; TROJAN, 1913; MOSSLER, 1915), *Palaemonetes* (HERRICK, 1891; PARKER, 1896, 1897; CONGDON, 1907; WELSH, 1930a), *Nika*, *Sicyonia* (EXNER, 1891),

Macrobrachium (WELSH, 1930b), in the brachyurans, *Pisa*, *Portunus* (EXNER, 1891), and in a large number of insects chiefly nocturnal; among the beetles *Lampyrus*, *Cantharis*, *Dyticus*, *Colymbetes*, *Hydrophilus* (EXNER, 1891; KIRCHHOFFER, 1908), *Melolontha*, *Geotrupes*, *Cicindela* (KIRCHHOFFER, 1908), among the moths *Lasiocampa*, *Spilosoma*, *Porthesia*, *Catocala* (EXNER, 1891), *Plusia* (KIESEL, 1894), *Agrotis* (DEMOLL, 1911) and a host of others (MERKER, 1929b, 1929c).

The time consumed in the first type of migration appears to have been measured directly only in the crustaceans *Palaemonetes* and *Palaemon*. In *Palaemonetes* according to PARKER (1897) the inward migra-

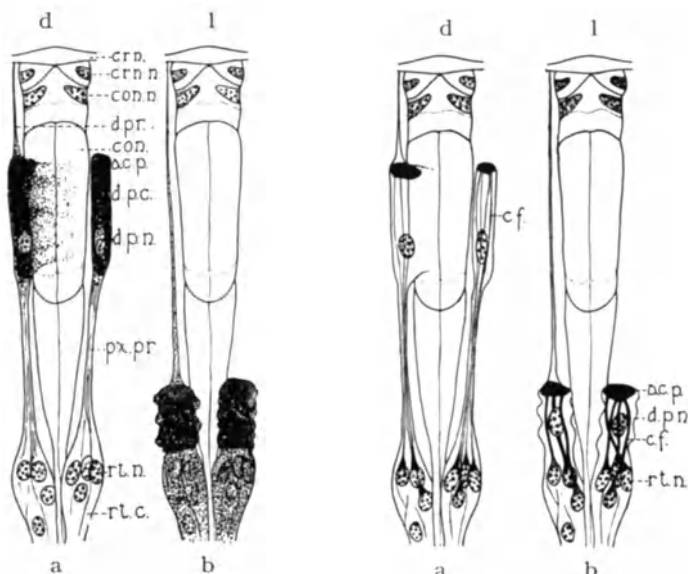


Fig. 8. Ommatidia from the eyes of *Palaemonetes vulgaris*, showing the conditions due to extreme darkness (d) and extreme light (l) in preparations with the natural pigment intact (a) and after depigmentation (b). In the dark the iris or distal pigment is outward and the retinal pigment inward in position; in the light the reverse is true. The contractile fibrils (*c.f.*) of the distal pigment cells are shown thickened in the light and attenuated in the dark. From WELSH, 1930a, p. 464.

tion, which occurs when the animal is placed in the light, requires for its completion from 90 to 105 minutes, the outward migration, in the dark, from 105 to 120 minutes. In *Palaemon* VON FRISCH (1908) recorded shorter intervals, for the inward migration 45 minutes and for the outward one within 60 minutes. These records were confirmed on the same crustacean by MOSSLER (1915) who showed that the inward migration required from 45 to 50 minutes and the outward one 60 to 70 minutes. WELSH (1930a) repeated PARKER's tests on *Palaemonetes* and obtained essentially similar results for the outward migration, 90 to 120 minutes, but shorter records for the inward migration, 50 to 60 minutes. By a direct method of observation on the living crustacean WELSH showed

an average for the inward migration of 40 minutes and for the outward one of 90 minutes. He likewise demonstrated considerably individual variation in the determinations from different shrimps. Notwithstanding these variations it is probable that PARKER's determinations for the inward migration are somewhat too long. However this may be, a general survey of the whole body of records points clearly to two conclusions: first, the migrations whether they be outward or inward in direction are always relatively slow, and, second, the inward migration (in the light) in any set is always accomplished in less time than the outward one (in the dark) in the same set.

By repeated determinations on one individual WELSH showed with his improved technique that in the dark the migration starts slowly, then speeds up, and finally slows down again before it stops entirely. When, in such a set of observations, distance travelled is plotted against time a sigmoid curve results. The same general changes in rate were seen when the migration in the light was recorded except that as the movement approached completion a second but much slighter acceleration occurred. WELSH also observed that a migration started in the light would continue in the dark in the same direction for as much as 20 minutes.

It is commonly assumed that in the moths and other night insects the time necessary for the disappearance of glow which occurs when the animal is transferred from darkness to light is a measure of the period necessary for the inward migration of the distal pigment. This period ranges from 3 to 25 minutes (EXNER, 1891; KIESEL, 1894; DEMOLL, 1917; MERKER, 1929a) a period that is probably approximately accurate for this type of migration. It must, however, be remembered that the disappearance of glow may be determined by migrations in the proximal pigment as well as in the distal pigment and that determinations based upon glow are at best only indirect determinations.

The mechanism of the first type of movement in the distal pigment cells has been assumed by TROJAN (1913) and by MOSSLER (1915), who have studied this process in *Palaemon*, to be akin to protoplasmic

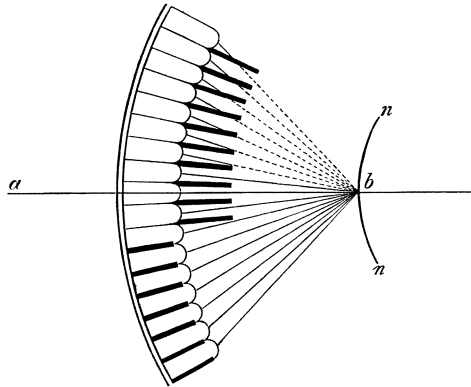


Fig. 9. Diagram showing the effect of the migration of the iris or distal pigment in the compound eye. The axial ray of light is indicated by the line ab . In the lower part of the figure the pigment is in the position for dim light and the eye admits lateral rays; in the upper part it is in the position for bright light and the eye excludes lateral rays.

From EXNER, 1891, p. 64.

streaming. PARKER (1897) had previously suggested that in *Palaemonetes* the change in position might be the result of combined amoeboid and muscular movements. The operation was studied in detail by WELSH (1930a) in *Palaemonetes*. In the dark condition of the eye in this shrimp the body of the distal pigment cell has roughly the form of a flat double plate covering approximately two of the four sides of the cone. Distally it is continued as a fine fiber that reaches from the cell-body proper to the cuticula and has a length of about that of the cell-body itself. Proximally another fiber, somewhat coarser than the first, extends from the body of the cell to the retinula. This proximal fiber is apparently firmly attached to the proximal retinular cells. When under the influence of light the distal pigment cell moves from the neighborhood of the cone to that of the retinula, the distal fiber elongates to over three times its original length, the proximal fiber contracts till it is no longer distinguishable as such, and the cell-body shortens to about half its former length, becoming much expanded laterally and roughly folded (HERRICK, 1891; PARKER, 1897).

WELSH noted that each distal pigment cell contained in its interior three or four fibrils which extend from the distal end of the cell-body to the proximal end of the proximal process where they terminate in what appears to be very intimate relations with the nuclei of the proximal pigment cells (Fig. 8). When the distal pigment-cell migrates proximally these fibers shorten to one-fourth or one-fifth of their former length and correspondingly thicken. They are, therefore, believed by WELSH to be myofibrils, responsible in the main for the inward movement of the distal pigment cell. Their contraction is fairly represented by the movement of the cell as a whole which when plotted is sigmoid in form, a further intimation of their muscular nature. Myofibrillar agents were claimed as components of the compound eyes in insects by LEYDIG (1855, 1864) and, though they were denied as such by CLAPERÈDE, (1860), their presence was again asserted by EXNER (1891, p. 69). If these fibrils in *Palaemonetes* are really myofibrils, as WELSH's evidence appears to indicate, this record is the first for the occurrence of such elements in crustaceans.

Although the inward migration of the distal pigment cells appears to depend chiefly on the contraction of myofibrils, its outward migration cannot be so explained, for the distal processes, so far as is known, contain no such fibrils. In the outward migration these processes shorten while the cell-bodies and the proximal processes elongate. That the outward migration is due in part to a primitive type of protoplasmic contraction in the distal process is entirely possible, and the fact that the distal process shortens consistently, and that the cell-body moves first slowly, then more rapidly, and finally again slowly, are indicative of some muscle-like action. It is still possible, however, that the motion

is amoeboid. It must, however, be kept in mind that the means for the outward migration of the distal cells is quite unknown.

The second type of pigment migration as shown by the distal cells is one in which the cell-bodies remain essentially motionless at the level of the cones and their contained pigment granules move inward into the long proximal processes of the cells (in the light) and back again to the bodies of the cells (in the dark). In this type of migration the cell body is without a distal fiber but possesses a very long proximal one which, like that in the first type reaches from the cell-body to the retinula (Figs. 10 and 11). The second type of pigment migration is exemplified in the following macrurans: *Astacus* (SZCZAWINSKA, 1890; EXNER, 1891; PARKER, 1895; BERNHARDS, 1916), *Scyllurus*, *Pagurus* (EXNER, 1891), *Cambarus* (BENNITT, 1924), probably *Palinurus* (EXNER, 1891), in the brachyurans *Dromia* and *Maja* (EXNER, 1891), and in the insects *Notonecta* and *Corixa* (BEDAU, 1911).

The means by which the pigment granules from the cell-body make their way into the proximal process and back again has never been determined by experimental test, but is generally assumed to be the result of protoplasmic streaming. When the process is densely loaded with pigment granules, as happens after the eye has been exposed for some time to strong light, the retina must approximate that of one arranged for apposition images though not so completely so as in the first type of migration. The outward movement of the pigment of course renders the situation favorable for a superposition image as was true in the first type of migration.

It is not to be supposed that the two types of pigment migration discussed in the preceding paragraphs are to be regarded as strictly distinct and separate. Undoubtedly in many cases where the cell-body migrates as a whole more or less internal movement of pigment also takes place. Thus both methods of pigment change may occur in the same eye. This seems to be true of the eye of *Galatea* judging from the descriptions by SZCZAWINSKA (1890) and by EXNER (1891). Here a limited amount of actual cell movement is associated with a migration of pigment from the cell-body into the proximal process and back again. However most crustaceans and insects exhibit one type of migration to the exclusion of the other.

A migration of the distal pigment could not be identified by EXNER (1891) in *Squilla*, nor was it observed or expected in insects that live in strong sunlight, such as the beetles, *Cetonia*, *Tropinota* (EXNER, 1891) and many butterflies (DEMOLL, 1909).

The *proximal* or *retinular pigment* is the second type of pigment in the more complex form of compound eye. This pigment, as already stated, surrounds the rhabdome and is contained in the group of proximal or retinular cells, usually eight in number, that envelop that structure.

It is composed of melanin granules and hence it is black in appearance. It moves under the influence of light in such different ways in the crustaceans and in the insects that its activities in these two groups will be considered separately.

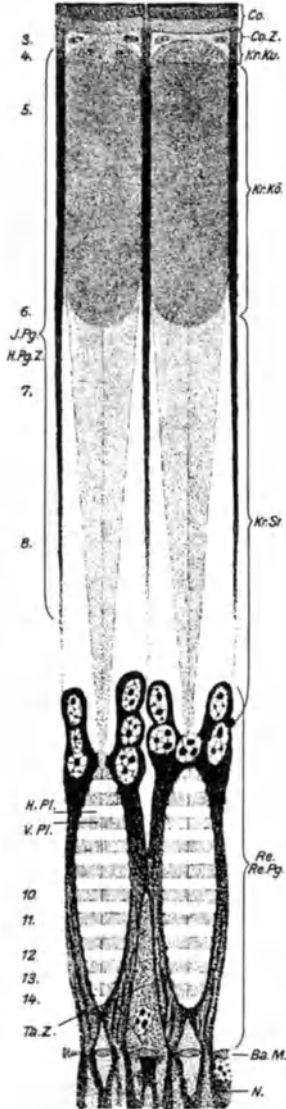


Fig. 10. Longitudinal section of two ommatidia of the crayfish, *Astacus fluviatilis*, showing the pigment in the light position. The iris or distal pigment is in the extreme inward position, the retinal pigment in the extreme outward one.

From BERNHARDS, 1916, p. 684.

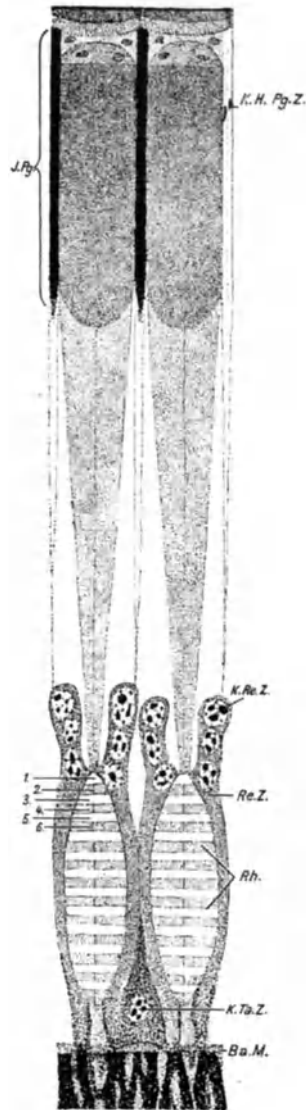


Fig. 11. Longitudinal section of two ommatidia of the crayfish, *Astacus fluviatilis*, showing the pigment in the dark position. The distal pigment is in the extreme outward position; the retinal pigment in the extreme inward one.

From BERNHARDS, 1916, p. 685.

The *proximal pigment* in *crustaceans* in its light phase commonly fills the proximal reticular cells from their fibrous extensions below the basement membrane to their nucleated distal ends. In its dark phase it is usually limited to the fibrous portion of these cells below the basement membrane (Figs. 8, 10, 11). In terms of migration the proximal pigment may be said to move outward in the light and inward in the dark — the reverse of the distal pigment. As a consequence the distal and proximal pigment masses approach one another in the light and separate in the dark. In bright light the proximal pigment is so placed as to admit rays to the body of the rhabdome only at its distal end and to cut off all possibility of the adjacent reflecting or tapetal pigment from playing the part of a reflector. In the dark position the whole rhabdome is exposed laterally as well as distally to light and the tapetal pigment may turn rays that have passed through a part of the rhabdome back into that structure. The proximal pigment is believed therefore to have the function of controlling the amount of light that acts on the rhabdome, and this function is carried out chiefly in connection with the reflecting pigment. In this sense these two pigments act as a unit.

Proximal pigment showing the type of migration described in the last paragraph has been recorded in the following macrurans: *Astacus* (SZCZAWINSKA, 1890; EXNER, 1891; PARKER, 1895; BERNHARDS, 1916), *Cambarus* (CONGDON, 1907; DAY, 1911; BENNITT, 1924, 1932a, 1932b; BENNITT and MERRICK, 1932), *Homarus* (BENNITT, 1932a), *Palaemon* (SZCZAWINSKA, 1890; EXNER, 1891; VON FRISCH, 1908; TROJAN, 1913; MOSSLER, 1915), *Palaemonetes* (PARKER, 1896, 1897; CONGDON, 1907; CASTLE, 1927; BENNITT, 1929, 1932a), *Galatea* (SZCZAWINSKA, 1890; EXNER, 1891), *Palimurus*, *Sicyonia*, *Nica*, *Scyllarus* (EXNER, 1891), and in the following brachyurans: *Dromia*, *Pagurus*, *Pisa*, *Portunus* (EXNER, 1891), *Cancer*, *Carcinides*, and *Libinia* (BENNITT, 1932a). EXNER (1891) was unable to identify this type of pigment migration in *Maja* and in *Squilla*.

The time consumed in the movement of the proximal pigment in crustaceans is not far from that required in the migration of their distal pigment. In *Palaemonetes*, according to PARKER (1897), the outward migration of the proximal pigment (in the light) takes from 30 to 45 minutes and the inward migration (in the dark) from 45 to 60 minutes. In the proximal pigment of *Palaemon* VON FRISCH (1908) found that the outward movement requires 25 minutes and the inward one 75 minutes. In the sets of records from these two crustaceans it will be seen that the migrations in the light require less time than do those in the dark (MOSSLER, 1915), a condition already noted for *Gammarus* (BENNITT, 1924). Further the migrations of the proximal pigment both in the light and in the dark are accomplished for the two crustaceans under consideration in shorter times than are those of their respective distal

pigment masses. In *Palaemon*, however, the migration of the proximal pigment in the dark is completed in 75 minutes, although the distal pigment requires only 60 to 70 minutes. These features of pigment migration are recorded in Table 3.

Table 3. Comparison of times in minutes for the migration in the light and in the dark of the distal and the proximal pigment in *Palaemonetes* and *Palaemon*. F, VON FRISCH; M, MOSSLER; P, PARKER; W, WELSH.

	<i>Palaemonetes</i>	<i>Palaemon</i>
Light migration, distal pigment (inward) . . .	90—105 P.	45 F.
” ” ” ” ” . . .	50—60 W.	45—50 M.
” ” proximal pigment (outward)	30—45 P.	25 F.
Dark ” distal pigment (outward) . . .	105—120 P.	60 F.
” ” ” ” ” . . .	90—120 W.	60—70 F.
” ” proximal pigment (inward) .	45—60 P.	75 F.

No special attempt has been made to investigate the means by which the migration of the proximal pigment is accomplished. It is generally assumed that it is the result of some form of protoplasmic movement (PARKER, 1897; MOSSLER, 1915) such as that shown by BENNITT (1924) for *Talorchestia*. The opinion advanced by ROSENSTADT (1896) that proximal pigment may percolate forward into the distal mass and the reverse, and thus establish a kind of pigment infiltration from one part of the retina to another has never received any substantiation and is probably erroneous (DEMOLL, 1910).

A reflecting pigment, the so-called *tapetum*, has been identified in the interretinular spaces of most crustaceans. The full inward migration of the reticular pigment, as occurs ordinarily when these animals are kept in the dark, exposes this reflecting pigment in such a way that, as already described, light which has entered the eye from the outside and which has passed through the rhabdome once may be reflected back again into that structure or even out of the eye. In this way the repeated application of weak light to the rhabdome may make possible stimulation, a step which might not have been accomplished by a single passage of the light through this organ. Light which after one or more such reflections escapes from the eye is believed to be responsible for the glow often seen in the eyes of many crustaceans which have been kept for some time in the dark. This light plays an important part in the phenomenon of pseudopupil to be considered later. In bright light the reflecting tapetum is covered by proximal black pigment and no such reflection is possible nor is there any need of this reflection if the hypothesis just referred to be correct. Assuming the function of the crustacean tapetum to be simply that of a reflector it is not necessary that this pigment exhibit movements of its own; all that is needed for

its part in the action of the eye is that it should be covered or uncovered by other pigment such as the melanin pigment in the proximal cells. General quiescence, appropriate to this method of action, seems to characterize the tapetum in most crustaceans (EXNER, 1891; PARKER, 1895). Nevertheless in *Palaemonetes* PARKER (1897) believed that there was evidence of slight migration. This opinion has been supported by the observations of TROJAN (1913) and of MOSSLER (1915) on *Palaemon*, and fully confirmed and much extended by those of WELSH (1932) on *Palaemonetes* and especially on *Macrobrachium*. In these two crustaceans according to WELSH the tapetal pigment migrates inward in the light and outward in the dark, and thus comes into more intimate relations with the rhabdome where its reflecting action would be of most importance. PARKER (1897) expressed the opinion that the reflecting pigment changed position in that its cells were capable of amoeboid motion. WELSH suggested (1932) that in addition to amoeboid activity the protoplasm of the reflecting cells was probably capable of a surging motion, such as had been indicated for the reticular cells in *Talorchestia* by BENNITT (1924). Nothing, however, is really known, experimentally or otherwise, about the means of migrations for this pigment.

If the relation of the reflecting pigment to the reticular pigment in crustaceans as summarized in the preceding paragraph, be correct one would expect to find that all eyes which possess a tapetum would exhibit an appropriate type of movement in their proximal pigment, and such seems to be true. It is, however, conceivable from what has already been stated that a proximal pigment migration might be present but without a tapetum as appears to be the case in *Pagurus* and in *Portunus* (EXNER, 1891). Where no migration of proximal pigment occurs as in *Maja* and in *Squilla* (EXNER, 1891), no tapetum should be expected, and EXNER reported both these forms as devoid of this structure. Such conditions support the general contention originating with EXNER (1891) that the crustacean tapetum is a reflecting layer whose physiological activity is dependent upon the movements of the proximal reticular pigment.

The *proximal pigment in the compound eyes of insects* is ordinarily massed around the rhabdome and is probably contained always in reticular cells, but the outlines of these cells in the usual histological preparation are often so vague and indistinct that some writers have been inclined to believe that this pigment is not within cells proper but in the open spaces adjacent to the rhabdome. This opinion, however, is probably erroneous. EXNER (1891) stated that he was never able to detect any evidence of migration in the proximal pigment of insects. He and others therefore assumed that in these animals the changes in the pseudopupil and other like phenomena following changed illumination were to be ascribed entirely to the movement of the distal cells. Never-

theless in 1909 DEMOLL showed that in certain butterflies (*Pieris napi*, *Melitaea athalia*, *Pararge megera*, *Bupalus pinnarius*, *Thecla rubi*, *Gonopteryx rhami*, *Vanessa urticae*, *V. polychloros*, *V. io*, and *V. levana*) that live in alternating shadow and sunlight as on the edges of woods and other like places, a pupillary glow could be obliterated by appropriate illumination in from 4 to 6 seconds and revived in the dark in from 4 to 5 seconds. This phenomenon was not observable in closely related

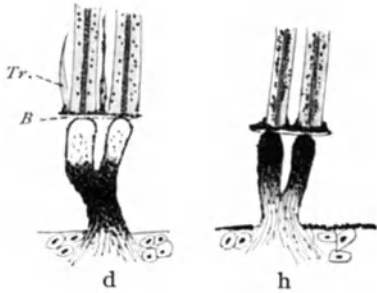


Fig. 12. Proximal zone of the retina of *Vanessa urticae*. The pigment is shown in the position for the dark (d) and for the light (h).
From DEMOLL, 1909, p. 466.

species, such as *Pieris brassicae*, *Papilio machaon* and others, which inhabit the open fields. DEMOLL further showed that, as might be expected, a pigment migration was associated with the production and obliteration of the glow (Fig. 12). When the glow was to be seen the reticular pigment was found well below the basement membrane, and when it had been obliterated this occupied the region over the distal face of the optic ganglion. Whether in this position the glow was lost

by the spreading of the pigment over a tapetum of tracheal tubes or by covering the reflecting bases of the rhabdomes was not definitely determined. That some reflecting material close to the basement membrane was quickly covered and uncovered is clear and the very short distance over which the necessary pigment migration took place explains the relative rapidity of the change.

DEMOLL's observations on the rapid change in glow in these butterflies were abundantly confirmed on a large number of such insects by MERKER (1929 a, 1929 b) who, however, left the structural side of the question untouched and consequently was not in a position to state with certainty the part played by the distal and the proximal pigments in these operations. Following the work of DEMOLL, KIRCHHOFFER (1908) published an account of the pigment migration in the eyes of the tiger beetle *Cicindela*. In this insect the proximal pigment moves inward in the dark and outward in the light but not enough, according to KIRCHHOFFER, to allow anything but an apposition image. The migration, however, is by no means inconsiderable. In 1911 BEDAU reported on the pigment migration in the eyes of the water boatmen *Notonecta* and *Corixa*. In these insects a much more considerable migration of the proximal pigment takes place than that described for butterflies by DEMOLL. In fact the photomechanical activity in the proximal cells of *Notonecta* even exceeds that in crustaceans. In a brightly illuminated *Notonecta* the pigment in the cells next the rhabdome, which in this

summary have been called proximal pigment cells, is more or less uniformly distributed throughout the length of the cells. In the dark, however, a part of this pigment migrates outward toward the distal end of the containing cell and a part inward to a position even below the basement membrane. In this way the middle region of the retina becomes devoid of pigment. This type of migration is remarkable as compared with that in other compound eyes in that the proximal pigment becomes divided into two parts: one inner and the other outer. The inner part migrating inward, as does *all* the proximal pigment in the higher crustaceans, and the outer part migrates outward, a novel direction as compared with the movement of the proximal pigment in the eyes of other arthropods. The migrations of the proximal pigment are supplemented by the movements in the pigment of what may be called the proximal accessory cells which occur in *Notonecta* at the level of the rhabdome. This pigment migrates inward in the dark and outward in the light thus following the movement of the pigment in the proximal part of the proximal cells proper. As already noted in this account the ommatidium of *Notonecta*, according to BEDAU contains not only proximal accessory cells but also distal ones and in these, as already stated, the pigment moves outward in the dark and inward in the light. The retina in *Notonecta*, like that in the higher crustaceans seems arranged, therefore, to produce a superposition image in the dark and an apposition one in the light. This opinion, however, calls for experimental test. When it is remembered that EXNER (1891) was unable to detect any pigment migration at all in the proximal region of the insect's retina, it is plain from the results recorded in the last few paragraphs that this field is far from exhausted; in fact it has scarcely been touched and will doubtless well repay extended investigation.

d) Types of Compound Eyes and Times for Pigment Migration.

It may be well here to survey briefly the types of compound eyes as established by the several kinds of pigment migration exhibited and to compare the times necessary for these migrations. At least seven such types may be distinguished. They are indicated in outline in Table 4.

Table 4. Types of compound eyes based on pigment migration; m, migratory pigment; n, non-migratory pigment; p, present.

Type	Retinal Pigment		Tapetum	Glow
	Dist. Pig.	Prox. Pig.		
1. <i>Gammarus</i>	m		n	?
2. <i>Gonopteryx</i>	n	n	n	p
3. <i>Vanessa</i>	n	m	n	p
4. <i>Porthesia</i>	m	n	n	p
5. <i>Notonecta</i>	m	m	?	?
6. <i>Astacus</i>	m	m	n	p
7. <i>Palaemon</i>	m	m	m	p

The simplest type of compound eye is well represented by that in *Gammarus* (PARKER, 1897) in which the reticular pigment next the rhabdome moves inward in the dark and outward in the light (Fig. 8). At ordinary temperature, as already stated, inward migration requires 18 minutes, the outward one 2.5 minutes (BENNITT, 1924). Such a relatively slow change probably meets the adaptive needs of an animal which, like *Gammarus*, spends part of its time in open sunlight and part under stones. The image formed in such an eye would be under all conditions an apposition image.

The second type of eye is represented by *Gonopterix*, a butterfly of the open fields. In this type the distal and proximal pigment show little or no migratory activity (MERKER, 1929a, p. 347), and thus conforms to what has long been supposed to be characteristic of insects active in continuously strong sunlight. The bright spot in the center of the pseudopupil in this eye is evidence of some form of tapetum though the exact nature and location of this structure are not known. Such insects are active in sunlight but retire and come to rest in dim light or darkness. Their retinal images are presumably apposition images.

The third type, represented by *Vanessa* and a number of other butterflies (DEMOLL, 1909), shows no migratory activity in the distal pigment and very little in the proximal pigment. Such migration as the proximal pigment shows is in the neighborhood of the basement membrane (Fig. 12). Here in the light the pigment moves outward to the bases of the rhabdomes; and in the dark, it moves inward to the proximal side of the membrane. By this means a tapetum, presumably tracheal in nature, is alternately covered and uncovered. The image in this eye must be an apposition image rendered more effective in dim light by the action of the tapetal layer. The inward migration requires only some 4 to 5 seconds, the outward one 5 to 6 seconds. These relatively rapid changes probably adapt the eye in this butterfly to the sudden changes in illumination that it must suffer in flying from shadow to sunlight and the reverse. Butterflies with this type of eye frequent the edges of woods, copses, and similar places and are not usual inhabitants of the open fields.

The fourth type of eye is represented in the moth *Porthesia*. In this insect the distal pigment migrates inward in the light and outward in the dark. The proximal pigment is non-migratory. A tracheal tapetum is present. When the distal pigment is at its innermost position (apposition image in bright light) only a dark pseudopupil is observable. When it is outermost in position (superposition image in dim light) a large luminous pseudopupil is visible. A moth in this condition in the dark by reflected light seems to have an eye with a glowing coal of fire as its center. The luminous pseudopupil thus outlined gradually diminishes in size in full light till it finally disappears as a glowing dot (Fig. 13).

This change in the light, a change that may be described as the conversion of a superposition eye into an apposition one, takes place in from a few minutes to about half an hour (3 to 25 minutes, EXNER, 1891; 15 minutes, DEMOLL, 1917; 17 minutes, MERKER, 1929a) depending upon the species of moth under examination. The change is relatively slow and probably has to do with the adaptation of the eye of these moths to the slow diurnal change in light intensity. This type of eye is limited to insects (DEMOLL, 1917, p. 183) and occurs commonly in moths and other night forms.

In the fifth type of eye as represented by that in *Notonecta* both distal and proximal pigments migrate (BEDAU, 1911). In the light the distal pigment moves inward and the proximal outward and their approach one to the other favors an apposition image. In the dark the

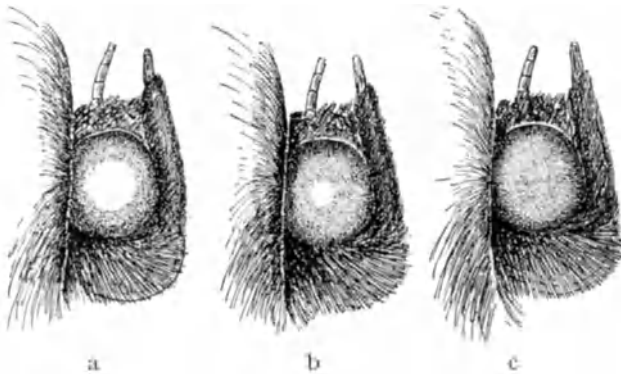


Fig. 13. Surface view of the right eye of the moth, *Plusia gamma*. In the dark there is a large pseudopupil (a); this diminishes in the light (b) and finally disappears (c). From MERKER, 1929 a, p. 315.

two masses of pigment separate and a superposition image may result as is also probably true in the ephemerids (ZIMMER, 1898). In this respect the eyes of *Notonecta* are more like those in crustaceans than those in the majority of insects. It may not be irrelevant to note that the water boatmen resemble the crustaceans not only in the structure of their eyes but also in that they are water-inhabiting animals. It would be extremely interesting if it could be shown that this similarity in the structure of the eye depended in any real way on the similarity of the environment of the two sets of animals. Presumably, a tapetum is present in *Notonecta*, but thus far no record of it appears to have been made nor of the times required for the pigment migrations.

The sixth type of eye is well illustrated by that in *Astacus* (Figs. 10 and 11). In the light the distal pigment of this eye moves inward and within the cell and the proximal pigment moves outward thus favoring an apposition image (PARKER, 1895). In the dark these pigments reverse their movements and the condition for a superposition image is ap-

proximated. A granular, quiescent tapetum is present and is effective as a reflector in dim light. The intervals of time necessary for the migrations just recorded appear never to have been measured. Without doubt they are relatively long and in magnitude very close to those given for the next and seventh type.

In the seventh type, as represented by *Palaemon* and by *Palaemonetes*, for the two crustaceans are very closely related, the plan of pigment migration is the same as in the sixth type except that in the seventh the distal pigment cells migrate as whole cells and intracellular migration is mostly absent (Fig. 8). Further, in the seventh type the tapetal pigment is migratory instead of stationary as in the sixth. The times necessary for various migrations in the eyes of type seven are given in Table 5 where it will be seen that they are all relatively long, that con-

Table 5. Comparison of times in minutes for the migration in the light and in the dark of the distal and the proximal pigment in *Palaemonetes* and *Palaemon*. F, VON FRISCH; M, MOSSLER; P, PARKER; W, WELSH.

	<i>Palaemonetes</i>	<i>Palaemon</i>
Light migration, distal pigment	90—105 P.	45 F.
” ” ” ”	50—60 W.	45—50 M.
” ” proximal pigment . .	30—45 P.	25 F.
” ” tapetal pigment . . .	45—60 P.	
Dark ” distal pigment	105—120 P.	60 F.
” ” ” ”	90—120 W.	60—70 M.
” ” proximal pigment . .	45—60 P.	75 F.
” ” tapetal pigment . . .	105—120 P.	

sequently these migrations may be regarded as of adaptive significance only in so far as a general diurnal change in illumination is concerned. As might be expected these eyes, like those of the sixth type, acquire a luminous pseudopupil in the dark and lose it in the light.

What might be regarded as representing still an additional type of compound eye are the remarkable visual organs found in the deep-sea euphausiids and described by CHUN (1893, 1896). Each of these eyes is peculiar in that it is divided into a frontal and a lateral organ both of which are entirely devoid of retinal pigment and possess only limited traces of iris pigment. The structure of these eyes is appropriate for the extreme of dim-light vision and as the euphausiids that possess them live at such depths in the ocean that the only light available to them is that from the luminescent organs of themselves and other animals, their eyes may be said to be well adapted to their conditions of life. Apparently the eyes of these forms are permanently set for this type of vision under which circumstances pigment migration would be superfluous.

A general survey of the contents of this section leads to the conclusion that all migration times except in the third type of eye (butterflies of the edge of woodlands) are relatively long and so far as they are means of visual adaptation they must apply only to the most general changes in illumination. It is also clear that in most instances the movements that occur in the light require less time than those that take place in the dark. The only exception to this rule is in the very brief periods recorded for the third type of eye, 4 to 5 seconds in the dark and 5 to 6 seconds in the light. These records are, however, so close that they may be considered open to possible subsequent revision. Finally, if distal (iris) and proximal (retinular) pigment cells are compared, the proximal cells will be found as a rule to require less time to accomplish their pigment migrations than the distal ones do. In this instance there is also one exception, namely that recorded by VON FRISCH (1908) of 75 minutes for the proximal cell pigment migration in the dark, and only 60 minutes for the corresponding distal pigment migration in the light. Here apparently the distal cells act in less time than the proximal ones.

e) Pseudopupil and Glow. That the eyes of a moth may glow in the dark like coals of fire was known to the older naturalists. This glow and the peculiar central spot seen in many compound eyes were studied by LEYDIG (1864) who recognized that the spot moved over the creature's eye as the observer shifted his position. In consequence of this peculiarity LEYDIG called the spot a pseudopupil to distinguish it from a true pupil such as occurs in the vertebrate eye. Both glow and pseudopupil were very fully investigated by EXNER in 1891. An account of the markings and coloration of the insect eye has recently been published by FRIZA (1928).

A coarse pseudopupil can be easily seen with a hand lens in such a simple eye as that in *Talorchestia*. Such a pupil shifts in position with the movement of the observer. It is, however, not known whether this pseudopupil alters with the migration of the retinular pigment as this pigment changes from a light position to a dark one or the reverse, nor is it known whether this eye shows a glow at any phase if its pigment migration.

In the apposition eyes of insects such as are shown in the second, third, and fourth types of eyes in the classification used in this summary, a well pronounced pseudopupil is ordinarily present. This consists commonly of a single central or chief pseudopupil surrounded by a ring of six secondary ones which may in turn be encircled by twelve others (EXNER, 1891; DEMOLL, 1917). The exact arrangement and composition of these elements depend in part upon the grouping of the ommatidia and in part upon the magnification under which they are inspected. In the majority of insects the ommatidia have hexagonal facets and a cor-

responding arrangement. Hence their principal pseudopupil is surrounded by six secondary ones. Under the low magnification used by EXNER (1891) in the study of these phenomena, the chief and accessory pseudopupils must have consisted of groups of ommatidia. But in DEMOLL's investigations (1917) the magnification was such that the central dark spot was the blackness seen in looking down the length of the single black-walled ommatidial tube directly in line with the observer's eye, and the surrounding six secondary pseudopupils were the corresponding dark ends of the six surrounding ommatidia. These dark spots stand out in contrast with the lighter pigment that fills the space between the ommatidia proper. Where this interommatidial space is as darkly pigmented as the walls of the ommatidial tubes are, pseudopupils both principle and secondary, though present, cannot be recognized, — a condition seen in many beetles (DEMOLL, 1917). Pseudopupils may be associated with no observable glow, with a single shining point as in *Papilio* (DEMOLL, 1917, p. 169), with a group of bright points (DEMOLL, 1917, p. 169) or with a more general glow as in most moths. When a moth showing such a glow is brought into moderate light much of the surface of the eye is seen to glow (Fig. 13), after which the glow is restricted to a central area that steadily decreases in size till it finally disappears as a minute point in the middle of that part of the eye that is opposite the observer (MERKER, 1929 a, p. 315, Fig. 3). The steps by which this spot disappears and the period of time necessary for its disappearance suggest at once that the change is due to the inward migration of the distal or iris pigment, an explanation that was first proposed by EXNER (1891) and was subsequently accepted by most workers including DEMOLL (1917).

In superposition eyes such as are represented by types six (*Astacus*) and seven (*Palaemon*) there is a well marked pseudopupil which at night gives way to a general glow. This has been described by DAY (1911) in the crayfish *Cambarus*. In this animal in daylight the eye presents a dark central spot, the pseudopupil, framed by a lighter peripheral area. At night this pupil vanishes and the whole eye when examined by a flash light glows with a bright metallic-orange light. After exposure to light for several minutes the metallic orange fades to a dull yellow and with this change the dark area in the center appears. The pseudopupil in these eyes is therefore a feature of the daytime. DAY (1911, p. 321) noted in his account of these phenomena that the reticular pigment was concerned with the exposing and the covering of the tapetal layer. The pseudopupil, however, was without doubt dependent upon the migration of the distal or iris pigment (EXNER, 1891; DEMOLL, 1917). In this respect the pseudopupil of the superposition eye is like that of the apposition eye.

The glow in the compound eye is always the result of reflection and

never due to inherent light. In this respect it is like the shining of the cat's eye in the dark. The reflecting layer is the tapetum, a body of guanin-like granules in the crustaceans and a mass of fine tracheal tubes in the insects. These reflecting materials are either covered up from the light or exposed to it by the migration of the reticular pigment. The glow is due in part at least to the turning back of light which has traversed the rhabdome once. To any one who has witnessed in dim light the glow of such an eye as that in *Palaemonetes*, it seems hardly possible that the glow itself is a mere escape of unused light. The eyes under such circumstances are so conspicuously bright that this display would seem to have some real significance in the shrimp's biology. Possibly it is a means of bringing animals together in very dim light where the only visible evidence of their presence is the pair of glowing eyes in an otherwise dim and uncertain background. The same may be true of moths which in the faint evening light exhibit a retinal glow as conspicuous as that seen in many crustaceans.

f) Rhythmic Migration. The pigment-migrations in the compound eyes of arthropods, except in the third type described in the present summary, take place so slowly as to enable the animals to do little more than to become adapted to the changes from day to night or the reverse. Hence in most arthropods with compound eyes there may be said to be a rough daily rhythm in their retinal pigment migrations dependent upon the changes in general illumination.

In 1894 KIESEL made the interesting discovery that when a moth is kept continuously in the dark for several weeks it will show alternate periods of glow and of absence of glow corresponding in general to day and night. This general statement is based on KIESEL's observations on two noctuids, one of which lived in the dark for eleven days and the other for twenty-two days, and showed during these periods a rhythmic alternation of presence and absence of glow. As moths are ordinarily quiet and devoid of glow in the day time KIESEL interpreted the absence of glow in the dark as evidence of a kind of sleep. Although this interpretation may be questioned, it is perfectly evident from KIESEL's observations that pigment migration in the compound eye may be induced by other means than a change in illumination. KIESEL's observations were repeated and fully confirmed by DEMOLL (1911, p. 170; 1917, p. 186). The pigment that took part in this rhythmic response is believed on good ground by these authors to be the distal or iris pigment.

In 1930 WELSH also discovered a daily rhythm in the movements of the pigment in the eyes of the Cuban fresh-water shrimp *Macrobrachium*. When the distal pigment of this shrimp is observed, it is found to be inward during the day and outward at night. These are the appropriate positions for vision in superposition eyes in bright light and in dim light. If now a *Macrobrachium* is put under artificial, bright,

constant illumination it will be found that at about six o'clock in the evening the distal pigment, notwithstanding the illumination, will move outward as though the shrimp were in the dark. Here it will remain during the night, and at about five o'clock in the morning it will move inward again. Thus contrary to what would be expected from the light conditions, the distal pigment maintains a peripheral position overnight to regain a deep one as morning returns. It is a remarkable fact that in this shrimp the proximal pigment takes no part in this migration, a state of affairs that shows very conclusively the independence of the distal and the proximal cells. A solution of chloretone of 0.01 per cent strength had no influence on adaptation to the light in this animal, but did slow down its dark adaptation and entirely obliterated the daily rhythm just described. WELSH's observations afford the first evidence of this type of rhythm in the retinal pigment of crustaceans.

The observations made by WELSH were soon followed by other more or less similar ones by BENNITT (1932b), who found that the proximal pigment of the crayfish, *Cambarus*, after having taken up during the night the characteristic proximal position will assume in continued darkness alternate partly distal and complete proximal positions. The distal positions are never those produced by full light but they are so pronounced as to leave no doubt about them. Like the responses of *Macrobrachium* these in *Cambarus* represent a daily rhythm that could be observed for several days. This instance differs from that reported for *Macrobrachium* in two important particulars; first it is shown by the proximal and not by the distal cells, and second, it occurs in continuous darkness and not in light.

These rhythms recall other similar activities, as indicated by WELSH (1930b), such as the rhythmic change in the chromatophores of the skin of *Hypolyte* as observed by GAMBLE and KEEBLE, and the similar observations of MERKER on the chromatophores of *Idothea*. SLOME and HOGBEN observed that in the South African frog *Xenopus* the melanophores are more contracted at midnight than at midday even when the animal is kept in constant darkness. The occasion of the retinal pigment rhythms have been attributed by some to nervous influences and by others to hormones in the blood but without any confirmatory evidence one way or the other (DEMOLL, 1911; WELSH, 1930b; BENNITT, 1932b).

g) Internal Environment. The daily rhythms of the retinal pigment discussed in the last section call for some other form of stimulating agency than light. Such agencies may be expected in the internal environment especially in the blood. WELSH (1930b) showed that when the base of the eyestalk of *Macrobrachium* was ligated so as to interfere with the flow of the blood the diurnal migration of the distal pigment in this shrimp was checked. Although it might be maintained in this

instance the ligation interfered with nervous transmission rather than with the flow of blood, it is more than probable that the interference was with humoral agents and that some hormone was prevented from reaching the retina. BENNITT and MERRICK (1932) showed that in *Cambarus* kept in the dark, oxygen deficiency produced by overcrowding or by passing carbon dioxide or nitrogen through the respiratory water, induced an outward migration of the proximal pigment, a movement contrary to that induced by the absence of light. This position of the pigment is also called forth by anesthesia and by death. Lack of oxygen, anesthetization, and death are all associated with low metabolism and it may be that in this condition there is discharged into the blood some metabolite which, hormone-like in action, may bring about in the absence of light the outward migration of the proximal pigment.

This opinion is supported by the observation of CONGDON (1907) that in *Cambarus* and in *Palaemonetes* low temperatures are associated with an outward migration of proximal pigment. Here too low temperature may be associated with low metabolism. It is also to be remembered that, according to CONGDON, high temperature induces an inward migration of this pigment and that these temperature conditions have the opposite effect on the distal pigment, an inward movement of this pigment with low temperatures and an outward one with high temperatures. In this respect heat is like darkness and cold is like light.

Scattered though these observations are, they are sufficiently decisive to show that in the compound eye the pigment migrations are by no means exclusively controlled by light or its absence, and that the internal environment with its humoral agents in the form of hormones and other like secretions as well as temperature differences may play a significant part in these operations. Such agents must always be kept in mind in attacking the many problems of the compound eye. This is conspicuously true of the general question of the interrelation of eyes as indicated in the movements of the retinal pigment.

V. General Considerations.

1. Functions of the Retinal Pigment.

The function of the dark or melanin pigment of the retina has been variously stated. That it absorbs light is obvious. What is accomplished by the absorption is by no means clearly understood. Some of the earlier investigators attributed to this process the primary function of transforming light-energy into that form of energy appropriate for stimulating the visual apparatus (DAY, 1911). In this way KÜHNE (1878) believed that the mechanical agitation of the pigment by light might stimulate the rods and cones or that the end-products of chemical decomposition of the pigment by light might affect the same end. No

support has been found for such hypotheses. Moreover since albino animals, whose retinas are devoid of pigment, may have good vision, it is evident that the retinal pigment has no such primary function. Even the regeneration of visual purple in vertebrate eyes, which is known to depend upon an intact retinal epithelium, is due, as already stated, to some other constituent of the epithelium than the pigment (HOSOYA, 1929a, 1929b).

The majority of investigators, particularly the more recent ones, have generally agreed that the absorption of light by the retinal pigment is a means of eliminating light that would otherwise be disturbing to the sharpness of the visual image or overpowering in stimulation. This opinion has been espoused by STEFANOWSKA (1890), SZCZAWINSKA (1890), EXNER (1891), PARKER (1895), HESSE (1902), GARTEN (1907b), DONISELLI (1907) and a host of modern workers.

The reflecting pigments, guanin and the like, also serve as a means of dissipating light that would otherwise be disturbing to the retinal image. At least this seems to be the obvious function of the reflecting pigment which is located on the outer faces of the distal pigment in the compound eyes of *Palaemonetes*. No one, however, can observe the glow of the eyes of such crustaceans in dim light without being impressed with the idea that this glow is more than the mere escape of excess light from a over-supplied eye. It is not improbable, as suggested in an earlier part of this paper, that such a glow may play some part in enabling these shrimps to find one another in dim light. But the principal function of the reflecting pigment is admitted by almost all workers to be that of a reflecting mechanism whereby light which has passed through the somewhat transparent receptive element, rod, rhabdome, or other like part, is again sent through that part to reenforce the process of stimulation when the light is very faint. Judging from the opinions expressed by most investigators, this holds true of arthropods (EXNER, 1891) as well as of vertebrates (EXNER and JANUSCHKE, 1905; WUNDER, 1925b, 1926a, 1930).

2. Light as an Activator of Retinal Pigment Migration.

The natural stimulus for the retinal pigment migration is daylight from the full intensity of sunlight to the dim light of night. At the hands of the experimentalist animals whose retinal pigments were to be tested have been subjected to a range of artificial lights from those of the most powerful lamps to complete darkness. AREY (1919a) has shown that the effect of very dim light is the same as that of complete darkness and that the efforts of many investigators to attain for their tests unquestionable darkness is an undue refinement.

The so-called white light of the ordinary experiment is by no means a homogeneous stimulus. It is made up of a mixture of pure colored

lights, best described by their wave-lengths, which vary more or less in proportional amounts for each source. In this mixture one element may be much more effective than another and it is natural to inquire into these relations in considering the initiation of retinal pigment migration. Such an inquiry calls for a certain degree of analysis. Any given pure light may become effective as a stimulus either because of its innate qualities as represented by its wave length, recognized crudely by its color, or in consequence of its quantity. It is conceivable that a very small amount of a very effective ray may equal in stimulating power a very large amount of a very ineffective one. Hence in testing the stimulating quality of given pure lights for pigment migration it is necessary to know not only the approximate wave-length of the light but also the quantity of light impinging upon the receptor. Most investigators have failed to take into account these two separating factors.

Much of the early work on colored lights was done on the frog. In 1878 ANGELUCCI (1878, 1882a, 1882b) declared that the response of the retinal pigment in this animal was the same to red light as to darkness, but was greater to blue light than even to white light. ENGELMANN (1884) also declared for the great effectiveness of blue light. VAN GENDEREN STORT (1887), however, believed that the highest efficiency was shown by green light. In none of these investigations, however, was quantity of light taken into account. PERGENS (1899) attempted to remedy this defect by the use of a Ritchie photometer for equating the lights and declared in favor of the series red, yellow, green, blue with blue as the most effective element. When the intensity of the series was low the sequence became green, red, yellow, blue. HERZOG (1905), who reinvestigated the subject, confirmed in the main the work of PERGENS in that he concluded that of the extremes of the spectrum red was much less effective than blue as an exciting agent. MAKI (1931) has very recently shown that a pigment migration can be induced in the frog's retina by ultraviolet light.

In invertebrates KIESEL (1894) emphasized the importance of ultra red, but VON FRISCH (1908), who worked on butterflies and moths, concluded that violet was most effective, blue less so, and the remaining spectral colors least effective and indistinguishable among themselves. DAY's work (1911) on the crayfish, *Cambarus*, was made with lights equated by use of a radio-micrometer and led him to conclude that blue-violet ranked very close to green and yellow and much above red. Thus it appears that with the exception of VAN GENDEREN STORT, who placed green first, all other workers agree in regarding violet or blue as the most effective colored light in inducing retinal pigment migration. Of recent years MERKER (1929a, 1929b, 1929c) has shown that ultra-violet rays may penetrate the eyes of insects and there set up pigment migra-

tions such as are called forth by ordinary light: He has also discussed the problem of the fluorescence of the arthropod eye in relation to the external source of light, a subject investigated as early as 1911 by HESS.

3. The extra-retinal Control of Pigment Migration.

Does the retinal pigment migration in animals take place in consequence of the direct effect of the environmental illumination upon the responding cells or is the operation more in the nature of a reflex in that the stimulation of a receptor by the light induces changes which finally spread to the retinal pigment and excite it as an effector? This rather categorical statement of the problem by no means exhausts its possibilities, for, in consequence of the complexities of the situation, it is conceivable that direct stimulation and reflex activity may be so intertwined in the actual performance as to make it impossible to declare in favor of one type of explanation over the other.

If the responses of the retinal pigment are direct responses to the light that enters the eye and if this pigment is normally not open to influences in other ways, there should be no possibility of controlling the position of the pigment in one eye by inducing changes in the other. This problem has been worked on extensively in the vertebrates especially in the frog but with no generally conclusions results. ENGELMANN as early as 1885 declared that if one eye in a frog was covered so as to be inaccessible to light and the other eye was illuminated, the pigment of the closed eye would assume a position characteristic for the light. This observation led to the hypothesis of retino-motor fibers which has played an important role in the subsequent discussion. ENGELMANN's contention was supported by GRIJNS (1891), NAHMMACHER (1893), LODATO and PIRRONE (1901), and HERZOG (1905) on frogs, and by BIRCH-HIRSCHFELD (1906) on the pigeon. AREY (1916b) arrived at the same conclusion in experiments involving the cutting of the optic nerve in the fish *Ameiurus* though he was unable to obtain similar results from certain other fishes, *Abramis* and *Fundulus*. In his summary of the question DITTLER (1929) favors ENGELMANN's view. A considerable number of investigators, however, were unable to obtain confirmatory observation. Thus HAMBURGER (1888) who worked on the frog could not note a change in the covered eye and GERTZ (1911) and especially FICK (1889, 1890, 1891, 1895), in a series of contributions, also opposed ENGELMANN's view. Later FUJITA (1912) and HESS (1913) entered the field in opposition and most recently of all SCHARRER (1929b) has been unable to get anything but negative evidence from a study of the two fishes *Gasterosteus* and *Phoxinus*.

Evidence on this question from arthropods is equally inconclusive. KIESEL in 1894 observed, as already noted, that the appearance and disappearance of glow in the eyes of moths occurred at night in the

absence of light. Without experimental evidence he attributed this nocturnal alternation to central nervous changes comparable to sleep (absence of glow) and induced through a nervous control of the retina. DEMOLL (1910, 1911, 1917) favored this interpretation and pointed out (1910) that when a beam of light with parallel rays falls on a compound eye the effective light is that which penetrates an ommatidium to its base and stimulate its rhabdome and not that which falls upon the sides of the adjacent ommatidia and is taken up by their pigmented wall. From the stimulated rhabdome to the rest of the responding retina it would seem as though mediation must be by transmission amounting essentially to a nervous reflex. DEMOLL (1911) advanced the hypothesis that from the arthropod brain a steady flow of tonic impulses may be supposed to pass into the retina holding the pigment in the dark position. When light enters the retina this flow is inhibited, migration takes place, and the so-called light position is assumed. Without adding new evidence TROJAN (1913) concluded that what has been already discovered was in favor of a nervous control of pigment migration.

Among the latest workers BENNITT (1924), experimenting on *Cambarus* on the lines of ENGELMANN'S experiment, found that when light was thrown into a newly exposed dark-adapted eye of this crustacean it was followed by an outward migration of the proximal pigment in the opposite covered eye. He also found that in a light-adapted animal the illumination of one eye prevented the opposite covered eye from completing the migration toward the dark state. Experiments of this type with like results were subsequently reported by BENNITT (1932a) for *Cambarus*, *Cancer*, *Carcinides*, *Libinia*, and *Homarus*. WELSH (1930b) included nervous control as one of the possible factors in explaining the diurnal rhythm of pigment migration in the shrimp *Macrobrachium*.

VON FRISCH (1908) as a result of many experiments on insects and especially on crustaceans was left in much uncertainty as to the nervous control of retinal pigment. He obtained no pigment migration on stimulating electrically the optic nerves of insects or crustaceans, and his experiments on *Palaemon* in which one eye was illuminated and the other covered yielded no conclusive records. PARKER'S results (1897) on the other hand showed with *Palaemonetes* a light condition so generally in illuminated eyes and a dark one in covered eyes that he was led to conclude that the migration in the two eyes was quite independent of nervous control. Using a much improved technique CASTLE (1927) carried out tests on the same shrimp and was unable to get evidence in favor of nervous control. Thus in the arthropods as in the vertebrates the observations of various workers on the relations of retinas one to the other are conflicting and contradictory.

Tests on eyes or parts of eyes have also yielded results far from uniform. That the pigmentary system of the compound eye in such

a crustacean as *Palaemon* can be profoundly disorganized by overstimulations was abundantly shown by MOSSLER (1915). Parts of one retina may exhibit different conditions of pigment migration in consequence of different degrees of illuminations. This was observed by EXNER (1891) in *Sphinx* and by DEMOLL (1910) in other insects. Eyes severed from the individual have shown much diversity in their pigment responses. PARKER (1897) found that when four excised light-adapted eyes from the shrimp *Palaemonetes* were left two hours in darkness in three there was some appropriate migration and in the fourth complete migration. In *Palaemon* on the other hand VON FRISCH (1908) got no evidence whatever of migration from eyes that had been cut off or fragmented. Circulatory disturbance, as VON FRISCH suggested, may have been the occasion of these results. In isolated eyes of *Talorchestia* BENNITT (1924) found that a pigment migration took place in the light but not in the dark. When the whole head of this crustacean was cut off and tested before the tissues had died, the retinal migration in the dark occurred as well as that in the light. Thus the results on severed eyes are quite as diverse as are those on attached eyes.

The confusion that characterizes this whole body of work is probably due to the failure on the part of the earlier investigators to recognize a factor which has been clearly seen only in the last few years.

This factor is humoral or hormone control which, judging from recent work, may be of great importance in this connection. It was long ago pointed out that no nerves are known to go to the distal or iris cells of the compound eye and it is also known that the vertebrate retinal pigment is unprovided with nerves. Notwithstanding this absence of nerves the iris pigment in some arthropods particularly insects appears to respond to nervous influences and the recorded observations of sympathetic migrations in the paired eye of vertebrates are too numerous and too well attested to be explained away as the result of purely faulty technique. May it not be possible that these obscure relations in reality are due to hormone intervention? If the receptors of eyes such as the retinulae and the rod and cone cells, on being activated by light or by darkness were to give out substances appropriate to these states, the adjacent pigment cells, iris cells or retinal pigment cells, might well respond to such substances in so appropriate a way as to stimulate nervous control. The secretory action of the retinal pigment has often been suggested (AYRES and KÜHNE, 1878; GAD, 1894; MIYAKE, 1931) and KOLMER (1909) believed he had identified such secretions in droplets found by him on the rods especially in vertebrates from fishes to mammals. These droplets were subsequently shown by DETWILER (1924a) to come in all probability from the outer segments of the rods and not from the retinal pigment, a source subsequently admitted by KOLMER

(1925) and quite in line with the suggestion of the humoral control of the retinal pigment as described in this paragraph. That such secretions might be taken up by the blood and carried from one eye to another is entirely possible in which case an easy explanation might be offered for the sympathetic relations between eyes that apparently have been met with from time to time.

That such a view is not far-fetched is shown by PERKINS' discovery (1928) that in the light the eye stalk of *Palaemonetes* elaborates a material that when carried through the blood brings about a contraction of the bodily chromatophores of this animal. KROPP (1929) has also found, what is still more to the point, that extracts of the eyes of dark-adapted tadpoles or *Fundulus* when injected into the corresponding light adapted animals will cause an expansion of the dermal melanophores. All these conditions illustrate the modern doctrine of neurohumoralism (PARKER, 1932), and till the problem of the nervous control of retinal pigment is approached with the proper check on this aspect of the subject no conclusive advances are likely to take place. These humoral possibilities have already been hinted at by BENNITT (1924, 1932a) and by WELSH (1930b). It is perhaps premature to suggest at this stage a solution of the problem with which this section opened. Evidence of direct stimulation of retinal pigment is sufficiently strong to make it a possible factor. But there is also equally strong evidence of an external control nervous or humoral. Under such circumstances it is probable that the final solution will show the process to be a complex one. Like the beat of the vertebrate heart the migration of the retinal pigment may be a process essentially inherent in the pigment cell itself and yet under such a degree of nervous or humoral control that at times it appears to be purely of this type of action.

Bibliography.

The bibliographical references are arranged under *three* heads:

Vertebrates, Mollusks, and Arthropods.

I. Vertebrates.

- ABELSDORFF, G.: Physiologische Beobachtungen am Auge der Krokodile. Arch. f. Physiol. 1898, 155—167.
- ADLER, F. H.: A comparative study of the rôle of pigment in the physiology of vision. Arch. of Ophthalm. 57, 346—360 (1928).
- ANGELUCCI, A. (1): Histologische Untersuchungen über das retinale Pigmentepithel der Wirbeltiere. Arch. f. Physiol. 1878, 353—386.
- (2): Sull'azione della luce e dei colori sull'epithelio retinico. Gazz. med. Roma 8 (1882 a). (Cited from AREY, 1915a, 539.)
- (3): De l'action de la lumière et des couleurs sur l'épithélium rétinien. Bull. Soc. med. Gand 60, 100 (1882 b). (Cited from GARTEN, 1907a, 125.)
- (4): Una nuova theoria sulla visione. Acad. med. Roma 1884. (Cited from GARTEN, 1907a, 125.)

- ANGELUCCI, A. (5): Untersuchungen über die Sehtätigkeit der Netzhaut und des Gehirns. *Unters. Naturlehre Mensch u. Tiere (MOLESCHOTT)* **14**, 231—357 (1890).
- ARCOLEO, E.: Osservazioni sperimentali sugli elementi contrattili della retina negli animali a sangue freddo. *Ann. Ottalm.* **19**, 253—262 (1890).
- AREY, L. B. (1): The occurrence and the significance of photomechanical changes in the vertebrate retina — An historical survey. *J. comp. Neur.* **25**, 535—554 (1915a).
- (2): Do movements occur in the visual cells and the retinal pigment of man? *Science (N. Y.)* **42**, 915—916 (1915b).
- (3): The movements in the visual cells and retinal pigment of the lower vertebrates. *J. comp. Neur.* **26**, 121—201 (1916a).
- (4): The function of the efferent fibers of the optic nerve of fishes. *Ibid.* **26**, 213—245 (1916b).
- (5): A retinal mechanism of efficient vision. *Ibid.* **30**, 343—353 (1919a).
- (6): On the functional relations of the suprarenal gland and the retinal pigment. *Anat. Rec.* **16**, 138 (1919b).
- (7): Visual cells and retinal pigment. E. V. COWDRY, *Special Cytology* **2**, 887—926 (1928).
- AYRES, W. C. u. W. KÜHNE: Über Regeneration des Sehpurpurs beim Säugetier. *Unters. Physiol. Inst. Heidelberg* **2**, 215—240 (1878).
- BARD, L.: Du rôle des batonnets et des pigments rétinien dans la perception des formes et des couleurs. *J. Physiol. et Path. gén.* **18**, 276—294 (1919).
- BIGNEY, A. J.: The effect of adrenin on the pigment migration in the melanophores of the skin and in the pigment cells of the retina of the frog. *J. of exper. Zool.* **27**, 391—396 (1919).
- BIRCH-HIRSCHFELD, A.: Der Einfluß der Helladaption auf die Struktur der Nervenzellen der Netzhaut nach Untersuchung an der Taube. *Graefe's Arch.* **63**, 85—111 (1906).
- BOLL, F. (1): Sull'anatomia e fisiologia della retina. *Atti Accad. naz. Lincei ser. 3*, **1**, 371—393 (1876).
- (2): Zusatz zur Mitteilung vom 11. Januar, mitgeteilt in der Sitzung vom 19. Februar. *Mber. preuß. Akad. Wiss.*, 72—74. Berlin 1877 (a).
- (3): Zur Anatomie und Physiologie der Retina. *Arch. f. Physiol.* **1877** (b), 4—36.
- (4): Thesen und Hypothesen zur Licht- und Farbenempfindung *Ebenda* **1881**, 1—38.
- CHAMPY, C.: Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des mitochondries dans l'absorption et la sécrétion. *Archives Anat. microsc.* **13**, 55 à 170 (1911).
- CHIARINI, P. (1): Cambiamenti morfologici, che si verificano nella retina dei vertebrati per azione della luce e dell'oscurità. Parte I. Retina dei pesci e degli anfibi. *Boll. Acad. med. Roma* **30**, 75—110 (1904a). (Cited from GARTEN, 1907a, 129.)
- (2): Changements morphologiques que l'on observe dans la rétine des vertébrés par l'action de la lumière et de l'obscurité. Première Partie. La rétine des poissons et des amphibiens. *Arch. ital. Biol.* **42**, 303—322 (1904b).
- (3): Changements morphologiques qui se produisent dans la rétine des vertébrés par l'action de la lumière et de l'obscurité. Deuxième Partie. La rétine des reptiles, des oiseaux, et des mammifères. *Ibid.* **45**, 337—352 (1906).
- CHIEVITZ, J. H.: Untersuchungen über die Area centralis retinae. *Arch. f. Anat.* **1889**, Suppl., 139—196.

- COBB, P. W.: Dark-adaptation with special reference to problems of night-flying. *Psychologic. Rev.* **26**, 428—453 (1919).
- CZERNY, V.: Über Blendung der Netzhaut durch Sonnenlicht. *Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl., Abt. 2*, **56**, 409—428 (1867).
- DETWILER, S. R. (1): The effect of light on the retina of the tortoise and the lizard. *J. of exper. Zool.* **20**, 165—191 (1916).
- (2): Studies on the retina — Photomechanical responses in the retina of *Eremias argus*. *Ibid.* **37**, 89—99 (1923).
- (3): Studies on the retina — An experimental study of the gecko retina. *J. comp. Neur.* **36**, 125—141 (1924a).
- (4): Studies on the retina — Observations on the rods of nocturnal mammals. *Ibid.* **37**, 481—489 (1924b).
- a. R. W. LEWIS: Temperature and retinal-pigment migration in the eyes of the frog. *Ibid.* **41**, 153—169 (1926).
- DEUTSCHMANN, R.: Über die Blendung der Netzhaut durch direktes Sonnenlicht. *Graefes Arch.* **28**, 3, 241—254 (1882).
- DITTLER, R. (1): Über die Zapfenkontraktion an der isolierten Froschnetzhaut. *Arch. ges. Physiol.* **117**, 295—328 (1907).
- (2): Die objektiven Veränderungen der Netzhaut bei Belichtung. In: BETHE, BERGMANN, EMBDEN u. ELLINGER, *Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie*. Bd. 12, Hälfte 1, Receptionsorgane 2, Photoreceptoren, Teil 1, 266—282. 1929.
- DONISELLI, C.: Sul significato funzionale della porpora e dei pigmenti della retina e sulle presunte sostanze visive. *Arch. di Fisiol.* **4**, 216—232 (1907).
- ENGELMANN, T. W.: Über Bewegungen der Zapfen und Pigmentzellen der Netzhaut unter dem Einfluß des Lichtes und des Nervensystems. *Arch. ges. Physiol.* **35**, 498—508 (1885).
- EWALD, A. u. W. KÜHNE: Untersuchungen über den Sehpurpur. III. Veränderungen des Sehpurpurs und der Retina im Leben. *Unters. physiol. Inst. Heidelberg* **1**, 370—422 (1878).
- EXNER, S. u. H. JANUSCHKE: Das Verhalten des Guanintapetums von *Abramis brama* gegen Licht und Dunkelheit. *Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl.* **3**, 114, 693—714 (1905).
- FICK, A. E. (1): Über die Lichtwirkungen auf die Netzhaut des Frosches. *Ber. 20. Vers. ophthalmol. Ges. Heidelberg* **1889**, 177—183.
- (2): Über die Ursachen der Pigmentwanderung in der Netzhaut. *Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich* **35**, 83—86 (1890).
- (3): Untersuchungen über die Pigmentwanderung in der Netzhaut des Frosches. *Graefes Arch.* **37**, 2, 1—20 (1891).
- (4): Über die Frage, ob zwischen den Netzhäuten eines Augenpaares ein sympathischer Zusammenhang besteht. *Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich* **40**, 71—83 (1895).
- FILEHNE, W.: Über die Einwirkung des Santonins und des Amylnitrits auf den Sehakt. *Arch. ges. Physiol.* **80**, 96—107 (1900).
- FUJITA, H.: Pigmentbewegung und Zapfenkontraktion im Dunkelauge des Frosches bei Einwirkung verschiedener Reize. *Arch. vergl. Ophthalmol.* **2**, 164—179 (1912).
- GAD, J.: Der Energieumsatz in der Retina. *Arch. f. Physiol.* **1894**, 491—502.
- GAGLIO, G.: Le modificazioni del pigmento all'oscurità ed alla luce nella retina della rana. *Arch. Ottalm.* **1**, 225 (1894). (Cited from GARTEN, 1907a, 127.)
- GARTEN, S.: (1): Die Veränderungen der Netzhaut durch Licht. In: Graefe-Saemisch, *Handbuch der Augenheilkunde*, 2. Aufl., **3**, Kap. 12, Anhang, 130 S. Leipzig 1907 (a).

- GARTEN, S. (2): Ein Deutungsversuch der Bewegungsvorgänge der Netzhaut. Zbl. Physiol. **21**, 502—503 (1907b).
- VAN GENDEREN STORT, A. G. H.: (1): Über Form- und Ortsveränderungen der Elemente in der Sehzellenschicht nach Beleuchtung. Ber. 18. Vers. ophthalmol. Ges. Heidelberg **1886**, 2. Heftchen, 43—49.
- (2): Mouvements des éléments de la rétine sous l'influence de la lumière. Arch. néerl. Sci. **21**, 316—386 (1887a).
- (3): Über Form- und Ortsveränderungen der Netzhautelemente unter Einfluß von Licht und Dunkel. Graefes Arch. **33**, 3, 229—292 (1887b).
- GERTZ, H.: Gibt elektrische Reizung phototrope Netzhautreaktion bei *Abra-mis brama*? Ebenda **78**, 224—226 (1911).
- GILSON, A. S. jr.: The diverse effects of adrenalin upon the migration of the scale pigment and the retinal pigment in the fish, *Fundulus heteroclitus*, LINN. Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. **8**, 130—133. Washington 1922.
- GRADENIGO, G. (1): Über den Einfluß des Lichtes und der Wärme auf die Retina des Frosches. Allg. Wien. med. Ztg **30**, 343—344, 353 (1885).
- (2): Über den Einfluß des Lichtes und der Wärme auf die Retina des Frosches. Mitt. embryol. Inst. Univ. Wien **9**, 1—11 (1887).
- GRIJNS, G.: Bijdrage tot de physiologie van den nervus opticus. Onderzoek. physiol. Laber. Utrecht **4**, 170 (1890). (Cited from GARTEN, 1907a, 126).
- HAMBURGER, D. J.: De doorsnijding van den nervus opticus bej kikkvorschen, in verband met de beweging van pigment en kegels in het netvlies, onder den invloed van licht en duister. Feestbundel van DONDEERS. (Cited from DAY, 1911, 340.)
- HERZOG, H.: Experimentelle Untersuchungen zur Physiologie der Bewegungsvorgänge in der Netzhaut. Arch. f. Physiol. **1905**, 413—464.
- HESS, C. (1): Zur Physiologie und Pathologie des Pigmentepithels. Ber. 30. Vers. ophthalmol. Ges. Heidelberg **1902**, 352—357.
- (2): Beiträge zur Kenntnis regionärer Verschiedenheiten der Netzhaut und des Pigmentepithels in der Wirbeltierreihe. Arch. vergl. Ophthalmol. **1**, 413—422 (1910).
- HIROSE, S.: Über die Bewegungserscheinungen in der Retina der Goldfische bei der Einwirkung des spektral analysierten Lichtes. (In Japanese.) Nihon Gankwa Gakkwai Zasshi **31** (1927). (Cited from Biol. Abstracts **5**, 2753.)
- HOOKE, D.: The rôles of nucleus and cytoplasm in melanin elaboration. Anat. Rec. **9**, 393—402 (1915).
- HOSOYA, Y. (1): Studien über das Tapetum lucidum choroideale. Tohoku J. exper. Med. **12**, 119—145 (1929a). Cited from Biol. Abstracts **4**, 2599.)
- (2): Über den Sehpurpur im tapezierten Auge. Ebenda **12**, 146—152 (1929b). (Cited from Biol. Abstracts **4**, 1698.)
- KLEIN, F.: Das Pigmentepithel der Retina. Arch. f. Physiol. **1911**, 339—400
- KLETT: Zur Beeinflussung der phototropen Epithelreaktion in der Froschetina durch Adrenalin. Ebenda, Suppl. **1908**, 213—218.
- KOLMER, W. (1): Über einen sekretartigen Bestandteil der Stäbchenzapfenschicht der Wirbeltierretina. Arch. ges. Physiol. **129**, 35—45 (1909).
- (2): Bemerkungen über Adaptationsvorgänge in den Sehelementen. Graefes Arch. **115**, 310—313 (1925).
- VON KORÁNYI, A.: Über die Reizbarkeit der Froschhaut gegen Licht und Wärme. Zbl. Physiol. **6**, 6—8 (1892).
- KRAUSE, W.: Die Retina. V. Die Retina der Vögel. Internat. Mschr. Anat. u. Physiol. **11**, 1—122 (1894).
- KROPP, B.: The melanophore activator of the eye. Proc. nat. Acad. Sci., U. S. A. **15**, 693—694. Washington 1929.

- KÜHNE, W. (1): Über den Sehpurpur. Unters. physiol. Inst. Heidelberg **1**, 15—104 (1877a).
 — (2): Über die Darstellung von Optogrammen im Froschauge. Ebenda **1**, 225—241 (1877b).
 — (3): Fortgesetzte Untersuchungen über die Retina und die Pigmente des Auges. Ebenda **1**, 89—132 (1879a).
 — (4): Chemische Vorgänge in der Netzhaut. L. HERMANN, Handbuch der Physiologie **3**, Teil I, 235—337. Leipzig (1877b).
 — u. H. SEWALL: Zur Physiologie des Sehepithels, insbesondere der Fische. Unters. physiol. Inst. Heidelberg **3**, 221—277 (1880).
- LAURENS, H. a. J. W. WILLIAMS: Photomechanical changes in the retina of normal and transplanted eyes of *Amblystoma* larvae. J. of exper. Zool. **23**, 71—83 (1917).
 — a. S. R. DETWILER: Studies on the retina — the structure of the retina of *Alligator mississippiensis* and its photomechanical changes. J. of exper. Zool. **32**, 207—234 (1921).
- LEDERER, R.: Wirken elektrische Reize auf das Pigmentepithel des Froschauges? Zbl. Physiol. **22**, 765—766 (1908).
- LODATO, G.: Ricerche sullo fisiologia dello strato neuroepitheliale della retina. Arch. Ottalm. **3**, 141—148 (1895).
 — e PIRRONE: Sulle vie associative fra le due retine. Ibid. **8**, 465 (1901). (Cited from GARTEN, 1907a, 128.)
- LUNA, E. (1): Ricerchi istologiche sugli epitheli, L'apparato mitochondriale nelle cellule dell'epitelio pigmentato della retina. Arch. anat. path. Sci. affini **6** (1911).
 — (2): L'apparato mitochondriale nelle cellule dell'epitelio pigmentato della retina. Arch. Zellforsch. **9**, 41—46 (1912).
 — (3): Move ricerche sulla biologia del condrioma. (Condriosomi e pigmento retinico.) Anat. Anz. **43**, 56—58 (1913).
 — (4): Note citologiche sull'epitelio pigmentato della retina coltivato „in vitro“. Arch. ital. Anat. **15**, 542—550 (1917).
- MAJIMA, K.: Studien über die Struktur der Sehzellen und der Pigmentepithelzellen der Froschnetzhaut. Graefes Arch. **115**, 286—304 (1925).
- MAKI, S.: Über Pigmentverschiebung der Froschnetzhaut durch ultraviolette Strahlen. Acta Soc. Ophthalm. Jap. **35**, 915—917 (1931). (Cited from Ber. wiss. Biol. **20**, 604.)
- MIESCHER, G.: Die Pigmentgenese im Auge nebst Bemerkungen über die Natur des Pigmentkorns. Arch. mikrosk. Anat. **97**, 326—396 (1923).
- MIYAKE, T.: Über die feinere Struktur des retinalen Pigmentepithels unter besonderer Berücksichtigung der Plastosomen. Acta Soc. ophthalm. Jap. **35**, 591—594 (1931). (Cited from Ber. wiss. Biol. **19**, 42.)
- MORANO, F.: Die Pigmentschicht der Retina. Arch. mikrosk. Anat. **8**, 81 bis 91 (1872).
- MÜLLER, H.: Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Retina bei Menschen und Wirbeltieren. Z. Zool. **8**, 1—122 (1856).
- NAHMMACHER, W.: Über den Einfluß reflektorischer und centraler Opticusreizung auf die Stellung der Zapfen in der Froschnetzhaut. Arch. ges. Physiol. **53**, 375—387 (1893).
- NAKAMURA, B. a. R. MIYAKE: Über den Einfluß des Adrenalins auf die Netzhaut. Klin. Mbl. Augenheilk. **69**, 258—266 (1922).
- NONAKA, M.: Über die Pigmentwanderung in der Froschnetzhaut. Acta Soc. Ophthalm. Jap. **35**, 918—928 (1931). (Cited from Ber. wiss. Biol. **20**, 198.)

- OVIO, G.: Di una speciale azione della Cocaine sulle funzione visiva. *Ann. Ottalm.* **24**, 23 (1895). (Cited from GARTEN, 1907a, 127.)
- PARKER, G. H.: Humoral agents in nervous activity with special reference to chromatophores. 79. pp. Cambridge, England, 1932.
- PERGENS, E. (1): Action de la lumière sur la rétine. *Ann. Soc. Sci. Méd. Nat. Bruxelles* **5**, 389—421 (1896a).
- (2): Action des la lumière sur la rétine. *Trav. Labor. Inst. Solvay, Bruxelles* **1**, 1 (1926b). (Cited from GARTEN, 1907a, 127.)
- (3): Über Vorgänge in der Netzhaut bei farbiger Beleuchtung gleicher Intensität. *Z. Augenheilk.* **2**, 125—141 (1899).
- RAEHLMANN, E.: Zur Anatomie und Physiologie des Pigmentepithels der Netzhaut. *Ebenda* **17**, 1—25 (1907).
- SCHARRER, E. (1): Bewegungsvorgänge in der Netzhaut des Wirbeltierauges beim Sehen. *Ber. senckenberg. naturforsch. Ges. Frankfurt* **59**, 99—103 (1929a).
- (2): Über Hell- und Dunkelstellung im Fischauge bei einseitiger Belichtung. *Z. vergl. Physiol.* **11**, 104—106 (1929b).
- SIVÉN, V. O. u. G. VON WENDT: Über die physiologische Bedeutung des Sehpurpurs. *Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.)* **14**, 196—223 (1903).
- SMITH, D. C.: The relation of light intensity to retinal pigment migration in the frog. *J. comp. Neur.* **42**, 457—473 (1927).
- SMITH, D. T.: The pigmented epithelium of the embryo chick's eye studies in vivo and in vitro. *Bull. Hopkins Hosp.* **31**, 239—246 (1920).
- VON SZILY, A.: Über die Entstehung des melanotischen Pigmentes im Auge der Wirbeltierembryonen und in Choroidealsarkomen. *Arch. mikrosk. Anat.* **77**, 87—156 (1911).
- WALLS, G. L.: An experimental study of the retina of the brook lamprey, *Entosphenus appendix* (DE KAY). *J. comp. Neur.* **46**, 465—473. (1928).
- WUNDER, W. (1): Der Einfluß verschiedenfarbigen Lichtes gleicher Intensität auf den Ablauf der Bewegungsvorgänge in der Teleostierretina. *Verh. dtsh. zool. Ges.*, 39. Jahresvers. **1924**, 73—76.
- (2): Bau und Funktion von Stäbchen, Zapfen und Pigment bei verschiedenen Knochenfischarten. *Ebenda*, 30. Jahresvers. **1925a**, 111—116.
- (3): Physiologische und vergleichend-anatomische Untersuchungen an der Knochenfischnetzhaut. *Z. vergl. Physiol.* **3**, 1—61 (1925b).
- (4): Über den Bau der Netzhaut bei Süßwasserfischen, die in großer Tiefe leben (Coregonen, Tiefseesaibling). *Ebenda* **4**, 22—36 (1926a).
- (5): Die Bedeutung des Adaptionszustandes für das Verhalten der Sehelemente und des Pigmentes in der Netzhaut von Knochenfischen. *Ebenda* **3**, 595—614 (1926b).
- (6): Bau und Funktion der Netzhaut beim Zander (*Lucioperca sandra* CUV. u. VAL.) und einigen anderen im Balatonsee häufigen Fischarten. *Ebenda* **11**, 749—766 (1930).
- WYMAN, L. C.: The effect of ether upon the migration of the scale pigment and the retinal pigment in the fish, *Fundulus heteroclitus*. *Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A.* **8**, 128—130. Washington 1922.

2. Mollusks.

- AREY, L. B.: The influence of light and temperature upon the migration of the retinal pigment of *Planorbis trivolvis*. *J. comp. Neur.* **26**, 359—389 (1916).
- HENSEN, V.: Über das Auge einiger Cephalopoden. *Z. Zool.* **15**, 155—242 (1865).

- HESS, C.: Beiträge zur Physiologie und Anatomie des Cephalopodenauges. Arch. ges. Physiol. **109**, 393—439 (1905).
- RAWITZ, B.: Zur Physiologie der Cephalopodenretina. Arch. f. Physiol. **1891**, 367—372.
- SMITH, G.: The eyes of certain pulmonate gasteropods, with special reference to the neurofibrillae in *Limax maximus*. Bull. Mus. comp. Zool. **48**, 233 to 284 (1906).

3. Arthropods.

- BEDAU, K.: Das Facettenauge der Wasserwanzen. Z. Zool. **97**, 417—456 (1911).
- BENNITT, R. (1): The migration of the retinal pigment in crustaceans. J. of exper. Zool. **40**, 381—435 (1924).
- (2): Physiological interrelationship in the eyes of decapod crustacea. Anat. Rec. **44**, 201 (1929).
- (3): Physiological interrelationship in the eyes of decapod crustacea. Physiologic. Zool. **5**, 49—64 (1932a).
- (4): Diurnal rhythm in the proximal pigment cells of the crayfish retina. Ibid. **5**, 65—69 (1932b).
- R. a. A. D. MERRICK: Migration of the proximal retinal pigment in the crayfish in relation to oxygen deficiency. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **62**, 168—177 (1932).
- BERNHARDS, H.: Der Bau des Komplexauges von *Astacus fluviatilis* (*Potamobius astacus* L.). Z. Zool. **116**, 649—707 (1916).
- CARRIÈRE, J.: Die Sehorgane der Tiere vergleichend-anatomisch dargestellt München u. Leipzig 1885, 205 S.
- CASTLE, E. S.: The interrelation of the eyes of *Palaemonetes* as concerns retinal pigment migration. Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. **13**, 637—639. Washington 1927.
- CHUN, C. (1): Leuchtorgan und Facettenauge. Biol. Zbl. **13**, 544—571 (1893).
- (2): Atlantis, Biologische Studien über pelagische Organismen. Sechstes Kapitel: Leuchtorgane und Facettenaugen. Bibl. zoologica **7**, 191—262 (1896).
- CLAPARÈDE, E.: Zur Morphologie der zusammengesetzten Augen bei den Arthropoden. Z. Zool. **10**, 191—214 (1860).
- CONGDON, E. D.: The effect of temperature on the migration of the retinal pigment in decapod crustaceans. J. of exper. Zool. **4**, 539—548 (1907).
- DAY, E. C.: The effect of colored light on pigment-migration in the eye of the crayfish. Bull. Mus. comp. Zool. **53**, 305—343 (1911).
- DEMOLL, R. (1): Über eine lichtzersetzliche Substanz im Facettenauge, sowie über eine Pigmentwanderung im Appositionsauge. Arch. ges. Physiol. **129**, 461—475 (1909).
- (2): Die Physiologie des Facettenauges. Erg. Zool. **2**, 451—516 (1910).
- (3): Über die Wanderung des Irispigments im Facettenauge. Zool. Jb., Abt. Allg. Zool. u. Physiol. **30**, 169—180 (1911).
- (4): Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. 243 S. Braunschweig 1917.
- EXNER, S. (1): Das Netzhautbild des Insektenauges. Sitzsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **98**, 3, 13—65 (1889a).
- (2): Durch Licht bedingte Verschiebungen des Pigmentes im Insektenauge und deren physiologische Bedeutung. Ebenda **98**, 3, 143—151 (1889b).
- (3): Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. 206 S. Leipzig u. Wien 1891.

- VON FRISCH, K.: Studien über die Pigmentverschiebung im Facettenauge. Biol. Zbl. **28**, 662—671, 698—704 (1908).
- FRIZA, F.: Zur Frage der Färbung und Zeichnung des facettierten Insektenauges. Z. vergl. Physiol. **8**, 289—336 (1928).
- GRENACHER, H.: Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. 188 S. Göttingen 1879.
- HERRICK, F. H.: *Alpheus*: a study in the development of crustacea. Mem. nat. Acad. Sci. **5**, 370—576. Washington 1891.
- HESS, C. (1): Über Fluoreszenz an den Augen von Insekten und Krebsen. Arch. ges. Physiol. **137**, 339—349 (1911).
- (2): Gesichtssinn. H. WINTERSTEIN, Handbuch vergleichender Physiologie **4**, 555—840 (1913).
- (3): Untersuchungen zur Physiologie der Stirnagen bei Insekten. Arch. ges. Physiol. **181**, 1—16 (1920).
- (4): Mikroskopische Beobachtung der phototropen Pigmentwanderung im lebenden Libellenocell. Z. Biol. **73**, 277—280 (1921).
- HESSE, R. (1): Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VIII. Z. Zool. **72**, 565—656 (1902).
- (2): Das musivische Auge und seine Funktion. In: BETHE, BERGMANN, EMBDEN u. ELLINGER, Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 12, Hälfte 1, Receptionsorgane 2, Photoreceptoren, Teil 1, 61—69. 1929.
- HOMANN, H.: Der Vertikalilluminator als Augenspiegel bei kleinen Augen. Biol. Zbl. **44**, 582—591 (1924).
- JOHNAS, W.: Das Facettenauge der Lepidopteren. Z. Zool. **97**, 218—261 (1911).
- KIESEL, A.: Untersuchungen zur Physiologie des facettierten Auges. Sitzsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **103**, 3, 97—139 (1894).
- KIRCHHÖFFER, O.: Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer. Arch. Biontol. **2**, 235—287 (1908).
- KOEHLER, O.: Über Licht- und Schwerereaktionen von Schmetterlingsraupen, nebst Bemerkungen zur Frage nach der Pigmentwanderung in nicht-zusammengesetzten Insektenaugen. Sitzsber. Ges. Morph. u. Physiol. Münch. **36**, 12—28 (1925).
- LEYDIG, F. (1): Zum feineren Bau der Arthropoden. Arch. Anat., Physiol. u. wiss. Med. **1855**, 376—480.
- (2): Das Auge der Gliedertiere. 50 S. Tübingen 1864.
- MERKER, E. (1): Die Pigmentverschiebungen im Netzauge der Insekten unter dem Einfluß von ultraviolettem Licht. Zool. Jb., Abt. Allg. Zool. u. Physiol. **46**, 297—374 (1929a).
- (2): Die Fluoreszenz im Insektenauge, die Fluoreszenz des Chitins der Insekten und seine Durchlässigkeit für ultraviolettes Licht. Ebenda **46**, 483—574 (1929b).
- (3): Einfache Praktikumversuche zur Beobachtung der Pigmentwanderung in den Augen von Tagfaltern und Dämmerungsschmetterlingen. Biol. Zbl. **49**, 186—191 (1929c).
- MOSSLER, A.: Die Pigmentwanderung im Auge von *Palaemon squilla*. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **91**, 579—608 (1915).
- PARKER, G. H.: (1): The compound eyes in crustaceans. Bull. Mus. comp. Zool. **21**, 45—142 (1891).
- (2): The retina and optic ganglia in decapods, especially in *Astacus*. Mitt. Zool. Stat. Neapel **12**, 1—73 (1895).
- (3): Pigment migration in the eyes of *Palaemonetes*. Zool. Anz. **19**, 281 bis 284 (1896).

- PARKER, G. H. (4): Photomechanical changes in the retinal pigment cells of *Palaemonetes*, and their relation to the central nervous system. Bull. Mus. comp. Zool. **30**, 273—300 (1897).
- (5): The photomechanical changes in the retinal pigment of *Gammarus*. Ibid. **35**, 143—149 (1899).
- PERKINS, E. B.: Color changes in crustaceans, especially in *Palaemonetes*. J. of exper. Zool. **50**, 71—105 (1928).
- PLATE, L.: Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. Zweiter Teil: Die Sinnesorgane der Tiere. 806 S. Jena 1924.
- ROSENSTADT B.: Beiträge zur Kenntnis des Baues der zusammengesetzten Augen bei den Dekapoden. Arch. mikrosk. Anat. **47**, 748—770 (1896).
- SCHMITT-AURACHER, A.: Physiologisch-biologische Beobachtungen an den Raupen von *Euproctis chrysoorrhoea* und verwandten Arten. Biol. Zbl. **43**, 225—243 (1923).
- SMITH, G.: The effect of pigment-migration on the phototropism of *Gammarus annulatus* S. I. SMITH. Amer. J. Physiol. **13**, 205—216 (1905).
- STEFANOWSKA, M.: La Disposition histologique du Pigment dans les Yeux des Arthropodes sous l'Influence de la Lumière directe et de l'Obscurité complète. Rec. Zool. Suisse **5**, 151—200 (1890).
- STRAUSS, E.: Das Gammaridenauge. Wiss. Erg., „Valdivia“ **20**, 1—84 (1926).
- SZCZAWINSKA, W.: Contribution à l'étude des yeux de quelques Crustacés et Recherches expérimentales sur les mouvements du pigment granuleux et des cellules pigmentaires sous l'influence de la lumière et de l'obscurité des yeux des Crustacés et des Arachnides. Archives de Biol. **10**, 523 à 566 (1890).
- TROJAN, E.: Das Auge von *Palaemon squilla*. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **88**, 291—344 (1913).
- WELSH, J. H. (1): The mechanics of migration of the distal pigment cells in the eyes of *Palaemonetes*. J. of exper. Zool. **56**, 459—494 (1930a).
- (2): Diurnal rhythm of the distal pigment cells in the eyes of certain crustaceans. Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. **16**, 386—395. Washington 1930 (b).
- (3): The nature and movement of the reflecting pigment in the eyes of crustaceans. J. of exper. Zool. **62**, 173—183 (1932).
- ZIMMER, C.: Die Facettenaugen der Ephemeriden. Z. Zool. **63**, 236—262 (1898).

Neuere Ansichten über die Permeabilität von nichtlebenden und lebenden Membranen.

Von B. J. KRIJGSMAN, Buitenzorg (Java).

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung	293
II. Bildung von nichtlebenden Membranen.	293
III. Zusammensetzung von nichtlebenden Membranen . .	295
IV. Bildung von lebenden Membranen.	295
V. Zusammensetzung von lebenden Membranen	297
VI. Permeabilität von nichtlebenden Membranen	299
A. Direkter Einfluß der Membran auf die Teilchenbewegung .	299
a) Diffusion durch die Membranporen	299
b) Diffusion durch die Membransubstanz.	304
B. Ursachen der Permeation und Kräfte, welche dabei eine Rolle spielen	305
VII. Permeabilität von lebenden Membranen	309
A. Direkter Einfluß der Membran auf die Teilchenbewegung .	311
a) Permeation durch die intakte Membran.	311
1. Permeation durch die Membransubstanz	311
2. Permeation durch die Membranporen.	313
a) Porenpermeation von oberflächenaktiven Stoffen .	313
β) Porenpermeation von nichtlipoidlöslichen, ober- flächeninaktiven Stoffen	314
3. Änderungen der Membrandurchlässigkeit	317
b) Permeation durch die temporär deformierte Membran (Phagozytose)	323
B. Ursachen der Permeation und Kräfte, welche dabei eine Rolle spielen	328
a) Ursachen der Permeation durch die intakte Membran .	328
1. Permeation ohne Arbeitsleistung der Zelle	328
2. Permeation mit Arbeitsleistung der Zelle	331
a) Erzeugung und Erhaltung einer Konzentrations- differenz	331
β) Erzeugung und Erhaltung einer Potentialdiffe- renz	334
γ) Erzeugung und Erhaltung einer Druckdifferenz	336
δ) Die Ursachen der Permeation durch die Darmwand	337
b) Ursachen der Permeation durch die temporär deformierte Membran.	342
VIII. Schlußbetrachtung	342
Literatur.	344

I. Einleitung.

Das Problem der Permeabilität von lebenden Membranen¹ wurzelt einerseits tief in der physikalischen Chemie und erstreckt sich andererseits weit in die Physiologie. Demzufolge ist auch das Problem von zwei Seiten angegriffen worden, und man kann somit die ausgeführten Untersuchungen mehr oder weniger in zwei Gruppen einteilen: Die physikalisch-chemische Gruppe, welche manchmal dazu neigt, Versuche mit Membranmodellen als maßgebend für das Geschehen im lebenden Organismus zu betrachten; die biologische Gruppe, welche mit Recht auf Permeationsvorgänge hinweist, die nicht den physikalisch-chemischen Gesetzen gehorchen, doch bisweilen unnötig festhält an „Lebenskräften“.

Die große Bedeutung des Problems für Stoffwechsel und Reizbarkeit des Organismus ist wiederholt betont worden; ich kann diesbezüglich unter anderen auf die Ausführungen von HÖBER hinweisen. Aber gerade in den letzten Jahren sind neue Ergebnisse bekannt geworden, durch die wir einen Schritt weiter gekommen sind. Zwar ist es zur Zeit noch nicht möglich, ein abschließendes Urteil über das Permeabilitätsproblem zu geben, jedoch lassen sich die erhaltenen Resultate durch Vergleich mit den Permeationserscheinungen in nichtlebenden Systemen dermaßen anordnen, daß wir einen Einblick in die tätigen Kräfte erhalten und neue Richtlinien für weitere Untersuchungen angeben können².

II. Bildung von nichtlebenden Membranen.

Eine eingehende Besprechung der Bildung und Zusammensetzung von nichtlebenden Membranen liegt nicht im Rahmen dieser Arbeit; ich will nur einiges Grundsätzliche streifen, welches zum guten Verständnis des Ganzen notwendig ist.

Eine Membran — eine Grenze zwischen zwei Phasen, die sich in ihrer Zusammensetzung quantitativ oder qualitativ von diesen Phasen unterscheidet — kann in verschiedenen Medien auf verschiedene Weise gebildet werden. In der einfachsten Form treffen wir die Membran als elektrische Doppelschicht, welche nach dem Prinzip von LANGMUIR und

¹ Obgleich man eigentlich nicht von einer „lebenden“ Zellmembran sprechen kann, da nur die biologische Einheit (die Zelle), von der die Membran einen Bestandteil bildet, lebt, will ich hier doch der Kürze halber die Bezeichnung „lebende“ Membranen für Plasmahäute und aus lebenden Zellen aufgebaute Membranen beibehalten. Andere Membranen nenne ich „nichtlebend“.

² Herrn Dr. BOELMAN danke ich herzlich für die wertvollen kritischen Bemerkungen beim Durchlesen des Manuskriptes. Herrn Prof. HUBER bin ich zu großem Danke verpflichtet für die Korrektur der deutschen Abfassung der Arbeit.

HARKINS (GIBBS u. THOMSON) durch Kondensation und Anordnung von Teilchen an einer Phasengrenze entsteht.

Solche Grenzschichten dürfen wir schon als Membranen bezeichnen; denn es ist möglich, daß sie auf Teilchen, die von der einen in die andere Phase übergehen wollen, eine gewisse (z. B. abstoßende oder anziehende) Wirkung ausüben. Jedoch ist die Wirkung solcher Membranen, auch wenn sie aus mehreren Molekülschichten bestehen, ohne Zweifel noch sehr gering; sie sind noch vollkommen in dynamischem Gleichgewicht mit dem Medium und werden durch kleine Schwankungen in der Zusammensetzung der Phasen leicht zerstört.

Wenn eine Anhäufung von Teilchen stattfindet, die in der Phasengrenze nicht nur adsorbiert, sondern auch dermaßen angeordnet werden, daß eine neue Struktur entsteht, so ist die Stabilität der Grenzgebilde schon größer. Dergleichen Membranen können z. B. an der Grenze von kolloidalen Systemen auftreten. Die an der Oberfläche zusammengepackten A- und Submikronen werden nämlich manchmal so eng zusammengedrängt, daß die intramolekulären Kräfte aktiv werden. Demzufolge ordnen die Teilchen sich zu einer neuen Struktur (durch Polymerisation, Koagulation usw.) und es entstehen Oberflächenhäutchen, welche nicht ohne weiteres wieder im selben Medium löslich sind (RAMSDEN). Hydrophile Sole zeigen öfters solche sich im Gelzustand befindenden Oberflächenhäutchen. Bekannte Beispiele sind die Häutchen, welche sich an der Oberfläche von Eiweißsolen bilden. Auch die Hapto-genmembranen (Eiweißmembranen, welche sich in einer Emulsion um Öltröpfen bei Anwesenheit von Proteinen bilden) gehören hierzu; sie entstehen nach ASHERSON (zitiert bei HATSCHEK) immer bei Kontakt von Albuminen und Ölen. Andere Beispiele sind die Eiweißmembranen um den Kohlenwasserstofftröpfchen in der Latexflüssigkeit; diese wurden sogar von FREUNDLICH und HAUSER isoliert.

Es ist klar, daß diese Membranen, auch wenn man annimmt, daß sie qualitativ noch aus denselben Substanzen bestehen wie das Medium, schon eine größere Stabilität besitzen als einfache Doppelschichten; denn es existiert schon eine feste Grundlage, die nicht mehr direkt durch kleine Milieuschwankungen zerstört wird. Zwar kann eine solche kolloidale Membran durch Ionenwirkung verstärkt, geschwächt oder gelöst werden¹, dazu sind aber gröbere Milieuänderungen notwendig als zur Zerstörung der einfachen Doppelschicht.

Andere stabile Membranen sind die Niederschlagsmembranen. Diese entstehen an Phasengrenzen, wenn Teilchen aus beiden Phasen zusammentreffen und eine neue, unlösliche Substanz bilden. Wir erhalten auf diese Weise Membranen, die sich auch qualitativ von der Umgebung unterscheiden, da sie aus einer neuen Molekülart bestehen. Hierzu ge-

¹ Hapto-genmembranen sind z. B. in Kochsalz löslich (SEIFRIZ 230).

hören z. B. die Ferrozyankupfermembranen, die sich an der Grenze zwischen einer Flüssigkeit mit CUPRI-Ionen und einer Flüssigkeit mit Ferrozyankali bilden; das entstandene Ferrozyankupfer koaguliert augenblicklich als Gel. Sie wurden schon von TRAUBE hergestellt.

Selbstverständlich können diese festen Membranen wieder Teilchen aus der Flüssigkeit adsorbieren. Wir erhalten so ein ziemlich stabiles Gerüst, das nur durch relativ grobe Milieuänderungen vernichtet werden kann; und daran bildet sich durch Adsorption wieder ein labiler Teil, der vollständig vom Medium abhängig ist.

III. Zusammensetzung von nichtlebenden Membranen.

Die nichtlebenden Membranen dürfen im allgemeinen als Gele aufgefaßt werden. Die Mizellen, manchmal durch Polymerisation von A- und Submikronen entstanden, liegen in der Membran aneinandergereiht (siehe z. B. SPIERER) und bilden oft wieder bestimmte Strukturen (z. B. Fibrillen). Sie bilden aber keine in allen Punkten zusammenhängende Masse, sondern lassen intermizellare Räume offen. Diese Räume, welche mit dem ursprünglichen Dispersionsmittel gefüllt sind, stehen miteinander in Verbindung und bilden ultramikroskopische¹ Kanälchen durch das Gel hindurch. Die Membranen besitzen also einen porösen Bau; das geht auch aus der Tatsache hervor, daß Stoffe, welche in der Membransubstanz nicht löslich sind, doch hindurchgehen können (siehe S. 299 ff.). Diese Stoffe wandern durch die intermizellaren Kanälchen.

Als labilen Bestandteil dieser porösen Systeme findet man an erster Stelle Quellungswasser. Hydrophile Kolloide enthalten, wie bekannt, große Mengen Quellungswasser; dieses befindet sich in den Kanälchen an den Mizelloberflächen und wahrscheinlich auch in den Mizellen selbst zwischen den Atomgruppen. Von diesem Wasser ist mindestens das Porenwasser nur so locker gebunden, daß es als labiler Membranbestandteil aufzufassen ist. Außer Wasser können natürlich auch andere Stoffe adsorbiert werden; so fand z. B. MICHAELIS eine starke Adsorption von Ionen an Kollodiummembranen (siehe S. 301).

IV. Bildung von lebenden Membranen.

Im lebenden System gibt es viele Phasengrenzen, welche für die Bildung von Membranen in Betracht kommen: die Grenze Zellplasma — Medium, Kern — Plasma usw. Es ergibt sich die Frage, ob da wirklich Membranen von einigermaßen stabiler Natur gebildet werden. Nehmen wir als Beispiel die Phasengrenze Plasma-Medium: Sowohl aus theoretischen Überlegungen, wie auch aus experimentellen Ergebnissen läßt

¹ TINKER (249) berechnete z. B. für Ferrozyankupfermembranen einen Porendurchmesser von ungefähr 10 μ .

sich schließen, daß sich dort wirklich eine relativ stabile Membran ausbildet. Die *theoretischen Argumente* wurden schon bei der Bildung von nichtlebenden Membranen genannt: Nach GIBBS, THOMSON, LANGMUIR und HARKINS werden aus Innen- und Außenmedium diejenigen Stoffe, welche die Oberflächenspannung herabsetzen, in die Grenzschicht hineingezogen und konzentriert¹. Solche Substanzen sind im Plasma immer vorhanden (Protein, Lecithin, Cholesterin und andere adsorbierbare Substanzen). Auch im Außenmedium befinden sich öfters oberflächenaktive Teilchen. Diese werden also alle in der Grenzschicht konzentriert (HÖBER, CZAPEK und andere Forscher wiesen schon darauf hin, daß die oberflächenaktiven Proteine in die Plasmagrenzschicht hineingezogen werden müssen). Sicherlich kommt es auch zu einer Polymerisation der adsorbierten Teilchen; überdies können Ionen im Außenmedium eine Gelbildung durch Koagulation befördern. Die auf diese Weise entstandene Haut ist ein *Produkt von Zellinhalt und Außenflüssigkeit* und unterscheidet sich jedenfalls quantitativ vom Zellinneren. Ob sie auch qualitativ vom Zellinhalt verschieden ist, können wir nicht sagen; darüber ist beim lebenden Organismus noch nichts bekannt².

Auch *experimentelle Beweise* existieren für das Vorhandensein einer Zellmembran. CHAMBERS machte folgende Versuche: Wenn er eine lebende Amöbe in eine unschädliche Farbstofflösung setzte, so färbte das Tier sich nicht, weil der Farbstoff nicht eindrang. Injizierte er aber den Farbstoff ins Plasma, so zeigte sich, offenbar ohne Schädigung der Amöbe, eine schnelle Ausbreitung des Farbstoffes. Daraus kann geschlossen werden, daß die lebende Amöbe eine Grenzhaut von anderer Zusammensetzung wie das Zellinnere besitzt; diese Haut hat Membraneigenschaften, weil sie Stoffen aus der Außenflüssigkeit den Eintritt verweigern kann. SEIFRIZ führte mikrurgische Versuche an Amphibienerythrozyten aus. Er konnte um diese Blutzellen eine in manchen Fällen isolierbare Membran nachweisen und verglich diese mit den Haptogenmembranen: Nach ihm entsteht im eiweißreichen Blut um die Blutzelle eine Eiweißmembran, welche nachher Lipide aufnehmen kann. PÉTERFI (zitiert bei SEIFRIZ) wies auch an Menschenerythrozyten eine Membran nach; er konnte sie anritzen, wodurch der Inhalt herausfloß. PLOWE hat an Pflanzenzellen eine Plasmamembran beobachtet.

Theoretische Überlegungen und experimentelle Ergebnisse gestatten also den Schluß, daß *an den Phasengrenzen lebender Systeme relativ stabile*

¹ Dieses Prinzip gilt nur, wenn Plasma und Außenflüssigkeit nicht oder nur beschränkt mischbar sind. Da die neuesten Untersuchungen ergeben haben, daß das Protoplasma kaum freies Wasser enthält, so darf man es als eine Phase ansehen, welche tatsächlich nur beschränkt mit der natürlichen wässrigen Außenphase mischbar ist.

² Es ist dies natürlich sehr wohl möglich, weil sich an solchen dünnen Häutchen oft permutoide Reaktionen abspielen.

Membranen gebildet werden. An der Membranbildung arbeiten im Prinzip alle freien oberflächenaktiven Stoffe aus Innen- und Außenmedium mit. Selbstverständlich können diese lebenden Membranen durch Quellung und Adsorption auch wieder einen labilen Teil aufnehmen.

V. Zusammensetzung von lebenden Membranen.

Manchmal kann man mikroskopisch an lebenden Zellen eine periphere Schicht beobachten, die eine andere Struktur besitzt als das innere Plasma. Amöben z. B. haben ein ziemlich dickes, hyalines Ektoplasma, welches mehr einen Gelcharakter besitzt im Vergleich zu dem flüssigeren, weniger viskösen Endoplasma. In anderen Fällen, z. B. bei Darmepithelzellen, können wir eine saumartige Oberflächenschicht von anderer Struktur als das Zellinnere wahrnehmen. Es ist möglich, jedoch nicht bewiesen, daß solche periphere Plasmaschichten als Plasmahaut aufzufassen sind. In den meisten Fällen ist aber die Plasmahaut nicht wahrnehmbar, weil ihre Ausmaße im ultramikroskopischen Gebiet liegen.

Daß die Plasmahaut der lebenden Zelle mindestens teilweise aus lyophilen Kolloiden besteht, wird heutzutage nicht mehr bezweifelt (Zusammenfassung bei HÖBER). Außerdem ist es, gesehen im Lichte der Permeabilitätsversuche und im Zusammenhang mit unseren Kenntnissen der nichtlebenden Membranen, wohl sicher, daß die Plasmahaut, obgleich ihr mikroskopisch sichtbare Kanälchen fehlen, porös gebaut ist (MEYER, GICKLHORN, MOND u. HOFFMANN).

An der Zusammensetzung der Grenzmembran nehmen im Prinzip alle oberflächenaktiven Stoffe teil; sie sind aber, unter anderem durch Adsorptionsverdrängung, in sehr verschiedenen Mengen in der Membran vorhanden. Auch muß darauf geachtet werden, daß man es hier nicht mit der Phasengrenze Wasser—Luft, sondern mit der Grenze Plasma—Außenflüssigkeit (Blut, Lymphe, Darminhalt usw.) zu tun hat. Stoffen, welche an der Grenze Wasser—Luft konzentriert werden, dürfen wir nicht ohne weiteres im lebenden System Oberflächenaktivität zuschreiben. Darauf wurde bei älteren Untersuchungen (TRAUBE) bisweilen nicht geachtet.

Im lebenden System kommen als oberflächenaktive Stoffe an erster Stelle die *Lipoid*e in Betracht. Lipoiden sind in allen Zellen anwesend und werden also immer an der Membranbildung mitwirken. OVERTON kam sogar, gestützt auf seine Permeabilitätsversuche (siehe S. 311) zu der Auffassung, daß die Plasmahaut sich so verhält, als ob sie aus einer lipoiden Schicht bestünde; er nahm daher auch an, daß sie tatsächlich reich an Lecithin und Cholesterin ist. HANSTEEN-CRANNER versuchte die Bestandteile der Plasmahaut durch Auslaugen festzustellen; er wies

nach, daß sie viele Lipoide enthält. Auch CHAMBERS kam zu dem Schluß, daß die Zellgrenze verschiedene Phosphatide enthalten muß.

Daneben werden *Proteine* in der Grenzschicht konzentriert. OSTERHOUT vermutet sogar, daß die Plasmahaut eine reine Eiweißmembran ist. MOND glaubt, daß die Erythrozytenmembran wahrscheinlich Globin enthält; er beobachtete nämlich bei experimenteller Umladung der Erythrozyten, daß ihr isoelektrischer Punkt mit dem von Globin übereinstimmt.

Viele andere Forscher haben sich über die Zusammensetzung der Plasmahaut ausgesprochen. So behauptete COLLANDER, daß der Unterschied in den Eigenschaften zwischen nichtlebenden Eiweißmembranen und lebender Plasmahaut so groß ist, daß man in letzterer neben Proteinen auch Lipoide annehmen muß. SEIFRIZ konnte um Amphibienerythrozyten eine Membran von 0,6—0,8 μ Dicke nachweisen. Da diese Membran eine große Elastizität zeigte und gleich wie die Haptogenmembranen in Kochsalzlösung löslich war, so nahm er an, daß sie aus einem kolloidalen, fibrillär gebauten, mit Lipoiden imprägnierten Proteingerüst besteht. Auch BECHHOLD vertritt die Ansicht, daß Erythrozytenmembranen aus mit Cholesterin und Lezithin imbibierte Proteingerüsten bestehen (vgl. auch JACOBS). Nach GELLHORN ist das Verhalten der Plasmahaut besser zu verstehen, wenn man sie sich aus Phosphatiden und Proteinen aufgebaut vorstellt. MEIGS ist der Meinung, daß die Plasmahaut aus kolloidalem Calcium- und Magnesiumsulfat bestehen kann. Nach BECHHOLD können die Lipoide in der Grenzschicht abwechselnd die disperse und die zusammenhängende Phase darstellen. CHAMBERS sagt noch von der Plasmahaut, daß sie ein labiles System mit lipoiden Eigenschaften ist, in dem Calcium anwesend sein muß. NATHANSON schließt aus den Resultaten seiner Permeabilitätsversuche, daß die Plasmahaut teilweise aus Lipoiden (und zwar aus dem hydrophoben Cholesterin) und teilweise aus Proteinen besteht. Das ist die bekannte *Mosaiktheorie*, gegen welche sich im Prinzip auch vom kolloidchemischen Standpunkt aus keine Einwände erheben lassen. Die in der Grenzschicht konzentrierten Eiweiß- und Lipoidteilchen können sich tatsächlich mosaikartig anordnen. Nach LEPESCHKIN ist aber die Auffassung einer einfachen Mosaikstruktur nicht befriedigend; man muß einen kolloidalen Komplex annehmen, nämlich ein Proteingel, in dem Lipoide dispergiert sind. Vielleicht spielen komplexe Koazervate dabei eine Rolle; denn BUNGENBERG DE JONG konnte zeigen, daß hydrophile Lezithinsole mit Proteinen komplexe Koazervate bilden; manche dieser Koazervate sind bei physiologischen Wasserstoffionen- und Salzkonzentrationen beständig. DE HAAN neigt zu der Auffassung, daß, ausgenommen vielleicht die Erythrozytenmembranen, überhaupt keine Zellmembranen mit konstanter Struktur existieren; die Zusammensetzung schwanke mit dem Medium. (Dies läßt sich natürlich für den labilen Teil der Plasmamembran sehr wohl verstehen.)

Wir können jedenfalls feststellen, daß die Plasmahaut sich in einem Gelzustand befindet, porös-mizellär gebaut ist und Lipide sowie Proteine enthält.

Der labile Teil, welcher sich an diesem stabilen Membrangerüst bildet, besteht unter anderem aus Quellungswasser und adsorbierten Ionen. Daher stammt auch die wiederholt festgestellte elektrische Ladung der lebenden Membran. WERTHEIMER, LEUTHARDT, LESSER und AMSON wiesen eine solche Ladung an der lebenden Froschhaut nach; MOND und andere Forscher stellten sie bei Erythrozyten fest. FEENSTRA nimmt zur Erklärung dieser Ladung in der Plasmahaut Punkte an, in denen Natrium, Kalium und Calcium in nichtionisierten Verbindungen vorhanden sind (hypothetisch); an diesen Punkten können dann thermodynamische Potentiale entstehen. Wir können uns aber auch vorstellen, daß die Membrankolloide durch Adsorption aus der Flüssigkeit elektrokinetische Potentialsprünge erhalten. Daß MOND die Amphibierythrozyten umladen konnte, zeigt deutlich, daß die elektrische Ladung zum leicht zerstörbaren labilen Membranteil gehört.

Zum Schluß will ich darauf hinweisen, daß, wie ich in diesem Abschnitt ausführte, *Bildung und Zusammensetzung* der lebenden Membranen sehr wohl von kolloid-chemischen Regeln abgeleitet werden können. Wir brauchen dazu keine spezifischen „Lebenskräfte“. Inwiefern die *Funktion* der lebenden Membran mit dem nichtlebenden System übereinstimmt, soll in den nächsten Abschnitten besprochen werden.

VI. Permeabilität von nicht lebenden Membranen.

Wenn eine Membran zwei Lösungen voneinander trennt und Triebkräfte existieren, die zum Teilchenaustausch Anlaß geben, so werden die Teilchen versuchen, durch die Membran nach der anderen Seite zu wandern. Von den Triebkräften selbst (Konzentrationsunterschied usw.) wird später die Rede sein. Wir nehmen vorläufig an, daß sie existieren, und wenden uns zur Beantwortung der Frage:

A. Welchen direkten Einfluß übt die Membran auf die Teilchenbewegung aus?

Die Permeation der Teilchen kann stattfinden:

- a) durch die Membranporen,
- b) durch die Membransubstanz selbst, wenn die diffundierenden Substanzen darin löslich sind.

a) Diffusion durch die Membranporen.

Arbeiten wir mit Membranen, in deren Substanz die wandernden Teilchen nicht löslich sind, so bewegen die Teilchen sich ausschließlich durch die intramizellaren Kanälchen. Viele Forscher, unter anderen

TRAUBE, BIGELOW, PFEFFER, TINKER, WALDEN, BILTZ und GURCHOT, führten solche Versuche mit Niederschlags- und Kollodiummembranen aus. Sie kamen fast alle dahin überein, daß im allgemeinen ein gewisses Verhältnis zwischen Volumen der diffundierenden Moleküle und Diffusionsgeschwindigkeit besteht. Je größer die Moleküle, desto langsamer ihre Diffusion; sind die Moleküle sehr groß, so wandern sie gar nicht durch die Membran. So entstand die Vorstellung, daß die Membranen eine *mechanische Siebwirkung* ausüben und den Molekülen, die größer sind als der Porendurchschnitt, den Durchtritt verweigern. Es zeigten sich aber später viele Ausnahmen: Moleküle, welche ihrem Durchmesser gemäß leicht diffundieren sollten, wurden manchmal gehemmt, während viel größere Teilchen glatt hindurchtraten. BILTZ bewies z. B., daß die Permeation von organischen Farbstoffen durch Kollodiummembranen sich zwar ungefähr nach der Teilchengröße anordnet (Moleküle mit mehr als 70 Atomen diffundieren bestimmt nicht), die Siebwirkung ist jedoch nicht vollständig, denn die Grenze der Membrandurchlässigkeit wird erhöht, wenn die diffundierenden Moleküle Sulfogruppen enthalten und erniedrigt, wenn sie Alizingruppen besitzen. Die Permeation wird also auch durch konstitutionelle Eigenschaften der Teilchen bestimmt.

Die Siebwirkung der Membranen wird nämlich kompliziert durch Adsorption (FREUNDLICH, KRUYT, TINKER). Die Porenwände adsorbieren fast immer eine gewisse Menge der Porenflüssigkeit (Dispersionsmittel). Wenn nun die diffundierenden Teilchen der Adsorption an der Porenwand gegenüber neutral sind (d. h. weder positiv noch negativ adsorbiert werden), so haben sie nicht den ganzen Porendurchmesser, sondern weniger Raum (wirklicher Porendurchmesser minus adsorbierte Flüssigkeitsschicht) zur Verfügung; Diffusion ist dann nur in der freien Porenflüssigkeit möglich¹. Werden die diffundierenden Teilchen negativ an den Porenwänden adsorbiert, so haben sie auch nur ein Scheinvolumen der Poren zur Verfügung (wirklicher Porendurchmesser minus Adsorptionssphäre²). Werden schließlich diffundierende Moleküle positiv an der Porenwand adsorbiert, so steht ihnen, da sie sich auch in der Adsorptionsschicht bewegen können, der wirkliche Porendurchmesser zur Verfügung.

Es ist klar, daß solche Adsorptionsvorgänge die Membransiebwirkung bedeutend beeinflussen. Reine Siebwirkung wird nur dann auftreten, wenn die Stoffe, welche durch die Membran treten, sich der Adsorption gegenüber neutral verhalten. Diese Bedingungen wurden nahezu erfüllt

¹ Die adsorbierte Flüssigkeit ist nämlich kein geeignetes Wandermedium für diese neutralen Teilchen, weil die adsorbierte Schicht in manchen Eigenschaften (z. B. Viskosität) bedeutend von der freien Porenflüssigkeit abweicht.

² Eine Membran mit großen Poren kann also die Diffusion von kleinen negativ adsorbierten Molekülen vollkommen hemmen, wenn der ganze Porenraum zur negativen Adsorptionssphäre gehört (NATHANSON, TINKER).

bei den Versuchen von COLLANDER. Er ließ durch Ferrozyankupfermembranen Nichtelektrolyte diffundieren, welche der Membran gegenüber indifferent waren. Hier ergab sich nun wirklich eine weitgehende Parallele zwischen Permeation und Molekülgröße: Die Diffusionsgeschwindigkeit verschiedener Stoffe war dieselbe wie bei freier Diffusion ohne Membran, nahm aber viel schneller ab und wurde bald gleich Null. Methylalkohol und Harnstoff diffundierten z. B. schnell; Azetamid, Äthylalkohol, Glykokoll und Azeton ziemlich schnell; Glycerin und Isopropylalkohol mäßig schnell; Äthylazetat und Isobutylalkohol ziemlich langsam; Isoamylalkohol, Glukose und Mannit fast gar nicht. Auch die Permeationsgeschwindigkeit durch speziell präparierte Kollodium- (siehe auch FUJITA) und Formolgelatinemembranen zeigte sich in erster Linie von der berechneten Molekülgröße abhängig. Der Punkt, bei dem die Permeation vollkommen gehemmt wurde, lag für jede Membranart bei einer anderen Molekülgröße. Die Diffusion von Wasser durch Ferrozyankupfermembranen zeigte eine Ausnahme; die Geschwindigkeit war höher als nach der Molekülgröße zu erwarten war. Das ist aber im Zusammenhang mit dem oben Besprochenen sehr wohl verständlich: Wasser wurde nämlich sehr gut an den Porenwänden adsorbiert und hatte demnach mehr Poren und größere Porendurchmesser zur Verfügung als die neutralen Stoffe.

Noch komplizierter werden die Verhältnisse, wenn die diffundierenden Substanzen nicht elektrisch neutral sind. Außer mechanischen Folgen der Adsorption können dann auch elektrische Erscheinungen auftreten. MICHAELIS und seine Mitarbeiter stellten in dieser Beziehung sehr wichtige Versuche an¹: Besonders präparierte (getrocknete) Kollodiummembranen zeigten sich undurchlässig für alle Anionen, auch für das Hydroxylion. Alle einwertigen Kationen gingen durch, jedoch mit verschiedener Geschwindigkeit. Das Wasserstoffion diffundierte schnell, langsamer das Kalium- und Rubidiumion, noch langsamer das Natriumion; das Lithiumion ging nur ganz langsam durch. Die Reihenfolge der Kationen war also zwar dieselbe wie bei freier Diffusion, die Unterschiede in der Geschwindigkeit aber waren größer. Zweiwertige Kationen permeierten garnicht, ebensowenig drei- und vierwertige.

MOND u. HOFFMANN imprägnierten eine Kollodiummembran mit Rhodamin B² und erhielten so ein System, welches sich gerade umgekehrt verhielt wie die Kollodiummembranen von MICHAELIS, d. h. die Rhodaminmembran war selektiv permeabel für Anionen und impermeabel für Kationen. HÖBER u. HOFFMANN stellten sogar aus Kollodium und Rhod-

¹ Methodik: Messen des Diffusionspotentials von zwei Elektrolytlösungen, welche durch die Membran getrennt sind. Vergleichung mit dem freien Diffusionspotential und Berechnung (nach NERNST) der Ionenbeweglichkeit. Daneben chemische Analysen der Lösungen.

² Ein basischer Pyroninfarbstoff.

amin enthaltendem Kolloidum ein Mosaik dar, welches zum Teil nur Kationen, zum anderen Teil nur Anionen hindurchgehen ließ.

MICHAELIS stellte weiter fest, daß die Diffusion durch Membranen, hergestellt aus Gelatine oder koaguliertem Eiweiß, einen charakteristischen Unterschied gegenüber der Permeation durch Kolloidummembranen zeigte. Die Diffusion war dort nämlich von der Wasserstoffionenkonzentration abhängig. Beim isoelektrischen Punkt dieser Membranen wurde die Diffusionsgeschwindigkeit von Kationen und Anionen nicht verändert, saure (positive) Gelatine hemmte die Kationenbewegung, alkalische (negative) Gelatine hemmte die Anionenbewegung¹.

MICHAELIS gibt seinen Versuchen folgende Deutung: Der Membraneffekt beruht im Prinzip auf einer Siebwirkung, wobei die Poren die Maschen darstellen. Dies gilt für alle Nichtelektrolyte, welche nicht an der Membran adsorbiert werden und sich nicht in der Membransubstanz lösen. Enthält die diffundierende Lösung jedoch Elektrolyte, so wird die Membran durch Ionenadsorption elektrisch geladen. Auf diese Weise wird die Kolloidummembran negativ geladen und erschwert durch Abstoßen den Durchtritt von gleichartig geladenen Ionen. Sind die Porenkanälchen sehr eng, so gehört ihr ganzes Volumen zur Wirkungssphäre der adsorbierten Ionen; gleichartig geladene Ionen können dann überhaupt nicht mehr hindurchtreten. Das ist offenbar der Fall bei den getrockneten Kolloidummembranen, wo die Anionen durch die negative Ladung der Porenwände vollkommen gehemmt werden.

Das Verhalten der Kationen wird verständlich, wenn wir der Hydratation Rechnung tragen. Betrachtet man nämlich als Durchmesser des Ions den Durchmesser des Ions selbst, vermehrt um die Dicke seines Wassermantels, so kann das Verhalten der Kationen auf eine Membransiebwirkung zurückgeführt werden. Denn je größer der Wassermantel, desto näher kommt das hydratierte Ion an die Porenwand heran; auf diese Weise entsteht durch die Reibung eine Verzögerung, welche große Unterschiede in der Diffusionsgeschwindigkeit hervorruft. Der Wassermantel der zweiwertigen Kationen ist offenbar so groß, daß die hydratierten Ionen gar nicht mehr durch die Poren hindurchgehen können. Je kleiner also der Radius von Kationen samt Wassermantel, desto schneller diffundieren sie durch die Membran.

Die Versuche von MOND u. HOFFMANN sind jetzt auch zu erklären, wenn wir die Rhodamin enthaltenden Kolloidummembranen als Membranen auffassen, welche sich durch die Hinzufügung des Rhodamins zu den MICHAELISSCHEN Kolloidummembranen spiegelbildlich verhalten.

¹ Eine hiermit zusammenhängende Erscheinung stellte BIGWOOD fest. Bei der Diffusion von Calciumchlorid in Gelatine dringen Calcium- und Chlorionen beim isoelektrischen Punkt der Gelatine äquivalent ein; bei niedrigerem p_H diffundierten die Cl-Ionen, bei höherem p_H die Ca-Ionen schneller (siehe auch BRÜHL).

Durch positive Ladung der Porenwände wird die Kationenpermeation vollständig gehemmt.

Die Eiweißmembranen sind als Membranen zu verstehen, welche je nach der Wasserstoffionenkonzentration des Mediums positiv oder negativ geladen sind. Durch die amphotere Natur dieser Membranen kann die Änderung des p_H eine Umladung hervorrufen. Sie verhalten sich also je nach dem p_H wie Kollodium oder Rhodamin, d. h. wie negative oder positive Membran. Sicherlich sind die Permeabilitätsverhältnisse dieser Membranen nicht auf die allgemein kolloidale Natur zurückzuführen; Agar z. B. verhält sich anders.

RISSE fand, daß nicht nur die amphotere Natur der Membran, sondern auch, wie zu erwarten war, die amphotere Natur der diffundierenden Teilchen die Ursache von Unterschieden in der Diffusionsgeschwindigkeit sein kann. Er stellte fest, daß die Diffusionsgeschwindigkeit von Aminosäuren durch eine Membran sich ändert, wenn die Aminosäuren durch Änderung des Säuregrades des Mediums umgeladen werden¹.

Auch *Quellung und Entquellung*² der Membran haben einen großen Einfluß auf die Porenpermeation. ANSELMINO beobachtete, daß ein stark gequollenes Gelatinegel verschiedene Stoffe schneller in sich hineindiffundieren läßt als ein Gelatinegel, das nur wenig Quellungswasser enthält (siehe auch KOCHMANN). Wir können uns leicht vorstellen, daß die durch die Quellung vergrößerten Mizellen auch größere Internizellarräume offen lassen. Auch MANEGOLD u. HOFFMANN stellten einen deutlichen Einfluß des Quellungsgrades auf die Membrandurchlässigkeit fest.

Manche Forscher (siehe BECHHOLD, NORRIS) fanden eine gesteigerte Diffusion durch Membranen, wenn sie oberflächenaktive Stoffe (Oleate, Koffein, Saponine usw.) hinzufügten. v. KUTHY hat seine Erklärung dieser Erscheinungen auf die quellungsfördernde Wirkung oberflächenaktiver Stoffe gestützt. Er beobachtete, daß ein Gelatinegel bei Anwesenheit von oberflächenaktiven Stoffen³ bedeutend stärker quillt als in reinem Wasser⁴; Farbstoffe diffundierten in mit diesen Stoffen behandelte Gelatine schneller als in Gelatine, welche in reinem Wasser gequollen war. Die Erklärung ist nach v. KUTHY diese, daß die Adsorption von ionisierten oberflächenaktiven Substanzen durch Änderung der Gelatineladung eine Quellung der Mizellen hervorruft, wodurch natürlich auch die Poren größer werden. Wir müssen jedoch noch eine andere Erklärung berücksichtigen, welche auch für nichtionisierte ober-

¹ LEUTHARDT wies auch darauf hin, daß p_H -Differenzen durch Beeinflussung der elektrischen Verhältnisse Schwankungen der Permeabilität hervorrufen können (siehe auch MOMMSEN).

² Quellung und Entquellung hängen natürlich wieder eng mit Ladungsänderungen zusammen.

³ Fettsäuren, Benzoesäure, usw.

⁴ Die Wasserstoffionenkonzentration wurde durch Pufferung konstant gehalten.

flächenaktive Substanzen gelten kann: Wenn eine Membran mit einem oberflächenaktiven Stoff imprägniert ist, so sind die Wände der Intermizellarkanälchen mit einer Schicht dieser adsorbierten Substanz bekleidet. Diffundierende Teilchen sind dann nicht von den Eigenschaften der ursprünglichen Porenwand, sondern von den Eigenschaften der adsorbierten Substanz abhängig. Die Adsorptionsverhältnisse und damit auch die Diffusionsgeschwindigkeit können dadurch weitgehend modifiziert werden¹.

Man hat weiter *Permeabilitätsänderungen nach Dehnung von Membranen* festgestellt. Außer einer Abnahme der Membrandicke findet bei dieser Behandlung auch eine gegenseitige Verschiebung der Mizellen statt; wir können daher an eine Änderung der Porengröße denken.

Auch *Lichtwirkung kann einen Einfluß auf die Permeabilität* nichtlebender Membranen ausüben. KELLER stellte eine Gelatinemembran her, die bei Belichtung eine erhöhte Permeabilität zeigte; BECKING u. GREGERSON beobachteten eine erhöhte Permeabilität durch Einwirkung von Licht auf Lezithin-Kollodiummembranen. Es ist möglich, daß die ultravioletten Strahlen Änderungen der Membranladung und vielleicht chemische Reaktionen auslösen, wodurch die Permeabilität sich ändert.

b) Diffusion durch die Membransubstanz.

Die Permeation durch intermizelläre Poren ist nicht die einzige Wandermöglichkeit von Teilchen durch eine Membran. Wir können es auch mit einer Löslichkeit der diffundierenden Stoffe in der Membransubstanz zu tun haben; die Teilchen wandern dann zwischen den Atomgruppen der Mizellen hindurch. LHERMITE war der erste, der die Durchlässigkeit einer Membran für Wasser und gelöste Stoffe mit ihrer Löslichkeit in der Membran zu begründen versuchte. Verschiedene spätere Forscher, namentlich FOURNEAU u. VULQUIN, THIEULIN, PHILLIPPSON, FREUNDLICH u. GANN, TOMITA, TRAUBE u. YUKIMURA, stellten Versuche mit Fett- und Lipoidmembranen an, z. B. Kollodiummembranen imprägniert mit Lezithin, Cholesterin, Rizinöl oder Gelatinemembranen imprägniert mit Estern von Fettsäuren. Dabei ergab sich, daß lipoidlösliche Stoffe schneller durch diese Membranen diffundierten, je nachdem sie stärker lipoidlöslich waren. COLLANDER fand, daß Phenol und Metanitrophenol bedeutend schneller durch seine Kollodiummembranen permeierten, als die Molekülgröße erwarten ließ; er führte dies auf die Löslichkeit dieser Stoffe in der Membran zurück.

Auch die Aufnahme von Quellungswasser in hydrophil-kolloidalen Systemen kann teilweise als eine Lösung aufgefaßt werden. Die Diffusion

¹ So kann man z. B. die Permeabilitätserhöhung von Kollodiummembranen durch Saponinzufügung (siehe die Besprechung bei KOFLEK) am besten auf diese Weise erklären.

von Wasser durch hydrophile Membranen kann also auch als eine Permeation durch Lösung in der Membransubstanz bezeichnet werden.

Es ist selbstverständlich, daß Porenpermeation und Permeation durch die Membransubstanz zusammen in einem System auftreten können; die Diffusionsvorgänge sind dann öfters sehr schwierig zu deuten. So dürfen wir von einer semipermeablen Membran nicht behaupten, daß die Semipermeabilität im allgemeinen durch mechanische Siebwirkung entsteht, welche die Moleküle der gelösten Stoffe zurückhält. Man muß in jedem einzelnen der Fälle untersuchen, ob man es mit einer Löslichkeit des Lösungsmittels (und Unlöslichkeit des gelösten Stoffes) in der Membran, oder wirklich mit einer Siebwirkung zu tun hat.

B. Ursachen der Permeation und Kräfte, welche dabei eine Rolle spielen.

Diffusion durch eine Membran tritt nur dann auf, wenn Triebkräfte anwesend sind, welche die Teilchen durch die Membran treiben; sonst unterbleibt natürlich jede Teilchenwanderung. Wir wollen jetzt diese Triebkräfte näher betrachten.

Wenn sich auf beiden Seiten einer Membran eine verschieden stark konzentrierte Lösung befindet, und alle anwesenden Teilchen durch die Membran hindurchtreten können, so wird, gleich wie bei freier Diffusion, eine Teilchenwanderung nach dem FICKSchen Gesetz auftreten; die diffundierende Stoffmenge ist dann proportional der Diffusionsfläche, dem Konzentrationsgefälle, sowie der Zeit, und umgekehrt proportional dem Radius der diffundierenden Teilchen. Beim Erreichen des Endzustandes ist beiderseits vollständige Konzentrationsgleichheit vorhanden. *Konzentrationsdifferenz* ist also die erste Ursache für Membrandiffusion.

Osmotischer Druck tritt bei den Diffusionsprozessen erst dann auf, wenn die diffundierenden Stoffe untereinander Unterschiede in der Wandergeschwindigkeit zeigen. Ein Einfluß auf das Endresultat ist jedoch nur in jenem Grenzfalle möglich, in dem einer der Stoffe völlig von der Membran zurückgehalten wird. Ein bekanntes Beispiel davon ist das

Donnan-Gleichgewicht. Eine eingehende Besprechung der DONNAN-Gleichgewichte möchte ich nicht geben, da die Lehrbücher der Kolloidchemie (z. B. FREUNDLICH, KRUYT) ausführliche Darstellungen dieses Themas bringen. Da das DONNAN-Gleichgewicht aber wiederholt zur Erklärung biologischer Permeabilitäterscheinungen benutzt wurde, so sind einige Worte darüber wohl angebracht. DONNAN und BAYLISS beobachteten die folgende Erscheinung: Wenn sich auf der einen Seite einer Membran ein Salz mit einem kolloidalen, nicht diffusiblen Ion und auf der anderen Seite ein frei diffusibles Salz befindet, so herrscht beim Erreichen des Endzustandes keine Konzentrationsgleichheit.

Nicht nur das kolloidale Ion, sondern auch die frei diffusiblen Ionen sind dann auf beiden Seiten der Membran in verschiedener Menge vorhanden. Diese Erscheinung wird dadurch verursacht, daß das zum kolloidalen Ion gehörende Gegenion nicht durch die Membran diffundiert, weil es sich nicht vom kolloidalen Ion losmachen kann. Demzufolge entsteht ein Zustand, bei dem auf der Seite des kolloidalen Ions mehr osmotisch aktive Teilchen anwesend sind wie auf der anderen Seite. Es herrscht also ein osmotischer Überdruck; überdies ruft die ungleiche Ionenverteilung eine Potentialdifferenz hervor. Sehr deutlich treten diese Gleichgewichte auf, wenn die Konzentration des kolloidalen Salzes hinsichtlich der Konzentration des diffusiblen Salzes groß ist. Im umgekehrten Fall übt das Kolloid nur einen geringen Einfluß aus.

Das DONNAN-Prinzip ist immer gültig, wenn — durch mechanische oder elektrische Folgen von Adsorption, durch zu großen Durchmesser oder Unlöslichkeit in der Membran — die Wanderung einer Ionenart gehemmt wird. So werden auch die von MICHAELIS untersuchten Systeme (siehe S. 301) zu einem DONNAN-Gleichgewichte Anlaß geben können. Im nächsten Abschnitt soll die Bedeutung dieses Prinzips bei biologischen Permeabilitätsfragen besprochen werden.

Diffusion durch eine Membran tritt nicht nur als Folge einer Konzentrationsdifferenz, sondern auch als Folge einer *Potentialdifferenz* auf. Herrscht beiderseits einer Membran eine Potentialdifferenz, welche zur Entstehung einer elektromotorischen Kraft Anlaß gibt, so werden die in der Flüssigkeit vorhandenen elektrisch geladenen Teilchen sich durch die Membran in der Richtung des entgegengesetzt geladenen Pols bewegen. Auf diese Weise findet ein elektrischer Transport durch die Membran statt. Ein besonderer Fall solchen elektrischen Transportes ist die

Elektro-Osmose, ein Phänomen, daß nur eine äußerliche Ähnlichkeit mit Osmose hat. Während bei der Osmose die Teilchen immer in der Richtung des Konzentrationsgefälles wandern, können die Stoffe sich bei Elektro-Osmose in umgekehrter Richtung bewegen. Nehmen wir einen einfachen Fall: eine Kapillare, in der sich eine sehr schwache Elektrolytlösung befindet. An der Phasengrenze Flüssigkeit—Kapillarwand entsteht dann, durch Austritt von Ionen aus der Wand oder Adsorption von Ionen aus der Flüssigkeit, eine elektrische Doppelschicht. Die Kapillarflüssigkeit bekommt also eine der Wand entgegengesetzte elektrische Ladung. Bringt man jetzt an einem Ende der Kapillare einen positiven, am anderen Ende einen negativen Pol an, so wird die Flüssigkeit nach dem Pole wandern, der eine ihr entgegengesetzte Ladung besitzt. Auf solche Weise entsteht, da ja das Kapillarwasser mit der Ladung mitgeschleppt wird, ein Wasserstrom in der Richtung dieses Pols. Durch Hinzufügung von Elektrolyten, die einen großen Einfluß auf die Wandladung ausüben, läßt der Flüssigkeitsstrom bald nach (ELISSAFOFF).

Die Kapillare können wir als ein Interzellularkanälchen einer porösen Membran auffassen, und die Elektro-Osmose kann dann auf folgende Weise definiert werden: Wenn zwischen beiden Seiten einer Membran eine Potentialdifferenz herrscht, welche eine elektromotorische Kraft entstehen läßt, so wird die Flüssigkeit, die sich an den Porenwänden aufgeladen hat, durch die Membran hindurch in der Richtung des Potentialgefälles wandern. Diese Wanderung kann also entgegengesetzt dem Konzentrationsgefälle verlaufen und erweckt dann den Eindruck, als wäre die Membran nur in einer Richtung für die Flüssigkeit durchlässig, so daß eine *einseitige Permeabilität* vorhanden wäre. Nachdrücklich weise ich darauf hin, daß wir uns die Membran in solchen Fällen nicht als eine Reuse vorstellen dürfen, welche nur einen einseitigen Zulaß gestattet; die einseitige Permeabilität wird ausschließlich durch die elektromotorische Kraft veranlaßt. Schalten wir diese aus, so können die Stoffe wieder in beiden Richtungen durch die Membran treten.

Eine Erscheinung, die vielleicht mit der Elektro-Osmose in Zusammenhang gebracht werden kann, ist die

Abnormale oder negative Osmose. Man hat wiederholt festgestellt, daß durch eine zwischen zwei verschiedenen konzentrierten Lösungen angebrachte Dialysemembran manchmal Wasser von der starken nach der schwachen Lösung permeiert und hat sich bemüht, für dieses Phänomen eine Erklärung zu finden. FREUNDLICH und KRUYT weisen darauf hin, daß Membran- und Diffusionspotentiale vielleicht Kreisströme veranlassen können, die in der einen Richtung durch die Poren, in der anderen durch die Membransubstanz verlaufen¹. Dergleichen Ströme wären dann imstande, elektro-osmotische Wasserbewegungen auszulösen. Auf den Endzustand hat diese negative Osmose jedoch keinen Einfluß, denn die Potentialdifferenzen (und also auch die elektromotorische Kraft) werden bei fortgesetzter Diffusion allmählich verschwinden. Eine Beeinflussung des Gleichgewichtes ist nur möglich, wenn die Potentialdifferenz nicht temporär ist, sondern erhalten bleibt. Um nun aber bei negativer Osmose die Potentialdifferenz handhaben zu können, müssen wir dem System Energie zuführen. Als Folge der Potentialdifferenz (d. h. als Folge der elektromotorischen Kraft) kann dann eine ständige Elektro-Osmose und somit eine permanente Konzentrationsdifferenz erhalten bleiben. STARY zeigte sogar, daß elektro-osmotisch strömendes Wasser neutrale und entgegengesetzt geladene Stoffe (Kochsalz, Glukose) mitreißt.

SCHREINEMAKERS und seine Schüler haben eingehende Berechnungen und Versuche über die abnormale Osmose angestellt. Sie kommen zu dem Schlusse, daß man von einer Abnormalität garnicht sprechen kann; denn speziell bei Flüssigkeiten mit mehreren gelösten Komponenten sind

¹ Dabei muß man auch annehmen, daß die Membransubstanz kein Isolator ist.

für die Richtung der Teilchenwanderung grundsätzlich viele Möglichkeiten gegeben, wobei auch die Zusammensetzung der Membran eine große Rolle spielt.

Eine dritte Ursache von Membrandiffusion, die auch biologisch wichtig ist, ist der

Unterschied im hydrostatischen Druck. Befindet sich beiderseits einer Membran eine Flüssigkeit, so wird diese, wenn wir auf einer Seite einen mechanischen Druck ausüben, durch die Membran zur anderen Seite fließen. Flüssigkeitsbewegung durch eine Membran kann also nicht nur als Folge einer Konzentrations- oder Potentialdifferenz, sondern auch als Folge einer Druckdifferenz auftreten. Dabei übt, wenn gelöste oder suspendierte Teilchen zurückgehalten werden, die Membran eine Siebwirkung aus (*Filtration*). So kann die Druckdifferenz eine Konzentrationsdifferenz verursachen. Die Druckdifferenz kann aber auch Ursache einer Potentialdifferenz sein; denn, wenn die Porenwände der Membran eine elektrische Ladung besitzen, wird die durchwandernde Flüssigkeit sich entgegengesetzt laden. Die durch die Membran gepreßte Flüssigkeit zeigt dann der noch nicht durchgetretenen Flüssigkeit gegenüber eine elektrische Ladung und es besteht somit eine Potentialdifferenz. Diese ist nun das sogenannte *Strömungspotential*, ein Spiegelbild der Elektro-Osmose. Es bleibt erhalten, solange wir durch Ausüben von mechanischem Druck (also durch Energiezufuhr) Flüssigkeit durch die Membran pressen.

Im Vorstehenden haben wir drei Ursachen der Membrandiffusion besprochen: Konzentrationsdifferenz, Potentialdifferenz (elektromotorische Kraft) und Druckdifferenz. Im nichtlebenden System, welches einem Minimum freier Energie zustrebt, treten diese Faktoren nur temporär auf; sie können bei Anwesenheit einer für alle Teilchen permeablen Membran nur erhalten bleiben, wenn man dem System Energie zuführt. Im nächsten Abschnitt soll gezeigt werden, daß diese Kräfte auch bei der Permeabilität von lebenden Systemen eine große Rolle spielen.

Durch Zusammenwirken von Diffusionstriebkräften und einer komplizierten Membrandurchlässigkeit können die Permeationsvorgänge im nichtlebenden System äußerst verwickelt werden. Ein Beispiel eines solchen sehr komplizierten Systems gibt der von MACDOUGAL u. MORAVEK angestellte Versuch. Diese Forscher setzten eine Zelle zusammen, deren Wand aus einer mit Agar und Lipoid bekleideten Membran bestand. Die Permeation verschiedener Stoffe durch diese Membran wurde durch Zugabe von Kalium- oder Natriumsalzen beschleunigt und durch Zugabe von Calcium verzögert. Auch bei p_H -Änderungen des Außenmediums änderte sich die Permeabilität. Außerdem konnte diese Zelle, unabhängig vom osmotischen Teilchenaustausch, ihren Säuregrad mehr oder weniger konstant erhalten.

VII. Die Permeabilität von lebenden Membranen.

Es soll nun versucht werden, die besprochenen Ergebnisse in einen Zusammenhang mit der Permeabilität von lebenden Membranen zu bringen.

Zuerst möchte ich darauf hinweisen, daß wir beim Studium der Permeabilität von lebenden Systemen verschiedenartige Gebilde mit dem Namen „lebende Membran“ belegen. Untersuchen wir die Permeation in die einzelnen Zellen, so wird tatsächlich nur die Plasmagrenzschicht als Membran aufgefaßt. Arbeiten wir dagegen mit Membranen wie Darmwand, Peritoneum oder Haut, welche aus Zellen aufgebaut sind, so versteht man unter Permeation oft: Eindringen in die Zelle, Durchdringen des Zytoplasmas, Austreten auf der anderen Seite¹. In diesem Falle ist die Membran viel mehr als eine Plasmahaut, sie besteht dann aus vorderer Plasmahaut, Zellinhalt und hinterer Plasmahaut².

Bei der Untersuchung der Permeabilitäterscheinungen stehen uns verschiedene Methoden zur Verfügung³. Manche derselben sind nicht einwandfrei. So hat z. B. die von JANSE, KLEBS und DE VRIES eingeführte, speziell bei Pflanzengeweben viel benutzte *plasmolytische Methode* den Nachteil, daß man nicht sicher ist, ob die Plasmolyse wirklich einen harmlosen Vorgang darstellt (siehe z. B. ALBACH); denn die Plasmodesmen, mit denen die Zellen untereinander zusammenhängen, werden bei der Plasmakontraktion oft zerrissen; wir wissen nicht, ob wir es dann noch mit normalen Zellen zu tun haben⁴. Auch wurde bei Anwendung dieser Methode oft nicht damit gerechnet, daß die eindringenden Stoffe manchmal nicht physiologisch sind und pathologische Erscheinungen hervorrufen können.

Auch gegen die viel benutzte *Vitalfärbungsmethode* sind Einwände erhoben worden. Bei dieser Methode wird bekanntlich die Permeation von Farbstoffen gemessen an der Färbung des Zellinhaltes. Die Stärke der Färbung des Zellkörpers scheint aber nicht immer direkt und ausschließlich von der Geschwindigkeit des Farbstoffeintrittes durch die Plasmamembran abhängig zu sein. Über die Frage, wie die Farbstoffansammlung in der Zelle vor sich geht, und wie sie mit dem Farbstoffeintritt zusammenhängt, herrscht nämlich noch keine Übereinstimmung⁵.

¹ JORDAN wies schon darauf hin, daß wir der Permeation in zwei Formen, als intrazelluläre Erscheinung und als Durchlaß durch ein Epithel, begegnen.

² Abgesehen noch von Bindegewebsschichten usw.

³ Eingehende Behandlung der Permeabilitätsmethoden siehe HÖBER; an dieser Stelle will ich nur einige wichtige Punkte angeben.

⁴ Diese Schwierigkeit ist zu vermeiden, wenn man mit einfacher gebauten Organismen (Bakterien, Algen usw.) arbeitet.

⁵ Über die Farbstoffspeicherung besteht eine sehr große Anzahl von Untersuchungen, deren Besprechung zu weit führen würde. Man siehe z. B. v. MÖLLENDORFF, HIRSCH, JORDAN u. HIRSCH, HÖBER, WALLBACH.

Verschiedene Forscher stellten fest, daß oft eine Verarbeitung der eingedrungenen Stoffe stattfindet, wodurch z. B. ihr Aggregationszustand sowie ihre chemische Zusammensetzung abgeändert werden kann. HIRSCH faßte diese Erscheinungen unter dem Begriff „intraplastische Verarbeitung“ zusammen. Außerdem sind in den letzten Jahren Untersuchungen ausgeführt worden, welche tatsächlich zeigen, daß die Speichergeschwindigkeit oft nicht mit der Eintrittsgeschwindigkeit parallel läuft (GICKLHORN, GICKLHORN u. DEJDAR, RUHLAND u. HOFFMANN, KEDROWSKY). WALLBACH konnte sogar die Speicherung von Tuschesuspensionen in Säugetiergeweben ohne Änderung der Eintrittsgeschwindigkeit (beobachtet an der zuerst auftretenden Diffusfärbung) beeinflussen. Nicht nur langsam permeierende Stoffe werden manchmal so stark durch das Plasma konzentriert, daß ziemlich bald eine Färbung des Zellinhaltes zu beobachten ist, sondern auch leicht eindringende Stoffe verlassen die Zelle ebenso leicht wieder, wenn das Plasma sie nicht festhalten kann (siehe auch DE HAAN und NAGEL). RUHLAND, HOFFMANN und GICKLHORN meinen sogar, daß Methoden, welche die Permeabilität der Plasmahaut aus der Farbstoffspeicherung in der Zelle ableiten, keinen Wert haben. Diese Auffassung geht wohl zu weit; wir werden später sehen, daß in manchen Fällen sicherlich ein gewisses Verhältnis zwischen Permeabilität und Speicherung besteht. Jedoch dürfen wir nicht mit GELLHORN die Vitalfärbung als eine „direkte“ Methode des Permeabilitätsstudiums auffassen.

Die Farbstoffe, welche zur Vitalfärbung benutzt werden, sind überdies öfters Indikatoren. Sie können also gelegentlich in der Zelle unsichtbar werden und zu Fehlschlüssen Anlaß geben (HERTER und NAGEL). Auch dürfen wir nicht den dem lebenden Gewebe einzuverleibenden Stoffen immer dieselben Eigenschaften wie *in vitro* zusprechen; Teilchengröße und elektrische Ladung der meistens semikolloidalen Farbstoffe wechseln mit Konzentration, Temperatur und Elektrolytgehalt der Flüssigkeit. Besonders in Versuchen, bei welchen die Farbstoffe sich mit Blut, Darminhalt oder ähnlichen Flüssigkeiten mischen, muß dies in Betracht gezogen werden (BENNHOLD, DE HAAN, HIRSCH, GICKLHORN). Manchmal werden auch aus der Permeation von Farbstoffen Schlüsse über die Permeation von anderen Stoffen (Salzen, Wasser usw.) gezogen. Es ist aber sehr wohl möglich, daß die letztgenannten Stoffe sich ganz anders verhalten, denn die Permeation ist in hohem Maße von den Eigenschaften der benutzten Stoffe abhängig; eine Verallgemeinerung der mit einem bestimmten Stoff erhaltenen Resultate darf also nur mit größter Vorsicht geschehen.

Eine Methode, welche in gewisser Hinsicht Vorteile bietet, ist die *chemische Analyse*. Man bietet z. B. dem Gewebe eine (physiologische) Flüssigkeit von bekannter Zusammensetzung an und bestimmt nach einer gewissen Zeit die Zusammensetzung der Flüssigkeit aufs neue.

Natürlich müssen wir bei dieser Methode der Adsorption Rechnung tragen; ist diese stark, so kann ein Teil der Stoffe nicht durch Permeation *in*, sondern durch Adsorption *an* den Geweben gebunden werden¹.

Auch *Messung der Leitfähigkeit* und andere elektrische Methoden, die vielfach durch amerikanische Forscher angewandt werden (z. B. OSTERHOUT), bieten gewisse Vorteile.

Obwohl manche Permeabilitätsmethoden nicht ganz zuverlässig sind, ist man doch manchmal auf sie angewiesen; die Lage der lebenden Membranen läßt die Anwendung von genauen Methoden nicht immer zu.

Gleichwie bei der Permeabilität von nichtlebenden Membranen können wir auch die Permeation in lebenden Systemen in zwei Teilprobleme zerlegen, und zwar, welchen direkten Einfluß übt die Membran auf die Teilchenbewegung aus, und wie wirken die Triebkräfte auf die Permeation.

A. Direkter Einfluß der Membran auf die Teilchenbewegung.

a) Permeation durch die intakte Membran.

Die Teilchen können natürlich auf zweierlei Weise durch die intakte Membran permeieren, nämlich durch die internizellaren Poren oder durch die Membransubstanz selbst.

1. Permeation durch die Membransubstanz.

Wie durch nichtlebende Membranen können auch durch lebende Membranen Stoffe hindurchtreten, welche in der Membransubstanz löslich sind. Schon NERNST vertrat die Ansicht, daß Unterschiede der Permeationsgeschwindigkeit von Stoffen durch lebende Membranen vielleicht durch verschiedene Löslichkeit veranlaßt werden können. Daraus entwickelte OVERTON seine klassischen Permeabilitätsuntersuchungen; es entstand die *Lipoidtheorie*. OVERTON stellte fest, daß es eine Anzahl von Stoffen gibt, die immer in die lebende Zelle eindringen. Lipoidlöslichkeit ist ein gemeinschaftliches Kennzeichen dieser Stoffe. Je lipoidlöslicher sie sind, desto schneller dringen sie ein. Einwertige Alkohole, Halogenkohlenwasserstoffe, Urethane, Aldehyde, Ketone sowie viele schwache organische Säuren und Basen dringen z. B. schnell in die Zelle ein; zweiwertige Alkohole schon weniger schnell; langsamer dreiwertige Alkohole (Glyzerin); noch langsamer Ureum und Thio-Ureum; Erythrit (vierwertiger Alkohol) sehr langsam; sechswertige Alkohole, Hexosen, Aminosäuren und Disaccharide permeieren eigent-

¹ Beim Arbeiten mit einer zwischen zwei Lösungen angebrachten Membran (Darm, Haut) können wir dieser Komplikation durch Analysen der Innen- und Außenflüssigkeit entgehen.

lich gar nicht. Von den anorganischen nicht- oder wenig dissoziierten Stoffen dringen Kohlendioxyd, Ammoniak, Wasserstoffsperoxyd und Borsäure leicht in die Zelle ein. Basische Farbstoffe, welche fast alle lipoidlöslich sind, dringen ebenfalls leicht ein. Nichtlipoidlösliche Stoffe (z. B. viele anorganische Salze) können nach OVERTON nicht durch die Plasmahaut permeieren; die Zelle verhält sich nach ihm, als ob sie von einer lipoiden Membran umgeben wäre.

Viele Forscher haben die Gültigkeit dieser Theorie an pflanzlichen und tierischen Objekten weiter untersucht und im großen und ganzen bestätigt (siehe z. B. die neuere Untersuchung von BÄRLUND). Lipoidlösliche Stoffe dringen tatsächlich entsprechend ihrer Lipoidlöslichkeit in die lebenden Zellen ein. Allerdings sind im Laufe der Zeit Modifikationen angebracht worden. So schlug WATZADSE z. B. vor, statt Ätherlöslichkeit den Verteilungsfaktor Öl-Wasser als Maß für die Lipoidlöslichkeit anzunehmen. NIRENSTEIN führte, anknüpfend an die Vitalfärbung, eine wichtigere Abänderung ein. Er fand, daß die Vitalfärbung abhängig von Fettsäuren und fettlöslichen Basen ist. Sind diese vorhanden, so werden Farbstoffe entsprechend ihrer chemischen Affinität für diese Fettsäuren oder Basen in die Zelle aufgenommen. Diese Auffassung stützte er durch Modellversuche und konnte auf diese Weise manche scheinbare Ausnahmen der OVERTONschen Theorie erklären. Jedoch weicht, wie HÖBER bemerkt, die Auffassung von NIRENSTEIN erheblich von der OVERTONschen Theorie ab, weil er statt Lipoidlöslichkeit chemische Affinitäten wirken läßt. Die Permeation von indifferenten lipoidlöslichen Stoffen läßt sich überdies auf diese Weise nicht erklären.

Die Lipoidtheorie stimmt im allgemeinen sehr gut mit der Vorstellung, welche wir von der Zellmembran haben (Kapitel V), überein. Lipide sind, wie erwähnt, sicherlich in erheblicher Menge in der Plasmahaut vorhanden. Jedoch kann die Ansicht von OVERTON, daß die Plasmamembran nur aus Lipoiden bestehe, nicht aufrecht erhalten werden, denn auch das nichtlipoidlösliche Wasser dringt zu jeder Zeit in die Zelle ein. Das bringt uns der schon auf S. 298 erwähnten Auffassung näher, daß die Plasmahaut zum Teil aus hydrophoben Lipoiden, zum anderen Teil aus mehr hydrophilen Kolloiden besteht (NATHANSON, LEPESCHKIN). Durch eine solche Membran kann Wasser immer leicht durch Lösung in der hydrophilen Phase permeieren.

Es gibt, außer Wasser, noch eine Menge von nichtlipoidlöslichen Stoffen, welche zu jeder Zeit in die Zelle eindringen. Wir können nämlich, wenn wir Wasser beiseite lassen, die immer leicht permeierenden Stoffe in drei Gruppen zerlegen: Eine Gruppe ist lipoidlöslich, aber nichtoberflächenaktiv (z. B. manche Farbstoffe), eine große Gruppe ist lipoidlöslich und zugleich stark oberflächenaktiv (Sauerstoff, Kohlendioxyd und Ammoniak sind z. B. lipoidlöslich und werden nach BRINKMAN u. SZENT-GYÖRGYI ebenfalls an der Grenze Wasser—Äther adsorbiert).

Eine dritte Gruppe ist nichtlipoidlöslich, sondern nur oberflächenaktiv (siehe KEDROWSKY). Die Lipoidtheorie kann natürlich die Permeation der letztgenannten Gruppe nicht erklären.

J. TRAUBE hat daher versucht, die Lipoidtheorie durch eine *Adsorptionstheorie* zu ersetzen. Er wies darauf hin, daß die immer permeierenden Stoffe fast alle eine starke Oberflächenaktivität zeigen¹. Nach TRAUBE werden die Stoffe entsprechend ihrer Oberflächenaktivität an der Grenze Plasma—Außenflüssigkeit konzentriert; je stärker sie adsorbiert werden, desto größere Aussicht haben sie zum Eindringen. Verschiedene Forscher haben diese Frage weiter untersucht. Viele ihrer Resultate bestätigen die Theorie von TRAUBE (z. B. OKUNEFF, KREBS u. NACHMANSOHN), andere aber sprechen mehr für die Gültigkeit der Lipoidtheorie (z. B. BÄRLUND). Beide Theorien haben ihre Anhänger, die aber noch nicht zu einer Übereinstimmung gelangt sind. Jedoch können beide Theorien zu einer befriedigenden Erklärung miteinander verbunden werden:

Die Lipoidtheorie erklärt nicht, warum eine Anzahl nichtlipoidlöslicher, oberflächenaktiver Stoffe immer permeieren und die Adsorptionstheorie gibt keinen Aufschluß, warum eine Anzahl nichtoberflächenaktiver, lipoidlöslicher Stoffe immer permeieren. Eine Verbindung der beiden Theorien hebt diese Einwände auf: Lipoidlösliche Stoffe können durch Lösung in den Membranlipoiden in die Zelle eindringen. Sind sie außerdem auch oberflächenaktiv, so wird selbstverständlich die Adsorption an der Membran die Lösung und dadurch die Permeation beschleunigen. Die Stoffe, welche nichtlipoidlöslich, sondern nur oberflächenaktiv sind, können sich natürlich nicht in der lipoiden Membranphase lösen; dafür gibt es zwei andere Permeationsmöglichkeiten. Entweder sie permeieren in die Zelle durch Lösung in einer anderen Membranphase, oder sie wandern durch die intermizellaren Kanälchen. Da nun bei der Permeation der oberflächenaktiven, nichtlipoidlöslichen Stoffe die Siebwirkung der Membran eine Rolle spielt (siehe unten), so muß man es hier mit einer Porenpermeation zu tun haben. Die Möglichkeit einer Permeation durch Löslichkeit in der nichtlipoiden Membranphase fällt also fort.

2. Permeation durch die Membranporen.

a) Porenpermeation von oberflächenaktiven Stoffen. Der Beweis, daß oberflächenaktive, nichtlipoidlösliche Stoffe durch die Poren der Plasmahaut permeieren, wurde von SCHÖNFELDER erbracht: Die Permeation oberflächenaktiver Stoffe ordnet sich in der Hauptsache nach

¹ Im Anfang wurde diese Oberflächenaktivität an der Grenze Luft—Wasser gemessen, was natürlich nicht mit der Grenze Plasma—Außenflüssigkeit übereinzustimmen braucht. Nachher hat man diesen Einwand teilweise beseitigt durch Messung der Oberflächenaktivität an der Grenze Wasser—Öl.

ihrer Molekülgröße, die Oberflächenaktivität übt nur einen sekundären Einfluß auf diese Anordnung aus¹. Für die Permeation dieser Stoffe gilt das auf S. 300 Besprochene. Sie werden stark an den Porenwänden adsorbiert, haben also den ganzen Porendurchmesser zur Verfügung und dringen infolge ihrer Kapillaraktivität auch leicht durch die Poren in die Zelle ein. Sie können, wenn ihre Moleküle kleiner sind als der wirkliche Porendurchmesser, immer permeieren.

Man kann nun die Permeation von Stoffen, welche zu jeder Zeit leicht in die Zelle eindringen, auf folgende Weise zusammenfassen: Lipoidlösliche Stoffe permeieren in erster Linie durch Lösung in der lipoiden Membranphase; daneben können sie, besonders wenn sie auch oberflächenaktiv sind, gelegentlich auch durch die Poren dringen. Nichtlipoidlösliche, oberflächenaktive Stoffe dringen ausschließlich durch die Poren. Wasser permeiert durch Lösung in den Membranproteinen (Quellungswasser) und daneben natürlich auch durch die Poren².

β) Porenpermeation von nichtlipoidlöslichen, oberflächeninaktiven Stoffen. Die Theorien von OVERTON und TRAUBE entstanden durch den Eindruck, daß nichtlipoidlösliche, oberflächeninaktive Stoffe nicht in die Zelle permeierten. Zu diesen scheinbar nichtpermeierenden Stoffen gehören z. B. anorganische Salze, Zucker und Aminosäuren. Aber gerade diese Substanzen sind, wie HÖBER betont, für den Zellstoffwechsel unbedingt notwendig. Es ist also schon von vornherein äußerst unwahrscheinlich, daß die Zelle diesen Stoffen immer den Eintritt verweigern soll. Tatsächlich hat sich nachher herausgestellt, daß sie sehr wohl in die Zelle permeieren können. HÖFLER z. B. beobachtete eine Permeation von Zuckern; OSTERHOUT, FITTING, BROOKS, WEIXL-HOFFMANN und andere Forscher stellten fest, daß Alkalisalze mit einer wahrnehmbaren Geschwindigkeit permeieren, während Erdalkalisalze nur sehr schwer eindringen. Zwar werden die lebenden Zellen durch Lösungen von reinen Alkalisalzen meistens geschädigt, so daß diese Lösungen nicht als physiologisch zu betrachten sind (OSTERHOUT und NETTER). Es dringen aber auch oft Salzgemische mit ein- und zweiwertigen Kationen, welche die Zelle nicht schädigen, mit meßbarer Geschwindigkeit in die Zelle ein. WIERINGA beobachtete gleichfalls eine Permeation von anorganischen und organischen Salzen in Hefezellen.

Die Permeation dieser Stoffe könnte grundsätzlich auf zweierlei Weise vor sich gehen: Durch Lösung in einer nichtlipoiden Membranphase, oder durch die Poren. Die Permeation durch Lösung können

¹ HÖBER hatte früher schon kurz darauf hingewiesen, daß die Membran für oberflächenaktive Stoffe ein poröses Adsorbens sein könnte.

² KELLER vertritt die Auffassung, daß lipoidlösliche Substanzen infolge ihrer positiven elektrischen Ladung immer leicht durch die entgegengesetzt geladene Membran permeieren können. Diese Ansicht muß aber noch näher begründet werden.

wir ausschließen, da die Membran eine Siebwirkung ausübt. Die Beobachtung dieser Siebwirkung hat zur Aufstellung der

Ultrafiltertheorie Anlaß gegeben. KÜSTER fand, daß die Permeation von Säurefarbstoffen in Pflanzenzellen von ihrer Diffusionsgeschwindigkeit abhängig war. Hierauf begründete RUHLAND seine Ultrafiltertheorie der Vitalfärbung, nach welcher die Membran eine einfache Siebwirkung ausübt, so daß nur die Größe der Farbstoffteilchen über ihren Eintritt entscheidet. Obgleich diese Theorie von anderen Forschern (z. B. COLLANDER) wiederholt angegriffen wurde, so ist doch in letzter Zeit ihre Gültigkeit im großen und ganzen bestätigt worden. Es ergab sich, daß bei der Permeation durch die Darmwand die Teilchengröße primäre Bedeutung hat; denn die Permeationsgeschwindigkeit von Salzen und Zuckern ordnet sich hier nach der Diffusibilität (HÖBER). MOND u. HOFFMANN (siehe auch SCHÖNFELDER, HÖBER u. HÖBER) kommen ebenfalls zu dem Schlusse, daß die Permeation von nichtlipidlöslichen Stoffen grundsätzlich durch die Teilchengröße beherrscht wird.

Es entstehen aber leicht Komplikationen, wenn die permeierenden Stoffe elektrisch nicht neutral sind, denn gleichwie bei nichtlebenden Membranen (siehe S. 301) haben auch bei den lebenden Systemen die elektrischen Beziehungen der permeierenden Stoffe zur Membran große Bedeutung. Es stellte sich nämlich heraus, daß Ionen nur sehr schwer in die Zelle eindringen; nichtdissoziierte Moleküle viel leichter. Starke Basen und Säuren (die also vollständig dissoziiert sind) dringen sehr schwer in die lebende Zelle ein; schwache Basen und Säuren dagegen (mit vielen nichtdissoziierten Molekülen) leichter (OVERTON, NEWTON-HARVEY). Von Schwefelwasserstoff, Blausäure und Kohlensäure permeieren nur die Moleküle; ihre Ionen scheinen fast garnicht durch die Plasmamembran wandern zu können (BRINLEY). Weiter fanden RUHLAND u. HOFFMANN, daß die Permeation von Aminosäuren eine charakteristische Abweichung des Ultrafilterprinzipes zeigte, welche mit ihrer amphoteren Natur in Einklang zu bringen ist (man vergleiche die auf S. 303 besprochenen Versuche von RISSE).

Die elektrischen Verhältnisse werden, obgleich SCHÖNFELDER auch bei der Permeation von Elektrolyten eine grundsätzliche Ultrafilterwirkung beobachtete, im allgemeinen die Siebwirkung verwischen. Es treten Komplikationen auf, welche oft im Sinne der Versuche von MICHAELIS gedeutet werden können. In einem Falle wurde sogar eine vollständige Übereinstimmung zwischen lebender Plasmahaut und nichtlebendem Modell festgestellt: Erythrozyten tauschen ihre Anionen gegen Anionen in der Außenflüssigkeit aus; Kationen aber permeieren nicht durch die Blutzellmembran. Dieser Vorgang ist das Spiegelbild der Permeation durch die MICHAELISSCHE Kollodiummembran und kann mit dem Verhalten der Rhodaminmembran (MOND u. HOFFMANN, siehe S. 301) direkt verglichen werden. Da MOND nun auch die Erythrozytenmembran durch

Umladung selektiv kationenpermeabel machen konnte, ist die Übereinstimmung zwischen Ionenaustausch durch Erythrozyten- und nichtlebenden Membranen vollkommen. Das Verhalten der Blutzellmembran kann auf die elektrischen Beziehungen zwischen Membran und permeierenden Teilchen zurückgeführt werden¹.

Auch bei Muskeln fanden GELLHORN, KATZ, URANO und FAHR im allgemeinen einen solchen Ionenaustausch. Kaliumionen können aber, da sie im Muskelgewebe stark gespeichert werden, nicht am Austausch teilnehmen. Auch Froschnerven scheinen selektiv kationenpermeabel zu sein (HÖBER u. HOFFMANN). Die Plasmamembran der Alge *Valonia* ist nach HÖBER u. HOFFMANN mit einem Mosaik zu vergleichen, welches teilweise selektiv Kationen, teilweise selektiv Anionen durchläßt.

FITTING, BROOKS, SPEK, OSTERHOUT, BETHE, WARBURG, NEWTON-HARVEY, d'ANCONA, WIERINGA und viele andere Forscher (ausführliche Besprechung bei HÖBER) fanden an pflanzlichen und tierischen Objekten, daß die Permeationsgeschwindigkeit von Ionen, obgleich im allgemeinen sehr klein, sich doch nach den lyotropen Reihen anordnet². So permeieren z. B. Kaliumionen schneller als Natriumionen und Natriumionen wieder schneller als Lithiumionen. Brom-, Nitrat- und Chlorionen permeieren schneller als Chlorationen und diese wieder schneller als Sulfationen. Diese Anordnung kann einmal (gleichwie bei den Kolloidmembranen von MICHAELIS) durch die Größe des Wassermantels in Bezug auf den Porendurchmesser verursacht werden. Außerdem gibt es aber viele Anhaltspunkte für die Auffassung, daß die Ionen auch die Membranquellung abändern; denn bekanntlich geben die HOFMEISTERschen Reihen auch an, in welchem Maße Ionen die Quellung von hydrophilen Kolloiden beeinflussen. Die Ionen, welche am meisten die Quellung fördern (z. B. Kalium), dringen am schnellsten in die Zelle ein, die entquellend wirkenden Ionen (z. B. Calcium) permeieren nur sehr schwer. Man kann sich daher vorstellen, daß die Ionen durch Quellung oder Entquellung der Membran eine Vergrößerung oder Verkleinerung der Poren auslösen (siehe weiter S. 318). Die Permeationsgeschwindigkeit der Elektrolyte ist also nicht nur abhängig vom Dissoziationsgrad, Wassermantel und Ladungszeichen, sondern auch von ihrem Einfluß auf den Quellungs-zustand der Membran³.

¹ Auch GIRARD hatte schon versucht, den Anionenaustausch der Erythrozyten physikalisch-chemisch zu deuten.

² Allerdings stellt OSTERHOUT sich auf den Standpunkt, daß eigentlich immer nur Moleküle und niemals Ionen eindringen. Dies führt aber in manchen Fällen zu komplizierten und gezwungenen Vorstellungen (vgl. BROOKS). u

³ Natürlich lassen sich diese Faktoren nicht scharf trennen; die Quellung z. B. steht wieder in engem Zusammenhang mit der Ladung (siehe KRUYT en v. D. WILLIGEN).

Die Permeation von Stoffen in die lebende Zelle ist also die Resultante einer Anzahl verschiedener Faktoren. Viele Stoffe können in die Zelle eindringen, weil sie in der Membran löslich sind, andere permeieren leicht durch die Membranporen wegen ihrer großen Adsorbierbarkeit. Die Porenpermeation einer dritten Gruppe (Elektrolyte, Zucker usw.) ist auf sehr komplizierte Weise von Porendurchmesser, Teilchengröße, Ladung, Adsorption und Quellung abhängig. Dazu kommt noch, daß jedes Gewebe eine andere spezifische Permeabilität zu besitzen scheint. HÖFLER u. STIEGLER fanden z. B. verschiedene Werte für die Permeationsgeschwindigkeit von bestimmten Stoffen in verschiedenen Pflanzengeweben (siehe auch HÖFLER); auch lipoidlösliche Stoffe dringen in manche Zellarten viel schneller ein als in andere (FITTING). Wahrscheinlich haben die Plasmamembranen jedes Gewebes ihren eigenen spezifischen Porendurchmesser und Lipoidgehalt. Manche Membranen sind sogar semipermeabel, wie z. B. der Enddarm von *Astacus* (JORDAN u. LAM) und die Zellmembranen von bestimmten Süßwasserprotozoen.

Einige Permeabilitätserscheinungen lassen sich heute noch nicht mit kolloidchemischen Reaktionen begründen. So ist z. B. nicht zu verstehen, warum die Zellmembran Maltose schneller permeieren läßt als Laktose, und warum stereo-isomere Monosaccharide (mit gleicher Diffusionsgeschwindigkeit in nichtlebenden Systemen) bei der Permeation durch die Darmwand große Unterschiede in der Geschwindigkeit zeigen (VERZÁR). Vielleicht bestehen hier keine Beziehungen dieser Stoffe zu der Plasmamembran, sondern zu den Permeationstriebkräften.

3. Änderungen der Membrandurchlässigkeit.

Wir haben im vorigen Abschnitt die Membranpermeabilität für ein und denselben Stoff als konstant aufgefaßt. Das ist aber in Wirklichkeit nicht der Fall; es können temporäre Schwankungen der Permeabilität auftreten, da der Membranzustand nicht beständig ist.

Bei lipoidlöslichen und oberflächenaktiven Stoffen hat man nur selten spontane, temporäre Schwankungen der Permeationsgeschwindigkeit beobachtet (WEBER); auch experimentell ist es nur in wenigen Fällen gelungen, Änderungen hervorzurufen (HERTZ, KOSAK, HÖFLER u. WEBER, SEIFRIZ). Das geringe Material eignet sich noch nicht zu einer analytischen Bearbeitung.

Bei der Porenpermeation von oberflächeninaktiven Stoffen dagegen sind Permeabilitätsschwankungen oft festgestellt worden. Auf S. 314 wurde klargestellt, daß Salzmische von ein- und mehrwertigen Kationen oft mit einer kleinen, aber bestimmbaren Geschwindigkeit in die lebende Zelle eindringen. OSTERHOUT, NETTER und andere Forscher stellten nun weiter fest, daß die Permeationsgeschwindigkeit immer ansteigt,

wenn sie die mehrwertigen Ionen (an erster Stelle Calciumionen) aus dem Gemisch wegließen. Wenn sie umgekehrt einer Lösung mit nur einwertigen Kationen Calciumionen zugaben, so wurde die Permeationsgeschwindigkeit verringert. Diese Beobachtungen sind von vielen Seiten bestätigt und erweitert worden. So beobachtete man auch, daß Erythrozyten in einer Lösung von reinen Alkalisalzen für verschiedene Stoffe durchlässig werden. BROOKS sah nach Zugabe von Calciumchlorid eine Hemmung der Farbstoffpermeation auftreten. GELHORN beobachtete, daß Zugaben von Natrium-, Kalium-, Lithium- oder Magnesiumionen die Vitalfärbung der lebenden Zelle fördern; Strontium- und Bariumionen hatten nur geringen Einfluß, Calciumionen verzögerten die Färbung. LASCH konnte feststellen, daß Calciumsalze bedeutend schneller durch den lebenden Säugetierdarm aufgenommen werden, wenn Natriumionen vorhanden sind; Natrium- und andere einwertige Kationen erhöhen, Calciumsalze erniedrigen im allgemeinen die Permeabilität der Darmwand. WINTERSTEIN u. HIRSCHBERG beobachteten in reiner Kochsalzlösung eine erhöhte Permeabilität von Muskelmembranen. LUCKÉ u. McCUTCHEON fanden, daß die permeabilitätsvermindernde Wirkung der Kationen mit wachsender Valenz zunimmt.

Im allgemeinen kann man den Einfluß der Ionen auf die Permeabilität der lebenden Membran also wieder nach den lyotropen Reihen anordnen. Ionen, welche die Quellung der Membrankolloide fördern (Kalium, Natrium), erhöhen die Durchlässigkeit der Membran für andere Stoffe; wirken sie dagegen entquellend (wie z. B. Calcium), so zeigen sie einen deutlich hemmenden Einfluß auf die Permeabilität. Wir können diese Erscheinungen in einen engen Zusammenhang mit dem Permeabilitätsverhalten von nichtlebenden Membranen bringen (siehe FREUNDLICH, ANSELMINO, MACDOUGAL u. MORAVER): Infolge der Veränderung des Quellungszustandes der Membrankolloide wird auch die Größe der intermizellaren Räume verändert (vgl. S. 303 und 316). Ionen, welche die Quellung beeinflussen, beeinflussen daher auch die Porenpermeation von anderen Stoffen. Die Wirkung eines Salzgemisches mit ein- und mehrwertigen Kationen ist nun derartig, daß z. B. Natriumionen eine Quellung hervorrufen würden, die aber durch die Gegenwirkung der Calciumionen kompensiert wird.

Man kann also erwarten, daß die starke Quellung der Membrankolloide in reinen Alkalisalzlösungen allmählich zur Peptisation und zum Auseinanderfallen des stabilen Membrangerüsts führen muß. Tatsächlich wurde beobachtet, daß Alkalisalze die lebende Zelle oft irreversibel schädigen¹ und zum Absterben bringen (LILLIE, LOEB, OSTERHOUT, SPEK,

¹ Eine wichtige Eigenschaft der künstlichen physiologischen Lösungen ist also nicht nur die Isotonie, sondern auch die Erhaltung der Quellungsgleichgewichte der Membrankolloide.

GELLHORN, HÖBER, HANSTEEN-CRANNER, FITTING, PRAT und viele andere).

Der *Einfluß der Ionen auf die Quellung* spielt also bei den Permeabilitätsänderungen der lebenden Membran eine wichtige Rolle. Jedoch ist ihr Einfluß auf die Quellung nicht der einzige Faktor; wir müssen auch die direkten Folgen der durch Elektrolyte hervorgerufenen *Änderungen der Membranladung* in Betracht ziehen. Denn gleichwie bei nichtlebenden Systemen (siehe Kapitel VI), sind auch bei lebenden Membranen Membranladung und Permeabilitätszustand eng verbunden. Ich erinnere nur an die Versuche von MOND (S. 315), der den Ionenaustausch zwischen Erythrozyten und Medium durch Umladung der Erythrozytenmembran völlig umkehren konnte (siehe auch LEUTHARDT).

Auch *elektrische Reizung* steht selbstverständlich in enger Beziehung zur Membranladung. HÖBER u. BANUS stellten bei Spirogyra nach elektrischer Reizung eine gesteigerte Permeation für Cyanol fest (siehe auch SENN); NIINA fand ähnliches bei der Froschhaut. MITCHELL, WILSON u. STANTON beobachteten eine erhöhte Permeabilität des elektrisch gereizten Froschmuskels (siehe auch EMBDEN). Obgleich infolge des komplizierten Baues des lebenden Systems zur Zeit noch keine Möglichkeit besteht, eine vollständige Erklärung für die bei elektrischer Reizung auftretenden Membranprozesse zu geben, so darf man doch schon mit einer gewissen Sicherheit behaupten, daß Ladungs- und Quellungsänderungen der Membran dabei eine große Rolle spielen. Hierbei besteht auch sicherlich ein Zusammenhang mit der *Aktivierung von Geweben durch Nervenreizung*, wie diese normalerweise im Organismus auftritt. Denn diese Reizung hat, wie experimentell festgestellt worden ist, p_{H^+} - und Permeabilitätsänderungen zur Folge (HÖBER, GILDEMEISTER).

Permeabilitätsveränderung durch die Einwirkung von Licht ist unter anderem von LEPESCHKIN und TRÖNDLE beobachtet worden; sie stellten eine erhöhte Salzpermeation in Pflanzenzellen nach Belichtung fest. KROETZ, LEHMANN u. WELLS beschrieben eine Permeabilitätssteigerung nach Röntgenbestrahlung, BRUMMER dagegen eine Abnahme. v. HERWERDEN wies Permeationsänderungen unter dem Einfluß von ultraviolettem und gewöhnlichem Lichte nach. BROOKS beobachtete, daß gewisse Farbstoffe im Dunkeln langsam, in rotem Lichte etwas schneller, in grünem Lichte noch schneller und in ultraviolettem Lichte am schnellsten in Valonia eindringen. TSCHACHOTIN richtete einen feinen Strahl von ultraviolettem Licht auf ein Seeigeli. Als er dieses Ei darauf in eine hypotonische Salzlösung übertrug, so buchtete sich nur die bestrahlte Stelle aus; in einer hypertonen Lösung zeigte allein die bestrahlte Stelle eine Einbuchtung. Die ultraviolette Bestrahlung erzeugte also eine lokale Permeabilitätssteigerung.

Zur Erklärung der Lichtwirkung auf die lebende Membran fehlt es

nicht an Beispielen aus der physikalischen Chemie (siehe S. 304); diese Permeabilitätssteigerung ist also nicht, wie HÖBER glaubt, eine spezifische Eigenschaft des lebenden Stoffes. Wenn wir auch heutzutage, zum Teil wegen unserer geringen Kenntnisse von der Lichtwirkung auf Kolloide, noch kein abschließendes Urteil geben dürfen, so werden doch Änderungen des elektrischen Membranzustandes mit großer Wahrscheinlichkeit dabei mitwirken.

Es ist sehr gut zu begreifen, daß *Änderungen der Temperatur* Permeabilitätsschwankungen auslösen können (WINTERSTEIN u. HIRSCHBERG, v. RYSELBERGHE, MASING, WIECHMANN, COLLANDER); denn die Temperatur hat selbstverständlich einen großen Einfluß auf alle Adsorptions-, Quellungs- und Peptisationsprozesse in der Membran.

Auch *Dehnung der lebenden Membran* kann eine Permeabilitätsänderung hervorrufen; KROGH stellte das bei der Wand der Blutkapillaren fest¹. Durch Dehnung kann, wie bei nichtlebenden Systemen (siehe S. 304), eine Abnahme der Dicke und eine Porenvergrößerung stattfinden. Vielleicht ist dies auch bei der Membran der Darmzotten (HIRSCH) der Fall, welche bei den Pumpbewegungen ihr Volumen sehr stark ändern (siehe S. 339).

Schwerer mit den Eigenschaften von nichtlebenden Systemen in Einklang zu bringen ist der von OSTERHOUT festgestellte Befund, daß *mechanische Reize* (Stoß, Druck) eine Permeabilitätserhöhung der lebenden Membran auslösen können (siehe auch IRWIN, BLACKMANN u. PAINE). Vielleicht werden wir zukünftig an die Thixotropie anknüpfen können; PÉTERFI u. YAMAHA beobachteten nämlich nach Berührung von Nitella mit einer stumpfen Mikronadel eine lokale, temporäre Gelatinierung des Plasmas.

Es gibt noch mehr Permeabilitätsänderungen, deren Natur, obgleich physikalisch-chemische Prozesse wohl sicher dabei mitwirken, heute noch nicht geklärt ist.

So haben z. B. HERTZ und KEDROWSKY gezeigt, daß Säurefarbstoffe besser in Opalina eindringen, wenn Eiweiß in der Außenflüssigkeit vorhanden ist; die Farbstoffe werden offenbar an Eiweiß gebunden (DE HAAN, WALLBACH, KELLER, KEDROWSKY) und nur gekuppelt an Eiweißteilchen in die Zelle aufgenommen. Die Farbstoffe scheinen manche charakteristische Eigenschaften nach ihrer Adsorption an den Eiweißteilchen zu verlieren; das Eiweißteilchen plus adsorbiertem Farbstoff

¹ LANDIS hat dies später bestritten.

verhält sich wie reines Eiweiß. Damit wird also diese Farbstoffpermeation eine Frage der Eiweißpermeation¹.

GELLHORN und WALLBACH beobachteten eine Permeabilitätsänderung verschiedener tierischer Gewebe nach Zugabe von Adrenalin, Thyroxin, Insulin, Pilocarpin, Atropin usw. Auch hier läßt sich noch nicht beurteilen, welche physikalisch-chemischen Kräfte mitwirken; vielleicht haben wir es mit einer Ladungsänderung der Plasmamembran nach Adsorption dieser organischen Elektrolyte zu tun. Sehr schwierig wird eine Erklärung auch dadurch, daß verschiedene der beigegebenen Substanzen ohne Zweifel nicht nur den Membranzustand, sondern auch den Zellstoffwechsel (und somit die Triebkräfte der Permeation) beeinflussen².

Noch schwieriger kolloid-chemisch zu deuten sind die *funktionellen temporären Permeabilitätserhöhungen*, welche z. B. spontan bei Echinodermeneiern nach Befruchtung und während der Teilung auftreten (NEWTON-HARVEY, HERLANT, MCCLENDON, STEWART). Während man bei der Permeabilitätssteigerung durch Ionen, elektrische Reizung, Lichtwirkung, Wärme usw. die von außen zugeführte Energie als direkte Ursache der Permeabilitätsänderungen ansehen könnte, muß dagegen bei diesen funktionellen Steigerungen angenommen werden, daß die Stoffwechselprozesse in der Zelle die benötigte Energie liefern.

Andere funktionelle Permeabilitätsänderungen, für die die Zelle offenbar selbst Energie liefert, finden wir bei bestimmten Süßwasserprotozoen. Wenn diese Tiere Nahrung aufnehmen wollen, so muß die Semipermeabilität ihrer Plasmahaut zeitweilig aufgehoben werden.

Die funktionellen Permeabilitätsschwankungen, welche mit den Jahreszeiten parallel gehen (MOND u. HOFFMANN, KRASSINSKY, BECK), hängen sehr wahrscheinlich mit den Umweltschwankungen (also Licht, Temperatur usw.) zusammen.

Es sollen jetzt noch kurz die *Permeabilitätsänderungen*, welche *durch die Wirkung oberflächenaktiver Stoffe* entstehen, besprochen werden. Auf S. 303 wurde ausgeführt, daß die z. B. von NORRIS und v. KUTHY nach Zugabe von oberflächenaktiven Stoffen an nichtlebenden Membranen festgestellten Permeabilitätsänderungen im Zusammenhang mit der Membranquellung stehen. Man hat auch bei lebenden Systemen solche Permeabilitätsänderungen beobachtet. LASCH wies bei Zugabe von nicht-toxischen Mengen Saponin eine erhöhte Permeabilität der Darmwand

¹ Die Erklärung von KEDROWSKY, der eine wiederholte Umladung der Farbstoffe durch Plasmahaut und Umgebungsproteine annimmt, erscheint mir gezwungen.

² Diese Schwierigkeit besteht eigentlich schon bei der Wirkung von Licht, Wärme, Elektrizität usw. auf die Permeabilität.

für Calciumchlorid nach (siehe auch LASCH u. BRÜGEL, KOFLER u. KAUREK, BERGER u. TROPPER); WINTERSTEIN u. HIRSCHBERG fanden eine Verminderung der Muskelpermeabilität nach Zugabe von geringen Mengen narkotisch wirkender Stoffe. HÖFLER u. WEBER stellten nach Ätherzufuhr, BOAS nach Saponinzufuhr eine Permeabilitätsänderung an Pflanzenzellen fest. HERTZ konnte zeigen, daß Säurefarbstoffe, welche in normalen Verhältnissen durch die Plasmahaut von *Opalina* permeieren, nach Zugabe von Urethan nicht eindringen (siehe weiter COLLANDER und JACOBI).

Verschiedene Forscher weisen also einen Einfluß von oberflächenaktiven Stoffen auf die Permeabilität der lebenden Membran nach. Es liegt auf der Hand, diese Wirkung, gleichwie bei nichtlebenden Membranen, auf Ladungs-, Quellungs- und Adsorptionsänderungen der Membran zurückzuführen.

Auf diese Weise kann auch die Narkose verständlich gemacht werden: Zuerst bedingen die narkotisch wirkenden oberflächenaktiven Stoffe eine Quellung der Membran, also eine Porenvergrößerung und somit erhöhte Permeabilität (Exzitationsstadium), sodann tritt (nach HÖBER und MEYER) durch Verstopfung der Poren eine Herabsetzung der Permeabilität auf (die eigentliche Narkose) und zum Schluß ein Verfall der Plasmahaut durch Lösung der lipoiden Membranphase (Degeneration und Tod)¹.

Auch *beim Tode der Zelle* wird die Permeabilität stark verändert. Mit dem Absterben fällt, soweit uns bekannt, ein Größerwerden der Struktur zusammen; durch Koagulationsprozesse, Freiwerden von Quellungswasser usw. verschwinden zum Teil die Eigenschaften der lebenden Membran und werden demzufolge die Permeabilitätsverhältnisse einfacher. Bei nichtlebenden Systemen finden wir dieses Prinzip wieder; Vereinfachung der Struktur durch Ausflockung usw. kann die Eigenschaften des nichtlebenden Systems völlig abändern.

Im Vorstehenden ist besprochen, wie Ionen durch Beeinflussung von Quellung und elektrischer Ladung der Plasmahaut Permeabilitätsschwankungen hervorrufen können. Auch Änderung der Wasserstoffionenkonzentration, elektrische Reizung und Lichtwirkung haben großen Einfluß auf Ladung und Quellung der Membran und deshalb auch auf die Permeabilität. Mechanische Reize, Membrandehnung, sowie Temperaturänderungen können ebenfalls die Permeabilität beeinflussen. Auch oberflächenaktive Stoffe zeigen einen Einfluß auf Quellung, La-

¹ Natürlich sind so nicht alle Narkoseerscheinungen zu erklären, dazu muß man mindestens auch die Adsorptionsverdrängung von lebenswichtigen Stoffen im Zellinnern in Betracht ziehen. Für die verschiedenen Theorien der Narkose im Zusammenhang mit Lipoidlöslichkeit und Adsorbierbarkeit vergleiche man z. B. WINTERSTEIN und MEYER.

dung und Adsorptionsverhältnisse und somit auf die Permeabilität der Plasmahaut.

Zum Teil können wir diese Erscheinungen weitgehend mit Versuchen an nichtlebenden Membranen in Übereinstimmung bringen, zum Teil kann der Zusammenhang mit physikalisch-chemischen Systemen nur angedeutet werden. Bei manchen funktionellen Permeabilitätsschwankungen endlich müssen wir annehmen, daß die Zelle selbst die zur Änderung der Membranpermeabilität notwendige Arbeit leistet. Für diese letztgenannten Fälle muß vorläufig noch der von HÖBER eingeführte Begriff „physiologische Permeabilität“ beibehalten werden.

b) Permeation durch die temporär deformierte Membran (Phagozytose).

Die Permeation durch die intakte Membran kann sich, wie erwähnt, auf zweierlei Weise entfalten: Durch Auflösung in der Membran oder durch Poren. Beim lebenden System gibt es aber noch eine dritte Möglichkeit. Manche Gewebe sind nämlich imstande, mikroskopisch wahrnehmbare Partikel (Kohleteilchen, Bakterien, Erythrozyten usw.) aufzunehmen. Diese sogenannte *Phagozytose* wurde bei vielen Protozoen, bei verschiedenen Evertebraten (Übersicht siehe JORDAN, HIRSCH, JORDAN u. HIRSCH), bei Leukozyten, manchen Bindegewebszellen und wahrscheinlich auch bei Epithelzellen von Säugetieren (CARLETON) beobachtet. Da nun die Poren in der lebenden Membran ultramikroskopische Ausmaße besitzen, so sind die mikroskopisch wahrnehmbaren Partikel sicherlich größer als die Poren; eine Porenpermeation ist also ausgeschlossen. Von einer Lösung in der Membransubstanz kann auch nicht die Rede sein, denn die Partikel werden in der Plasmahaut nicht weiter dispergiert; sie dringen als Ganzes ein. Beim Eintreten dieser Partikel muß also eine grobe Änderung und zwar eine zeitliche Deformation der Membran eintreten. *Es besteht deshalb zwischen Porenpermeation und Permeation durch Lösung einerseits und der Phagozytose andererseits ein prinzipieller Unterschied im Verhalten der Membran. Bei den erstgenannten Prozessen bleibt die Membran intakt, bei der Phagozytose nicht.*

RHUMBLER hat durch seine Untersuchungen an nichtlebenden Systemen den Mechanismus der Phagozytose auf eine physikalisch-chemische Grundlage gestellt. Er beobachtete, daß Chloroformtropfen in einem wässrigen Medium Fäden, Glaskapillaren und andere Partikel in sich aufnehmen, wenn die Partikel mit einer dünnen Schellackschicht überzogen sind. Auch Eiweiß- und Glycerinphasen konnten Partikel hineinziehen. Aus diesen Versuchen folgerte er: Ein Körper, der mit der Grenze einer Flüssigkeit in Berührung kommt, wird von dieser Flüssigkeit umflossen oder hineingezogen, wenn der Körper eine größere Affinität zu dieser Flüssigkeit als zum ursprünglichen Medium besitzt, und wenn

außerdem die Affinität des Körpers zur Flüssigkeit größer ist als die Kohäsion in der Flüssigkeit selbst¹.

Soll also ein Partikel in eine Flüssigkeit aufgenommen werden, so muß erst einmal eine Berührung von Partikel und Flüssigkeitsgrenze möglich sein. Denn wenn ein Partikel z. B. gleichartig elektrisch wie die Flüssigkeitsgrenze geladen ist, so wird die Berührung erschwert und der Aufnahmeprozeß kann somit schon in der ersten Phase gehemmt werden. Hat die Berührung stattgefunden, so ist die Aufnahme ferner abhängig von den *Adsorptionsverhältnissen* zwischen Partikel und Flüssigkeit, sowie von den in der Flüssigkeit auftretenden *Kohäsionskräften*. Ist die Adsorbierbarkeit der Flüssigkeit an dem Partikel größer als die Adsorbierbarkeit des ursprünglichen Mediums, so wird die Flüssigkeit das ursprüngliche Medium von der Partikelgrenze verdrängen. Bei diesem Prozeß treten zwei entgegengewirkende Kräfte auf: Die Teilchen in der Flüssigkeitsgrenze versuchen sich aus ihrem Verbande zu lösen, um an der Partikelgrenze adsorbiert zu werden; die in der Flüssigkeit anwesende Kohäsionskraft dagegen will die Teilchen auf ihrem Platze festhalten. Die Resultante dieser Kräfte kann eine solche Richtung annehmen, daß die Flüssigkeit das Partikel allmählich in sich hineinzieht. Sind die Kohäsionskräfte ziemlich klein, so wird die Flüssigkeit das Partikel sogar umklammern (amöboides Umfließen), wie dies bei den Versuchen von RHUMBLER der Fall war². Wenn die Flüssigkeit das Partikel hineingezogen hat, so schließt die Membran sich wieder über dem Partikel, dies liegt sodann in der Flüssigkeit, umgeben von einer aus der Flüssigkeitsgrenze stammenden Membran. Ist die Kohäsionskraft in der Flüssigkeit dagegen gegenüber den Adsorptionskräften groß, so kann überhaupt keine Aufnahme stattfinden und das Partikel bleibt im Außenmedium liegen.

Wir werden jetzt sehen, daß, obgleich die von RHUMBLER benutzte Grenzfläche Chloroform—Wasser viel einfacher gebaut ist als die Plasmahaut, die vorstehenden Ausführungen doch sehr gut zu den Vorgängen der Phagozytose im lebenden System passen. Der Anfang der Phagozytose ist natürlich auch beim lebenden System eine Berührung von Partikel und Zellgrenze. Auf die Bedeutung der *elektrischen Ladung* von Membran und Partikel bei dieser Berührung wiesen verschiedene Forscher (OKKER-BLOOM, LOEB, FENN und PONDER) hin. Wiederholt wurde beobachtet, daß z. B. Quarzpartikel in saurer Lösung leichter, in alkali-

¹ Auch muß das Gewicht der Partikel so klein sein, daß sie von den herrschenden Kräften bewegt werden können.

² Dieses sogenannte amöboide Umfließen ist aber keine *Conditio sine qua non* für die Aufnahme, sondern ganz von der in der Flüssigkeit wirkenden Kohäsionskraft abhängig; ist diese Kraft relativ groß, so kann eine Aufnahme auch ohne amöboides Umfließen stattfinden.

lischer Lösung schwieriger durch Leukozyten phagozytiert werden wie Kohleteilchen. Es ist zu begreifen, daß die Natur der Membran- und Teilchenladung damit eng zusammenhängt. Durch eine entgegengesetzte Ladung wird erstens die Berührung und zweitens der Aufnahme-prozeß gefördert (elektrische Adsorption, PONDER).

Auch der mechanische Zustand der Zellmembran, d. h. die in der Membran wirkende *Kohäsionskraft*, spielt bei der Phagozytose eine große Rolle. So sind z. B. Zellen mit einer kräftig entwickelten, relativ rigiden Membran (z. B. verschiedene Protozoen, Erythrozyten und Darmepithelzellen der Vertebraten) prinzipiell zur Phagozytose unfähig. Interessant ist in dieser Beziehung die von MÖLLENDORF festgestellte Erscheinung, daß das Darmepithel sehr junger, säugender Mäuse phagozytieren kann; es ist hier offenbar die Plasmahaut der Darmzellen noch zu wenig entwickelt, um eine Phagozytose zu verhindern¹.

Gleichwie bei den Modellversuchen von RHUMBLER, ist auch bei der Phagozytose durch die lebende Zelle eine gewisse *Affinität zwischen Plasmahaut und Partikel* notwendig. Wir können erwarten, daß die lebende Zelle, deren Membran Proteine und Lipide enthält, Partikel, die aus verwandten Substanzen bestehen, vorziehen wird, und das ist auch tatsächlich der Fall. ISHIMOTO fand z. B., daß Staphylokokken, aus denen die Lipide durch Ätherextraktion teilweise eliminiert waren, bedeutend weniger in vivo durch Leukozyten phagozytiert wurden wie normale tote Kokken. Durch Zugabe von lipoidlöslichen Substanzen zum Medium wird die Phagozytose in hohem Maße gefördert (HAMBURGER). TURNCLIFF beobachtete, daß Zugabe von kleinen Mengen Cholesterin die Phagozytose begünstigt. Auch Proteine üben aus demselben Grunde einen günstigen Einfluß auf die Phagozytose aus: BEUTLER stellte fest, daß Darmzellen von *Hydra* Stärkeköerner nur in Verbindung mit Eiweiß phagozytieren; WALLBACH beobachtete nach Hinzufügung von Pepton zu dem Medium eine erhöhte Phagozytose von Kohleteilchen. DE HAAN und OUWELEEN wiesen nach, daß für die Partikelphagozytose durch Leukozyten die Anwesenheit von Eiweiß fast immer notwendig ist. Die zugefügten Substanzen werden an den Partikeln adsorbiert, wodurch eine größere Affinität zwischen Partikeln und Zellhaut entsteht (vergleiche auch ABRAMSON).

Diese zur Aufnahme notwendige Verwandtschaft zwischen Partikel und Plasmahaut weist deutlich darauf hin, daß bei der Phagozytose *Adsorptionsprozesse* auftreten. Es ist andererseits experimentell gelungen, die Phagozytose direkt mit physikalisch-chemischer Adsorption in Zusammenhang zu bringen. OKUNEFF schloß aus diesen Modellversuchen, daß Partikel, welche die lebende Zelle mit Vorliebe phagozytiert,

¹ Zwar hat KAGAN neuerdings auch beim Dünndarmepithel erwachsener Kaninchen eine Aufnahme von Tuschepartikeln nachgewiesen, solche Fälle sind aber wohl als große Ausnahmen zu betrachten.

auch immer an der Grenze Wasser—Lipoid adsorbiert werden. SUGIYAMA u. TAKIGAWA schlossen auf Grund ihrer Berechnungen, daß man die Phagozytose von Kohlesuspensionen mit einem Adsorptionsprozeß vergleichen kann.

Auch *Ionen spielen* selbstverständlich durch ihren Einfluß auf Quellung, Peptisation, elektrische Ladung, Wasserstoffionenkonzentration, Oberflächenspannung und dergleichen eng zusammenhängende Prozesse *eine Rolle bei der Phagozytose*. Die Wirkung der einwertigen Ionen ordnet sich scheinbar nach den lyotropen Reihen: das Kaliumion hemmt die Phagozytose am wenigsten, das Lithiumion am meisten (HAMBURGER u. DE HAAN, RADSMA). Wenn die Wirkung der Ionen hier, gleichwie bei der Porenpermeation, auf eine Beeinflussung der Membranquellung beruhen würde, so müßte die lyotrope Reihe auch weiter Gültigkeit haben, d. h. das Calciumion müßte die Phagozytose noch viel stärker hemmen wie das Lithiumion. Das ist aber nicht der Fall; Calciumionen haben im Gegenteil gerade eine stark fördernde Wirkung auf die Phagozytose (HAMBURGER u. DE HAAN, FLEISCHMANN). Die Wirkung der Ionen auf die Phagozytose kann also nicht mit den lyotropen Reihen in Zusammenhang gebracht werden¹ und läßt sich zur Zeit auch noch nicht nach anderen kolloidchemischen Prinzipien anordnen. Eine Ausbreitung der RHUMBLERSchen Modellversuche kann da vielleicht neue Anhaltspunkte bringen. Vielleicht hat auch die Förderung der Phagozytose durch Calcium ihren Grund in einer Beeinflussung der Zellatmung; davon wird auf S. 342 noch die Rede sein.

Im großen und ganzen besteht also ein deutlicher Zusammenhang zwischen Phagozytose durch die lebende Zelle und den RHUMBLERSchen Versuchen. Dem widerspricht nicht, daß es trotzdem *graduelle Unterschiede* gibt. Das lebende phagozytierende System ist nämlich viel genauer abgestimmt wie der Chloroformtropfen, d. h. die lebende Zelle wählt die Partikel viel schärfer aus. Manche Amöbenarten fressen nur Bakterien, andere nur Algen. Leukozyten unterscheiden zwischen gesunden Erythrozyten und Erythrozyten in einer verstopften Blutkapillare, letztere werden sofort phagozytiert (CLARK, BRODIE, KOMIYA). Es ist sogar möglich, Leukozyten so genau abzustimmen, daß sie eine bestimmte Bakterienart zur Phagozytose vorziehen (WYGODTSCHIKOFF u. MANUILOWA)².

¹ Dieser Schluß ist auch noch auf andere Weise bestätigt worden. WHITEHOUSE beobachtete, daß alle Ionen, welche die Quellung von Proteinen fördern, auch die Pseudopodienbildung begünstigen. FRIEDEMANN u. SCHÖNFELD hätten früher schon festgestellt, daß Ionen, welche die Bildung von Pseudopodien fördern, nicht immer die Phagozytose begünstigen. Der Einfluß der Ionen auf die Phagozytose geht also nicht parallel mit ihrem Einfluß auf die Membranquellung.

² Durch Immunisierung des Säugetieres mit dieser Bakterienart.

Ein zweiter gradueller Unterschied zwischen der lebenden phagozytierenden Zelle und den RHUMBLERSchen Modellen ist, daß die Modelle sich sozusagen mit allen geeigneten Partikeln, welche sie berühren, vollstopfen; die lebende Zelle nimmt dagegen im allgemeinen viel weniger Partikel zu gleicher Zeit auf. Sie scheint also die Phagozytose auf irgendeine Weise zu regulieren; tote Leukozyten verhalten sich wieder vollkommen wie leblose Modelle. Von der Art und Weise dieser Regulationsprozesse wissen wir gegenwärtig noch nichts.

Auch manche experimentelle Beeinflussungen der Phagozytose kann man noch nicht erklären. So weiß man z. B. noch nicht, warum Thyroidin, Insulin (WALLBACH), Exstirpation von Milz oder Ovarien (TURNICLIFF) die Phagozytose von Kohleaufschwemmungen in vivo beeinflussen (siehe auch ASHER). Vielleicht werden durch die Hormone die Adsorptionsverhältnisse zwischen Zellmembran und Partikeln verändert.

Man kann jetzt noch die Frage aufwerfen, wo eigentlich *die Grenze zwischen Phagozytose und Permeation durch die intakte Membran* liegt? Sie liegt nicht für alle Gewebe am selben Punkte, denn die Zellmembranen jedes Gewebes haben ihre eigene spezifische Porengröße (siehe S. 317). Jedenfalls läßt sich die Grenze, da die Porendurchmesser ultramikroskopisch sind, nicht durch direkte Beobachtung bestimmen. Trotzdem ist es möglich, die Phagozytosefähigkeit eines Gewebes festzustellen, wenn wir die durch HIRSCH gegebene Definition anwenden. HIRSCH spricht nur von Phagozytose, wenn die Teilchen, welche die Zelle aufnimmt, größer sind als $0,1 \mu^1$. Bietet man einer Zelle solche Partikel an und ist außerdem sichergestellt, daß diese während des Versuches nicht weiter dispergiert werden, so findet, wenn die Zelle die Partikel aufnimmt, unbedingt eine Phagozytose statt.

Wenn wir dieses Verfahren anwenden, so bleibt noch eine Anzahl von Stoffen (z. B. sehr grobdisperse Farbstoffe) übrig, deren Teilchen zwar etwas kleiner als $0,1 \mu$, aber vielleicht doch zu groß sind, um durch die intakte Membran permeieren zu können. Manches, z. B. die Förderung der Farbstoffpermeation bei Anwesenheit von Eiweiß (vgl. S. 320), weist darauf hin, daß es sich bei dieser Farbstoffpermeation um Phagozytoseprozesse handeln kann (Erhöhung der Affinität zwischen Membran und Partikel durch Protein). PIANESE vertritt sogar die Ansicht, daß jede Vitalfärbung das Resultat einer Phagozytose ist. Das geht aber zu weit; die Permeation vieler Farbstoffe ist, da eine Membransieb Wirkung auftritt (RUHLAND), sicherlich eine Porenpermeation. Trotz dieser Schwierigkeiten gibt es meiner Ansicht nach wahrscheinlich ein Mittel, festzustellen, welche kolloidale Stoffe noch durch die intakte Membran und welche durch Phagozytose in die Zelle hineingeraten.

¹ Also mikroskopisch wahrnehmbar.

Denn auf S. 318 und S. 326 wurde klargelegt, daß *Calciumionen die Porenpermeation hemmen und die Phagozytose fördern. Es wird auf diese Weise vielleicht möglich sein, bei zweifelhaften Fällen aus der nach Zugabe von Calciumionen aufgetretenen Hemmung bzw. Förderung des Permeationsprozesses zu schließen, ob Phagozytose oder Permeation durch die intakte Membran vorliegt.* Eine experimentelle Bearbeitung dieser Auffassung ist dringend erwünscht.

B. Ursachen der Permeation und Kräfte, welche dabei eine Rolle spielen.

Wie auch die Durchlässigkeit der behandelten Plasmahaut sein mag, es wird niemals eine Permeation auftreten, wenn keine permeationsauslösenden Kräfte vorhanden sind. Ich will darum jetzt die Triebkräfte der Permeation besprechen und diese mit den Triebkräften in leblosen Systemen vergleichen.

a) Ursachen der Permeation durch die intakte Membran.

1. Permeation ohne Arbeitsleistung der Zelle.

Als erste Ursache der Permeation durch nichtlebende Membranen wurde die Existenz eines Konzentrationsunterschiedes besprochen. Auch beim lebenden System kann die Permeation durch eine *Konzentrationsdifferenz* veranlaßt werden. In einfacher Form finden wir das in erster Linie bei der Permeation von lipoidlöslichen und oberflächenaktiven Stoffen. Bieten wir einer Zelle diese Stoffe an, so diffundieren sie dem Konzentrationsgefälle gemäß, bis ein physikalisch-chemisches Gleichgewicht erreicht ist. Dabei werden wohl oft große Mengen der eingedrungenen oberflächenaktiven Stoffe an den Zellkolloiden adsorbiert; das Konzentrationsgefälle bleibt dann auf diese Weise ein Zeitlang erhalten und die Diffusion endet erst beim Eintreten des Adsorptionsgleichgewichtes (siehe z. B. HÖBER u. PUPILLI).

Bis jetzt hat man nur ausnahmsweise nachweisen können, daß die lebende Zelle imstande ist, Einfluß auf die Permeation der genannten Stoffe auszuüben (WOWSI). Ebenso wenig wie die Zellmembran verhindern kann, daß diese Stoffe in die Zelle hineinkommen (siehe S. 311), ebensowenig kann offenbar die Zelle selbst verhindern, daß die Permeation den physikalisch-chemischen Gesetzen gehorcht. Es ist merkwürdig, daß somit der lebenden Zelle anscheinend keine Mittel zur Verfügung stehen, um sich gegen lipoidlösliche und oberflächenaktive Stoffe, welche öfters unbrauchbar und sogar schädlich sind¹, zu schützen. Diese schädlichen Stoffe kommen aber in einem natürlichen Milieu kaum vor; ihr Eindringen braucht nicht verhindert zu werden, weil die lebenden Gewebe nur auf ihre natürliche Umgebung abgestimmt sind.

¹ Sie wirken narkotisch.

Auch bei der Permeation von Elektrolyten und neutralen Substanzen tritt manchmal ein rein physikalisch-chemischer Teilchenausgleich auf, welcher nach Konzentrationsgleichheit strebt. Es ist jedoch selbstverständlich, daß infolge der komplizierten Durchlässigkeit der Plasmahaut, sowie wegen der Anwesenheit von Kolloiden oft keine Konzentrationsgleichheit, sondern ein Membrangleichgewicht entsteht. Zwar sagen RONA u. GYÖRGY, daß DONNAN-Gleichgewichte im lebenden System nur eine geringe Rolle spielen, weil die Konzentration der Kolloidelektrolyte gegenüber der Konzentration der Kristalloide gering ist; die Anwesenheit von Kolloidelektrolyten ist hier aber nicht der einzige Grund für die Entstehung von Membrangleichgewichten. Die Zellkolloide können nämlich auch als mechanisches Ionenadsorbens Einfluß ausüben und überdies kann die selektive Ionendurchlässigkeit vieler lebender Membranen zur Entstehung von Membrangleichgewichten Anlaß geben. Die genannten Faktoren können zusammen bestimmbar Verschiebungen auslösen (siehe auch STILES, MOORE u. ROAF), welche nicht als Folge spezifischer Lebensprozesse aufzufassen sind. So existiert offenbar ein rein physikalisch-chemisches Membrangleichgewicht zwischen Erythrozyten und Serum (v. SLYKE, COULTER, BARCROFT). Auch zwischen Blut und Zerebrospinalflüssigkeit, sowie zwischen Blut und Kammerwasser herrscht ein DONNAN-Gleichgewicht (LEICHER, YLPPÖ, LEHMANN u. MEESMANN). Weiter weisen die Resultate von TRÖNDLE, daß die Salzaufnahme der normalen Zelle, unabhängig von der Außenkonzentration, immer gleich ist, mehr in die Richtung einer Sättigung von Adsorptionsaffinitäten als auf einen Lebensprozeß hin¹. Die beobachtete Lähmung dieser Aufnahme durch Narkotika stützt sogar diese Meinung, denn die leicht adsorbierbaren Narkotika lassen in der Zelle weniger Platz für die Adsorption von Salzen (Adsorptionsverdrängung); die Salzmenge, welche die narkotisierte Zelle speichert, ist somit kleiner als die normale Salzaufnahme.

Ein Fall, zu dessen Erklärung ursprünglich ein Lebensprozeß angenommen wurde, ist das Gleichgewicht zwischen Eidotter und Eiklar (lebendes, nichtbefruchtetes Hühnerei). BIALASZEWICZ hatte festgestellt, daß der Dotter eine größere Gefrierpunktserniedrigung zeigt als das Eiklar. STRAUB arbeitete diesen Befund weiter aus und fand einen Gefrierpunktsunterschied, welcher einem Unterschied im osmotischen Druck von ungefähr zwei Atmosphären entsprach. Er bemerkte ganz richtig, daß dieser große Unterschied nicht durch ein Membrangleich-

¹ Damit sind wohl auch die Beobachtungen von WALLBACH, daß Farbstoffe durch Milzzellen in Kultur, unabhängig vom Farbstoffangebot, nur bis zu einem bestimmten Grade aufgenommen werden, zu vergleichen. Wahrscheinlich lagen bei diesen Versuchen die verwendeten Konzentrationen alle in dem Gebiete, in dem das Adsorbens in der Zelle sich sättigen konnte.

gewicht verursacht werden konnte; er setzte einen Lebensprozeß voraus, welcher zur Hemmung des Teilchenausgleiches Energie liefern sollte. HILL bestätigte diese Befunde, kam aber außerdem zu dem Resultat, daß zur Erhaltung dieses Zustandes kein Sauerstoff verbraucht wird. Eine Arbeitsleistung der Eizelle mit Hilfe von Oxydationsprozessen konnte also ausgeschlossen werden. GROLLMAN meinte nachher, zeigen zu können, daß STRAUB nur scheinbare Gefrierpunkte bestimmt hatte; der wirkliche Gefrierpunktsunterschied zwischen Dotter und Eiklar war nach GROLLMAN sehr klein und konnte auf ein Membrangleichgewicht zurückgeführt werden. MEYERHOF hat aber neuerdings auf einen Fehler in GROLLMANS Berechnungen aufmerksam gemacht, andererseits haben NEEDHAM u. SMITH die Befunde von STRAUB wiederum bestätigt. Die Existenz einer großen Gefrierpunktsdifferenz zwischen Dotter und Eiklar ist somit genügend bewiesen. Man neigt jedoch jetzt zu der Auffassung, daß man es weder mit einem physikalisch-chemischen Gleichgewicht, noch mit einem Lebensprozeß zu tun hat. NEEDHAM und MEYERHOF sind nämlich davon überzeugt, daß nur durch die besondere Struktur von Dottermasse und Eiklar der Teilchenausgleich dermaßen stark verzögert wird, daß der beim frischen Ei existierende Gefrierpunktsunterschied nur langsam abnimmt und erst nach vielen Wochen verschwindet. Tatsächlich hatte schon STRAUB mit dem Älterwerden des Eies eine Abnahme des Gefrierpunktsunterschiedes festgestellt (siehe auch SMITH u. SHEPHERD).

In vielen Fällen, wo der ungleiche Ionengehalt von verschiedenen Geweben die Annahme von Membrangleichgewichten veranlaßt hat, ist es nicht möglich, die Existenz dieser Gleichgewichte wirklich zu beweisen, da die Zellkolloide noch ungenügend bekannt sind. Demzufolge besteht des öfteren Unsicherheit, ob Membrangleichgewichte oder spezifische Lebensprozesse (mit Zellarbeit zur Handhabung der Konzentrationsdifferenz) vorliegen. Zur Klärung dieser Vorgänge sind weitere Untersuchungen notwendig.

Im Vorstehenden wurde besprochen, wie *die Permeation von Stoffen in die lebende Zelle manchmal den physikalisch-chemischen Gesetzen gehorcht*; eine vorhandene Konzentrationsdifferenz kann da, gleichwie beim nichtlebenden System, eine Diffusion auslösen. Es gibt sogar lebende Membranen, durch welche die Permeation offenbar immer ohne Komplikationen nach dem Diffusionsgesetz verläuft, z. B. durch den Darm von *Helix pomatia*, der sich vollständig wie eine Dialysehülle verhält (JORDAN u. BEGEMANN). Das Vorhandensein von Kolloiden und die selektive Ionendurchlässigkeit mancher Grenzmembranen hat häufig keine Konzentrationsgleichheit, sondern ein Membrangleichgewicht zufolge. Die Auslegungen, mit denen man alle im lebenden Organismus auftretenden Konzentrations- und Potentialdifferenzen als Folge von

Membrangleichgewichten zu erklären suchte, sind jedoch nicht richtig, denn es sind, wie wir gleich sehen werden, viele Fälle bekannt, wo bestimmt kein physikalisch-chemisches Gleichgewicht herrscht.

2. Permeation mit Arbeitsleistung der Zelle.

α) Erzeugung und Erhaltung einer Konzentrationsdifferenz. Es gibt verschiedene lebende Zellen, welche imstande sind, Stoffe aus dem Medium aufzuspeichern, obwohl die Plasmahaut für diese Stoffe gut durchlässig ist. Beispiele davon sind verschiedene Wassertiere (Diatomeen, Radiolarien, Mollusken usw.), die Schalen bilden aus Stoffen, welche nur in geringen Konzentrationen im Wasser vorkommen. Diese Stoffe werden konzentriert und in kristallisierter Form in der Schale abgesetzt. Auch in Pflanzenzellen findet man oft hohe Konzentrationen und sogar Kristalle von Substanzen, welche in der Außenflüssigkeit nur in sehr kleinen Mengen vorhanden sind. Weiter sind, wie bekannt, verschiedene tierische Gewebszellen, z. B. die Epithelzellen der Nierentubuli, fähig, Stoffe aus Blut und anderen Flüssigkeiten zu konzentrieren.

Diese Stoffkonzentrierung läßt sich experimentell deutlich nachweisen, wenn man mit semikolloidalen Farbstoffen arbeitet, welche z. B. durch das Nierenepithel, durch die Retikulo-Endothelzellen und durch Darmzellen gierig aufgenommen und gespeichert werden können (siehe Literatur Vitalfärbung, zitiert auf S. 309).

Man hat sich nun gefragt, wie es möglich ist, daß die Zellen diese Stoffe entgegen dem Konzentrationsgefälle aufnehmen. Eine verbreitete Auffassung ist, daß *die eingedrungenen Stoffe osmotisch inaktiviert werden*, wodurch das Konzentrationsgefälle bestehen bleibt. Tatsächlich gibt es verschiedene Anhaltspunkte für diese Hypothese. So speichern z. B. die Leberzellen die osmotisch aktive Glukose nicht als solche, sondern bilden daraus das osmotisch weniger aktive Glykogen. Auch bei der Permeation von Fettsäuren durch den Darm tritt eine *Inaktivierung durch chemische Umsetzung* auf (siehe S. 341).

Außer durch chemische Umsetzung können die eingedrungenen Substanzen auch *durch Adsorption an den Zellkolloiden osmotisch inaktiviert* werden. Insbesondere gilt diese Annahme bei der Farbstoffspeicherung (MÖLLENDORF, LUDFORD, LÖFFLER)¹; WALLBACH fand z. B. auch, daß Milzzellen in Kultur, unabhängig vom Farbstoffangebot, immer nur eine bestimmte Menge von Farbstoffen aufnehmen (also Sättigung der Ad-

¹ Auch in jenen Fällen, wo eine Konzentrierung von Säurefarbstoffen in neu entstandenen Vakuolen auftritt, kann eine Adsorption an den in den Vakuolen vorhandenen Proteinen oder anderen Kolloiden auftreten. GICKLHORN beschreibt davon ein Beispiel (vgl. auch LEBER).

sorptionsaffinitäten)¹. Weiter berechneten SUGIYAMA u. TAKIGAWA bei der Trypanblauspeicherung durch die lebende Zelle mathematisch eine enge Verwandtschaft mit Adsorptionsprozessen.

Auch die *Reaktionstheorie der Vitalfärbung* von BETHE versucht eine Erklärung für die Farbstoffspeicherung auf physikalisch-chemischer Grundlage zu geben. BETHE kam nach Modellversuchen und Experimenten mit lebenden Zellen zu dem Schluß, daß der Säuregrad der Zelle entscheidet, wieviel Farbstoff gespeichert wird. Die Zelle sollte nach ihm bei basischer Reaktion stark Farbbasen aus dem Medium aufnehmen, bei saurer Reaktion dagegen stark Säurefarbstoffe. Das weist also deutlich auf eine chemische Bindung oder elektrische Adsorption² der Farbstoffe an den entgegengesetzt geladenen Zellkolloiden.

KELLER hat sich sehr bestimmt zugunsten einer Adsorption ausgesprochen. Mit seinen Mitarbeitern führte er eine große Anzahl exakter Versuche aus und schloß, daß die Grenzflächen in der lebenden Zelle Farbstoffe entgegengesetzter Ladung elektrisch adsorbieren³ (siehe z. B. auch GICKLHORN).

Die genannten Untersuchungen weisen also auf physikalisch-chemische Adsorptionsprozesse hin. Tatsächlich könnte auf diese Weise ein Konzentrationsgefälle bis zur Erreichung des Adsorptionsgleichgewichtes zeitweilig erhalten bleiben; die Zelle sollte so ohne Arbeitsleistung, also ohne spezifischen Lebensprozeß, Stoffe speichern können.

Jedoch ist der Vorgang in vielen Fällen nicht so einfach. Die Aufspeicherung wird oft auf noch nicht geklärte Weise durch Zugabe von anderen Stoffen beeinflusst. WALLBACH wies unter anderem in Milzkulturen eine Speicherungsänderung durch Zugabe von Pepton, Thyreoidin, Insulin, Pantopon und artfremdem Serum nach. Derselbe Stoff, der die Speicherung durch ein Gewebe fördert, kann die Speicherung durch ein anderes Gewebe im Gegenteil gerade hemmen (siehe auch GOLDZIEHER u. HIRSCHHORN, GARMUS). Es ist zur Zeit noch nicht zu entscheiden, inwieweit die zugegebenen Stoffe die Permeation oder Adsorption beeinflussen, oder inwiefern sie durch Beeinflussung des Zellstoffwechsels eine Rolle spielen. Wenn sie wirklich den Stoffwechsel beeinflussen, so gewinnt die Ansicht an Wert, daß die Speicherung keine physikalisch-chemische Adsorption ist, sondern auf einem Lebensprozeß (mit Arbeitsleistung der Zelle) beruht.

HÖBER vertritt die Auffassung, daß Aufnahme und Speicherung von

¹ WALLBACH selbst interpretiert diese Aufnahme im Gegenteil als einen aktiven Lebensprozeß.

² Eine Grenze zwischen chemischer Bindung und elektrischer Adsorption ist kaum zu ziehen.

³ BEUTNER bestreitet diese Auffassung von KELLER und vertritt die Meinung, daß Farbstoffadsorption und Grenzladung eine gemeinschaftliche Ursache haben. Weitere Untersuchungen müssen entscheiden.

Säurefarbstoffen wirklich ein spezifischer Lebensprozeß ist (physiologische Permeabilität), da diese Vorgänge unter anderem durch Narkose gehemmt werden können (HERTZ und COLLANDER). Das ist aber kein einwandfreier Beweis, denn auf S. 303 wurde klargelegt, daß narkotisch wirkende oberflächenaktive Stoffe auch im nichtlebenden Modell einen deutlichen Einfluß auf die Porenpermeation ausüben; außerdem können diese oberflächenaktiven Stoffe die Speicherung von Farbstoffen an den Zellkolloiden verhindern, da die Narkotika stärker adsorbiert werden. Der Einfluß der Narkotika könnte also sehr wohl ein rein physikalisch-chemischer Vorgang sein.

Es bestehen aber direkte Beobachtungen, die zeigen, daß die Stoffspeicherung nicht immer eine physikalisch-chemische Adsorption ist. HOAGLAND, HIBBARD u. DAVIS fanden, daß die Vakuolen von *Valonia* Kaliumbromid bis zu einer viel höheren Konzentration, wie sie die Außenflüssigkeit enthielt, speicherten. HOAGLAND u. DAVIS stellten ebenfalls fest, daß Zellen von *Nitella* in den Vakuolen Kaliumchlorid aufspeicherten, bis das Medium fast völlig frei von Kaliumchlorid war. Diese Speicherung trat nur auf, oder wurde jedenfalls stark gefördert, durch Belichtung. Daraus kann man schließen, daß zur Speicherung Zuführung von Energie nötig war; von einer einfachen physikalisch-chemischen Adsorption konnte nicht die Rede sein. Auch COLLANDER ist der Ansicht, daß die in den Vakuolen von *Chara* vorhandenen großen Salz-mengen mit Hilfe von Zellarbeit hineingebracht werden.

Wenn aber in manchen Fällen (z. B. bei den Versuchen von BETHE) die Stoffspeicherung ein physikalisch-chemischer Prozeß ist, so muß doch sicherlich zur *Erhaltung des Konzentrationsgefälles* Arbeit geleistet werden. Denn wenn der Prozeß nach dem Erreichen des Adsorptionsgleichgewichtes beendet wäre, blieben die aufgenommenen Stoffe an die Zellkolloide gekettet; die Adsorptionskräfte wären gesättigt und könnten keinen neuen Stofftransport auslösen. Der Prozeß bleibt aber nicht bei dieser Speicherung stehen. HIRSCH hat durch seine Versuche und durch Einführung des Begriffes „*intraplasmatistische Verarbeitung*“ deutlich hervorgehoben, daß die in der Zelle aufgespeicherten Stoffe weiter verarbeitet werden. Die Stoffe werden nämlich wieder vom Adsorbens losgemacht, verdaut oder wieder nach außen abgegeben. Das ist auch aus theoretischen Gründen zu verstehen; denn eine Membran, welche Stoffe dem Konzentrationsgefälle entgegen von der einen Seite zur anderen transportiert (man denke z. B. an die Epithelzellen der Nierentubuli!), erreicht dieses Ziel nicht durch bloße Speicherung. Sie muß die Stoffe auch nach der anderen Seite hin abgeben und den Stofftransport ständig erhalten. Zur Erhaltung der Konzentrationsdifferenz müssen die Stoffe also wieder vom Adsorbens losgelöst werden; das Adsorbens muß aufs neue die Fähigkeit erlangen, seine Funktion auszuüben. Wenn nun auch die Speicherung öfters eine Adsorption ohne

Energieverbrauch ist, so muß doch beim Losmachen der Stoffe (also beim Wiederfähigmachen der Rezeptoren) unbedingt Arbeit geleistet werden, denn diese energetisch in entgegengesetztem Sinne verlaufenden Prozesse können nicht beide ohne Arbeitsleistung stattfinden.

Wir dürfen also mit Recht von einer *Konzentrierungsarbeit* sprechen. Der experimentelle Beweis, daß zur Erhaltung eines solchen Konzentrationsgefälles tatsächlich Arbeit geleistet wird, wurde von DETERING gebracht, der nachwies, daß die Konzentrierungsarbeit (Rückresorption) der Niere bei Sauerstoffmangel aufhört.

Zusammenfassend können wir über die Konzentrierungsarbeit sagen: *Gewisse Gewebe besitzen die Fähigkeit, eine Konzentrationsdifferenz gegenüber dem Medium zu erzeugen und zu erhalten. Auf diese Weise entsteht eine ständige Stoffwanderung durch Plasmamembranen und durch aus Zellen aufgebaute Membranen. Die Erzeugung der Konzentrationsdifferenz findet vielleicht manchmal durch physikalisch-chemische Adsorption statt. Die ständige Erhaltung (also die fortwährend neue Erzeugung durch Restitution der Rezeptoren) muß dann aber unbedingt mit einer Arbeitsleistung einhergehen.* Diese Arbeitsleistung wird durch ein histologisches Signal (HIRSCH, intraplasmatische Verarbeitung) und ein energetisches Signal (DETERING, Sauerstoffzehrung) angezeigt.

β) Erzeugung und Erhaltung einer Potentialdifferenz. Man kennt eine Anzahl lebender Membranen, die eine *einseitige (gerichtete) Permeabilität* aufweisen, d. h. sie lassen Wasser und gelöste Stoffe mit Vorliebe nur in einer Richtung durchgehen. So stellte ČHOMKOVIC fest, daß die lebende Karpfenhaut Saccharose, Glukose und Pepton viel leichter von außen nach innen, wie von innen nach außen permeieren läßt. RUNGE u. SCHMIDT (zitiert bei KELLER) fanden eine einseitige Permeabilität des Amnions; auch bei Pflanzengeweben hat man Anhaltspunkte gefunden, die auf eine einseitige Permeabilität hinweisen. WAYMOUTH-REID fand, daß Wasser nur von außen nach innen durch die lebende Froschhaut permeiert. WERTHEIMER hat das Verhalten der lebenden Froschhaut (und Lunge¹) weiter untersucht. Er stellte fest, daß Wasser, Kochsalz, Peptone, Aminosäuren und wenig dissoziierte Basen am leichtesten von außen nach innen permeieren; schwach dissoziierte Säuren dagegen besser von innen nach außen.

Diese einseitige Permeabilität war bis vor kurzem eine ungeklärte Membraneigenschaft; man mußte sich die Membran als eine Art Reuse vorstellen, welche den Teilchen nur in einer Richtung Durchtritt gestattet. Zwar hatten manche Forscher (z. B. FREUNDLICH, HÖBER,

¹ Der Befund von WERTHEIMER, daß Kohlendioxyd nur in einer Richtung durch die Lungenwand permeiert, wurde von BUYTENDYK widerlegt.

PFEIFFER) bereits vermutet, daß hier vielleicht eine Elektro-Osmose im Spiel sein könnte, aber erst die Untersuchungen von KELLER und seinen Mitarbeitern haben diese Hypothese wesentlich gestützt. KELLER wies darauf hin, daß z. B. die von WERTHEIMER beobachtete Stoffwanderung stark den Eindruck macht, als ob die Teilchen *kataphoretisch* und *elektro-osmotisch* wandern, sich also so verhalten, als ob sie unter dem Einfluß einer elektromotorischen Kraft bewegt werden. Eine solche elektromotorische Kraft kann natürlich nur auftreten, wenn im System *Potentialdifferenzen* existieren. Diese sind auch tatsächlich nachgewiesen. WERTHEIMER, LEUTHARDT (zitiert bei KELLER), LESSER und AMSON beobachteten, daß die Innenseite der lebenden Froschhaut negativ, die Außenseite positiv geladen ist. Diese Potentialdifferenz kann die Ursache von elektrischen Kreisströmen sein und deshalb können wir die einseitige Permeabilität auf eine physikalisch-chemische Elektro-Osmose basieren (vgl. S. 306). Durch die elektromotorische Kraft kann, da die Flüssigkeit sich in den Poren der Plasmahaut positiv lädt und darauf zum negativen Pol wandert, ein elektro-osmotischer Wasserstrom entstehen. Die in der Flüssigkeit anwesenden, gelösten oder suspendierten Teilchen können einmal durch diesen Flüssigkeitsstrom mitgeschleppt werden¹ (vgl. die auf S. 307 genannten Versuche von STARY), und außerdem können solche Teilchen, wenn sie elektrisch geladen sind, selbständig kataphoretisch zum entgegengesetzt geladenen Pol wandern. Diese Auffassung bringt uns der Erklärung des einseitigen Transportes von Wasser und gelösten Stoffen einen großen Schritt näher².

Wenn nun die einseitige Permeabilität auf einem physikalisch-chemischen Vorgang beruht, so heißt das noch nicht, daß die Zelle dabei keine Arbeit leistet. Denn es ist klar, daß die elektro-osmotisch und kataphoretisch wandernden Teilchen, am entgegengesetzt geladenen Pol angekommen, diesen Pol entladen; nur durch stetige Energiezufuhr ist es möglich, die Potentialdifferenz (und also die elektromotorische Kraft)

¹ So ist z. B. das Zusammenwandern von Wasser und Kochsalz (WERTHEIMER, GICKLHORN, FÜRTH u. BLÜH, SCHADE, MORAWITZ u. NONNENBRUCH) als ein mechanisches Mitgeschlepptwerden des Salzes durch den Wasserstrom zu verstehen.

² Andererseits hat man versucht, die einseitige Permeabilität der lebenden Froschhaut mit Quellungsdifferenzen der verschiedenen Hautschichten zu erklären (siehe z. B. die Besprechung bei JURISIC). Es ist aber nicht gut zu verstehen, wie solche Quellungsdifferenzen zu einem ständigen Teilchen-transport Anlaß geben können. Auch die von SCHREINEMAKERS (siehe S. 307) behandelten Fälle von Membrandiffusion können die einseitige Permeabilität der lebenden Membran nicht erklären; Stoffwanderung durch die zwischen zwei gleich konzentrierten Kochsalzlösungen eingespannte Froschhaut kann nur physikalisch-chemisch aufgefaßt werden, wenn wir einen elektrischen Transport annehmen. Die beobachteten Ergebnisse sind auch, wie erörtert wurde, am besten auf elektrischem Wege zu deuten.

wirklich zu erhalten. Damit stimmt die Tatsache überein, daß Potentialdifferenz und Irreziprozität der Froschhaut beim Absterben verschwinden (WERTHEIMER, AMSON). *Nur die lebende Membran kann offenbar eine Potentialdifferenz und dadurch einen elektrischen Stofftransport entgegen dem Konzentrationsgefälle aufrecht erhalten*¹.

LEUTHARDT (zitiert bei KELLER) bewies, daß die Erhaltung der Potentialdifferenz wirklich Arbeit kostet: Dieselbe verschwindet nach Zugabe von Zyankali oder bei Sauerstoffmangel. Die zur Erhaltung der Potentialdifferenz benötigte Energie findet also, gleichwie bei der Konzentrierungsarbeit, wahrscheinlich in Oxydationsvorgängen innerhalb der Zelle ihren Ursprung; FREUNDLICH wies schon darauf hin, daß die bei der Zellatmung freiwerdende Energie vielleicht zum Teil direkt als elektrische Energie benutzt wird. Mit Hilfe der Atmungsprozesse könnte die lebende Membran also eine elektromotorische Kraft in Wirkung erhalten. Die Zukunft muß zeigen, inwieweit die Redoxpotentiale (siehe z. B. LIPSCHITZ, MICHAELIS) damit in Zusammenhang zu bringen sind.

Im Vorstehenden wurde klargelegt, daß *lebende Membranen imstande sind, eine einseitige Permeabilität, d. h. einen elektrischen Stofftransport entgegen dem Konzentrationsgefälle, wahrscheinlich mit Hilfe einer elektromotorischen Kraft, zu erhalten*. Die Permeation dem Konzentrationsgefälle entgegen kann also einmal indirekt durch Konzentrierungsarbeit (mit Stoffspeicherung in den Membranzellen als Zwischenstadium), und ferner direkt (ohne Speicherung) durch eine elektromotorische Kraft (als Folge einer Potentialdifferenz zwischen beiden Membranwänden), vor sich gehen. Das erste Entstehen der Potentialdifferenz braucht nicht durch Lebensprozesse bedingt zu sein, denn auch in nichtlebenden Systemen können Potentialdifferenzen, sowie wahrscheinlich zeitlich elektromotorische Kräfte auftreten (siehe S. 306). Für die Erhaltung der Potentialdifferenz muß aber Arbeit geleistet werden; LEUTHARDT wies in diesem Zusammenhang einen Sauerstoffverbrauch nach (energetisches Signal).

γ) **Erzeugung und Erhaltung einer Druckdifferenz.** Bei nichtlebenden Membranen wurde erörtert, daß auch Unterschiede im hydrostatischen Druck eine Permeation auslösen können (siehe S. 308). In lebenden Systemen treten ebenfalls Druckdifferenzen als Permeationstriebkräfte auf. Bei der Permeation durch die Darmwand spielt dieses Prinzip sogar eine sehr große Rolle; davon wird auf S. 339 noch die Rede sein. Aber auch bei verschiedenen Süßwasserorganismen hat offenbar die

¹ Auch bei der Arbeit der Niere können wir es, abgesehen von der besprochenen Konzentrierungsarbeit, mit einer elektro-osmotischen Wanderung zu tun haben.

Druckdifferenz Bedeutung für die Erhaltung von Konzentrationsunterschieden mit der Umgebung. Bei *Paramecium* z. B. ist die Salzkonzentration im Plasma größer als in der Außenflüssigkeit; dieser Zustand ist jedoch kein physikalisch-chemisches Gleichgewicht, denn fortwährend strömt das Wasser durch die Plasmahaut in das Tier hinein. Da nun das Tier die Verfügung über eine Pumpanlage (die pulsierende Vakuole) hat, kann das eintretende Wasser wieder herausgeschafft werden. Die Pulsation der Vakuole ruft eine Druckdifferenz hervor, mit deren Hilfe das hereinströmende Wasser rhythmisch hinausgepreßt wird; die Konzentrationsdifferenz zwischen Tier und Medium bleibt auf diese Weise erhalten¹. Die Aufrechterhaltung der Druckdifferenz kostet Arbeit, denn wenn der Salzgehalt des Mediums erhöht wird (also die Konzentrationsdifferenz mit dem Plasma erniedrigt), so tritt eine Verzögerung der Vakuolenkontraktionen ein und der Sauerstoffverbrauch nimmt ab (HAYES). Hier haben wir also ein Beispiel von *Aufrechterhaltung einer Konzentrationsdifferenz mit Hilfe einer Druckdifferenz*. Zur Erhaltung der Druckdifferenz muß Arbeit geleistet werden (Sauerstoffverbrauch, energetisches Signal).

Auch bei anderen Wassertieren sind aktive osmoregulatorische Prozesse mit Sauerstoffverbrauch beschrieben worden (SCHLIEPER, MARGARIA, HERRMANN, BEADLE, BETHE). Es ist aber noch nicht bekannt, mit Hilfe welcher Kräfte die Regulierung da stattfindet.

δ) **Die Ursachen der Permeation durch die Darmwand.** Bei nichtlebenden Membranen traten drei Triebkräfte für den Stoffaustausch, nämlich Konzentrations-, Druck- und Potentialdifferenz auf; bei lebenden Membranen fanden wir dieselben wieder. Ich will zum Schluß eine Membran, den Wirbeltierdarm behandeln, bei der diese Kräfte zusammen eine äußerst schwierig zu analysierende Permeation auslösen.

Auch die Permeation durch den Darm zeigt grundsätzlich Neigung, dem Diffusionsgesetz zu gehorchen. Bringt man in den Darm Salzlösungen, welche nicht isotonisch mit dem Blute sind, so versuchen sie durch Austausch von Wasser und gelösten Teilchen ein Gleichgewicht mit dem Blute zu erreichen. HEIDENHAIN, COHNHEIM, WAYMOUTH-REID und GUMILEWSKY fanden, daß Salzlösungen im Dünndarm, durch Abgabe von Salz oder Wasser an das Blut, nach einem Gleichgewicht mit dem Blute streben; niemals aber trat nach ihren Angaben Salz oder Wasser aus dem Blut in den Darm. DIENA bestritt diese Angaben bereits; er meinte, hypotonische Lösungen im Darm geben nicht nur Wasser an das Blut ab, sondern nehmen auch Salz aus dem Blute auf. GOLDSCHMIDT u. DAYTON, die Versuche im Dickdarm anstellten, bewiesen darauf, daß tatsächlich das Streben zum Gleichgewicht zwischen Darm-

¹ Auch andere Faktoren, z. B. selektive Durchlässigkeit von Plasmahaut und Vakuolenwand, arbeiten durch Hemmung des Salzaustrittes an der Erhaltung der Konzentrationsdifferenz mit.

flüssigkeit und Blut sehr wohl mit dem Übertreten von Salzen oder Wasser aus dem Blute in den Darminhalt vereint gehen kann. Der Salzübertritt von Blut nach dem Darminhalt ist nach diesen Forschern unmittelbar von der Salzkonzentration im Blute abhängig, denn sie fanden, daß im Gegensatz zu WAYMOUTH-REID bei experimenteller Vermehrung der Blutsalze (durch intravenöse Injektionen) mehr Salz in den Darminhalt übertrat als unter normalen Umständen.

Wenn durch Stoffaustausch zwischen Blut und Darm die Isotonie nahezu erreicht ist, so wäre zu erwarten, daß ein physikalisch-chemisches Gleichgewicht einträte, wobei Volumen und Salzgehalt der Darmflüssigkeit sich nicht mehr verändern. DIENA meinte, daß dies wirklich der Fall war: Eine isotonische Lösung im Dickdarm des Hundes (Versuche *in vitro*) änderte sich nach ihm nicht. HEIDENHAIN, COHNHEIM, WAYMOUTH-REID, GOLDSCHMIDT und DAYTON konnten aber nachweisen, daß auch eine isotonische Lösung oft durch die Darmwand aufgesogen wird und in das Blut übergeht, bis der Darm praktisch leer ist. Dieses Aufsaugen, *Resorption*, steht im Widerspruch zum Diffusionsgesetz.

Verschiedene Forscher haben sodann versucht, diese Resorption dennoch physikalisch-chemisch ohne Arbeitsleistung der Darmzellen zu erklären. HAMBURGER beobachtete, daß venöses Blut nach weiterer Quellung strebt. Im Anschluß an die Untersuchungen von FISCHER (zitiert bei VERZÁR) nahm er an, daß das venöse Blut der Darmwand Wasser entzieht, wodurch eine isotonische Lösung im Darminhalt wieder Wasser an das Epithel abgeben kann. Darauf könnte wieder eine Menge Salz aus dem Darminhalt nach dem Blute zu diffundieren usw.; am Ende wäre also doch die isotonische Lösung ganz aus dem Darm verschwunden. SCHADE glaubt ebenfalls, daß die Wasseranziehung von nicht maximal gequollenen Kolloiden eine Rolle bei der Resorption spielen kann (osmotischer Druck). Auch Membrangleichgewichte sind zur Erklärung der Resorption herangezogen worden.

Ogleich Quellung, Donnan-Gleichgewichte und z. B. die von SCHREINEMAKERS (siehe S. 307) beobachteten osmotischen Teilchenbewegungen unter bestimmten Umständen vielleicht eine Wirkung entfalten, sind aber andererseits Versuche angestellt worden, durch welche diese physikalisch-chemischen Erklärungen ihre Bedeutung verlieren. Wenn man nämlich in den Darm des Säugetieres Serum desselben Tieres bringt, so befindet sich in Darm und Blut eine Flüssigkeit mit gleicher Salz- und Kolloidkonzentration. HEIDENHAIN und WAYMOUTH-REID beobachteten, daß auch diese Flüssigkeit resorbiert wird, d. h. Salze und Wasser permeieren durch die Darmwand und die Serumproteine bleiben zurück¹.

Es hat den Anschein, als ob in diesem Falle eine Art von Filtration

¹ Den Unterschied im Fibrinogengehalt zwischen Blut und Serum dürfen wir sicher nicht als Ursache dieser Resorption bezeichnen.

stattfindet; das Serum wird ausgesiebt, wobei die größeren Proteinteilchen zurückgehalten werden. Auf S. 308 stellten wir fest, daß eine Filtration bei der Anwesenheit einer *hydrostatischen Druckdifferenz* möglich ist. Beim Darne hat man auch nach dieser Druckdifferenz gesucht. HAMBURGER dachte, daß die Darmbewegungen (die Kontraktionen der Darmmuskeln) eine genügend große Druckdifferenz zwischen Blut und Darminhalt hervorrufen könnten, um die Darmflüssigkeit durch die Wand in das Blut zu pressen. WAYMOUTH-REID, STARLING und COHNHEIM beobachteten aber noch eine Resorption, wenn der Druck im Darne kleiner war als der Blutdruck in den Kapillaren.

Später hat sich dann herausgestellt, daß der Darm zur Erzeugung einer hydrostatischen Druckdifferenz einen anderen Mechanismus zur Verfügung hat. v. SPEE, FRIEDENTHAL, HAMBLETON, KING u. ARNOLD hatten bereits gesehen, daß die Darmzotten im lebenden Säugetierdarm Kontraktionen ausführen, aber erst VERZÁR, KOKAS u. GAL haben die Bedeutung dieser Kontraktionen in den Vordergrund gerückt. Sie konnten nachweisen, daß die Darmzotten sich (ohne Abnahme der Querdurchmesser) rhythmisch stark kontrahieren; die Flüssigkeit aus dem zentralen Lymphraum wird bei jeder Kontraktion in die Lymphspalten der Submukosa gepreßt. Verschiedene mechanische und chemische Reize, welche unter physiologischen Umständen vom Darminhalt ausgehen (z. B. von Extraktivstoffen, wasserlöslichen Aminosäuren und Galle), beschleunigen den Kontraktionsrhythmus (siehe auch KING u. ARNOLD).

Durch diese Untersuchungen sind wir einen großen Schritt weitergekommen: *Die Pumpwirkung der Zotten verursacht eine Druckdifferenz.* Aus dem Darm wird Flüssigkeit aufgesogen und in die Submukosa (d. h. in Blut und Lymphbahnen) gepreßt. Diese Druckdifferenz kann tatsächlich die Ursache der Resorption von isotonischen Lösungen und Serum in vivo sein. Verschiedene sich widersprechende Beobachtungen früherer Forscher liegen vielleicht darin begründet, daß durch ungleiche Versuchsbedingungen die Arbeit der Darmzotten stark schwankte. Denn VERZÁR u. KOKAS, KING u. ARNOLD wiesen nach, daß die Zottenbewegung durch Salze (z. B. Natriumsulfat und Kaliumchlorid), durch Isolierung des Darmes und durch Zirkulationsstörungen (siehe Besprechung der Arbeit von BORCHARDT bei VERZÁR) sehr leicht gehemmt werden kann. Die Resorption von Salzen wird also nicht nur durch die Salzwirkung auf den Membranzustand, sondern auch durch den Einfluß der Salze auf den Zottenrhythmus kompliziert.

Mit dem Nachweis der Darmzottenpumpwirkung ist unbedingt *eine vitale Komponente* im Resorptionsproblem aufgetreten, denn die Bewegung der Darmzotten wird durch Muskelarbeit hervorgerufen. *Mit Hilfe dieser Muskelarbeit ist der Darm fähig, eine Druckdifferenz zu erzeugen und aufrecht zu erhalten, wodurch ein Flüssigkeitstransport unabhängig vom Konzentrationsgefälle stattfinden kann.*

Und doch reicht die Arbeit der Darmzotten noch nicht zur Erklärung aller Resorptionserscheinungen aus, denn man hat auch eine Resorption beobachtet, wenn keine Darmzottenbewegung vorhanden war. COHNHEIM wies Darmresorption bei *Holothuria* nach; GOLDSCHMIDT und DAYTON stellten eine Resorption durch den Dickdarm fest. Das Peritoneum kann Serum und andere isotonische Flüssigkeiten aus der Bauchhöhle resorbieren (MOND). Am lebenden, isolierten Darm hört die Zottenkontraktion sehr bald auf (VERZÁR); speziell bei den Versuchen von WAYMOUTH-REID (der ja durch den als Membran ausgespannten Darm noch eine Flüssigkeitswanderung beobachtete) kann von einer Darmzottenwirkung nicht die Rede sein.

In diesen Fällen sind weder Konzentrations-, noch Druckdifferenzen vorhanden; der Flüssigkeitstransport muß also auf andere Weise zustande kommen. Da nun der lebende, isolierte Darm eine einseitige Permeabilität aufweist (die Flüssigkeit wird nur von innen nach außen transportiert, COHNHEIM, GIRARD, WAYMOUTH-REID, JORDAN u. BEGEMANN) und so eine große Ähnlichkeit mit dem Verhalten der lebenden Froschhaut zeigt, liegt es nahe, auch bei dem Flüssigkeitstransport durch die Darmwand nach elektrischen Ursachen zu suchen¹. Es hat sich nun herausgestellt, daß die Existenz einer zum Auslösen von Elektro-Osmose notwendigen elektromotorischen Kraft hier tatsächlich sehr wahrscheinlich ist. KELLER zeigte, daß im Prinzip sich alle positiv geladenen Teilchen in der Richtung Darmlumen—Kapillarendothel—Pfortader bewegen. Auch die Versuche von BRODIE, VOGT, CULLIS u. HALLIBURTON sprechen stark zugunsten eines elektro-osmotischen Wasserstromes und eines mechanischen Mitschleppens von gelösten Teilchen. Diese Forscher fanden nämlich, daß bei dem Transport einer gleichen Menge destillierten Wassers, Kochsalz- oder Peptonlösung gleichviel Sauerstoff verbraucht wird. Also kostet nur der Wassertransport Arbeit, zum Transport der gelösten Stoffe ist offenbar keine Arbeit (Konzentrierungsarbeit oder dgl.) nötig.

Der lebende Darm ist also wahrscheinlich imstande, eine Potentialdifferenz zu erzeugen und aufrecht zu erhalten, wodurch eine elektromotorische Kraft und dadurch wieder ein elektro-osmotischer Wassertransport

¹ Diese einseitige Permeabilität kam schon in den erwähnten Beobachtungen von HEIDENHAIN usw., daß zum Konzentrationsausgleich nur Salze und Wasser aus dem Darm in das Blut treten und nicht umgekehrt, zum Ausdruck. Aber auch die Angaben über das Erreichen einer Isotonie zwischen Darminhalt und Blut sind zweifelsohne richtig; die Resultante von Zottenwirkung, Elektro-Osmose und Streben nach Konzentrationsgleichheit wird natürlich unter verschiedenen Versuchsbedingungen verschieden gestaltet sein. Die einseitige Permeabilität zeigt sich daher am deutlichsten, wenn man Anisotonie und Druckdifferenz ausschaltet, indem man den Darm als Membran zwischen zwei gleichkonzentrierte Lösungen spannt (WAYMOUTH-REID).

unabhängig vom Konzentrationsgefälle entsteht. Dies ist die zweite vitale Komponente bei der Darmresorption.

Aber auch die dritte vitale Komponente, die direkte Handhabung einer Konzentrationsdifferenz (vgl. S. 331), kann bei der Darmresorption nachgewiesen werden. OKKER-BLOOM vermutete bereits, daß die Darmzellen die permeierenden Stoffe durch chemische Umsetzung osmotisch inaktivieren und auf diese Weise das Konzentrationsgefälle aufrecht erhalten. Bewiesen ist dies für die Permeation von Fettsäuren: Fettsäuren werden, sobald sie aus dem Darmlumen in die Epithelzellen gelangt sind, wieder zu osmotisch inaktiven Fetttropfen umgebildet. Auch mit Hilfe von Speicherung kann die Darmzelle permeierende Stoffe inaktivieren. JORDAN u. HIRSCH weisen nachdrücklich darauf hin, daß die Darmzellen, durch welche eine physikalisch-chemische Diffusion stattfindet (z. B. der Darm von *Helix*), keine intraplasmatische Verarbeitung von kolloidalen Substanzen (Eisensalzen) entfalten. Der resorbierende Darm (z. B. von *Rana*) zeigt dagegen eine solche Verarbeitung sehr deutlich. Bei der Permeation grobdisperser Stoffe wird somit offenbar auch *Konzentrationsarbeit* geleistet; *der Darm ist deshalb auch fähig, eine Konzentrationsdifferenz zu erzeugen und zu erhalten.*

Bei der Permeation durch den lebenden Darm wirken also verschiedene Komponenten zusammen und bilden einen sehr schwer zu analysierenden Permeationsprozeß. *Außer der ursprünglichen Permeabilität der Plasmahaut und deren Beeinflussung durch vielerlei Stoffe aus dem Darminhalt müssen wir damit rechnen, daß der Darm Druckdifferenz, Potentialdifferenz und Konzentrationsdifferenz zur Verfügung hat, um die Permeation zu regulieren.* Diese Faktoren üben auch aufeinander wieder sicher einen Einfluß aus; die Druckdifferenz kann eine Potentialdifferenz (Strömungspotential, siehe S. 306) und eine Konzentrationsdifferenz auslösen, die Potentialdifferenz (d. h. die dadurch auftretende elektromotorische Kraft) kann eine Druck- und Konzentrationsdifferenz schaffen, usw. Auch Salze beeinflussen Potentialdifferenz, Elektro-Osmose und Druckdifferenz (Einfluß auf Darmzotten). Es ist also nicht zu verwundern, daß, obgleich durch die jüngsten Versuche eine bessere Einsicht erzielt wurde, eine restlose Erklärung aller in vivo beobachteten Permeationsvorgänge zur Zeit noch aussteht.

Daß die Erhaltung von Potential-, Druck- und Konzentrationsdifferenzen wirklich auf Lebensprozessen beruht und mit Energieverbrauch einhergeht, ist bereits früher (S. 334, 336 und 337) besprochen. Auch bei der Darmresorption besitzen wir dafür direkte Beweise: BRODIE und seine Mitarbeiter wiesen den Sauerstoffverbrauch nach; COHNHEIM, WAYMOUTH-REID und HEIDENHAIN beobachteten, daß nach Narkotisierung und Absterben des Darmepithels die Resorption sich in eine physikalisch-chemische Diffusion verwandelte.

b) Ursachen der Permeation durch die temporär deformierte Membran.

Die Kräfte, welche die Phagozytose auslösen, treten in erster Linie in der Membran selbst auf und wurden auf S. 323 ff. behandelt. Bei der Phagozytose sind es die Adsorptions- und Kohäsionskräfte, welche eine Deformation der Membran hervorrufen und die Partikel hineinziehen. Die Triebkraft der Phagozytose beruht somit auf den Affinitäten zwischen Membran und Partikeln. Eine Arbeitsleistung der Zelle ist daher beim Phagozytoseprozeß, wie überdies aus der Übereinstimmung mit dem nicht lebenden Modell hervorgeht, nicht unbedingt notwendig. Handhabung einer Konzentrationsdifferenz kann hier auch keine Rolle spielen, da Konzentrationsunterschiede für diese grobdispersen Partikel keine Bedeutung haben.

Doch sind einige Punkte da, welche auf eine gewisse Aktivität der lebenden Zelle hinweisen. Einmal der bereits erwähnte Vorgang, daß die lebende Zelle weniger Partikel zugleich phagozytiert als das Modell und somit regulierend wirken kann. Wir wissen aber noch nicht, ob diese Regulierung mit einer Arbeitsleistung zusammengeht. Außerdem existieren noch andere Beobachtungen, welche eine spezifische Aktivität der Zelle wahrscheinlich machen. HIRSCH stellte nämlich eine intraplastische Verarbeitung von phagozytierten Partikeln fest; HYMAN, WILLIER u. RIFENBURGH fanden, daß *Planaria* während der Phagozytose mehr Sauerstoff verbraucht als sonst (allerdings ist es nicht sicher, ob dieser Sauerstoff wirklich für den Phagozytoseprozeß selbst verbraucht wurde). Auch oxydationsfördernde Stoffe scheinen einen günstigen Einfluß auf die Phagozytose zu haben. Zwar meinten FLEISCHMANN und andere Forscher, daß Atmung und Phagozytose unabhängig voneinander sind, da Calciumionen diese Prozesse im entgegengesetzten Sinne beeinflussen. LEIBOWITZ fand aber im Gegensatz zu diesen älteren Untersuchungen, daß Calcium eine stark fördernde Wirkung auf die Zellatmung ausübt. Die spezifisch fördernde Wirkung von Calcium auf die Phagozytose (siehe S. 326) und der Einfluß von Calcium auf die Atmung laufen also parallel; vielleicht wird man in der Zukunft diese zwei Erscheinungen in engeren Zusammenhang bringen können.

Auch bei der Phagozytose gibt es also eine Anzahl Argumente, die zugunsten spezifischer Lebensprozesse sprechen.

VIII. Schlußbetrachtung.

In vorstehender Abhandlung über das Permeabilitätsproblem habe ich zur Erlangung eines besseren Verständnisses der komplizierten Vorgänge das Thema in zwei Teile zerlegt: Erstens die Permeabilität der Membran und deren Einfluß auf die Teilchenwanderung, und zweitens die Triebkräfte, welche die Permeation auslösen.

Bei der Behandlung der Durchlässigkeit der lebenden Membran konnten auf diese Weise verschiedene Erscheinungen mit physikalisch-chemischen Membranprozessen begründet werden. Es konnte festgestellt werden, daß Eigenschaften und Funktion der Plasmamembran eine weitgehende Übereinstimmung mit dem leblosen Modell zeigen; fast alle Membranprozesse sind mit physikalisch-chemischen Vorgängen in Zusammenhang zu bringen. In jenen Fällen, wo eine physikalisch-chemische Erklärung noch aussteht (z. B. bei der Wirkung der inneren Sekrete), liegt dies vielleicht daran, daß eine Teilung in Membranvorgänge und Triebkräfte noch nicht möglich war. Aus diesen Fällen war noch nicht zu ersehen, inwieweit die Membran und inwieweit die Triebkräfte der Permeation beeinflußt wurden.

Auch die Triebkräfte der Permeation sind offenbar bei lebenden und nicht lebenden Systemen dieselben, nämlich Konzentrations-, Druck- und Potentialdifferenz¹. Die Kräfte, welche die lebende Zelle zur Auslösung von Permeationsprozessen benützt, sind also keine unbekanntes Lebenskräfte. *Der wesentliche Unterschied gegenüber dem leblosen System liegt aber darin, daß die lebende Zelle diese Kräfte erhalten kann, indem sie Energie dem System zufügt; auf diese Weise wird das Erreichen eines physikalisch-chemischen Gleichgewichtes ständig verhindert. Überdies kann das lebende System diese Kräfte so benutzen, beherrschen, regulieren und zusammenwirken lassen, daß ein sinnreiches Ganzes entsteht.*

Durch diese Teilung in Membranprozesse und Permeationsursachen ist auch der Unterschied zwischen Permeation von gelösten Stoffen und Phagozytose deutlich geworden. Obgleich beide Permeationsarten mit einer intraplasmatischen Verarbeitung einhergehen, so besteht doch ein Unterschied, und zwar in dem Aufnahmeformus. Dieser Unterschied ist nicht nur aus theoretischen Gründen ersichtlich, sondern wird auch experimentell durch den verschiedenartigen Einfluß der Calciumionen angezeigt (vgl. S. 328).

Schon früher haben HIRSCH und KRIJGSMAN versucht, die Permeation in lebenden Systemen schematisch zu ordnen. Im Lichte der neuesten Untersuchungen kann man nun einen Schritt weiter gehen. Ich bringe daher zum Schluß ein Schema, welches den heutigen Stand des Problems veranschaulicht.

¹ Ich weise nochmals darauf hin, daß die vorhandenen Potentialdifferenzen nur dann einen Flüssigkeitstransport auslösen können, wenn sie wirklich zur Entstehung von elektrischen Strömen Anlaß geben; die physikalische Beschaffenheit (Leitfähigkeit usw.) des Systems muß so gestaltet sein, daß tatsächlich elektrische Ströme auftreten können. Dies ist offenbar im lebenden Organismus, obgleich da keine metallischen Leiter anwesend sind, der Fall.

I. Permeation durch die intakte Membran.

1. Durch die Membransubstanz; vollkommen abhängig von physikalisch-chemischen Triebkräften. *Ohne Zellarbeit*. Beispiel: Permeation von lipoidlöslichen Stoffen und Wasser.

2. Durch die Membranporen; beeinflussbar durch physikalisch-chemische Faktoren, welche den Membranzustand ändern. Wird durch Calcium gehemmt.

a) *Ohne Zellarbeit*; vollkommen den physikalisch-chemischen Triebkräften unterworfen. Komplikationen durch Membrangleichgewichte. Beispiel: Porenpermeation von oberflächenaktiven Stoffen, Anionenaustausch zwischen Erythrozyten und Serum, Permeation von Wasser.

b) *Mit Zellarbeit* (Resorption).

α) Erhaltung einer Konzentrationsdifferenz, mit Hilfe von Konzentrierungsarbeit. Histologisches Signal (intraplastische Verarbeitung) und energetisches Signal (Sauerstoffverbrauch). Beispiel: Konzentrierungsarbeit der Nieren und der Leber, Permeation von kolloidalen Stoffen durch den Darm.

β) Erhaltung einer Potentialdifferenz. Einseitige Permeabilität; Kataphorese und Elektro-Osmose. Energetisches Signal (Sauerstoffverbrauch). Beispiel: Permeation von Wasser und gelösten Stoffen durch die lebende Froschhaut und Darmwand.

γ) Erhaltung einer Druckdifferenz. Energetisches Signal (Sauerstoffverbrauch). Beispiel: Permeation von Wasser und gelösten Stoffen durch die Darmwand mit Hilfe der Pumpwirkung der Darmzotten.

II. Permeation durch die temporär deformierte Membran; Phagozytose. Wird befördert durch Calcium. *Wahrscheinlich mit Zellarbeit*. Histologisches Signal (intraplastische Verarbeitung). Energetisches Signal (Sauerstoffverbrauch)? Beispiel: Aufnahme von Partikeln größer als $0,1 \mu$ in verschiedene Gewebe.

Literatur.

- ABRAMSON, H. A.: Electrokinetic phenomena. I u. II. J. gen. Physiol. **13**, 169, 657 (1930).
- ALBACH, W.: Über die schädigende Wirkung der Plasmolyse und der Deplasmolyse. Protoplasma (Berl.) **12**, 255 (1931).
- AMSON, K.: Worauf beruht die irreziproke Permeabilität der Froschhaut? Pflügers Arch. **225**, 467 (1930).
- D'ANCONA, U.: Influence des agents chimiques du milieu sur les organismes marins. Rapp. comm. pour l'exploration scient. Mer Médit. **5**, 97 (1930).
- ANSELMINO, K. J.: Untersuchungen über die Durchlässigkeit künstlicher kolloidaler Membranen. I. Mitteilung: Die Wirkung der Säure-Basenquelle auf die Durchlässigkeit von Gelatine- und Agarmembranen. Biochem. Z. **192**, 390 (1928).
- ASHER, L.: Beiträge zur Physiologie der Drüsen. Nr. 63. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der Drüsen mit innerer Sekretion auf die Wachstumsvorgänge, zugleich Beiträge zum Konstitutionsproblem.

- II. Mitteilung: Die Abhängigkeit der Phagocytose von inneren Sekreten, eine neue Methode zur Untersuchung der inneren Sekretion. *Ebenda* **147**, 410 (1924).
- BARCROFT: J. gen. Physiol. **5**, 157 (1922).
- BÄRLUND, H.: Permeabilitätsstudien an Epidermiszellen von *Rhoeo discolor*. Helsingfors 1929.
- BAYLISS, W. M.: The properties of colloidal Systems. II. On adsorption as preliminary to chemical reaction (S. 81). III. The osmotic pressure of electrolytically dissociated colloids (S. 229). Proc. roy. Soc. (Lond.) (B) **84** (1911).
- BEADLE, L. C.: The effect of salinity changes on the water content and respiration of marine invertebrates. J. of exper. Biol. **8**, 211 (1931).
- BECHHOLD, H. (1): Bau der roten Blutkörperchen und Hämolyse. Münch. med. Wschr. **68**, 127 (1921).
- (2): Die Kolloide in Biologie und Medizin. Leipzig 1929.
- BECK, W. A.: Variations in the Og of plant tissues. Plant Physiol. **6**, 315 (1931).
- BECKING, C. B. a. M. J. GREGERSON: The effect of light on the permeability of protoplasm. Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **23**, 130 (1924).
- BENNHOLD, H.: Über den Einfluß von Serum auf die Diffusion saurer Farbstoffe in Gelatinegele. Kolloid-Z. **43**, 328 (1927).
- BERGER, W., TROPPEL, E. u. F. RISCHER: Klinische Versuche über die Förderung der Darmresorption durch Saponine bei Kalksalzen. Klin. Wschr. **5**, 2394 (1926).
- BETHE, A.: (1): Die Bedeutung der Elektrolyte für die rhythmischen Bewegungen der Medusen. II. Teil: Angriffspunkt der Salze, Einfluß der Anionen und Wirkung der OH- und H-Ionen. Pflügers Arch. **127**, 219 (1909).
- (2): Der Einfluß der H-Ionenkonzentration auf die Permeabilität toter Membranen, auf die Adsorption an Eiweißsolen und auf den Stoffaustausch der Zellen und Gewebe. Biochem. Z. **127**, 18 (1922).
- (3): The permeability of the surface of marine animals. J. gen. Physiol. **13**, 437 (1930).
- BEUTLER, R. (1): Experimentelle Untersuchungen über die Verdauung bei *Hydra*. Z. vergl. Physiol. **1**, 1 (1924).
- BEUTNER, R.: Über Färbung und elektrische Potentiale in Geweben. Protoplasma (Berl.) **14**, 97 (1931).
- BIALASZEWICZ, K.: Über das Verhalten des osmotischen Druckes während der Entwicklung der Wirbeltierembryonen. Teil I u. II: Versuche an Hühner- und Froschembryonen. Arch. Entw.mechan. **34**, 489 (1912).
- BIGELOW, S. L. a. F. E. BARTELL: The size of the pores in porcelain and osmotic effects. J. amer. chem. Soc. **31**, 1194 (1909).
- BIGWOOD, E. J.: De la perméabilité de la gelée de gélatine au chlorure de calcium. I: S. 131; II: S. 136; III: S. 199. C. r. Soc. Biol. Paris **96** (1927).
- BILTZ, W.: Gedenkboek v. BEMMELEN. Den Helder. 1910.
- BLACKMANN, V. H. a. S. G. PAINE: Studies in the permeability of the pulvinus of *Mimosa pudica*. Ann. of Bot. **32**, 69 (1918).
- BOAS, F.: Untersuchungen über die Mitwirkung der Lipide beim Stoffaustausch der pflanzlichen Zelle. II. Mitteilung. Biochem. Z. **129**, 144 (1922).
- BORCHARDT, W.: Studien über die Einwirkung der Zirkulation und des extramuralen autonomen Nervensystems auf die Dünndarmresorption. I. Mitteilung: Nach Versuchen an Hunden mit Vellafistel. Pflügers Arch. **219**, 213 (1928).

- BRINKMANN, R. u. A. v. SZENT-GYÖRGYI: Studien über die physikalisch-chemischen Grundlagen der vitalen Permeabilität. I—IV. *Biochem. Z.* **139**, 261 (1923); **144**, 47 (1924).
- BRINLEY, F. J.: Penetration of hydrogen cyanide into living cells. *Protoplasma* (Berl.) **2**, 385 (1927).
- BRODIE, W. B.: On the destruction of leucocytes. *J. Anat. a. Physiol.* **35**, 142 (1901).
- , T. G., CULLIS, W. C. u. W. D. HALLIBURTON: The gaseous metabolism of the small intestine. Part II: The gaseous exchanges during the absorption of Witte's peptone. *J. of Physiol.* **40**, 173 (1910).
- a. H. VOIGT: The gaseous metabolism of the small intestine. Part I: The gaseous exchanges during the absorption of water and dilute salt solutions. *Ebenda* **40**, 135 (1910).
- BROOKS, M. M. (1): Studies on the permeability of living cells. VII. *Protoplasma* (Berl.) **1**, 305 (1926).
- (2): Studies on the permeability of living cells. VIII. *Ebenda* **2**, 420 (1927).
- , S. C.: The accumulation of strong electrolytes in living cells. *Science* (N. Y.) **73**, 589 (1931).
- BRÜHL, H.: *Biochem. Z.* **212** (1929).
- BRUMMER, K.: Weitere Beobachtungen über Permeabilitätsänderungen von Zellen unter Röntgenbestrahlung. *Strahlenther.* **21**, 447 (1926).
- BUNGENBERG DE JONG, H. G. u. R. F. WESTERKAMP: Orientierende Untersuchungen über das kolloidchemische Verhalten typisch hydrophiler Phosphatidsole. *Biochem. Z.* **234**, 347 (1931).
- BUYTENDIJK, F. J. J.: Over de permeabiliteit van de kikkerlong. *Nederl. Tijdschr. Geneesk.* **70**, I, 2149 (1926).
- CARLETON, H. M.: Studies on epithelial phagocytosis. *Proc. roy. Soc. Lond. (B)* **108**, 1 (1931).
- CHAMBERS, R. (1): Dissection and injection studies on the Amoeba. *Proc. Soc. exper. Biol. a. Med.* **18**, 66 (1921).
- (2): A micro injection study on the permeability of the starfish egg. *J. gen. Physiol.* **5**, 189 (1922).
- (3): La membrane semi-perméable de la cellule. *Ann. de Physiol.* **6**, 233 (1930).
- CHOMKOVIC, G.: Studien über die Funktion der im Wasser gelösten Nährsubstanzen im Stoffwechsel der Wassertiere. VI. Mitteilung: Über die Permeabilität der Haut bei Fischen für Lösungen von organischen Nährsubstanzen, Glucose, Saccharose, Pepton. *Pflügers Arch.* **211**, 666 (1926).
- CLARK, E. R. a. E. L. CLARK: The intravascular phagocytosis of erythrocytes. *Amer. J. Anat.* **41**, 227 (1928).
- COHNHEIM, O. (1): Über Dünndarmresorption. *Z. Biol.* **36**, 129 (1897).
- (2): Versuche über Resorption, Verdauung und Stoffwechsel von Echinodermen. *Z. physiol. Chem.* **33**, 9 (1901).
- (3): Versuche am isolierten überlebenden Dünndarm. *Z. Biol.* **38**, 419 (1899).
- (4): Über Dünndarmresorption. *Ebenda* **39**, 167 (1900).
- COLLANDER, R. (1): Über die Durchlässigkeit der Kupferferrozyanidniederschlagsmembran für Nichtelektrolyte. *Kolloidchem. Beih.* **19**, 72 (1924).
- (2): Über die Permeabilität von Kollodiummembranen. *Helsingfors* 1926.
- (3): Einige Permeabilitätsversuche mit Gelatinemembranen. *Protoplasma* (Berl.) **3**, 213 (1927).

- COLLANDER, R. (4): Permeabilitätsstudien an *Chara ceratophylla* I. Acta bot. fenn. 1930, Nr 6, 1.
- COULTER, C. B.: Membrane equilibria and the electric charge of red blood cells. J. gen. Physiol. 7, 1 (1924).
- CZAPEK, F.: Weitere Beiträge zur Physiologie der Stoffaufnahme in die lebende Pflanzenzelle. Internat. Z. phys.-chem. Biol. 1, 108 (1914).
- DEJDAR, E.: Potentialmessungen an den Kiemenepithelien des Axolotl (*Amblystoma tigrinum* GREEN.). Protoplasma (Berl.) 13, 436 (1931).
- DETERING, F.: Über die Harnbildung in der Froschniere. IX. und X. Mitteilung. Pflügers Arch. 214, 744 (1926).
- DIENA: Arch. Sci. Medicine 35 (1911).
- DONNAN, F. G. (1): Theorie der Membrangleichgewichte und Membranpotentiale bei Vorhandensein von nicht dialysierenden Elektrolyten. Ein Beitrag zur physikalisch-chemischen Physiologie. Z. Elektrochem. 17, 572 (1911).
- (2): J. chem. Soc. Lond. 99, 1554 (1910).
- v. ELISSAFOFF, G.: Über die Beeinflussung der Elektroendosmose durch Elektrolyte. Z. physik. Chem. 79, 385 (1912).
- EMBDEN, G. u. E. ADLER: Über die physiologische Bedeutung des Wechsels des Permeabilitätszustandes von Muskelfasergrenzschichten. Z. physiol. Chem. 118, 1 (1922).
- FAHR, G.: Über den Natriumgehalt der Skelettmuskeln des Frosches. Z. Biol. 52, 72 (1908).
- FEENSTRA, F. P.: Jonenbalanceering. Inaug.-Diss. Utrecht 1921.
- FENN, W. O. (1): The temperatur coefficient of phagocytosis. J. gen. Physiol. 3, 331 (1921).
- (2): The theoretical response of living cells to contact with solid bodies. Ebenda 4, 373 (1922).
- FITTING: Untersuchungen über isotonische Koeffizienten und ihren Nutzen für Permeabilitätsbestimmungen. Jb. Bot. 57, 553 (1916).
- FLEISCHMANN, W. (1): Untersuchungen zur Frage der Permeabilität pflanzlicher und tierischer Zellmembranen für Kohlehydrate. Pflügers Arch. 220, 448 (1928).
- (2): Über die Permeabilität der Leukocyten für Ionen. Ebenda 223, 47 (1929).
- FOURNEAU, E. E. et VULQUIN: Sur le passage des médicaments en solution aqueuse à travers des membranes lipoides. Bull. Soc. Chim. biol. Paris 23, 201 (1918).
- FREUNDLICH, H. (1): Kapillarchemie. Leipzig 1923.
- (2): Über abnorme Osmosen. Kolloid-Z. 18, 11 (1916).
- u. J. A. GANN: Über kolloidale Lösungen in Chloroform. Internat. Z. phys.-chem. Biol. 2, 1 (1915).
- FRIEDEMANN, U. u. A. SCHÖNFELD: Über die physikalisch-chemischen Bedingungen der Leukocytenbewegung. Biochem. Z. 80, 312 (1917).
- FRIEDENTHAL, H.: Über die bei der Resorption der Nahrung in Betracht kommenden Kräfte. Arch. f. Physiol. 1900, 217.
- FUJITA, A.: Untersuchungen über elektrische Erscheinungen und Ionen-durchlässigkeit von Membranen. VIII. Mitteilung: Die Permeabilität der getrockneten Kollodiummembran für Nichteletkrolyte. Biochem. Z. 170, 18 (1926).
- GARMUS, A.: Fortgesetzte Untersuchungen über die physiologische Permeabilität der Zellen. IV. Die Permeabilität und das Scheidevermögen der Drüsenzellen für Farbstoffe und eine neue Methode vitaler Beobachtung. Z. Biol. 58, 185 (1912).

- GELLHORN, E. (1): Beiträge zur allgemeinen Zellphysiologie. II. Mitteilung: Weitere Studien über die Quellbarkeit quergestreifter und glatter Muskulatur und ihre Permeabilität unter verschiedenen Bedingungen. *Pflügers Arch.* **200**, 583 (1924).
- (2): Das Permeabilitätsproblem. 1929.
- (3): Vital staining and permeability. II. Communication. *Protoplasma (Berl.)* **12**, 66 (1931).
- GICKLHORN, J. (1): Die Beziehungen der Dielektrizitätskonstante zur Physiologie. S. 367: Beobachtungen über die vitale Farbstoffspeicherung. *Kolloidchem. Beih.* **28** (1928).
- (2): Zur Diskussion der Grundlagen und Bauweise der Ultrafiltertheorie der Permeabilität. *Protoplasma (Berl.)* **13**, 567 (1931).
- (3): Elektive Vitalfärbungen. Probleme, Ziele, Ergebnisse, aktuelle Fragen und Bemerkungen zu den Methoden. *Erg. Biol.* **7**, 551 (1931).
- (4): Zur Diskussion einiger grundsätzlicher Fragen der Vitalfärbung. Membranfärbungen an lebenden und toten tierischen und pflanzlichen Zellen und Organen. *Biol. Zbl.* **51**, 469 (1931).
- u. E. DEJDAR: Beobachtungen an elektrisch gereizten Pflanzenzellen und die Frage des Nachweises reversibler Permeabilitätserhöhung. *Protoplasma (Berl.)* **13**, 592 (1931).
- FÜRTH, R. u. O. BLÜH: Adsorptions- und Diffusionserscheinungen im elektrischen Feld. *Z. physik. Chem.* **123**, 344 (1926).
- GILDEMEISTER, M.: Der sogenannte psychogalvanische Reflex und seine physikalisch-chemische Deutung. *Pflügers Arch.* **162**, 489 (1915).
- GIRARD, P (1): Recherches expérimentales sur le mécanisme physico-chimique de l'hémi-perméabilité des cellules vivantes aux électrolytes. *J. Physiol. et Path. gén.* **12**, 471 (1910).
- (2): *Bull. Soc. Chim. biol. Paris* **7** (1925).
- GOLDTSCHMIDT, S. a. A. B. DAYTON: Studies in the mechanism of absorption from the intestine. I—VI.: The Colon. *Amer. J. Physiol.* **48**, 419 (1919).
- GOLDZIEHER, M. A. a. L. HIRSCHHORN: The reticulo-endothelial system. III. The influence of hormones. *Arch. of Path.* **4**, 621 (1927).
- GROLLMAN, A.: Über das osmotische Gleichgewicht zwischen Dotter und Eiklar im Hühnerei. *Biochem. Z.* **238**, 408 (1931).
- GUMILEWSKY: Über Resorption im Dünndarm. *Pflügers Arch.* **39**, 556 (1886).
- GURCHOT, Ch.: Reversible permeability of membranes and its relation to cell metabolism. *J. physical. Chem.* **30**, 83 (1926).
- DE HAAN, J.: *Pflügers Arch.* **201** (1923).
- HAMBLETON, B. F.: Note upon the movements of the intestinal villi. *Amer. J. Physiol.* **34**, 446 (1914).
- HAMBURGER, H. J. (1): Die osmotische Spannkraft in den medizinischen Wissenschaften. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* **140**, 503 (1895).
- (2): Ebenda **1896**.
- (3) Die osmotische Spannkraft des Blutserums in verschiedenen Stadien der Verblutung. *Zbl. Physiol.* **9**, 241 (1896).
- (4): Über die Bedeutung von Atmung und Peristaltik für die Resorption im Dünndarm. Ebenda **9**, 647 (1896).
- (5): Physikalisch-chemische Untersuchungen über Phagozyten. Wiesbaden 1912.
- u. J. DE HAAN, : Zur Biologie der Phagocyten. V. *Biochem. Z.* **24**, 304 (1910).
- HANSTEEN-CRANNER: *Ber. dtsh. bot. Ges.* **37**, 380 (1919).
- HARKINS: *J. amer. chem. Soc.* **39**, 541 (1917).

- HARVEY, E. N.: Studies on the permeability of cells. J. of exper. Zool. 10, 507 (1911).
- HATSHECK, E.: Foundations of Coll. Chem. London 1925.
- HAYES, F. R.: The physiological response of *Paramaecium* to sea-water. Z. vergl. Physiol. 13, 214 (1930).
- HEIDENHAIN, R.: Neue Versuche über die Aufsaugung im Dünndarm. Pflügers Arch. 56, 579 (1894).
- HERLANT, M. (1): Variations cycliques de la perméabilité chez l'œuf activé. C. r. Soc. Biol. Paris 81, 151 (1918).
- HERRMANN, F.: Über den Wasserhaushalt des Flußkrebse (*Potamobius astacus* LEACH). Z. vergl. Physiol. 14, 479 (1931).
- HERTER, C. A.: Über die Anwendung reduzierbarer Farbstoffe beim Studium der Verteilung von Giften und ihrer Wirkung auf die Zelltätigkeit. Z. physiol. Chem. 42, 493 (1904).
- HERTZ, W.: Die Vitalfärbung von *Opalina ranarum* mit Säurefarbstoffen und ihre Beeinflussung durch Narkoticum. Pflügers Arch. 196, 444 (1922).
- v. HERWERDEN, M. A.: Umkehrbare Änderungen im Froschlarvenepithel. Ein Reagenz auf die Permeabilitätsverhältnisse des Protoplasmas unter dem Einfluß der Bestrahlung. Protoplasma (Berl.) 8, 413 (1929).
- HILL, A. V. (1): Membrane phenomena in living matter: equilibrium or steady state. Trans. Faraday Soc. 26, 667 (1930).
- (2): A thermal method of measuring the vapour pressure of an aqueous solution. Proc. roy. Soc. Lond. (A) 127, 9 (1930).
- HIRSCH, G. C. (1): Probleme der intraplasmatischen Verdauung. Ihre Beziehungen zur Resorption, Diffusion, Nahrungsaufnahme, Darmbau und Nahrungswahl bei den Metazoen. Z. vergl. Physiol. 3, 183 (1925).
- (2): Spijsverteering. In: NIERSTRASZ en IHLE, Leerboek der algemeene dierkunde. Utrecht 1929.
- (3): Der Weg des resorbierten Eisens und des phagocytierten Karmins bei *Murex trunculus*. Z. vergl. Physiol. 2, 1 (1924).
- (4): Die wechselnde Permeabilität der Pankreaszelle als limitierender Faktor der vitalen Neutralrotfärbung. Z. Zellforsch. 14, 517 (1931).
- Hoagland, D. R. u. A. R. DAVIS: The intake and accumulation of electrolytes by plant cells. Protoplasma (Berl.) 6, 610 (1929).
- HIBBARD, P. L. a. A. R. DAVIS: The influence of high temperature and other conditions on the ability of *Nitella* cells to concentrate halogens in the cell sap. J. gen. Physiol. 10, 121 (1926).
- HÖBER, R. (1): Die Einwirkung von Alkalisalzen auf das Flimmerepithel. Biochem. Z. 17, 518 (1909).
- (2): Physikalische Chemie der Zelle und Gewebe. 1926.
- (3): Der Stoffaustausch zwischen Protoplast und Umgebung. In: Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie 1, 407 (1927).
- (4): The present conception of the structure of the plasma membrane. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole 58, 1 (1930).
- u. M. B. BANUS: Pflügers Arch. 201 (1923).
- u. J. HÖBER: Beobachtungen über die Zusammensetzung des Zellsaftes von *Valonia macrophysa*. Ebenda 219, 260 (1928).
- u. F. HOFFMANN: Über das elektromotorische Verhalten von künstlichen Membranen mit gleichzeitig selektiv kationen- und selektiv anionendurchlässigen Flächenstücken. Ebenda 220, 558 (1928).
- u. G. PUPILLI: Neue Versuche über die Aufnahme von Farbstoffen durch die roten Blutkörperchen. Ebenda 226, 585 (1931).
- HÖFLER, K. (1): Über die Zuckerpermeabilität plasmolysierter Protoplaste. Planta (Berl.) 2, 454 (1926).

- HÖFLER, K. (2): Plasmolyseverlauf und Wasserpermeabilität. *Protoplasma* (Berl.) **12**, 564 (1931).
- u. A. STIEGLER: Ebenda **9** (1930).
- u. F. WEBER: Die Wirkung der Äthernarkose auf die Harnstoffpermeabilität von Pflanzenzellen. *Jb. Bot.* **65**, 643 (1926).
- HYMAN, L. H., WILLIER, B. H. u. S. A. RIFENBURGH: Physiological studies on *Planaria*. VI. A respiratory and histochemical investigation of the source of the increased metabolism after feeding. *J. of exper. Zool.* **40** 473 (1924).
- IRWIN, M. (1): The permeability of living cells to dyes as affected by hydrogen ion concentration. *J. gen. Physiol.* **5**, 223 (1929).
- (2): The behavior of chlorides in the cell sap of *Nitella*. Ebenda **5**, 427 (1923).
- (3): The penetration of dyes as influenced by hydrogen ion concentration. Ebenda **5**, 727 (1923).
- ISCHIMOTO, Y.: Über die Rolle der Lipoide der Mikroben bei ihrer Phagocytose im Blutkreislauf der Versuchstiere. *Zbl. Bakter. I Orig.* **101**, 425 (1927).
- JACOBI, W.: Pharmakologische Wirkungen am peripheren Gefäßapparat und ihre Beeinflussung auf Grund einer spezifischen Veränderung der Permeabilität der Zellmembranen durch Hydroxylionen. *Arch. f. exper. Path.* **88**, 333 (1920).
- JACOBS, M. H.: The permeability of the Erythrocyte. *Erg. Biol.* **7**, 1 (1931).
- JANSE, J. M.: Die Permeabilität des Protoplasmas. *Versl. Akad. Wetensch. Amsterd., Wis- en natuurkd. Afd. III*, **4**, 332 (1888).
- JORDAN, H. J. (1): Vergleichend Physiologisches über Resorption. In: *Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie* **4**, 167 (1929).
- (2): Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere. Jena 1913.
- u. H. BEGEMANN: Über die Bedeutung des Darmes von *Helix pomatia*. *Zool. Jahrb., Abt. Zool. u. Physiol.* **38**, 565 (1921).
- u. G. C. HIRSCH: Einige vergleichend-physiologische Probleme der Verdauung bei Metazoen. In: *Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie* **3**, 24 (1927).
- u. H. J. LAM: Über die Darmdurchlässigkeit bei *Astacus fluviatilis* und *Helix pomatia*. *Tijdschr. nederl. dierkd. Ver.igg* **16**, 281 (1918).
- JURISIC, P. J.: Untersuchungen zur physikalischen Chemie der Resorption. II. u. III. *Biochem. Z.* **241**, 476 (1931).
- KAGAN, M.: Zur Kenntnis der Farbstoffresorption durch die Darmschleimhaut. III. Resorption von Trypanblau und Tusche durch den lymphatischen Apparat des Dünndarmes. *Z. Zellforsch.* **14**, 544 (1931).
- KATZ, J.: Die mineralischen Bestandteile des Muskelfleisches. *Pflügers Arch.* **63**, 1 (1896).
- KEDROWSKY, B.: Die Stoffaufnahme bei *Opalina ranarum*. Mitteilung III und IV. *Z. Zellforsch.* **12**, 600 (1931).
- KELLER, R. (1): Neue Methoden in der Mikrophysikochemie. *Biochem. Z.* **168**, 88 (1926).
- (2): Kataphorese von Stoffen unter physiologischen Bedingungen. Ebenda **168**, 94 (1926).
- (3): Neues von der Protoplasmaelektrizität. *Protoplasma* (Berl.) **1**, 313 (1926).
- (4): Elektrostatik als eigenes Arbeitsgebiet in der Biochemie. *Kolloidchem. Beih.* **28**, 219 (1928).
- (5): Moleküle und Ionen im Plasma. *Biochem. Z.* **195**, 14 (1928).

- KELLER, R. (6): Der elektrische Faktor des Wassertransportes im Lichte der Vitalfärbung. *Erg. Physiol.* **30**, 294 (1930).
- (7): Elektrische Potentiale der Haut. *Protoplasma (Berl.)* **13**, 463 (1931).
- KING u. ARNOLD: *Amer. J. Physiol.* **59** (1922).
- KING, C. E., ARNOLD, L. a. J. G. CHURCH: The physiological Rôle of the intestinal mucosal movements. *Ebenda* **61**, 80 (1922).
- KLEBS, G.: Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. *Ber. dtsch. bot. Ges.* **5**, 181 (1887).
- KOCHMANN, M.: Einfluß der Narkotika der Fettreihe auf den Quellungs- zustand der Zellkolloide. *Biochem. Z.* **136**, 49 (1923).
- KOFLER, L.: Die Saponine. *Wien* 1927.
- u. R. KAUREK: Über den Einfluß von Saponinen auf die Resorption von Strophantin und Digitoxin. *Arch. f. exper. Path.* **109**, 362 (1925).
- v. KOKAS, E. u. G. GÁL: Resorptionsbeschleunigung durch Hefeextrakt. *Biochem. Z.* **205**, 380 (1929).
- KOMIYA, E.: Morphologische Blutveränderungen bei gespeicherten Tieren. *Fol. haemat. (Lpz.)* **35**, 201 (1927).
- KOSAK, M.: Über den Einfluß der Elektrolyte auf die Vitalfärbung des Lanzettfisches. *Anat. Anz.* **66**, 124 (1928).
- KRASSINSKY, N.: *Protoplasma (Berl.)* **9** (1930).
- KREBS, H. A. u. D. NACHMANSOHN: Vitalfärbung und Adsorption. *Biochem. Z.* **186**, 478 (1927).
- KRIJGSMAN, B. J.: Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen bei *Helix pomatia*. II. Teil: Sekretion, Resorption und Phagocytose. *Z. vergl. Physiol.* **8**, 187 (1928).
- KROETZ, CHR. (1): Zur Biochemie der Strahlenwirkungen. VI. Mitteilung: Der Röntgenstrahleneinfluß auf die Durchlässigkeit der überlebenden Froschhautmembran. *Biochem. Z.* **191**, 250 (1927).
- (2): Über die Lichtwirkung vom physikalisch-chemischen Standpunkt aus. *Strahlenther.* **28**, 92 (1928).
- KROGH, A.: *Anatomie und Physiologie der Kapillaren*. Berlin 1924.
- KRUYT, H. R.: *Colloïds*. London 1930.
- en P. C. v. D. WILLIGEN: De stabiliteit van suspensoiden onder invloed van electrolytmengsels. *Versl. Akad. Wetensch. Amsterd., Wis- en natuurkd. Afd.* **34**, 1240 (1925).
- KÜSTER, E.: Über die Aufnahme von Anilinfarben in lebende Pflanzenzellen. *Jb. Bot.* **50**, 261 (1911).
- v. KUTHY, A.: Permeabilitätsbeeinflussung durch oberflächenaktive Stoffe. *Biochem. Z.* **237**, 396 (1931).
- LANDIS, E. M.: Micro-injection studies of capillary permeability. II. The relation between capillary pressure and the rate at which fluid passes through the walls of single capillaries. *Amer. J. Physiol.* **82**, 217 (1927).
- LANGMUIR, I.: The constitution and fundamental properties of solids and liquids. II. Liquids. *J. amer. chem. Soc.* **39**, 1848 (1917).
- LASCH, F.: Resorptionsversuche am isolierten überlebenden Darm. I u. II. *Biochem. Z.* **169**, 292 (1926).
- u. S. BRÜGEL: Resorptionsversuche am isolierten überlebenden Darm. III. Mitteilung: Der Einfluß von Saponin auf die Resorption von Zuckerlösungen. *Ebenda* **172**, 422 (1926).
- LEBER, W.: Über Spezifität und Genese des basischen Vitalgranulums. *Z. Zellforsch.* **14**, 566 (1931).
- LEHMANN, G. u. A. MEESMANN: Über das Bestehen eines Donnangleichgewichtes zwischen Blut und Kammerwasser bzw. Liquor cerebrospinalis. *Pflügers Arch.* **205**, 210 (1924).

- LEHMANN, F. u. P. WELS: Die Wirkung der Röntgenstrahlen auf die Durchlässigkeit der roten Blutkörperchen auf Elektrolyte. *Ebenda* **213**, 628 (1926).
- LEIBOWITZ, J.: Der Einfluß von K-, Ca-, Sr-, Ba- und Mg-Salzen auf die Atmung isolierten Nierengewebes. *Biochem. Z.* **226**, 338 (1930).
- LEICHER: *Dtsch. Arch. klin. Med.* **141**, 196.
- LEPESCHKIN, W. W. (1): *Ber. dtsh. bot. Ges.* **26**, 198 (1908).
- (2): Über die Struktur des Protoplasmas. *Ebenda* **29**, 247 (1911).
- (3): Zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung der Plasmamembran. *Ebenda* **29**, 247 (1911).
- (4): Über die Einwirkung anästhesierender Stoffe auf die osmotischen Eigenschaften der Plasmamembran. *Ebenda* **29**, 349 (1911).
- LESSER, E. J.: Über die elektromotorische Kraft des Froshhautstroms und ihre Beziehung zur Temperatur. *Pflügers Arch.* **116**, 124 (1907).
- LEUTHARDT, F.: Grundlagen und Grenzen biologischer p_H -Bestimmungen. *Kolloidchem. Beih.* **28**, 262 (1928).
- LILLIE, R. S.: The physiology of cell-division. IV. The action of salt solutions followed by hypertonic sea-water on unfertilized sea-urchin eggs and the rôle of membranes in mitosis. *J. Morph. a. Physiol.* **22**, 695 (1911).
- LIPSCHITZ, W.: Übersicht über die chemischen Systeme des Organismus und ihre Fähigkeit, Energie zu liefern. In: *Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie* **1**, 26 (1927).
- LOEB, J. (1): Sodium chloride and selective diffusion in living organisms. *J. gen. Physiol.* **5**, 231 (1922).
- (2): Amoeboid movement and agglutination in amoebocytes of *Limulus* and the relation of these processes to tissue formation and thrombosis. *Protoplasma (Berl.)* **2**, 512 (1927).
- LOEFFLER, L.: Über die Ursachen der Verteilung von Vitalfarbstoffen im Tierkörper. *Verh. dtsh. path. Ges.* **23**, 336 (1928).
- LUCKÉ, B. u. M. McCUTCHEON: The effect of valence of ions on cellular permeability to water. *J. gen. Physiol.* **12**, 571 (1929).
- LUDFORD, R. J.: A comparison of the vital staining of the parenchyma cells of the liver with acid and basic dyes. *Proc. roy. Soc. Lond. (B)* **108**, 270 (1931).
- MACDOUGAL, D. T. u. V. MORAVEK: The activities of a constructed colloidal cell. *Protoplasma (Berl.)* **2**, 161 (1927).
- MANEGOLD, E. u. R. HOFMANN: Die spezifische Durchlässigkeit von Kapillarsystemen. *Biochem. Z.* **243**, 51 (1931).
- MARGARIA, R.: The osmotic changes in some marine animals. *Proc. roy. Soc. Lond. (B)* **107**, 606 (1931).
- MASING, E.: Über die Verteilung von Traubenzucker im Menschenblut und ihre Abhängigkeit von der Temperatur. *Pflügers Arch.* **156**, 401 (1914).
- McCLENDON, J. F.: The plasma membrane of ox erythrocytes as studied by Wheatstone bridge measurements. *Protoplasma (Berl.)* **3**, 7 (1927).
- MEIGS, E. B. (1): The effects of distilled water and of various solutions on the weight and length of striated muscle. *Amer. J. Physiol.* **26**, 191 (1910).
- (2): The osmotic properties of calcium and magnesium phosphate in relation to those of living cells. *Ebenda* **38**, 456 (1915).
- MEYER, H. H.: Die Narkose und ihre allgemeine Theorie. In: *Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie* **1**, 531 (1927).
- K. H.: Die Chemie der Micelle und ihre Anwendung auf biochemische und biologische Probleme. *Biochem. Z.* **208**, 1 (1929).
- MEYERHOF, O.: Über das osmotische Gleichgewicht zwischen Dotter und Eiklar im Hühnerei. *Ebenda* **242**, 244 (1931).

- MICHAELIS, L. (1): Die Permeabilität von Membranen. Naturwiss. **14**, 33 (1926).
— (2): Oxydations-Reductions-potentiale. Berlin 1929.
— u. K. G. DERNBY: Der Einfluß der Alkalität auf die Wirksamkeit der Chininalkaloide. Z. Immun.forsch. **34**, 194 (1922).
— u. FUJITA, A. u. SH. DOKAN: Biochem. Z. **158**, **159**, **161**, **162** en **164** (1925).
— SH. DOKAN: Untersuchungen über elektrische Erscheinungen und Ionendurchlässigkeit von Membranen. V. Mitteilung: Membranen aus Paraffin, Wachs, Mastix, Kautschuk. Ebenda **162**, 258 (1925).
— u. A. FUJITA: Untersuchungen über elektrische Erscheinungen und Ionendurchlässigkeit von Membranen. IV. Mitteilung: Potentialdifferenzen und Permeabilität von Kollodiummembranen. Ebenda **161**, 47 (1925).
— — Untersuchungen über elektrische Erscheinungen und Ionendurchlässigkeit von Membranen. VII. Mitteilung: Die Permeabilität der Kollodiummembran für mehrwertige Kationen. Ebenda **164**, 23 (1925).
— , ELLSWORTH, R. McL. a. A. A. WEECH: Studies on the permeability of membranes. II. Determination of ionic transfer numbers in membranes from concentrations chains. J. gen. Physiol. **10**, 671 (1927).
— a. W. A. PERLZWEIG: Studies on permeability of membranes. I. Introduction and the diffusion of ions across the dried collodium membrane. Ebenda **10**, 575 (1927).
— a. A. A. WEECH: Studies on the permeability of membranes. IV. Variations of transfer numbers with the dried collodium membrane produced by the electric current. Ebenda **11**, 147 (1927).
MITCHELL, P. H., WILSON, J. W. a. R. E. STANTON: The selective absorption of potassium by animal cells. II. The cause of potassium selection as indicated by the absorption of rubidium and cesium. Ebenda **4**, 141 (1921).
v. MÖLLENDORFF, W. (1): Beiträge zur Kenntnis der Stoffwanderungen bei wachsenden Organismen. IV. Die Einschaltung des Farbstofftransportes in die Resorption bei Tieren verschiedenen Lebensalters. Histophysiologische Beiträge zum Resorptionsproblem. Z. Zellforsch. **2**, 129 (1925).
— (2): Vitale Färbungen an tierischen Zellen. Grundlagen, Ergebnisse und Ziele biologischer Farbstoffversuche. Erg. Physiol. **18**, 141 (1920).
MOMMSEN, H.: Über den Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration auf die Diffusion von Farbstoffen in eine Gelatinegallerte. Biochem. Z. **168**, 77 (1926).
MOND, R. (1): Umkehr der Anionenpermeabilität der roten Blutkörperchen in eine elektive Durchlässigkeit für Cationen. Ein Beitrag zur Analyse der Zellmembranen. Pflügers Arch. **217**, 618 (1927).
— (2): Resorption aus dem Peritoneum und anderen serösen Höhlen. In: Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie **4**, 152 (1929).
— (3): Weitere vergleichende Untersuchungen über Membranstruktur und Permeabilität der roten Blutkörperchen. Bemerkungen zur Frage der Traubenzuckerpermeabilität. Pflügers Arch. **224**, 161 (1930).
— u. F. HOFFMANN: Weitere Untersuchungen über die Membranstruktur der roten Blutkörperchen. Die Beziehungen zwischen Durchlässigkeit und Molekularvolumen. Ebenda **219**, 467 (1928).
— — Untersuchungen an künstlichen Membranen, die elektiv anionen-permeabel sind. Ebenda **220**, 194 (1928).
— — Untersuchungen über die Permeabilität der Knorpelzellen. Ebenda **221**, 460 (1929).

- MORAWITZ, P. u. W. NONNENBRUCH: Pathologie des Wasser- und Mineralstoffwechsels. In: OPPENHEIMERS Handbuch der Biochemie, II. Aufl. 1925, 8, 256.
- NAGEL, A.: Über die Wirkung verschiedener Faktoren, insbesondere narkotischer Substanzen auf die vitale Methylenblaufärbung bei in vitro gezüchteten Fibrocyten. Z. Zellforsch. 13, 405 (1931).
- NATHANSON: Jb. Bot. 40 (1904).
- NEEDHAM, J.: J. of exper. Biol. 8 (1931).
- a. M. SMITH: Ebenda 8 (1931).
- NETTER, H.: Über die Beeinflussung der Alkalisalzaufnahme lebender Pflanzenzellen durch mehrwertige Cationen. Pflügers Arch. 198, 225 (1923).
- NIINA, T.: Über den Einfluß des elektrischen Stroms auf die Permeabilität der Froschhaut. Pflügers Arch. 204, 332 (1924).
- NIRENSTEIN, E.: Über das Wesen der Vitalfärbung. Ebenda 179, 233 (1920).
- NISTLER, A.: Über die Bedeutung der Dispersoidanalyse und eine Neukonstruktion des Diffusionsmikroskopes. Protoplasma (Berl.) 13, 517 (1931).
- NORRIS, E. R.: Effect of some capillary active substances on the permeability of collodium membranes. Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. 24, 483 (1927).
- OKKER-BLOOM, M.: Tierische Säfte und Gewebe in physikalisch-chemischer Beziehung. Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) 19, 162 (1907).
- OKUNEFF, N. (1): Spektrophotometrische Studien über die beiden Komponenten des Farbstoffs Trypanblau. Biochem. Z. 193, 70 (1928).
- (2): Zur Frage nach der Bedeutung der Lipoidstoffe in der Zellpermeabilität. Ebenda 198, 296 (1928).
- (3): Zur Deutung einiger Erscheinungen der sogenannten physiologischen Permeabilität. Trav. Labor. expér. Zool. et Morph. Animaux Acad. Sci. U. S. S. R. 1, 1. Leningrad 1930.
- OSTERHOUT, W. J. V. (1): The permeability of living cells to salts in pure and balanced solutions. Science (N. Y.) 34, 187 (1911).
- (2): Antagonism and permeability. Ebenda 45, 97 (1917).
- (3): Conductivity as a measure of permeability. J. of biol. Chem. 36, 485 (1918).
- (4): J. gen. Physiol. 2, 409 (1919).
- OUWELEEN: Invloed van serum op de phagocytose. Diss. Groningen. 1914.
- OVERTON, E. (1): Über die osmotischen Eigenschaften der Zelle in ihrer Bedeutung für die Toxikologie und Pharmakologie. Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich 41, 383 (1895).
- (2): Über die allgemeinen osmotischen Eigenschaften der Zelle, ihre vermutlichen Ursachen und ihre Bedeutung für die Physiologie. Ebenda 44, 88 (1899).
- PÉTERFI, T., u. G. YAMAHA: Die Wirkung des mechanischen Drucks auf das Protoplasma der *Nitella*-Zelle. Protoplasma (Berl.) 12, 279 (1931).
- PFEFFER: Osmotische Untersuchungen. Leipzig 1877.
- PFEIFFER, H.: Über die Mitwirkung elektrokapillarer Effekte bei der Vitalfärbung pflanzlicher und tierischer Protoplasten. Biol. Zbl. 47, 201 (1927).
- PHILIPPSON, M. u. HANNEVART: C. r. Soc. Biol. Paris 83, 1570 (1920).
- PLOWE, J. Q.: Membranes in the plant cell. I a. II. Protoplasma (Berl.) 12, 196 (1931).
- PONDER, E.: The influence of surface charge and of cytoplasmic viscosity on the phagocytosis of a particle. J. gen. Physiol. 11, 757 (1928).
- PRAT, S.: Plasmoanalyse und Permeabilität. Biochem. Z. 128, 557 (1922).
- RADSMÄ, W.: L'action chimique colloïdale des sels alcalins neutres sur le processus de la phagocytose. Arch. néerl. Physiol. 4, 197 (1920).

- RAMSDEN, W.: Separation of solids in surface layers of solutions and suspensions. Proc. roy. Soc. Lond. (B) **72**, 156 (1904).
- REID, E. W. (1): On intestinal absorption, especially on the absorption of serum, peptone and glucose. Philos. Trans. roy. Soc. Lond. **192**, 211 (1900).
- (2): Intestinal absorption of maltose. J. of Physiol. **26**, 427 (1901).
- (3): Transport of fluid by certain epithelia. Ebenda **26**, 436 (1901).
- (4): Intestinal absorption of solutions. Ebenda **28**, 241 (1902).
- RHUMBLER, L.: Das Protoplasma als physikalisches System. Erg. Physiol. **14**, 484 (1914).
- V. RIJSELBERGHE: Bull. Acad. Med. Belg. **1901**, 73.
- RISSE, O.: Über die Durchlässigkeit von Kolloidium- und Eiweißmembranen für einige Ampholyte. II. Mitteilung: Quellungsinflüsse. Pflügers Arch. **213**, 685 (1926).
- RONA, P. u. P. GYÖRGY (1): Beitrag zur Frage der Ionenverteilung im Blutserum. Biochem. Z. **56**, 416 (1913).
- — (2): Über die Einwirkung von Elektrolyten auf die Ricin-Hämagglutination. Ebenda **105**, 120 (1920).
- — (3): Untersuchungen über Sedimentierung. Ebenda **105**, 133 (1920).
- RUHLAND, W.: Studien über die Aufnahme von Kolloiden durch die pflanzliche Plasmahaut. Jb. Bot. **51**, 376 (1912).
- u. C. HOFFMANN: Die Permeabilität von *Beggiatoa mirabilis*. Ein Beitrag zur Ultrafiltertheorie des Plasmas. Planta (Berl.) **1**, 1 (1925).
- SCHADE, H.: Wasserstoffwechsel. In: OPPENHEIMERS Handbuch der Biochemie, II. Aufl. 1925, **8**, 149.
- SCHÖNFELDER, S.: Weitere Untersuchungen über die Permeabilität von *Beggiatoa mirabilis* nebst kritischen Ausführungen zum Gesamtproblem der Permeabilität. Planta (Berl.) **12**, 414 (1930).
- SCHLIEPER, C. (1): Über die Einwirkung niederer Salzkonzentrationen auf marine Organismen. Z. vergl. Physiol. **9**, 478 (1929).
- (2): Neue Versuche über die Osmoregulation wasserlebender Tiere. Sitzgsber. Ges. Naturwiss. Marburg **64**, 143 (1929).
- SCHMIDT, W. J.: Über den Feinbau tierischer Fibrillen. Naturwiss. **12**, 269 u. 296 (1924).
- Schreinemakers, F. A. H. (1): Stelsels met membranen. Versl. Akad. Wetensch. Amsterd., Wis- en natuurkd. Afd. **36**, 142 (1927).
- (2): Osmose van ternaire vloeistoffen. Algemeene beschouwingen. I—IV. Ebenda **36** (1927).
- (3): Evenwichten in systemen, waarin fasen, die door een semipermeabelen wand sejn gescheiden. I—XXIII. Viele Arbeiten in: Ebenda **33** bis **36** (1924—27).
- (4): Osmosis of liquids. General considerations. J. gen. Physiol. **11**, 701 (1928).
- (5): Osmosis of liquids. II. Ebenda **12**, 555 (1929).
- (6): Rec. Trav. chim. Pays-Bas et Belg. (Amsterd.) **48** (1929).
- (7): Osmosis of liquids. III. J. gen. Physiol. **13**, 335 (1930).
- (8): Membrane and osmosis. Rec. Trav. chim. Pays-Bas et Belg. (Amsterd.) **50**, 221 (1931).
- SEIFRIZ, W. (1): Studies in emulsions. I—VIII. J. physic. Chem. **29**, 587, 738, 834 (1925).
- (2): The physical properties of erythrocytes. Protoplasma (Berl.) **1**, 345 (1926).
- (3): Observations on the reaction of Protoplasm to some reagents. Ann. of Bot. **37**, 489 (1923).

- SEN, B.: A method for measuring the change of permeability to ions of single cells under electric stimulation. *Ebenda* **45**, 527 (1931).
- VAN SLYKE, D. D., WU, H. a. F. C. McLEAN: Studies of gas and electrolyte equilibria in the blood. V. Factors controlling the electrolyte and water distribution in the blood. *J. of biol. Chem.* **56**, 765 (1923).
- SMITH, M. a. J. SHEPHERD: The Relations between yolk and white in the henn's egg. II. *J. of exper. Biol.* **8**, 293 (1931).
- V. SPEE: *Arch. f. Physiol.* **1885**.
- SPEK, J. (1): Experimentelle Beiträge zur Physiologie der Zellteilung. *Biol. Zbl.* **39**, 23 (1919).
- (2): *Acta zool. (Stockh.)* **1921**, 153.
- (3): Über den heutigen Stand der Probleme der Plasmastrukturen. *Naturwiss.* **13**, 893 (1925).
- SPIERER, CH.: Die ultramikroskopische Struktur unimicellarer, speziell irrisierender Häutchen von Eiweiß und anderen Substanzen. *Kolloid-Z.* **55**, 237 (1931).
- STARLING, E. H.: On the absorption of fluids from the connective tissue spaces. *J. of Physiol.* **19**, 312 (1896).
- (2): The glomerular functions of the kidney. *Ebenda* **24**, 317 (1899).
- (3): Principles of human physiol. 1915.
- (4): Die Resorption vom Verdauungskanal aus. In: OPPENHEIMERS Handbuch der Biochemie, II. Aufl. 1925, 5, 217.
- STARV, Z.: Das Verhalten von Lösungen im elektrischen Hochspannungsfeld. *Z. physik. Chem.* **126**, 173 (1927).
- STEWART, D. R.: The permeability of the *Arbacia* egg. *Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole* **60**, 152 (1931).
- STILES, W.: The exosmosis of dissolved substance from storage tissue into water. *Protoplasma (Berl.)* **2**, 577 (1927).
- STRAUB, J.: Der Unterschied in osmotischer Konzentration zwischen Eigelb und Eiklar. *Rec. Trav. chim. Pays-Bas et Belg. (Amsterd.)* **48**, 49, (1929).
- SUGIYAMA, S. u. T. TAKIGAWA: *Trans. jap. path. Soc.* **20** (1930).
- THIEULIN, C. r. *Soc. Biol. Paris* **83**, 1347 (1920).
- TINKER: *Proc. roy. Soc. Lond. (A)* **92**, 357 (1916).
- TOMITA, T.: Adsorption und Osmose in Gelen. *Biochem. Z.* **153**, 335 (1924).
- TRAUBE, J.: Über den Haftdruck. Beitrag zur Theorie der Lösungen. *Ber. dtsh. chem. Ges.* **42**, 86 (1909) (hier auch frühere Angaben).
- u. YUMIKURA: Lipoidtheorie und Oberflächenaktivitätstheorie. II. *Biochem. Z.* **157**, 383 (1925).
- TRAUBE, M.: Experimente zur Theorie der Zellenbildung und Endosmose. *Arch. Anat. u. Physiol.* **1867**, 87.
- TRÖNDLE, A. (1): Sur la perméabilité du protoplasme vivant pour quelques sels. *Arch. Sci. Phys. et Natur. (4)*, **45**, 38, 117 (1918).
- (2): Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. *Jb. Bot.* **48**, 171 (1910).
- (3): Neue Untersuchungen über die Aufnahme von Stoffen in die Zelle. *Biochem. Z.* **112**, 259 (1920).
- TSCHACHOTIN: *C. r. Soc. Biol. Paris* **84**, 464 (1921).
- TURNICLIFF, R.: The life cycle of *bacillus fusiformis*. *J. inf. Dis.* **33**, 147 (1923).
- URANO, F. (1): Neue Versuche über die Salze des Muskels. *Z. Biol.* **50**, 212 (1908).
- (2): Nachtrag zu „Neue Versuche über die Salze des Muskels“. *Ebenda* **51**, 483 (1908).

- VERZÁR, F.: Die Resorption aus dem Darm. In: Handbuch der normalen u. pathologischen Physiologie 4, 3 (1929).
- u. E. v. KOKAS: Die Rolle der Darmzotten bei der Resorption. Pflügers Arch. 217, 397 (1927).
- DE VRIES, H.: Über den isotonischen Koeffizienten des Glycerins. Bot. Ztg. 46, 229, 245 (1888).
- WALDEN, P.: Über Diffusionserscheinungen an Niederschlagsmembranen. Z. physik. Chem. 10, 699 (1892).
- WALLBACH, G. (1): Über die Entstehung des Hämosiderins, vom Standpunkt der Zellaktivität betrachtet. Verh. dtsh. path. Ges. Danzig 1927, 163.
- (2): Studium über die Zellaktivität. II. Umstimmungen des Organismus, gezeigt an der Verteilung eingeführter speicherbarer Substanzen. Z. exper. Med. 60, 709 (1928).
- (3): Über die Stellung der Milz bei der vitalen Farbspeicherung. Verh. dtsh. path. Ges. Wiesbaden 23, 110 (1928).
- (4): Studien über die Zellaktivität. III. u. IV. Mitteilung. Z. exper. Med. 63, 198, 426 (1928).
- (5): Über die mikroskopisch sichtbaren Äußerungen der Zelltätigkeit. Darstellung einer funktionellen Zellmorphologie. Erg. Path. 24, 92 (1931).
- WARBURG, O.: Über die giftige Wirkung der Natriumchloridlösung. Biochem. Z. 29, 414 (1910).
- WATZADSE, G.: Physikalisch-chemische Untersuchungen zur Frage der Stoffverteilung zwischen Zelle und Umgebung. Pflügers Arch. 222, 640 (1929).
- WEBER, F. (1): Harnstoff-Permeabilität ungleich alter *Spirogyra*-Zellen. Protoplasma (Berl.) 12, 129 (1931).
- (2): Plasmolyse-Resistenz und -Permeabilität bei Narkose. Ebenda 14, 179 (1931).
- WEIXL-HOFFMANN, H.: Beiträge zur Kenntnis der Salzpermeabilität des Protoplasten. Ebenda 11, 210 (1930).
- WERTHEIMER, E. (1): Über irreziproke Permeabilität. I. Mitteilung. Pflügers Arch. 199, 383 (1923).
- (2): Über irreziproke Permeabilität. II. Mitteilung. Ebenda 200, 82 (1923).
- (3): Über irreziproke Permeabilität. III. Mitteilung. Ebenda 200, 354 (1923).
- (4): Untersuchungen über die Permeabilität einer isolierten überlebenden Membran. Protoplasma (Berl.) 2, 602 (1927).
- WHITEHOUSE, S. W.: Amoeboid motion as the product of protein swelling. Science (N. Y.) 73, 325 (1931).
- WIECHMANN, E.: Über die Durchlässigkeit der menschlichen roten Blutkörperchen für Anionen. Pflügers Arch. 189, 109 (1921).
- WIERINGA, K. T.: Quantitative Permeabilitätsbestimmungen. Protoplasma (Berl.) 8, 522 (1930).
- WINTERSTEIN, H.: Die Narkose. Berlin 1919.
- u. E. HIRSCHBERG: Über die Permeabilität von Muskelmembranen. Pflügers Arch. 217, 216 (1927).
- WOWSI, S.: Versuche über die Permeabilität der Froschhaut. Protoplasma (Berl.) 14, 170 (1931).
- WYGODTSCHIKOFF, G. W. u. N. S. MANUILOWA: Über Paraphagocytose. Z. Immun.forsch. 68, 480 (1930).
- YLPÖ, A.: Der isoelektrische Punkt des Menschen-, Kuh-, Ziegen-, Hund- und Meerschweinchenmilchcaseins. Zbl. Kinderheilk. 8, 225 (1913).

Phototropismus und Wachstum der Pflanzen.

Von **H. G. DU BUY** und **E. NUERNBERGK**, Utrecht.

Erster Teil.

Mit 58 Abbildungen.

Inhaltsübersicht.

	Seite
A. Einleitung	361
B. Allgemeine Betrachtung und Charakterisierung des Phototropismus und des dabei auftretenden Wachstums	363
I. Überflüssigkeit der Anwendung der Reizbegriffe	363
II. Nähere Definition des Begriffes „Phototropismus“. Einteilung der Phototropismen	368
III. Die Beziehungen zwischen Wachstum und Phototropismus. Historische Entwicklung der Auxintheorie	371
IV. Das apikale Wachstum und seine vier wichtigsten Typen	380
C. Allgemeine Beschreibung der durch Wachstum hervor- gerufenen Phototropismen.	385
I. Phototropismus der vorwiegend morphologisch radiär gebauten Organe	385
a) Einfache positive oder negative Phototropismen	385
1. Keimlinge	386
2. Ausgewachsene Organe, Grasknoten, Internodien von Commelinaceen	387
3. Blütenstengel	388
4. Windepflanzen	388
5. Ranken	389
6. Wurzeln	390
7. Rhizoiden von Prothallien und Moosen	392
a) Rhizoiden der Prothallien von <i>Equisetum</i>	392
β) Rhizoiden von Lebermoosen	392
γ) Rhizoiden der Farnprothallien.	394
δ) Rhizoiden von Laubmoosen	395
8. Stämmchen von Laubmoosen	396
9. Keimschläuche von Lebermoosen und Farnprothallien, Infloreszenzträger und Sporangiothoren von Leber- moosen	396
10. Pilze	396
11. Lichenes	398
12. Algen	401
b) Wechselphototropismen, welche durch Änderung oder Er- zeugung einer physiologischen Dorsiventralität entstehen	401
1. Sprosse kriechender Pflanzen (<i>Hedera</i> , <i>Tropaeolum</i> , <i>Cucur- bita</i> u. a.)	404

	Seite
2. Blüten- und Fruchtsstiele, deren Photo- und Geotorsionen	406
a) Allgemeines	406
β) <i>Linaria cymbalaria</i>	407
γ) <i>Tropeolum majus</i>	409
δ) <i>Papaver</i>	412
ε) <i>Tussilago Farfara</i>	413
ζ) <i>Oxalis (tetraphylla)</i>	415
η) Verschiedene andere Blütenstiele	416
II. Phototropismus der deutlich morphologisch dorsiventral gebauten Organe	418
a) Thalli von Lebermoosen mit stabiler Dorsiventralität.	421
1. <i>Marchantia polymorpha</i>	421
2. <i>Fegatella conica</i>	434
3. <i>Jungermanniales</i>	436
b) Farnprothallien mit labiler Dorsiventralität	437
c) Laubmoose	441
1. Protonema von <i>Funaria</i>	441
2. Stämmchen und Blätter von Laubmoosen	442
a) <i>Schistostega</i> und <i>Fissidens</i>	442
β) <i>Eurhynchium</i> und <i>Dicranum</i>	446
d) Laubblätter der Angiospermen.	447
1. Allgemeines	447
2. Mechanismus der Blattbewegung	448
a) Einfache Wachstumskrümmungen	448
Über die Natur des Phototropismus der Blätter	452
β) Torsionen.	454
Torsionen der Blattstiele	454
Torsionen der Internodien	456
3. Lichtlage der Laubblätter	459
a) Aphotometrische Blätter	461
β) Photometrische Blätter.	462
Euphotometrische und panphotometrische Blätter.	462
Kompaßpflanzen	463
Blätter mit variabler Lichtlage. Tagesschlaf (Paraheliotropismus).	464
γ) Verbreitung der verschiedenen Lichtlagen und Lichtgenuß	466
e) Plagiotrope Sprosse und Zweige	468
III. Sonstige photische Erscheinungen, welche mit den Phototropismen in Beziehung gebracht werden können	470
a) Ausbildung der Polarität	470
b) Phototrophie	471
c) Änderung des geotropischen Verhaltens durch das Licht	472
1. Rhizome	472
2. Ausläufer und kriechende Sprosse	473
NOLLS Begriff „Heterogene Induktion“	475
D. Analyse der Phototropismen.	476
I. Die <i>Avena</i> -Koleoptile als Prototyp eines Organs mit begrenztem Längenwachstum und mit Regulation des Wachstums durch besonders charakterisierte Zellgruppen	476
a) Allgemeine Wachstumserscheinungen und ihre Analyse an der Hand der WENT-CHOLODNYSCHEN Wuchsstofftheorie	476
1. Die Auxintheorie. Allgemeines	476

	Seite
α) Kurze Beschreibung der Agarwürfelchenmethode . . .	476
β) Chemisches	480
Chemische Eigenschaften	481
Maßeinheit	482
γ) Methode der Wachstumsmessung	484
2. Das Wachstum der <i>Avena</i> -Koleoptile nach der Auxintheorie	486
Allgemeine Bemerkungen über die Faktoren, welche das Streckungswachstum bestimmen	486
α) Wachstum und Auxinabgabe	487
In Abhängigkeit von der Temperatur	487
Die Thermowachstumsreaktion	489
In Abhängigkeit von der Auxinkonzentration	490
In Abhängigkeit vom Alter der Pflanzen	491
Die nach Dekapitation erneut einsetzende Auxinabgabe (Regeneration der physiologischen Spitze)	493
Vergleich des Wachstums normaler und dekapitierter Pflanzen	494
Größe der Wachstums-Regeneration in verschiedenen Abständen von der Spitze	494
Geschwindigkeit der Regeneration, abhängig von dem apikalen Abstand, in dem dekapitiert worden ist	495
β) Wachstum und Auxintransport	496
Auxintransport in Abhängigkeit von der Temperatur	497
Auxintransport in Abhängigkeit von der Auxinkonzentration	499
Auxintransport in Abhängigkeit von dem Alter der Pflanzen	500
Polarität des Auxintransports	501
Auxintransport bei Narkose und Plasmolyse	501
Mechanismus des Auxintransports	503
γ) Wachstum und Auxinverbrauch	508
Wirkung des Auxins. Allgemeines	508
Wirkung des Auxins in Abhängigkeit von der Temperatur	512
Wirkung des Auxins in Abhängigkeit von der Konzentration	513
Verbrauch des Auxins	513
In Abhängigkeit von dem zur Verfügung stehenden Wasser	515
In Abhängigkeit von osmotisch wirksamen Stoffen	515
In Abhängigkeit vom Baumaterial für die Zellwände	516
Das „Älterwerden der Koleoptilzellen“	518
Künstliches Ältermachen der Zellen	522
Zusammenfassung über das „Älterwerden“	522
Älterwerden und die nach Dekapitation erneut einsetzende Auxinabgabe („Regeneration der physiologischen Spitze“)	523
Zusammenfassende Betrachtung über den Begriff „Streckungswachstum“	524
Anhang: Nachweis der wichtigsten Definitionen	526
Definition der Begriffe Epi- und Hyponastie	528
Literatur	533

A. Einleitung.

Über ein halbes Jahrhundert ist verflossen, seitdem WIESNER 1878—1880 seine Monographie über die „heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche“ veröffentlicht hat, ein Werk, welches noch heute des Studiums wert ist und den Leser durch die Klarheit seiner Gedankengänge fesselt. Es mag mit dazu beigetragen haben, daß sich seitdem die Pflanzenphysiologen immer wieder mit dem Heliotropismus — oder wie wir heute sagen — Phototropismus der Pflanzen eifrig beschäftigt haben, so daß sich in den 50 Jahren ein ansehnlicher Stapel Literatur über dieses Thema angehäuft hat. Abgesehen von kürzeren einschlägigen Abschnitten in Lehrbüchern liegt aus neuerer Zeit noch keine größere zusammenfassende Bearbeitung unseres Themas vor, sondern höchstens etwas ausführlichere Jahresberichte und Übersichtsreferate über die in einem bestimmten Zeitabschnitt jeweils erschienenen Arbeiten (z. B. SIERP 1919, GRADMANN 1928, LINSBAUER 1929, PISEK 1929, SCHNEIDER 1929 u. a.).

Dieser Umstand wird unseres Erachtens durch den historischen Ablauf der Forschung erklärt. In den achtziger Jahren war durch die Untersuchungen von JULIUS SACHS, H. DE VRIES, WIESNER u. a. die erste grundlegende Analyse der Wachstumserscheinungen erfolgt. Es schien keine Schwierigkeiten zu machen, im synthetischen Aufbau der gewonnenen Erkenntnisse ein Lehrgebäude zu errichten, in dessen Rahmen sich die bis damals beobachteten Erscheinungen des Phototropismus zwanglos einfügen ließen. Unter diesen Auspizien erschien WIESNERS Monographie.

Aber schon um die gleiche Zeit begannen unter dem Einfluß W. PFEFFERS und seiner Schüler, so vor allem CZAPEKS, fremde, aus der Tier- und Menschenphysiologie übernommene Anschauungen dieses Lehrgebäude zu erschüttern, und der „Reizbegriff“ hielt seinen Einzug in die Wissenschaft von den Tropismen. In kurzer Zeit schon dominierten die unter dem Gesichtspunkt der „Reizlehre“ aufgestellten Theorien, gestützt auf verschiedene, neu aufgefundene Tatsachen, die nicht mehr in das alte Schema hineinpaßten. Bis zum heutigen Tage (1932!) spielen „Reizketten, Reizleitung, Reizauslösung“ und andere Termini technici der Reizlehre in der tropistischen Literatur eine große Rolle.

Es kann nun aber nicht geleugnet werden, daß diese ganze Entwicklung, so notwendig sie vielleicht auch war, um unser Wissen zu der modernen Hormonlehre zu führen, keinen Anreiz zu einer erneuten synthetischen Behandlung der Phototropismen bieten konnte. Das an sich schon unklare Wesen des „Reizbegriffes“, auf das wir später (S. 363) noch etwas ausführlicher eingehen wollen, war vielmehr die Ursache dafür, daß in den Arbeiten der letzten Jahrzehnte die Ansichten der verschiedenen Forscher über die Behandlung und Erklärung der einzelnen Fragekomplexe besonders stark auseinander gingen. Schließlich mußte

selbst der „Fachmann“ in Schwierigkeiten kommen, wenn er vor die Aufgabe gestellt war, sich für eine bestimmte Meinung oder Theorie entscheiden bzw. ein Urteil über die aus bestimmten Versuchen zu ziehenden Folgerungen fällen zu müssen. Wir selbst müssen offen zugeben, daß wir es nicht gewagt hätten, etwa schon vor 5—6 Jahren eine Monographie des Phototropismus zusammenzustellen, als unser ganzes Wissen hierüber noch zu verworren war.

Nun hat aber die Lehre von den Hormonen — wieder aus dem benachbarten Gebiete der Tier- und Menschenphysiologie übernommen — ihren Einzug auch in die Pflanzenphysiologie gehalten. Damit scheint erneut die Möglichkeit gegeben, unsere Kenntnisse von den Phototropismen einheitlich miteinander zu verbinden und eine Synthese des Standpunktes von 1880 mit den Ergebnissen der darauffolgenden Zeitperiode zu versuchen.

Die leitenden Gesichtspunkte unserer Monographie lassen sich durch die beiden Worte „Wachstum und Auxinwirkung“ ausdrücken. Hiermit knüpfen wir einerseits an die grundsätzlichen Anschauungen WIESNERS und der Zeit um 1880 an, wie er sie in seiner Monographie niedergelegt hat, und verbinden diese andererseits mit den modernen biologischen Vorstellungen über die Bedeutung der Hormone für die vitalen Prozesse. Es wäre wohl vermessen, wenn man behaupten wollte, daß es jetzt möglich sei, mit Hilfe des neuen „Steines der Weisen“ alle phototropischen Probleme aufzuklären. Im Gegenteil, jede neue Erkenntnis führt vielmehr immer zu neuen Problemen heran, so daß weniger ihre Zahl sich ändert, als vielmehr nur ihr Schwerpunkt verlagert wird. Dennoch glauben wir, daß man heutzutage in der Lage ist, die Erscheinungen des Phototropismus wesentlich klarer und deutlicher zu betrachten, als das noch vor wenigen Jahren möglich gewesen wäre. In diesem Punkte sehen wir auch die Berechtigung dafür, gerade jetzt mit der Veröffentlichung dieser Monographie zu beginnen.

Die große Menge Literatur, die seit 1880 erschienen ist, kritisch und doch auch objektiv zu verarbeiten, ist verständlicherweise keine leichte Aufgabe. Wir haben uns bemüht, ihr gerecht zu werden, doch läßt sich das subjektive Moment nie ganz ausschalten. In unserem Falle liegt es in einer besonderen Berücksichtigung der aus dem Utrechter Botanischen Institut hervorgegangenen Arbeiten. Unter der Leitung von F. A. F. C. WENT wird in diesem Institut seit mehr als 20 Jahren über den Phototropismus gearbeitet. Dadurch hat sich nach und nach eine gewisse Tradition — sowohl hinsichtlich der Methoden, als auch der Auffassungen und Stellungnahmen — gebildet, der sich keiner völlig entziehen kann, der selbst in Utrecht tätig gewesen ist. Man kann diesen Umstand vielleicht als Nachteil auffassen, dem jedoch der unseres Erachtens nach weit größere Vorteil gegenübersteht, daß man eher zu einer positiven Ansicht gelangt. Der Fachmann wird, auch wenn er mit uns nicht

immer übereinstimmen möchte, nichtsdestoweniger seine eigene Meinung weiter vertreten können, der „Laie“ dagegen davor bewahrt, hilflos dazustehen und nicht zu wissen, für welche unter zwei oder mehreren Anschauungen er sich entscheiden soll.

Immerhin schien es uns vorteilhaft zu sein, auch äußerlich deutlicher sichtbar zu machen, was wohl begründete Tatsache bzw. allgemein anerkannte Theorie ist, und was erst vor kurzem erforscht oder mehr auf unsere eigenen Versuche begründet ist oder auch nur Methodik und Versuchsbeschreibung betrifft. Ersteres ist daher alles durch Normaldruck, letzteres dagegen durch Kleindruck wiedergegeben worden.

Natürlich haben wir versucht, die neuere Literatur möglichst vollständig zu erfassen, doch erreicht man ein solches Ziel nur in beschränktem Maße. Bei der Unmöglichkeit, alle botanischen Arbeiten genau durchzusehen, wird uns daher wohl öfters die eine oder andere neue Beobachtung oder Bemerkung über Phototropismus entgangen sein.

Aus technischen Gründen ist es schließlich notwendig, unser Thema in zwei getrennten Teilen zu behandeln. In Teil I werden zunächst einige wichtige allgemeine Fragen besprochen, z. B. die Unzulänglichkeit der Reizbegriffe, die verschiedenen Wachstumstypen usw. Sodann folgt eine mehr beschreibend gehaltene Übersicht über alle wichtigeren Phototropismen. In dieser Übersicht gehen wir auf die Analyse nur insoweit näher ein, als sie später nicht mehr genauer berücksichtigt wird. Den Abschluß des I. Teiles bildet die ausführliche Behandlung der Wachstumserscheinungen der *Avena*-Koleoptile vom Standpunkt der Auxintheorie aus. Dieser Abschnitt ist notwendig, um die nachherige Anwendung der Wuchsstofftheorie auf die phototropischen Erscheinungen besser verständlich zu machen.

Erst darauf wird im II. Teil der Arbeit später die eigentliche Analyse des Phototropismus der *Avena*-Koleoptile und verwandter Pflanzenorgane gebracht. Abgeschlossen wird dann die Monographie mit der Analyse der übrigen Phototropismen, so z. B. denjenigen der Dikotylenkeimlinge, *Phycomyces*- und *Pilobolus*-Sporangiophoren, Wurzeln, Blätter, der Tagesschlafbewegungen usw.

B. Allgemeine Betrachtung und Charakterisierung des Phototropismus und des dabei auftretenden Wachstums.

I. Überflüssigkeit der Anwendung der Reizbegriffe.

Bevor wir nun die Behandlung der Phototropismen in der Form durchführen, wie sie uns vom heutigen Standpunkt aus als den beobachteten Tatsachen am meisten gerecht werdend erscheint, seien zunächst

noch einige Worte über die theoretische Seite dieser Probleme¹ vorausgeschickt. Wir meinen damit die wichtige Frage, ob es bei der Analyse der phototropischen Erscheinungen praktisch und vor allem notwendig ist, sich der sogenannten „Reizbegriffe“ zu bedienen. Wir konnten diesen Punkt im Rahmen der Einleitung eben nur streifen; es ist aber doch besser, sich mit ihm etwas genauer auseinander zu setzen, damit der Leser unsere „Richtlinien“ kennen und verstehen lernt².

Die Physiologie als die Lehre von der Dynamik des Lebens hat in ihrer Arbeitsweise den Nachteil, daß sie die verschiedenen, miteinander zu vergleichenden Erscheinungen nicht gleichzeitig, sondern nur sukzessiv überschauen kann. Sie kann also keine unmittelbaren Vergleiche wie die Morphologie anstellen, sondern muß die Hilfe des Gedächtnisses des Beobachters mit in Anspruch nehmen, da ja anders keine Zustandsveränderungen wahrgenommen werden können. Dieser Umstand führt nun besonders in der Physiologie sehr schnell zu einer Abstraktion des Geschauten, d. h. zur Begriffsbildung. Aus diesem Grunde spielen hier „Begriffe und ihre Definitionen“ eine große Rolle.

Nichtsdestoweniger gilt aber auch für die Physiologie die Bemerkung TROLLS (1928, S. 26), daß Begriffe keine Ideen und damit auch keine Typen sind, eben wegen der mit ihrer Bildung verbundenen Abstraktion. Man braucht, um das deutlich zu machen, nur den Begriff „Wachstum“ zu nehmen. „Jedermann glaubt zu wissen — wie WENT (KOSTYTSCHEW-WENT 1931, S. 254) sehr hübsch sagt — was man unter Wachstum zu verstehen hat. Sobald man diesen Begriff aber genauer definieren will, stellen sich augenblicklich große Schwierigkeiten ein“.

Obwohl anscheinend die Begriffe ungeeignet sind, um reale Erscheinungen einwandfrei zu charakterisieren, so zeigt doch das tägliche Leben, daß wir uns ihrer mit Erfolg bei der gegenseitigen Verständigung bedienen. Kein Chemiker z. B., der mit einem anderen das Wachstum eines Kristalls bespricht, würde im Momente der Anwendung des Wortes „Wachstum“ an das Wachstum einer Pflanze denken. Er hat es überhaupt nicht nötig, seinen Kollegen darauf aufmerksam zu machen, daß er mit dem Begriff Wachstum etwas ganz anderes meint als der Botaniker. Und ebenso umgekehrt.

Wenn aber jetzt plötzlich die beiden Chemiker die Frage diskutieren würden, ob denn nicht vielleicht der Kristall „lebendig“ sei, da er ja „wächst“, so wäre gleich die Verwirrung da. Nunmehr müßten sie Rechnung halten mit demjenigen, was sie vorher unbewußt von dem

¹ Was die ältere historische Entwicklung des Studiums der Phototropismen betrifft, so sei hier auf die eingehende Darstellung WIESNERS (1878/1880, S. 144 ff.) hingewiesen. Die neueren Anschauungen werden wir im eigentlichen Verlauf unserer Analyse berücksichtigen.

² Vgl. hierzu die beachtenswerten Ausführungen von WENT in KOSTYTSCHEW-WENT (1931, S. 324 ff.).

„Typus des Kristallwachstums“ abstrahiert hatten, als sie das Wort „Wachstum“ für die Erscheinung benutzten, welche sie anschaulich unter dem Mikroskope beobachten konnte.

Jetzt können wir die Gefahr erkennen, die oft die Anwendung mehrdeutiger Begriffe mit sich bringt. Der eine stellt sich unbewußt dieses, der andere aber jenes dabei vor.

PFEFFER hat in späteren Jahren, lange nach Einführung des Begriffes „Reiz“ in die Pflanzenphysiologie, sicherlich nie unbewußt mit dem Gebrauch dieses Begriffes diejenige Vorstellung verbunden, die sich die menschliche Sinnesphysiologie von ihm macht. Im Gegenteil, er warnt sogar in seinem „Handbuch der Pflanzenphysiologie“ (1904) vor einer verkehrten Auffassung dieses Begriffes. Ob er sich genau dasselbe wie später, schon damals vorgestellt hat, als er zum erstenmal von der „Reizung“ einer Pflanze sprach, lassen wir dahingestellt. Tatsache ist, daß der „Reizbegriff“ nach allgemeinem Sprachgebrauch ein mehrdeutiger Begriff ist. Folglich besteht stets bei seiner Anwendung in der Botanik die Gefahr, daß der nicht ganz unterrichtete Leser, irgendwie bewußt oder unbewußt anthropomorphistische oder andere (siehe weiter unten) Vorstellungen dort haben könnte, wo solche nicht nur überflüssig, sondern für das richtige Verständnis einer Erscheinung sogar schädlich sind.

Haben wir in unserem Falle, bei dem Studium der Phototropismen, den mehr oder weniger vagen „Reizbegriff“ (vgl. WENT l. c. 1931, S. 327) überhaupt nötig? Ganz bestimmt „Nein“.

Als WIESNER seine Monographie schrieb, war es für ihn selbstverständlich, daß der Phototropismus nur eine Wachstumserscheinung sei¹. Für PFEFFER dagegen war in seiner „Pflanzenphysiologie“ (1898 bis 1904) der Phototropismus nicht nur eine Wachstums-, sondern vor allem auch eine „Reizerscheinung“. Hiermit war nun sofort der Phototropismus zu etwas Besonderem gestempelt, denn ihm waren offenbar nicht nur die Eigenschaften des Wachstums, sondern auch noch spezifische Eigenschaften eigen, die das „normale“ Wachstum nicht aufweist.

Die Unzweckmäßigkeit dieser Vorstellung liegt klar auf der Hand. Zunächst die Möglichkeit, mit dem Reizbegriff anthropomorphe Gedanken zu verbinden! Davon haben wir eben schon gesprochen. Dann aber — und das scheint uns die größere Gefahr bei der Anwendung des Reizbegriffes zu sein —: Der Reizbegriff ist direkt hinderlich für die (kausale) Analyse unserer Erscheinungen.

Ganz allgemein gebraucht man das Wort „Reiz“ nur für die „Lebenserscheinungen“, nicht aber für den Ablauf der in der leblosen Materie sich abspielenden Prozesse.

¹ Von den phototropischen Turgorkrümmungen sehen wir aus Bequemlichkeit hier ab, da dadurch die Sachlage nicht geändert wird.

Ein Photochemiker z. B., der die bei der Belichtung einer photographischen Platte auftretenden Erscheinungen beschreibt, drückt sich etwa folgendermaßen aus:

Bei der photographischen Platte wird der Schwellenwert durch diejenige Lichtmenge charakterisiert, die eine eben sichtbare Schwärzung hervorruft. Wenn eine Platte Licht absorbiert, so ruft das Licht eine Kettenreaktion hervor und wirkt nicht etwa unmittelbar, denn die endgültige Schwärzung ist nicht einfach direkt proportional der aufgefallenen Energiemenge.

In einer schon belichteten Platte hat sich ein bestimmtes chemisches Gleichgewicht eingestellt. Eine unbelichtete Platte weist ein anderes chemisches Gleichgewicht auf als eine belichtete, denn in dieser ist das Gleichgewicht durch das Licht in einer bestimmten Richtung verschoben worden.

Man würde nun wohl lächeln, wenn derselbe Photochemiker unter Anwendung der Termini *technici* der »Reizphysiologie« folgende Beschreibung gäbe:

Bei der Reizung einer photographischen Platte mit einer bestimmten Lichtintensität wird deren Reizschwelle durch die Präsentationszeit bedingt, während welcher der Lichtreiz reizend einzuwirken hat, um eine eben sichtbare Schwärzung hervorzurufen.

Wenn die Platte Licht perzipiert (oder suszipiert), so wirkt das Licht auslösend (zweiter Teil der Reizkette), denn die endgültige Schwärzung (die Reizreaktion) ist nicht einfach proportional der Reizmenge.

Eine schon belichtete Platte hat einen bestimmten Tonus oder Stimmung, denn derselbe Reiz ruft bei einer völlig »etiolierten« Platte eine andere Reizreaktion hervor als bei einer Platte, die eine durch Belichtung herabgesetzte Stimmung aufweist.

Jedermann würde die Anwendung des Reizbegriffes in der Beschreibung der Erscheinungen der photographischen Platte für völlig überflüssig halten. Warum nun nicht auch bei der Beschreibung einer phototropischen Erscheinung? „Ja“, so sagt man, „das ist etwas ganz Anderes. Die photographische Platte ist leblose Materie, aber die phototropische Krümmung einer Pflanze ist eine Lebenserscheinung“.

Diese Behauptung ist wohl richtig, aber nichtsdestoweniger ist die Tatsache, daß ein Vorgang ein Lebensprozeß ist, noch gar kein Grund, ihn eine Reizerscheinung zu nennen.

Warum bezeichnet man dann nicht die Assimilation oder Transpiration als Reizerscheinung? Das sind doch genau so gut Lebensprozesse wie eine phototropische Krümmung!

Hierauf antworten die Reiztheoretiker: Bei der Assimilation oder Transpiration findet keine „Auslösung“ statt. Nach PFEFFER (zitiert bei WENT l. c. 1931, S. 327) ist die Reizung definiert: „Reizung liegt vor, wenn der von außen oder innen ausgehende Anstoß die Veranlassung gibt zu irgendwelchen Aktionen, welche mit den im Organismus disponiblen oder erreichbaren Mitteln ausgeführt oder betrieben werden“.

Wenn man so rasoniert, so wäre dann aber jeder katalytisch verlaufende Prozeß eine Reizerscheinung. Abgesehen davon, daß die photographische Platte als gutes Beispiel eines chemischen katalytischen Prozesses damit auch eine Art Reizerscheinung aufwiese, so müßten

demnach eine Unzahl von physiologischen Prozessen „Reizvorgänge“ sein.

Man hätte z. B. viele Samenarten vorher mit Licht, Wärme oder Kälte zu „reizen“, damit sie überhaupt keimen. Auch die Bildung des Chlorophylls am Licht in einer etiolierten Pflanze wäre ein typischer „Reizvorgang“. Die jungen Sproßgipfel von *Linum usitatissimum* (COLLANDER 1919, S. 38), die tagsüber dem Laufe der Sonne folgen, werden also den ganzen Tag über vom Lichte „gereizt“. Die Blätter vieler Pflanzen müßten von Licht und Schwerkraft ständig gereizt werden, um nicht etwa in den Zustand der Epinastie zu verfallen. Die Sprosse von *Phaseolus* würden auch fortwährend von der Schwerkraft gereizt, weil sie sonst nicht winden könnten, überall also fände beständige Reizung statt. Wo fängt schließlich die Reizung an, und wo hört sie auf? Diese Betrachtungen mögen genügen, um zu zeigen, wie willkürlich man den Begriff „Reizung“ verwendet. Die eine Reaktion wird wohl zu den Reizprozessen gerechnet, die andere aber nicht¹.

Warum geht es nicht an, einfach die geläufigen Begriffe der Physik und Chemie auch auf die Lebenserscheinungen anzuwenden? Sie sind alle einwandfrei definiert, genügen vollauf, und sind viel geeigneter, uns soweit ein deutliches Bild eines Lebensprozesses zu vermitteln, als wir ihn überhaupt begreifen können.

Man stoße sich dabei nicht daran, daß diese Begriffe an der Hand von chemischen und physikalischen Erscheinungen entwickelt worden sind! Was wir mit ihnen bei der Analyse von Lebensprozessen erläutern wollen, sind doch auch nichts anderes als Erscheinungen, welche mit den chemischen und physikalischen Vorgängen ihrem Wesen nach absolut übereinstimmen.

Gewiß ist z. B. die Permeabilität einer lebenden Zelle etwas anderes als die Permeabilität einer Ferrocyankupfermembran. Die Permeabilität der lebenden Zellen wird in einem metastabilen Gleichgewicht, d. h. in nur durch das „Leben“ bedingten, andauernden Änderungen erhalten (z. B. durch Atmung usw.), was bei der „leblosen“ Membran nicht der Fall ist. Trotzdem gebrauchen wir bei der Analyse der Permeabilität mit größtem Vorteil alle diejenigen Begriffe, welche wir genau ebenso bei der Untersuchung der Permeabilität einer leblosen Membran verwenden, z. B. osmotischer Druck, Konzentration usw. Es ist das ganz begreiflich, denn die Materie, aus der die lebende Zelle zusammengesetzt ist, ist prinzipiell nicht verschieden von der Materie der leblosen Membran.

¹) Auch JOST (1923, S. 250) weist auf die großen Schwierigkeiten hin, die sog. „allgemeinen Reize“ (d. h. die formalen oder allgemeinen Lebensbedingungen) von den „speziellen Reizen“ (d. h. den Faktoren, die in der Art ihrer Einwirkung nach dem üblichen Sprachgebrauch einen „Reiz“ darstellen) zu trennen.

Die Fundamente der Lebensprozesse sind eben dieselben wie die der Vorgänge in der leblosen Natur. Daraus folgt logischerweise, daß auch die Vorgänge, welche in derjenigen Ganzheit, welche wir „Leben“ nennen, versteckt liegen, durch Kausalbegriffe aus der anorganischen Natur definiert werden können.

Benutzen wir nun für die Analyse die Begriffe der Physik und Chemie, so wird dadurch unsere Analyse nur erleichtert, da sich ja der Unterschied zwischen lebendiger und lebloser Materie nicht durch Unterschiede in physikalischen und chemischen Prozessen erfassen läßt, sondern vielmehr in ihrer sehr komplizierten Wechselwirkung und Struktur liegt. Würden wir dagegen für die Analyse der Lebenserscheinungen spezifische Begriffe, z. B. „Reizbegriffe“ usw. gebrauchen, so könnte der naive Leser leicht dazu verführt werden, mit diesen Begriffen etwas kausal nicht Erklärbares zu verbinden.

Um allen solchen, eventuell möglichen Mißverständnissen aus dem Wege zu gehen, werden wir in unserer Arbeit nach Möglichkeit eine Terminologie verwenden, welche keine Zweideutigkeit mehr zuläßt. Soweit wir dabei die geläufigen Begriffe der Physik und Chemie benutzen können, läßt sich voraussetzen, daß die Definitionen derselben allgemein bekannt sind. Wo „typische Reizbegriffe“ durch physikalisch-chemische Begriffe ersetzt werden, und vielleicht ein Irrtum möglich wäre, fügen wir in Klammern die „Reizterminologie“ bei. Solche Begriffe, die eine Definition nötig haben, werden wir nach Bedarf erläutern.

II. Nähere Definition des Begriffs „Phototropismus“. Einteilung der Phototropismen.

Was versteht man zunächst unter dem Phototropismus einer Pflanze? Mit Phototropismus bezeichnen wir jede pflanzliche Richtungsbeziehung, die unter dem Einfluß einseitig gerichteten Lichtes zustande kommt, und in deren Verlauf ein Pflanzenorgan zu der Richtung des Lichtes eine bestimmte Stellung einnimmt. Zum Unterschied von den in unserer Studie nicht weiter behandelten Phototaxien, den Ortsveränderungen ganzer, frei beweglicher Pflanzen oder Pflanzenorgane (Chloroplasten!), spricht man von Phototropismen nur bei den Bewegungen ortsfester Pflanzen, bei denen also nie die ganze Pflanze, sondern immer nur bestimmte Teile von ihr an der Bewegung teilnehmen. Dementsprechend kommen Phototropismen nur bei vielzelligen bzw. vielkernigen Pflanzen und nicht bei Einzellern vor.

Phototropismus = Bewegung eines Pflanzenteiles, verursacht und gerichtet durch die Lichtabsorption.

Phototaxis = Bewegung (Ortsänderung) eines frei beweglichen Organs, verursacht und gerichtet durch die Lichtabsorption.

Der Winkel, den die Richtung einer phototropischen Bewegung mit der Richtung des einwirkenden Lichtes bildet, ist von zwei Faktoren-

komplexen abhängig, welche die Bewegung maßgebend beeinflussen¹:
 1. von dem physikalisch-chemischen Zustand des sensiblen Organs und der durch die allgemeinen physiologischen Verhältnisse bedingten Möglichkeit, eine der Lichteinwirkung konforme Bewegung auszuführen,
 2. von dem morphologischen und anatomisch-physiologischen Bau (Symmetrieverhältnisse!) des absorbierenden bzw. reagierenden Organs.

Bei den Phototropismen ist nun der erste der beiden Faktorenkomplexe von ausschlaggebender Bedeutung, während der zweite an Einfluß zurücktritt. Dagegen ist bei den hier nur beiläufig betrachteten Nastien² der zweite Faktorenkomplex wohl ebenso wichtig wie der erste.

Photonastie = Bewegung eines Pflanzenteils, verursacht durch die Lichtabsorption und gerichtet durch die innere Struktur.

Unter den zahlreichen Richtungen, die eine phototropische Bewegung haben kann, sind zwei von besonderem Interesse, weil sie nicht nur häufig anzutreffen sind, sondern weil bei ihrer Entstehung ein relativ einfach zu analysierender Faktorenkomplex mitgewirkt hat.

Es sind das die

orthotropen oder parallelotropen Bewegungen,
 welche sich ihrerseits einteilen lassen in
 positiv (+) phototropische und
 negativ (–) phototropische Bewegungen.

Im ersten Fall verläuft die Bewegung genau in Richtung des einfallenden Lichtes nach diesem hin, im zweiten Fall aber genau in Richtung des Lichtes von diesem weg. Beide Arten von Bewegungen können bei ein und demselben Organ vorkommen. Es gibt aber auch zahlreiche Fälle, in denen von einem bestimmten Pflanzenteil nur positive oder auch nur negative Bewegungen ausgeführt werden.

Solche rein positiven oder negativen Phototropismen gibt es nur bei physiologisch und anatomisch-morphologisch radiär gebauten Pflanzenteilen. Bei ihrem Entstehen spielt allein der eben genannte Faktorenkomplex 1 eine Rolle.

Wesentlich komplizierter sind die

plagiophototropischen Bewegungen.

Diese Bewegungen treten stets bei dorsiventral gebauten Organen auf, d. h. der anatomisch-morphologische Faktorenkomplex 2 ist von wesentlich größerer Bedeutung als bei den orthotropen Bewegungen. Sie sind der experimentellen Analyse weniger zugänglich und deshalb bis jetzt noch ungenügend erforscht worden.

¹ Wir sehen bei diesen Erörterungen von der allgemeinen physiologischen und morphologisch-anatomischen Konstitution der Pflanze ab, die natürlich stets so beschaffen sein muß, daß überhaupt photische Bewegungen irgendwelcher Art ausgeführt werden können.

² Nastie im allgemeinen Sinne ist eine autonome oder eine „Reiz“-Bewegung, gerichtet durch die innere Struktur (vgl. S. 529).

Rein beschreibend liegt in einer plagiotropen phototropischen Bewegung ein Phototropismus vor, bei dem die Bewegungsrichtung mit der Richtung des einwirkenden Lichtes jeden beliebigen Winkel außer 0° und 180° bildet. Besonders häufig kommen aber in der Natur die Fälle vor, in denen dieser Richtungswinkel etwa 90° beträgt, so z. B. meistens bei den phototropischen Bewegungen der Blätter. Man spricht dann wohl von sogenannten

transversal- oder diaphototropischen Bewegungen.

In vielen Fällen haben die plagiophototropischen Bewegungen bereits große Ähnlichkeit mit den Photonastien (S. 369), zu denen sie gewissermaßen den Übergang bilden¹.

Die eben gegebene Einteilung der Phototropismen in zwei Hauptgruppen, orthotrope und plagiotope Bewegungen, bezieht sich auf die Unterschiede, welche die eigentlichen photischen Reaktionen untereinander hinsichtlich ihrer Richtung zum Lichtvektor aufweisen. Wir können aber auch die Bewegungen nach der Beschaffenheit der sie vollziehenden Mechanismen in verschiedene Gruppen einteilen und haben dann zu unterscheiden:

1. Wachstumskrümmungen, 2. Turgorkrümmungen.

Bei den Wachstumsbewegungen wird der Phototropismus eines Organs durch die Lichtbeeinflussung seines eigenen Wachstums zuwege gebracht. WIESNER (1880, S. 22) wendet das Wort „Heliotropismus“ = Phototropismus ausschließlich für solche, durch das Licht induzierten Wachstumskrümmungen an, und rechnet daher alle phototropischen Turgorbewegungen, z. B. die „Tagesschlafbewegungen“ der Leguminosenblättchen (S. 465) nicht mehr zu den Phototropismen. Vielfach bezeichnet man die Krümmungen, die vermittelt von nicht wachsenden, aber in ihrem Turgeszenzzustand veränderlichen Gelenken zustande kommen, als „Variationsbewegungen“. Den Hauptteil dieser Variationsbewegungen bilden wiederum die nyktinastischen Bewegungen der Leguminosenblätter.

Wie schon erwähnt, wollen wir in unserer Arbeit die rein nastischen Bewegungen, zu denen auch die eben genannten nyktinastischen Bewegungen gehören, nicht genauer besprechen, obwohl wir gelegentlich in anderem Zusammenhang auf sie zurückzukommen haben. Bei den rein nastischen Bewegungen ist der Faktorenkomplex 2 (Symmetrieverhältnisse, siehe S. 369) so überwiegend, daß selbst das vektorisch gerichtete Licht nur einen ausgesprochen diffusen Einfluß aus-

¹ Es ist prinzipiell nichts gegen eine Auffassung einzuwenden, die bereits den Transversalphototropismus (bzw. überhaupt den Plagiophototropismus) als eine Art Photonastie ansieht (vgl. S. 452 und das dort wieder-gegebene Schema von MEYLAN [1926] zur Verdeutlichung der Beziehungen zwischen Phototropismus und Photonastie).

übt und von irgendeiner tropistischen Wirkung nicht mehr die Rede sein kann.

Andererseits scheint uns der Standpunkt WIESNERS auch etwas zu eng begrenzt zu sein, so daß wir solche photonastischen Bewegungen, welche wenigstens etwas „tropistischen Einschlag“ zeigen, wie die eben erwähnten Tagesschlafbewegungen, doch noch behandeln wollen. Wir machen jedoch darauf aufmerksam, daß alle diese Einteilungen, wie wir sie eben aufgestellt haben, einen mehr oder weniger willkürlichen Charakter haben; hier wie anderswo gilt eben immer der Satz: *Natura saltus non facit*.

III. Die Beziehungen zwischen Wachstum und Phototropismus. Historische Entwicklung der Auxintheorie.

Soeben sahen wir, daß sich die Phototropismen nicht nur in positive, negative und plagiotrope Bewegungen einteilen ließen, sondern auch — gewissermaßen koordiniert — in Wachstumskrümmungen und Turgorkrümmungen.

Die zweite Einteilung ist für unsere spätere Analyse viel vorteilhafter, und wir wollen jetzt sehen, wie man diese Einteilung am besten weiterentwickeln kann. Dazu müssen wir zwar einige Resultate der Analyse vorwegnehmen, können aber dabei gleich verschiedene wichtige Begriffe definieren, welche wir nachher noch oft gebrauchen wollen.

Wir beschäftigen uns zunächst nur noch mit den Wachstumskrümmungen und gehen auf die Turgorbewegungen nicht weiter ein. Diese weisen untereinander doch nur wenig charakteristische Unterschiede auf, so daß es für das Verständnis unnötig ist, hier eine weitere Unterteilung oder Vorbesprechung von ihnen vorzunehmen.

Allgemein unterscheidet man beim Wachstum zwei Grundvorgänge: 1. die Zellteilung, 2. die darauffolgende irreversible Zellstreckung.

Wachstum = Zellteilung + irreversible Zellstreckung¹.

Die Zellteilung als solche findet bekanntlich in den Meristemen statt und ist nicht mit einer merklichen Volumenvergrößerung verbunden. Wir finden solche Meristeme in den jüngsten Teilen wachsender Pflanzen als sogenannte Vegetationspunkte fast überall vor, z. B. in den Spitzen stengelförmiger Organe oder Wurzeln, den seitlich an Sprossen vorhandenen Achselknospen usw. Neben diesen „Urmeristemen“ gibt es auch noch sekundäre Meristeme. Solche sekundäre Meristeme kann man überall in der Pflanze antreffen. Sie erzeugen unter anderem

¹ Wenn wir im folgenden vom Wachstum sprechen, so meinen wir natürlich stets nur das Längenwachstum eines Organs. Das Dickenwachstum kommt als primäre Ursache des Phototropismus nicht in Betracht, wohl aber kann es sekundär das Ausmaß einer phototropischen Krümmung beeinflussen.

bekanntlich Kork und verursachen das sekundäre Dickenwachstum der Holzgewächse.

Spielt die Zellteilung bei einer phototropischen Krümmung eine Rolle? Erfahrungsgemäß bei den schnell verlaufenden Krümmungen „Nein“. Wir sehen niemals, daß sich bereits die Vegetationspunkte von Stengeln phototropisch krümmen, sondern stets beginnt eine phototropische Krümmung etwas unterhalb des Vegetationspunktes, in der Zone, wo sich die neugebildeten Zellen zu strecken beginnen.

Allerdings, wie schon gesagt, gilt das nur für schnell ablaufende Phototropismen. Bei sehr langsam sich abspielenden Krümmungen bestehen wohl Gründe dafür, anzunehmen, daß auch die Art der Zellteilung von Belang ist. Man weiß genau, daß der sogenannte formative Einfluß des Lichtes (vgl. z. B. die Arbeiten von KLEBS 1916—1917, sowie JOST 1923, S. 44) bereits bei der Zellteilung beginnt. Es dürfte daher auch wahrscheinlich sein, daß bei sehr langsam verlaufenden, d. h. innerhalb vieler Tage bis Monate sich abspielenden Phototropismen das einseitige Licht schon die Zellteilung richtend beeinflusst. So kann ein vorher symmetrischer Vegetationspunkt asymmetrisch werden, oder das Kambium in einem verholzten Sproß erzeugt nunmehr einseitig sekundäres Dickenwachstum. Wir erinnern da nur an den auf S. 421 ff. (besonders S. 433) genauer behandelten Phototropismus von *Marchantia* oder an die von älteren Baumästen ausgeführten phototropischen Krümmungen (S. 387), die ENGLER (1918; 1924) studiert hat. Indessen, diese Art der Lichtwirkung ist bislang noch recht mangelhaft untersucht, und wir wollen sie daher zunächst nicht weiter berücksichtigen.

Bei den bemerkenswertesten, besonders in die Augen fallenden Phototropismen ist also der Lichteinfluß auf die Zellteilung zu vernachlässigen. Den besten Beweis dafür geben die Koleoptilen der Gramineen ab, welche zum Teil sehr stark phototropisch reagieren können.

Diese Koleoptilen sind scheidenförmig gestaltete Organe, welche das Primärblatt und die Plumula des Graskeimes umhüllen. Die morphologische Bedeutung der Koleoptile ist etwas umstritten, jedenfalls kann man sie nicht einfach als das Keimblatt der Gramineen ansehen (vgl. GOEBEL 1923, S. 1248 ff.). Charakteristisch für die Koleoptilen ist nun, daß sie in dem Zustande, in welchem sie sich besonders stark phototropisch krümmen können, kein Meristem mehr besitzen. In diesem Falle kann daher der Phototropismus nur durch ungleiches Streckungswachstum verursacht werden.

Prinzipiell ist bei den Koleoptilen das Wachstum genau so verteilt wie bei den meisten Stengelorganen, es fehlt eben nur der sich teilende Vegetationspunkt. An dessen Stelle befinden sich einfach sehr plasmareiche, parenchymatische Zellen mit kleineren Vakuolen, welche wir aber bei den gewöhnlichen Stengeln auch unterhalb des Urmeristems finden.

Dann folgt eine Zone, wo sich die Zellen sehr in die Länge strecken und große Vakuolen bekommen. In dieser Zone spielt sich das stärkste Streckungswachstum ab. Nach der Basis zu vergrößern sich die Zellen dann nicht mehr wesentlich, und das Wachstum nimmt daher wieder stark ab.

DARWIN (1880—1881) hatte nun bereits vor vielen Jahren beobachtet, daß es zur Erzielung einer phototropischen Krümmung bei den Koleoptilen nicht nötig ist, die Zone des stärksten Streckungswachstums zu beleuchten. Er fand vielmehr, daß die alleinige Belichtung der Koleoptilspitze ausreichend war, um in den basalen Teilen des Organs eine Krümmung zu verursachen. DARWIN meinte, in der Spitze sei eine Substanz vorhanden, welche vom Licht beeinflusst wird, und welche ihre Einwirkung auf den unteren Teil der Koleoptile überleitet (l. c. S. 415).

Diese Beobachtung verursachte viel Aufsehen, nachdem noch WIESNER (1878—1880) in seiner Monographie sich dahin ausgesprochen hatte, daß phototropische Krümmungen nur dort auftreten könnten, wo direkt das wachsende Stengelstück beleuchtet wird.

Später hat aber ROTHERT (1896) diese Erscheinungen gründlich studiert und fand sogar zum Teil bei einigen mit einem Vegetationspunkte versehenen Stengeln ähnliches. Es genügte hier zwar nicht die alleinige Belichtung des Vegetationspunktes, sondern wohl mußte direkt die Hauptwachstumszone belichtet werden. Dann aber konnte er bei verschiedenen Objekten feststellen, daß sich nicht nur die beleuchteten Partien krümmten. Vielmehr taten das auch noch Teile der im Dunkeln gebliebenen Organabschnitte, sofern diese überhaupt noch Wachstum zeigten. Indessen, am schönsten ließen sich diese merkwürdigen Erscheinungen der „Reizleitung“ doch nur bei den Gramineen-Koleoptilen beobachten, speziell denen des Hafers.

Lange Zeit konnte man sich von dem Mechanismus, der dabei eine Rolle spielte, keine Vorstellung machen. Erst durch die Versuche von BOYSEN-JENSEN (1910, 1911, 1913) trat eine Wendung ein. Dieser Forscher schnitt die Spitzen von *Avena*-Koleoptilen ab und klebte sie sodann in der ursprünglichen Stellung mit 10% Gelatine wieder den Stümpfen auf. Wurde darauf allein die Spitze von so zugerichteten Pflanzen belichtet, so ergab sich doch noch eine phototropische Krümmung des Stumpfes. Die Krümmung unterblieb dagegen, wenn sich zwischen Spitze und Stumpf ein Glimmerplättchen befand. BOYSEN-JENSEN (1911) folgerte aus seinen Versuchen, daß die Wirkung des Lichtes in der Spitze vermittels der Wanderung eines Stoffes auf die sich streckenden Zellen der Basis übertragen wird.

Die Versuche BOYSEN-JENSENS wurden weiterhin von PAÁL (1914, 1918) fortgesetzt. PAÁL bestätigte zunächst die Angaben BOYSEN-JENSENS, konnte aber dann ferner direkt beweisen, daß wirklich in der Koleoptilspitze ein Stoff gebildet wird, der basalwärts wandert und auf das sich streckende Zellgewebe wachstumsregulierend einwirkt.

Er dekapitierte nämlich Koleoptilen und setzte auf die Stümpfe kleine, etwa 0,1 mm dicke, mit 10% Gelatine getränkte Calamusscheibchen auf. Auf diese wurden dann noch die abgeschnittenen Spitzen gesetzt. Es ergab sich, daß bei einseitiger Belichtung der Spitzen trotz der Gelatinezwischenschicht eine entsprechende positive Krümmung in den Stümpfen auftrat. Waren die Calamusscheibchen nur mit Kakaobutter getränkt, oder an ihre Stelle ein Platinscheibchen eingeschaltet, so fand keine Krümmung statt. Dieser letzte Versuch bewies, daß bei der Übertragung der Lichtwirkung auf den Stumpf keine elektrischen Vorgänge im Spiele waren.

PAÁL folgerte aus seinen Versuchen, daß der von der Spitze herabdiffundierende Stoff, der auch dünne Kolloidschichten passieren kann, das Koleoptilwachstum fördernd beeinflusst. Kann dieser Stoff — so schloß er weiter, — rings herum gleichmäßig herabströmen, so bleibt auch das Wachstum allseits gleichmäßig. Wird aber die Spitze einseitig belichtet, so hört dieses gleichmäßige Herabwandern des Stoffes auf, und dafür tritt eine ungleichmäßige Stoffwanderung ein. PAÁL (1918, S. 447, 448) vermutete auch bereits, daß auf der Lichtseite der Koleoptile weniger von dem wachstumsfördernden Stoff zu den sich streckenden Zellen gelangt, und daß dadurch die phototropische Krümmung verursacht wird.

Einen direkten Beweis dafür, daß der herabdiffundierende Stoff aber wirklich wachstumsfördernd ist, hat indessen PAÁL noch nicht gebracht.

STARK (1921) machte Versuche über die Leitung von traumatotropen Einwirkungen in der Koleoptile. Setzte er einseitig auf Koleoptilstümpfe kleine Koleoptilzylinderchen, so erhielt er positive Krümmungen. Er nahm nun an, daß in den Zylinderchen unter dem Einfluß der Verwundung sogenannte traumatotropische Reizstoffe gebildet würden. Diese bewirkten dann in den Koleoptilstümpfen die Krümmungen.

STARK führte ferner zuerst die Agarwürfelchen-Methode, die später F. W. WENT (1928) quantitativ ausgearbeitet hat, in die Pflanzenphysiologie ein. Er tränkte kleine 5%-Agarwürfelchen mit Preßsaft, der aus *Avena*-Koleoptilen bereitet war. Wurden diese Würfelchen einseitig auf dekapitierte *Avena*-Koleoptilen aufgesetzt, so ergaben sich gleichfalls positive Krümmungen, wie bei den eben genannten Versuchen mit Koleoptilzylinderchen.

STARK erörterte nun auch die Möglichkeit, daß beim Geotropismus und Phototropismus bestimmte Stoffe erzeugt würden, die auf das Wachstum regulierend einwirken. Seiner Ansicht nach beständen dabei zwei Möglichkeiten: Entweder sind alle diese Stoffe je nach der Natur des äußeren Faktors spezifisch, so daß man es mit geo-, photo- oder traumatotropen Reizstoffen zu tun hätte, oder aber es handelt sich um einen „inneren Chemotropismus“, der durch die verschiedensten äußeren Faktoren ausgelöst werden kann. Es wäre dann bei den verschiedenen Tropismen nur die Ursache des „inneren Chemotropismus“ eine verschiedene, die Krümmung im Stumpf dagegen stets der gleiche Vorgang.

Diese Untersuchungen regten SEUBERT (1925) dazu an, nach verschiedenen Stoffen zu suchen, welche bei dekapitierten Koleoptilen

Krümmungen verursachen. Um solche Stoffe einseitig auf die Schnittflächen bringen zu können, gebrauchte sie nach der STARKSchen Methode Agarwürfelchen, welche mit den betreffenden Stoffen vorher getränkt worden waren. SEUBERT stellte fest, daß vor allem verschiedenen Enzymen, so z. B. Diastase und Pepsin¹, aber auch Malzextrakt-Agar und Speichel (letzterer auch nach Erhitzen über 100° C) die Fähigkeit innewohnt, das Wachstum der dekapitierten Haferpflanzen zu fördern.

Schließlich machte SEUBERT noch folgenden Versuch: Dekapitierte Haferkoleoptile wurden oben allseits mit Speichelagar oder Malzagar versehen und dann einseitig belichtet. Es traten positiv phototropische Krümmungen auf, die zwar schwächer als bei intakten Kontrollpflanzen waren, aber doch stärker als bei solchen dekapitierten Pflanzen, auf die nur reiner Agar gesetzt worden war.

Inzwischen hatte SÖDING (1923, 1925) durch direkte Wachstumsmessungen den Nachweis bringen können, daß die in der Spitze der *Avena*-Koleoptile gebildeten Wachstumsregulatoren gemäß der Annahme PAÄLS tatsächlich das Wachstum der Koleoptilen zu fördern vermögen.

Nun kam F. W. WENT (1926) auf den Gedanken, mittels der STARKSchen Agarwürfelchenmethode, wie sie auch SEUBERT benutzt hatte, direkt die in der Koleoptilspitze produzierten wachstumsfördernden Stoffe aufzufangen. Er setzte Agarwürfelchen, auf denen die Spitzen eine Zeitlang gestanden hatten, später einseitig auf andere dekapitierte Koleoptilen auf und beobachtete daraufhin negative Krümmungen. Diese waren dadurch entstanden, daß der im Agar angesammelte, wachstumsfördernde Stoff einseitig in die dekapitierte Koleoptile herabdiffundierte und dort zu einseitigem Wachstum Anlaß gab. In seiner Arbeit von 1928 hat F. W. WENT diese Methode zu einer quantitativen Testmethode ausgearbeitet. Dadurch, daß er auf Agarwürfelchen von bestimmter Größe eine bestimmte Anzahl Koleoptilspitzen setzte, konnte sich der von ihm „Wuchsstoff“ genannte, wachstumsfördernde Stoff in bestimmter Menge und Konzentration ansammeln. Bei einseitigem Aufsetzen auf die dekapitierten „Reaktionspflanzen“ wurde dann eine genau meßbare Krümmung gefunden. Innerhalb gewisser Grenzen war der Krümmungswinkel stets proportional der zugeführten Wuchsstoffkonzentration.

Mit Hilfe dieser Methode konnte nun F. W. WENT (1928, S. 100ff.) auch einen experimentellen Beweis für die Richtigkeit der PAÄLSchen Hypothese über das Entstehen der phototropischen Krümmung liefern. WENT setzte nämlich die Spitzen einseitig belichteter Koleoptilen derart auf zwei Agarplättchen, daß ihre Lichtflanken auf dem einen, die Schattenflanken auf dem anderen Plättchen standen (s. Abb. 40). Zwischen beiden Plättchen befand sich ein Rasiermesserchen, das die Diffu-

¹ Die wachstumsfördernde Wirkung von Stoffen, welche in Diastase, Pepsin und Speichel enthalten sind, auf die *Avena*-Koleoptilen bestätigte auch GORTER (1927).

sion zwischen den beiden Agarplättchen ausschloß. Später wurde der in die beiden Agarstückchen diffundierte Wuchsstoff mittels anderer Reaktionspflanzen analysiert. Es stellte sich heraus, daß an der Schattenflanke stets mehr Wuchsstoff aus den Spitzen in den Agar herausdiffundiert war als an der Lichtflanke. Die Gesamtmenge des beiderseits in den einseitig belichteten Spitzen gebildeten Wuchsstoffes war etwas geringer als bei unbelichteten Kontrollpflanzen. Sie war jedoch gleich stark wie bei solchen Pflanzen, deren Spitzen senkrecht von oben mit gleicher Lichtintensität belichtet worden waren, und die keine phototropische Krümmung ausgeführt hatten.

Aus diesen Versuchen folgte WENT:

1. Es gibt keine spezifisch-phototropischen Reizstoffe.
2. Die phototropische Krümmung der Koleoptile entsteht dadurch, daß das einseitige Licht den sonst allseitig aus der Spitze kommenden Wuchsstoffstrom derartig ablenkt, daß die Lichtflanke sehr wenig und die Schattenflanke einen Überschuß an Wuchsstoff empfängt. Diese Wuchsstoffmenge genügt vollständig, um die phototropische Krümmung zustande zu bringen.
3. Eine geringe Lichtmenge ruft sofort eine nur kurz anhaltende Verringerung der aus der Spitze hinausdiffundierenden Wuchsstoffmenge hervor. DU BUY-NUERNBERGK (1929a) haben durch kinematographische Längen- und Zonenmessung von phototropisch sich krümmenden intakten Koleoptilen noch einen weiteren Beweis für die Richtigkeit der WENTschen Schlüsse liefern können. Es stellte sich nämlich heraus, daß bei einer normalen sogenannten ersten positiv-phototropischen Krümmung in der Tat das Gesamtwachstum praktisch nicht verändert wurde, und daß die Schattenflanke genau so viel mehr, wie die Lichtflanke weniger wuchs. Sie konnten weiter mittels der Wachstumsmessungen einzelner Zonen anschaulich zeigen, wie sich nach einer Belichtung von der Spitze aus eine Wachstumsdifferenz zwischen Licht- und Schattenseite basalwärts verschiebt. Diese Tatsachen stimmten vollkommen mit Punkt 1 und 2 der WENTschen Anschauungen überein, wonach sich auch die der Wachstumsdifferenz entsprechende Wuchsstoffdifferenz basalwärts verschieben muß.

Beiläufig sei bemerkt, daß etwa um dieselbe Zeit, als WENT seine Versuche über die Wuchsstoffverteilung bei der phototropischen Krümmung der *Avena*-Koleoptile anstellte, CHOLODNY (1924, 1926) analoge Versuche über die Wirkung des in den Koleoptilspitzen gebildeten Wuchsstoffs auf Wurzeln und deren Geotropismus machte. So fand er, daß der Koleoptilwuchsstoff das Wachstum von Wurzeln verzögerte¹. Auf Grund seiner, allerdings mehr qualitativen als quantitativen Versuche, kam CHOLODNY (1927) zu dem Schluß, daß bei einer geotropischen Krümmung nicht etwa spezifische Geotropohormone eine Rolle spielen, sondern ebenso wie bei den phototro-

¹ Nach GORTER (1932) wirkt indessen *Avena*-Wuchsstoff auf das Wurzelwachstum weder beschleunigend noch verzögernd.

pischen Krümmungen der Koleoptilen lediglich eine ungleichmäßige Verteilung der normalen Wuchshormone stattfindet. Die Bildung dieser Wuchshormone wird bei geotropischen Krümmungen weder vermehrt noch vermindert. Da sowohl CHOLODNY als auch WENT unabhängig voneinander zu völlig gleichen Anschauungen über die Bedeutung der Wuchsstoffverteilung bei den tropistischen Krümmungen gekommen waren, bezeichnet man diese Theorie jetzt gewöhnlich als WENT-CHOLODNYsche Wuchsstofftheorie der Tropismen.

War somit nach dem oben Gesagten bewiesen, daß in der Spitze der Haferkoleoptile, und nach CHOLODNY (1924) auch anderer Gramineen-Koleoptilen (z. B. *Zea Mays*), wachstumsfördernde Stoffe entstehen, so war deren chemische Natur doch noch unbekannt. Zwar hatte WENT durch einige Versuche nachgewiesen, daß der Wuchsstoff durch Erwärmen auf 90° C nichts an seiner Wirksamkeit verlor, und daß er ebensowenig durch starke Beleuchtung verändert wurde. Desgleichen fand er durch Bestimmung des Diffusionskoeffizienten, daß der Wuchsstoff wahrscheinlich ein Molekulargewicht von 350—400 habe und zudem nur schwach dissoziiert sei (WENT 1928, S. 51 ff.). Hieraus konnte man aber noch keine weiteren Schlüsse hinsichtlich der chemischen Natur des Wuchsstoffes ziehen.

Inzwischen hatte aber NIELSEN (1928) die Entdeckung gemacht, daß 2 Pilze, die Mucoraceen *Rhizopus suinus* und *Absidia ramosa* einen Stoff in das Substrat, auf dem sie kultiviert werden, absondern, der gleichfalls stark wachstumsfördernd auf *Avena*-Koleoptilen und andere Gramineen-Koleoptilen einwirkt. Er nannte diesen Stoff „Rhizopin“ und vermutete, daß er große Ähnlichkeit mit dem eigentlichen Wuchsstoff der Haferkoleoptile habe. In seiner Arbeit von 1930 gelang es NIELSEN, das Rhizopin bereits in ziemlich hohen Konzentrationen zu gewinnen, doch konnte er noch kein kristallisiertes Produkt erhalten. Wohl aber stellte er fest, daß das Rhizopin in Wasser, Äther, Alkohol und Azeton löslich, durch Oxydation leicht zerstörbar ist, und daß es thermostabil ist.

Von diesen Versuchen NIELSENS ausgehend haben dann KÖGL u. HAAGEN SMIT (1931) die Chemie des Wuchsstoffes weiter in die Hand genommen, wobei ihnen schließlich auch die Kristallisation gelang (siehe S. 481). Allerdings handelte es sich dabei nicht um den eigentlichen Wuchsstoff der *Avena*-Koleoptile, da dieser in den Pflanzen nur in so geringen Mengen vorhanden ist, daß er als Ausgangspunkt für die Reindarstellung nicht in Frage kam. Bei der Suche nach Substanzen, die Wuchsstoff in größeren Mengen enthielten, zeigte es sich, daß menschlicher Harn das geeignetste Ausgangsmaterial war.

Es stellte sich überhaupt heraus, daß sehr viele Organismen bzw. Pflanzenteile Wuchsstoff produzieren, so fand z. B. BOYSEN-JENSEN (1931, 1931a, 1932) bei *Aspergillus niger* und zahlreichen Bakterien „Wachstumsregulatoren“, NIELSEN (1931, 1932) solche bei der Hefe (*Saccharomyces*)- und beim Steinpilz (*Boletus edulis*). Weiter konnte LAIBACH (1932) zeigen, daß das u. a. in Orchideenpollinien (und im Pollen der Malvacee *Hibiscus*) enthaltene sog. Pollenormon, das normalerweise das Gynostemium zum Schwellen bringt, die gleichen physiologischen Eigenschaften wie der *Avena*-Wuchsstoff besitzt.

KÖGL und HAAGEN SMIT untersuchten ebenfalls verschiedene Pilze auf ihren Wuchsstoffgehalt und kamen dadurch auf den Gedanken, Schlempe zu überprüfen. Auch hier fanden sie Wuchsstoff. Dann stellten sie dessen Anwesenheit fest bei Bakterien, besonders *Bacterium coli*. Dieser Befund führte dazu, Faeces und weiterhin Harn zu untersuchen. Hierin wurde Wuchsstoff, wie eben schon gesagt, in großen Mengen gefunden. Der Harn — so schlossen sie — muß den Wuchsstoff aus dem Blute und dieses ihn aus den Geweben erhalten. KÖGL und HAAGEN SMIT konnten dann auch nicht nur in menschlichen Faeces, sondern auch im Blut und verschiedenen tierischen Geweben die Anwesenheit von Wuchsstoff nachweisen.

Obwohl man nicht mit völliger Sicherheit sagen kann, daß es sich in allen diesen Fällen um genau die gleichen Stoffe handelt, so ist doch anzunehmen, daß die Verwandtschaft derselben untereinander sehr groß ist. Bisher hat sich noch keine Ausnahme finden lassen, wo der Urinwuchsstoff irgendwie andere physiologische Wirkungen bei Koleoptilen hervorruft als der *Avena*-Wuchsstoff.

Systematisch wurde der Wuchsstoff von KÖGL u. HAAGEN SMIT und F. A. F. C. WENT in die Klasse der Phytohormone gestellt und als Auxin bezeichnet.

Der Gedanke, daß auch *formative* Wachstumsprozesse, speziell die Wurzel- und Blütenbildung, durch Zuführen bestimmter Stoffe angeregt bzw. reguliert werden, ist zuerst von SACHS ausgesprochen worden. In zweien seiner Arbeiten (1880/1882) und (1887) diskutiert er eingehend das Vorhandensein solcher Stoffe und betont auch ausdrücklich, daß sie keineswegs als gewöhnliche Nährstoffe (Kohlehydrate, Eiweiße usw.) aufgefaßt werden dürfen.

F. W. WENT (1929) gelang es, derartige Stoffe, welche die Wurzelbildung von *Acalypha*-Stecklingen anregen, aus Blättern von *Acalypha* und *Carica Papaya*, aus austreibenden Knospen von *Acalypha* und auch aus Diastase von keimender Gerste in Agar aufgefangen. Es handelt sich dabei nicht etwa um Substanzen, die nur das Längenwachstum von schon vorhandenen Wurzelanlagen anregen, sondern direkt um wurzelbildende Stoffe im SACHSschen Sinne (vgl. dazu die Versuche von F. A. F. C. WENT 1930 mit *Bryophyllum calycinum*).

Daneben hat dann auch HABERLANDT (1913, 1914, 1919, 1920, 1922) sogenannte „Zellteilungsstoffe“, welche besonders bei Verwundungen (HABERLANDT 1921, 1921a) auftreten und dann Anlaß zur Callusbildung geben, beschrieben und diese in eine Parallele zu den inzwischen bekannt gewordenen tierischen Hormonen gebracht. Daß solche Zellteilungsstoffe wirklich existieren, ist wohl sicher (vgl. WEHNELT 1927), obwohl ihre Wirksamkeit gerade bei Verwundungen nach neueren Untersuchungen (z. B. NĚMEC 1929, 1930) zu bezweifeln ist. Hier scheinen nämlich durch Bakterien produzierte artfremde Stoffe eine große Rolle bei der Callusbildung zu spielen. Auf jeden Fall ist auch durch HABERLANDT der „Hormonbegriff“ in die Pflanzenphysiologie eingeführt worden.

Diese Zellteilungs- und Wundhormone (auch die wurzelbildenden Substanzen) dürfen aber keinesfalls mit den Zellstreckungshormonen, wie z. B. Auxin verwechselt werden.

Fassen wir jetzt noch einmal kurz zusammen, wie bei der *Avena*-Koleoptile und auch anderen Gramineen-Koleoptilen Wachstum und phototropische Krümmungen zustande kommen, so läßt sich sagen:

1. Die Gramineen-Koleoptilen haben in ihrer Spitze ein Produktionszentrum für einen wachstumsfördernden Stoff, das Auxin. Dieses Auxin strömt basalwärts zu den übrigen Zellen und bringt diese zum Streckungswachstum.

2. Wenigstens bestimmte Arten von phototropischen Krümmungen (z. B. die sogenannten ersten positiven Krümmungen) kommen dadurch zustande, daß das Auxin in der Spitze der Koleoptile unter dem Lichteinfluß ungleich verteilt wird und dann in ungleichen Mengen an Licht- und Schattenseite des Organs herabströmt.

Wir müssen uns nun fragen, ob diese Regeln auch für den Phototropismus anderer Pflanzen Geltung haben. Unsere bisherigen Erfahrungen hierüber geben noch keine eindeutige Auskunft.

Daß auch bei anderen Pflanzenarten das Streckungswachstum durch das Auxin der *Avena*-Koleoptile oder Harnauxin usw. gefördert wird, ist allerdings schon länger bekannt. UYLDERT (1927) fand z. B., daß *Avena*-Auxin das Wachstum der Blütenschäfte von *Bellis perennis* beschleunigt. NIELSEN (1930) stellte dasselbe für *Rhizopin*-Auxin fest. Umgekehrt beobachtete SÖDING (1926) an verschiedenen Blütenschäften (*Cardamine pratensis*, *Cephalaria tatarica*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Heliopsis laevis*, *Helenium autumnale*), daß deren Wachstum durch Stoffe, welche von den Blüten bzw. Knospen oder den Blütenständen gebildet werden, gefördert wird. Scheibchen von Diastaseagar übtten, dekapitierten *Cephalaria*-Schäften aufgesetzt, gleichfalls wachstumsfördernde Wirkung aus.

Ähnliche Beobachtungen liegen auch über das Wachstum von vegetativen Stengelinternodien bzw. deren Wirkung auf *Avena*-Koleoptilen vor. Z. B. fand STARK (1921), daß Stengelstücke von *Brassica napus* das Wachstum dekapitierter *Avena*-Koleoptilen förderten. Dasselbe beobachtete GRADMANN (1928a) auch bei Stengelstücken von *Convolvulus sepium*. UYLDERT (1931) stellte fest, daß *Avena*-Auxin auf Internodien von Commelinaceen (*Tradescantia*) wachstumfördernd wirkt (s. S. 530). Ferner konnten neuerdings im Utrechter Laboratorium aus den Keimblättern verschiedener Dikotyledonen gleichfalls Wuchsstoffe in Agar aufgefangen werden, welche auf *Avena*-Koleoptilen genau so wachstumfördernd wirken wie das *Avena*-Auxin selber.

Schließlich ist hier auch noch der wachstumsfördernde Einfluß der End- und Achselknospen von Stengeln auf die basal darunterliegenden Internodien zu erwähnen (vgl. z. B. BEYER 1925 und OOSTERHUIS 1931). Doch sind gerade auf diesem Gebiete die Versuche mancher Autoren noch nicht ganz eindeutig, weil sie nicht genügend berücksichtigt haben, daß mit dem Abschneiden der Endknospen stets ein mehr oder weniger großes Stück des Zellgewebes entfernt wird, wo zwar keine Zellteilung mehr stattfindet, wo aber immerhin die später sich streckenden Zellen in großer Anzahl auf einen sehr kurzen Internodienabschnitt zusammengedrängt

sind. Wir werden nachher hierauf genauer eingehen. Als völlig einwandfrei lassen sich immer nur solche Versuchsanordnungen bezeichnen, bei denen die von den Knospen abgesonderten Wuchsstoffe direkt in Agar aufgefangen und dann indirekt mit Hilfe von *Avena*-Testpflanzen analysiert worden sind.

Immerhin darf man mit gutem Recht annehmen, daß es bei vielen Pflanzen mehr oder weniger ausgeprägte Auxinbildungszentra gibt, von denen der Wuchsstoff zu den Hauptwachstumszonen hinströmt. Es fragt sich aber, ob bei den phototropischen Krümmungen aller dieser Pflanzen genau so wie bei den Gramineen-Koleoptilen auch eine Umleitung des Auxintransportes von Licht- zu Schattenflanke vorkommt, und ob vor allem der Ort, wo diese Umleitung stattfindet, so eng umschrieben ist wie gerade bei den Spitzen der Koleoptilen.

Aus den bisherigen Untersuchungen läßt sich hierüber nichts Sicheres aussagen, doch ist es wahrscheinlich, daß die Gramineen-Koleoptilen wenigstens graduell eine besondere Stellung einnehmen in Bezug auf die Art und Weise, wie bei ihnen die Wuchsstoffverteilung lokalisiert ist. Dafür sprechen auch sehr die auf S. 373 erwähnten Beobachtungen ROTHERTS, nach denen die phototropische „Reizleitung“ bei weitem am ausgeprägtesten bei den Koleoptilen zu beobachten ist. Bei den meisten anderen Stengelorganen befindet sich die Hauptwachstumszone in größter Nähe des sich teilenden meristematischen Gewebes. Infolgedessen finden gewöhnlich auch alle phototropischen Krümmungen immer nur in der Nähe der Plumulae, Endknospen, Blüten usw. statt.

Der Umstand, daß bisher die Auxinwirkung vor allem an der *Avena*-Koleoptile als Versuchsobjekt studiert worden ist, läßt es angezeigt erscheinen, diese Wirkung und ihren Zusammenhang mit dem Phototropismus der Koleoptile gesondert zu besprechen. Auch sind ganz allgemein alle sonstigen Faktoren, welche Wachstum und Phototropismus der *Avena*-Koleoptile beeinflussen, z. B. Lichtqualität und -quantität, Temperatur, Alter der Pflanzen usw. bei diesem Objekt am genauesten untersucht worden.

Wir werden daher im analytischen Teil unserer Arbeit die *Avena*-Koleoptile besonders eingehend behandeln, um die dabei gewonnenen Erkenntnisse nachher auch mit Vorteil für die Aufklärung der phototropischen Erscheinungen der übrigen Pflanzenorgane verwenden zu können.

IV. Das apikale Wachstum und seine vier wichtigsten Typen.

Soeben haben wir bereits kurz die historische Entwicklung der Auxintheorie skizziert und auch auf die Tatsachen hingewiesen, welche auf eine allgemeine Verbreitung der Wuchsstoffe deuten. Jetzt wollen wir nochmals etwas genauer die vorher nur angedeuteten, zum mindesten graduellen Unterschiede der verschiedenen Pflanzenorgane hinsichtlich

des Vorhandenseins von lokalisierten Zentren der Auxinbildung betrachten. Wir tun das an der Hand von Bildern, welche die Wachstumsverteilung der vier, für den Orthophototropismus wichtigsten Pflanzenteile wiedergeben.

Bei der *Avena*-Koleoptile ist das Wachstum (Abb. 1) über das ganze Organ verteilt. Zwischen den Einzelfiguren 1 und 4 der Abb. 1 liegt ein Zeitverlauf von etwa 92 Stunden. Die basalen Zonen

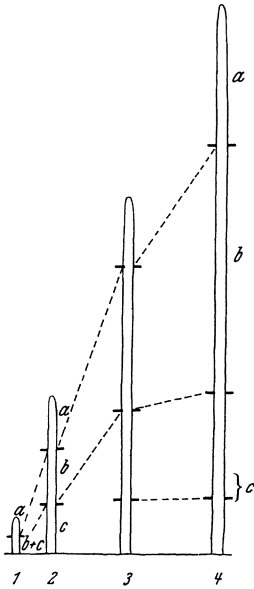


Abb. 1. *Avena*-Koleoptile.

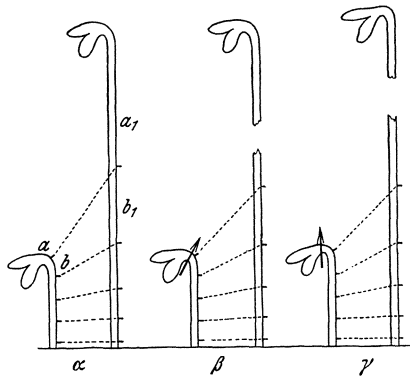


Abb. 2. Hypokotyl von *Helianthus annuus*.

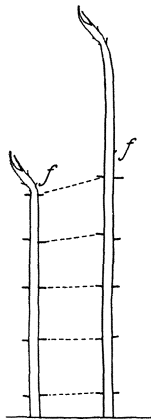


Abb. 3. Stengel von *Vicia sativa*.

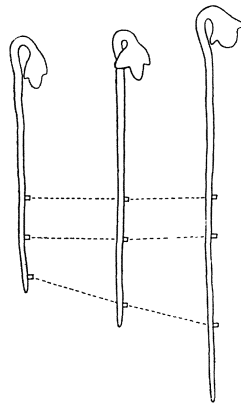


Abb. 4. Wurzel von *Lepidium sativum*.

Wachstumsverteilung. (Alle 4 Figuren sind nach Originalphotographien gezeichnet.)

hören zuerst mit dem Wachstum auf. Dieses geschieht nicht etwa deshalb, weil die Zellen keinen Wuchsstoff mehr bekommen, sondern nur aus dem Grunde, weil sie ihre „definitive Länge“ erreicht haben (siehe später S. 519ff). Die Zonen $b + c$ der jungen Pflanze bestehen aus

dem basalen Teil der Koleoptile und dem Mesokotyl. Zieht man das Wachstum des Mesokotyls (c) als eines besonderen Organs von dem der Koleoptile ab, so ergibt sich, wie wir auf S. 518 noch genauer sehen werden, daß sich nach Erreichen der Endlänge alle Zonen der Koleoptilen um den gleichen Betrag verlängert haben (siehe Abb. 54).

Zone a, welche ihr Wachstum zuletzt einstellt, ist daher auch am längsten reaktionsfähig. Da nun das Wachstum von der Spitze aus reguliert wird, so pflanzen sich Krümmungsreaktionen stets nach der Basis zu fort, wobei aber Voraussetzung ist, daß die basalen Zonen überhaupt noch wachstumsfähig sind. Eine Fixierung der Krümmungen, d. h. ein Irreversibelwerden der letzteren, tritt immer erst dann auf, wenn eine ungleiche Auxinmenge zu einer Zone kommt, die gerade mit ihrem Wachstum aufhört. In jüngeren Pflanzen findet man dann auch niemals fixierte Krümmungen, weil diese ja noch über ihre ganze Länge wachstumsfähig sind (vgl. S. 517ff. und S. 520).

Eine besondere Eigenschaft des Wachstumstypus „Koleoptile mit apikalem Produktionszentrum für Auxin“ ist ferner die sogenannte „Regeneration der physiologischen Spitze“ = Regeneration des Zentrums der Auxinproduktion¹. Nach Dekapitieren hört zunächst das Wachstum auf, da damit das Wuchsstoffbildungszentrum entfernt worden ist. Nach einiger Zeit bildet sich aber an der Schnittfläche eine „physiologische Spitze“, d. h. es wird daselbst wieder Auxin gebildet. Die Pflanzen setzen daher ihr Wachstum fort, erreichen aber nicht mehr ihre ursprüngliche Endlänge mit Hilfe dieses neuen Zentrums (siehe S. 494, 523).

Gegen wir nun zum Wachstum eines Hypokotyls (von *Helianthus annuus*) über (Abb. 2). Bei oberflächlicher Betrachtung verläuft dieses Wachstum ebenso wie bei der Koleoptile. Da man überdies hier aus der Plumula auch hat Wuchsstoff ziehen können (vgl. BEYER 1925; FLIRY 1932, S. 164), so möchte man annehmen, daß das Hypokotyl ebenso wie die Koleoptile in der Spitze ein Auxinproduktionszentrum besitzt.

Trotzdem liegt aber die Sache wesentlich anders. Nach wiederholter Dekapitation steht nämlich das Wachstum nicht still, sondern die einzelnen Zonen erreichen doch ungefähr ihre endgültige Länge, was durch die Fig. β und γ in Abb. 2 dargestellt werden soll. Wir haben es beim Hypokotyl schon mit einem Wachstumstypus zu tun, bei dem die Zellen nur während einiger Zeit nach der Teilung die Potenz zur Streckung bewahren. Es wächst dann auch nicht die Zone b am stärksten, sondern vielmehr Zone a, die im Anfang noch ganz klein war. Nimmt man nun ein kleineres (Abb. 2, β) oder ein größeres Stück (Abb. 2, γ) des Meristems mit den jüngsten Zellen weg, so wird der Stumpf je nach dem verbleibenden Rest dieser noch nicht gestreckten Zellen längere oder kürzere Zeit weiter wachsen. Da das auch nach

¹ Dieser zweite Ausdruck ist gegenüber dem irreführenden „Regeneration der physiologischen Spitze“ vorzuziehen. Das einzige experimentelle Kriterium dafür ist ja nur die Regeneration der Auxinabgabe.

mehrmaliger Dekapitation geschieht, so kann es sich hier nicht um ein ausgesprochenes, eventuell regeneriertes Zentrum der Auxinproduktion handeln (vgl. FLIRY, l. c. S. 160). Ist dann etwa in manchen Fällen viel weggenommen worden (nämlich der ganze Teil, der noch streckungsfähig war), so hört der Stumpf überhaupt mit dem Wachstum auf, was wir bereits auf S. 379 angedeutet haben.

Wenn man nun dergleichen Versuche in sehr feuchter Luft ausführt, so wächst in diesem Falle das abgeschnittene Spitzenstück des Hypokotyls mit der Plumula zu nahezu der ursprünglichen Länge heran, die es ohne Dekapitation erreichen würde (vgl. FLIRY, l. c. S. 166). Man sieht dann, daß die Gesamtlänge von Stumpf + abgeschnittenes Spitzenteil ungefähr ebenso groß ist wie bei einem nichtdekapitierten Hypokotyl. Fig. β und γ von Abb. 2 suchen das zu verdeutlichen. Dieser Versuch weist darauf hin, daß die Auxinleitung in dem Hypokotyl nicht von Belang ist, und daß die Zellen selbst (eventuell erst nach und nach) das nötige Quantum Auxin enthalten, das sie nachher für die Verlängerung nötig haben.

Auch bei dem Hypokotyl „pflanzt“ sich eine Krümmung mehr oder weniger basalwärts „fort“, doch liegt das hier mehr daran, daß die am stärksten wachsenden Teile wenig unterhalb der Spitze liegen, während schon vor Beginn der Zone b (Abb. 2) die Wachstumsintensität erheblich nachläßt. Da nun eine phototropische Krümmung um so schneller und kräftiger auftritt, je stärker das Wachstum ist, so entsteht natürlich in unserem Falle die Krümmung zuerst dicht unterhalb der Spitze, und erst später reagieren auch die basaleren Organabschnitte.

Wenn überhaupt, so kann beim Hypokotyl die Verschiebung einer Krümmung infolge von Auxinleitung in viel geringerem Maße zustande kommen, während dies bei den Krümmungen der Koleoptile die alleinige Ursache der Krümmungsverschiebung ist. Doch wollen wir auf die Frage der Auxinleitung in Hypokotylen erst im II. Teil der Arbeit genauer eingehen.

FLIRY (l. c., S. 162) glaubt, eine erhebliche Wachstumsförderung der dekapitierten Helianthushypokotyle gefunden zu haben, wenn diesen ihre Spitzen wieder aufgesetzt werden. Es ist aber aus ihren Versuchen, die sich nur über 20 Stunden erstreckten, nicht recht ersichtlich, ob sich die verschiedenen gemessenen Wachstumswerte auf völlig vergleichbare Hypokotylzonen beziehen. Wegen des Emporrückens der Wachstumszone (Abb. 2) ist dieser Umstand besonders zu beachten.

Was wir eben über das Prinzipielle des Hypokotylwachstums hörten, gilt in weit stärkerem Maße für den Wachstumstypus von vielen Stengeln (Abb. 3). Wir sehen, daß beim Wachstum eines jungen *Vicia sativa*-Keimlings überhaupt nur noch die Spitzenregion direkt unterhalb der Plumula wächst (man achte auf den Stand des Blättchens f in dem jüngeren und dem älteren Wachstumsstadium). Hier gibt es keine Krümmungsverschiebung. Darauf weisen auch schon die Versuche ROTHERTS (1894, S. 109ff., 130), obwohl sich ROTHERT — entsprechend der Tendenz seiner Arbeit — die größte Mühe gegeben hat, eine „Reizleitung“ nachzuweisen.

Wenn man bei derartigen Objekten wie *Vicia sativa* manchmal doch

geneigt sein möchte, auf eine Krümmungsverschiebung zu schließen, so unterliegt man meistens einer optischen Täuschung. Man vergleiche dazu Abb. 5 a und b, wo die phototropische Krümmung eines Keimlings von *Lepidium sativum* dargestellt ist. Beide Figuren sind aus dem gleichen Filmbildchen abgezeichnet worden. Auf der einen Figur sind die Marken mit eingetragen, welche sich auf der Pflanze befanden, auf der anderen aber nicht. Man sieht nun deutlich, daß die scheinbar beträchtliche Krümmungsverschiebung nur darauf beruht, daß durch das fortwährende Spitzenwachstum der Ort der Krümmung relativ immer mehr basalwärts verschoben worden ist. Die Figur mit den Marken zeigt aber deutlich, daß sich die absolute Entfernung des Krümmungsortes von der Basis der Pflanze nur wenig geändert hat.

Nun kann man bekanntlich bei verschiedenen Pflanzen eine Krümmungsverschiebung bei phototropischen Reaktionen beobachten, so z. B.

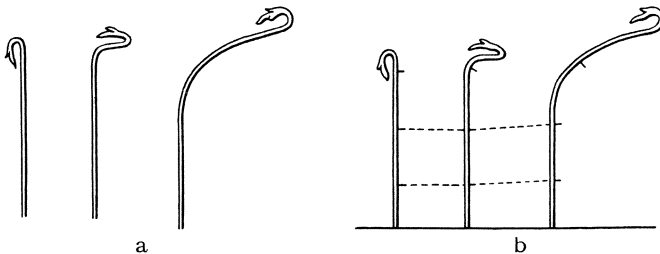


Abb. 5 a u. b. Phototropische Krümmung des gleichen Keimlings von *Lepidium sativum*, aus demselben Filmbild vergrößert abgezeichnet. Bei a die auf der Pflanze befindlichen Marken nicht mit eingetragen, bei b aber wohl eingezeichnet.

bei *Raphanus*, *Brassica Napus* (Hypokotyle), Epikotylen von *Tropaeolum minus*, Hypokotylen von *Agrostemma Githago*, Stengeln von *Coleus*, *Dahlia variabilis*, *Linum usitatissimum*, *Urtica dioica*, Blütenschäften von *Brodiaea congesta*, *Bellis perennis*, Sprossen von *Galium purpureum* usw (ROTHERT, 1894 u. a.). Es ist nun bemerkenswert, daß gerade bei den zuletzt genannten Objekten (*Dahlia*, *Linum*, *Urtica* usw.) mit interkalarem Wachstum die „Reizleitung“ ausgeprägter ist als bei den zuerst angeführten Hypokotylen und dem Epikotyl von *Tropaeolum* mit apikalem Wachstum. Diese Stengel usw. weisen eben alle eine relativ lange Wachstumszone auf. Hier kann natürlich sehr wohl eine Auxinleitung als Ursache der Krümmungsverschiebung in Frage kommen (vgl. UYLDERT 1917), und daher lassen sich diese Fälle weitgehend mit dem apikalen Wachstumstypus der *Avena*-Koleoptile vergleichen.

Dekapitiert man einen Stengel mit dem eben beschriebenen apikalen Wachstumstypus von *Vicia sativa*, so wächst der Stumpf nicht mehr.

Für Wurzeln (Abb. 4, *Lepidium sativum*) gilt mutatis mutandis dasselbe wie für Stengel, obwohl der Wachstumstypus auch eine gewisse Verwandtschaft mit demjenigen des Hypokotyls (siehe Abb. 2) besitzt. Eine nähere Betrachtung über das Wurzelwachstum wollen wir

jedoch erst im II. Teil der Arbeit geben, wenn wir die phototropischen Reaktionen dieser Organe genauer analysieren.

Zwischen den eben von uns vorgeführten Wachstumsbeispielen gibt es natürlich manche Übergänge, so besonders zwischen dem Typus der Koleoptile und dem des Hypokotyls, oder auch dem Wachstumstypus des Hypokotyls und dem des Stengels (vgl. dazu ROTHERT 1894 und VAN BURKOM 1913). Im übrigen sind sie aber ein Schulbeispiel dafür, daß eine und dieselbe Wachstumsweise, nämlich der Haupttypus des apikalen Wachstums, auch bei morphologisch deutlich verschiedenen Organen vorkommt. Außer dem apikalen Wachstum gibt es bekanntlich noch das eben schon kurz erwähnte interkalare Wachstum (z. B. bei *Tradescantia*) und das basale Wachstum (z. B. bei Blättern; vgl. S. 448 und KOSTYTSCHEW-WENT 1931, S. 270). Diese anderen Haupttypen des Wachstums sind aber für die allgemeine Betrachtung der phototropischen Erscheinungen weniger wichtig. Wir werden darauf näher eingehen, wenn wir die phototropischen Reaktionen derjenigen Organe, die solches Wachstum aufweisen, genauer analysieren.

Entsprechend den Richtlinien unserer Arbeit sei nochmals darauf hingewiesen, wie wichtig für das gute Verständnis der Phototropismen eine genaue Analyse der allgemeinen Wachstumsvorgänge ist (siehe BLAAUW 1918, S. 173 ff.; WIESNER 1881, S. 78 ff.). Vielfach hat man gemeint, davon absehen zu dürfen, doch hat das wissenschaftlich stets zu größter Verwirrung geführt. Es war dann ja kein Leitgedanke vorhanden, der die verschiedenen Tatsachen zu einer Einheit zusammenfügte. Um diese Verwirrung für die Zukunft zu vermeiden, wird von uns mit Absicht die Wachstumsfrage immer wieder in den Vordergrund gestellt werden.

C. Allgemeine Beschreibung der durch Wachstum hervorgerufenen Phototropismen.

WIESNER (1878—1880) hat bereits in seiner Monographie einen recht vollständigen Überblick über die damals bekannten phototropischen Erscheinungen nebst ausführlichen Literaturangaben dazu gegeben, auf den wir hiermit verweisen wollen. Wir behandeln im folgenden hauptsächlich nur das, was seitdem an Tatsachen neu hinzugekommen ist, und worauf wir im analytischen Teil D nicht mehr näher eingehen wollen.

I. Phototropismus der vorwiegend morphologisch radiär gebauten Organe.

a) Einfache positive oder negative Phototropismen.

Bei den Bewegungen, welche zu dieser Gruppe gehören, und die wir in der Natur besonders häufig und ins Auge fallend antreffen, finden wir im Grunde genommen lediglich das normale Wachstum eines pflanz-

lichen Organs vor, das aber durch den Einfluß einseitig auffallenden Lichtes in einer mehr oder weniger scharf bestimmten Richtung verläuft. Hieraus ergibt sich, daß phototropische Wachstumskrümmungen nur von solchen Pflanzenteilen ausgeführt werden können, die überhaupt noch zu einem Wachstum fähig sind. Da wir diesen Zustand hauptsächlich bei jugendlichen Organen antreffen, so werden wir bei diesen auch besonders häufig eine phototropische Krümmung beobachten können.

1. Keimlinge.

Das bekannteste Beispiel dafür geben die Keimstengel der meisten Pflanzen ab (vgl. WIESNER 1878—1880 und DARWIN 1881, S. 358ff.), oder auch die orthotropen Blätter der jungen Keimlinge vieler Mono-

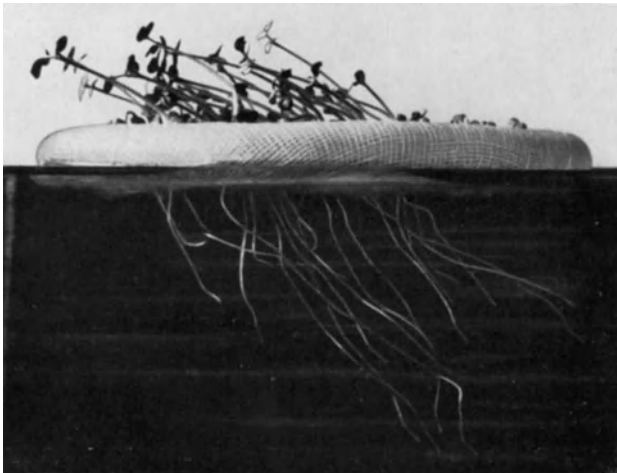


Abb. 6. Keimpflanzen von *Sinapis alba*, die einseitig von links belichtet wurden. Die Stengel haben sich positiv-phototropisch, die Wurzeln negativ-phototropisch gekrümmt. (Nach F. A. F. C. WENT, 1930.)

kotyletonen, z. B. der Gramineen-Koleoptilen. Man braucht z. B. nur ein paar Senf- oder Kressesamen (*Sinapsis*, *Lepidium*) einzupflanzen und den Topf an einen Ort zu stellen, an dem die jungen Pflänzchen nur von einseitig auffallendem schwächeren Licht beleuchtet werden, um sehr schön ausgeprägte positiv-phototropische Krümmungen zu erzielen (Abb. 6).

In allen diesen Fällen werden gewöhnlich nur positive Krümmungen ausgeführt. Befinden sich die Pflanzen bereits in einem Stadium, in dem ein großer Teil ihrer Organe ausgewachsen ist, so können diese in der Regel keine phototropischen Krümmungen mehr vollziehen. Dagegen sind dazu die noch wachsenden Internodien der jüngsten Zweige sowie sich entwickelnde Blütenstiele und dergleichen sehr wohl imstande.

Nicht nur die Keimlinge von krautigen Pflanzen zeigen Phototropismus, sondern ebensogut auch Holzgewächse. KÖLBL (1909, S. 1296) fand z. B. die Keimlinge von *Aesculus*, *Acer*, *Cytisus*, *Picea*, *Juglans* und andere recht phototropisch, zumal wenn sie etioliert waren. Mit dem Älterwerden nimmt aber der Phototropismus dann meist bedeutend ab, bei den Bäumen noch mehr als bei den Sträuchern. Schattensträucher haben z. B. stets in den wachsenden Zonen noch ausgeprägte phototropische Eigenschaften. Bei den Bäumen wird dagegen mit zunehmendem Alter der Phototropismus mehr und mehr durch Geotropismus ersetzt, und dieser regiert zuletzt ganz ausschlaggebend das tropistische Verhalten der Stämme. Wir können diese Eigenschaften der Holzgewächse an Waldrändern gut beobachten, wo die Stämme der Bäume trotz einseitigen Lichteinfallens mehr oder weniger senkrecht gewachsen sind, während die Zweige der Sträucher mehr die Tendenz haben, in Richtung des frei einfallenden Seitenlichtes zu wachsen. Über den Phototropismus plagiotroper Zweige von Holzgewächsen siehe S. 468.

2. Ausgewachsene Organe, Grasknoten, Internodien von Commelinaceen.

In gewissen Fällen zeigen auch noch völlig ausgewachsene Organe einen Phototropismus. Dieser beruht aber dann stets darauf, daß solche Organe nachträglich auf Änderung einer Außenbedingung hin ihr Längenwachstum noch einmal aufnehmen. Derartiges hat A. ENGLER (1918) bei verholzten Stämmen beobachtet. Besonders bekannt ist aber diese Erscheinung bei den phototropischen Krümmungen ausgewachsener Grasknoten und Internodien der *Commelinaceen* (*Tradescantia* usw.) Bei *Tradescantia fluminensis* z. B. kann nach SCHREITER (1909) diejenige Wachstumszone, welche sich unmittelbar oberhalb des dritten Knotens befindet, und die normalerweise kein Wachstum mehr aufweist, durch einseitig wirkendes Licht zu neuem Wachstum veranlaßt werden. Im Gefolge davon tritt dann eine phototropische Krümmung auf, die allerdings nicht sehr stark ist, da bei *Tradescantia* der Phototropismus weniger ausgeprägt ist (RAWITSCHER 1932, S. 142)¹.

Bei den Knoten der *Gramineen* vermag das Licht allein noch nicht neues Wachstum zu induzieren (KÜNDIG 1886), wohl aber kann es dieses beeinflussen, wenn das Wachstum zuvor durch die in diesem Fall viel größere Wirkung der Schwerkraft (ELFVING 1884, BARTH 1894) wieder in Gang gebracht worden ist (SCHREITER, l. c.). Es ist überhaupt zu beachten, daß ältere Stengelorgane bedeutend mehr auf den Einfluß der Schwerkraft als den des Lichtes reagieren, während bei den ganz jungen

¹ Nach RAWITSCHER l. c. scheint der Phototropismus dann sehr stark zu sein, wenn die inhärente Epinastie der Sprosse gleichsinnig mit der phototropischen Krümmung wirkt (vgl. S. 531, wo auch kurz auf den Auxintransport in *Tradescantia*-Internodien eingegangen wird).

Keimlingen gewöhnlich das Umgekehrte der Fall ist. Wir erwähnten diese Verhältnisse eben schon bei der Besprechung des Phototropismus der Holzgewächse.

3. Blütenstengel.

Bei den Blütenstielen findet man als Norm, sofern sie überhaupt phototropisch sind, stets positiven Phototropismus. Es gibt allerdings auch Fälle, wo ein negativer Phototropismus zu beobachten ist. Diese Reaktionsform ist aber dann niemals schon von Beginn an für das betreffende Organ charakteristisch gewesen, sondern ist erst im Laufe der Entwicklung aus ursprünglichem positiven Phototropismus induziert worden. Auf diesen, vielfach als „Umstimmung“ bezeichneten Wechsel des Phototropismus werden wir nachher noch zurückkommen (S. 406 ff.).

Viele Pflanzenarten, deren Blütenstengel phototropisch reagieren, hat bereits WIESNER (1880, S. 62 ff., 1901) angeführt. Wir können uns hier daher kurz fassen und wollen nur eine besonders bemerkenswerte Erscheinung anführen. Es gibt nämlich einige Blütenstiele, welche bei gleichzeitigem starkem Wachstum so gut phototropisch reagieren, daß sie sich stets in der Richtung des Sonnenlichtes krümmen. Die Blüten folgen also tagsüber direkt dem Laufe der Sonne. Beispiele dafür sind die Tragachsen vieler Kompositenköpfchen, wie Schwarzwurz (*Tragopogon*), *Hieracium*, *Leontodon*, *Bidens frondosa* (STEVENS 1903), ferner *Viola tricolor* (siehe S. 388), *Melilotus alba* (STEVENS, l. c.) und andere. Bei der Sonnenblume (*Helianthus*) konnte WIESNER (1880, S. 67) im Gegensatz zu STEVENS (l. c.) das Wandern mit der Sonne nur in Ausnahmefällen beobachten.

Auf das Öffnen und Schließen der Blüten gehen wir hier nicht weiter ein, da das meist eine nastische Erscheinung ist.

4. Windepflanzen

(vgl. WIESNER 1878, S. 150, 163; 1880, S. 38).

Bei den Windepflanzen finden wir in noch mehr ausgesprochener Weise als bei den Holzgewächsen, daß die jungen Keimlinge recht phototropisch sind, die eigentlichen windenden Sprosse dagegen kaum mehr lichtwärts wachsen. Der Keimling von *Ipomoea coerulea* z. B. weist nach PRINGSHEIM (1912, S. 176) einen noch stärkeren positiven Phototropismus als die bekannten *Cruciferen*-Keimlinge (*Brassica*, *Lepidium* usw.) auf. Auch DARWIN (1881, S. 418) hat derartige Beobachtungen gemacht.

Fangen die Sprosse erst einmal zu winden an, so ist von diesem Phototropismus nicht mehr viel zu spüren. Die windenden Sprosse von *Cuscuta* sind z. B. nach PEIRCE (1874, S. 87, 116) nur noch am Klinostaten phototropisch. Bei anderen Windern (*Ipomoea coerulea*, *I. purpurea* [syn. *Pharbitis hispida*], *I. sibirica*, *Lonicera brachypodia*, *Polygonum convolvulus*, *Wistaria sinensis*) äußert sich nach DARWIN (1881, S. 385 ff.) und BARANETZKI (1883, S. 21) der Phototropismus während des Windens folgendermaßen:

Die nach dem Lichte zu gerichteten Halbkreise werden in kürzerer Zeit zurückgelegt als die von dem Licht weggewandten Halbkreise. Dabei spielt es aber nach BARANETZKI eine Rolle, ob freie (symmetrische) oder mit Winden verbundene (asymmetrische) Rotation vorhanden ist. So wurde bei freier Rotation von *Ipomoea purpurea* der zum Lichte gerichtete Halbkreis in 45 Minuten, der andere Halbkreis in 55 Minuten durchlaufen. Bei asymmetrischer Rotation waren für *Ipomoea sibirica* die entsprechenden Zeiten 35 Minuten (lichtwärts) und 75—85 Minuten (schattenwärts).

Diese Unterschiede zwischen freier und asymmetrischer Rotation lassen sich vielleicht folgendermaßen erklären: Bei der freien Nutation wird die Sproßspitze infolge des kreisenden Wachstums (siehe RAWITSCHER 1932, S. 291, 294) ständig gedreht (»klinostatiert«). Sie wendet daher dem Lichte ständig eine andere Flanke zu, und das Licht kann daher dauernd nur auf das eigentliche Wachstumszentrum des kreisenden Wachstums (= zweites Wachstumszentrum nach RAWITSCHER, l. c.) einwirken. Letzteres verändert aber nur wenig seine räumliche Lage, so daß das Licht gleichzeitig die sich nach ihm zu drehende und die sich von ihm wegbewegende Flanke beeinflusst. So ist in diesem Falle die Lichtwirkung nicht sehr stark. Bei der mit Winden verbundenen Nutation muß dagegen mehr das erste Wachstumszentrum direkt unterhalb der Sproßspitze beeinflusst werden, weil das zweite Wachstumszentrum dann nicht mehr von Bedeutung ist. Dieses erste Wachstumszentrum reagiert aber unter dem Einfluß der Schwerkraft bekanntlich lateralgeotropisch, d. h. es wird stets die gleiche Sproßflanke auf der Außenseite des Windekreises gehalten. Infolgedessen wird die Lichtwirkung bald der Wirkung des Lateralgeotropismus konform, bald aber entgegengesetzt verlaufen, so daß die Unterschiede in der Drehgeschwindigkeit erheblich größer ausfallen.

Die älteren, schon gewundenen Sproßteile von Windepflanzen sollen nach BARANETZKI (l. c., S. 23) negativen Phototropismus aufweisen. Dadurch wird ein Krümmungsbestreben dieser Stengelteile nach der Schattenseite, also nach der Stütze hin, befördert. Bei Sprossen von *Dioscorea sinuata*, *Ipomoea purpurea* und *Polygonum convolvulus* soll dieser negative Phototropismus erheblich sein, schwächer bei *Dioscorea batatas*, während er bei *Boussingaultia baselloides* und *Menispermum dahuricum* überhaupt nicht vorhanden ist.

Einen starken positiven Phototropismus hat schließlich VOSS (1902, S. 238) bei *Bowiea volubilis* festgestellt. Diese Art kann nämlich bei horizontalem Klinostatieren im allgemeinen nicht kreisen oder winden, wohl tut sie das aber dann, wenn an Stelle von einseitig wirkender Schwerkraft der Einfluß einseitigen Lichtes tritt.

5. Ranken

(vgl. WIESNER 1878, S. 150, 161, 170; 1880, S. 38).

Da wir gerade beim Phototropismus von Kletterpflanzen angelangt sind, seien noch einige Worte dem Verhalten der Ranken gewidmet. WIESNER (l. c.) und DARWIN (1865, S. 98, 120; 1881, S. 368) berichten von

Ampelopsis quinquefolia, *Bignonia capreolata*, *Lathyrus odoratus*, *Pisum sativum*, *Smilax aspera* und *Vitis vinifera* das Vorhandensein phototropisch reagierender Ranken. Im allgemeinen ist der Phototropismus dieser Ranken negativ, nur bei sehr schwacher Beleuchtung fand WIESNER positiv-phototropische Reaktionen.

Nur negativen, sehr schwachen Phototropismus fand DARWIN (1865, S. 105) bei den Spitzen der Ranken von *Eccremocarpus scaber*. EWART (1898, S. 237) beobachtete gleichfalls nur negativ-phototropische, ebenfalls schwache Reaktionen bei den Wurzelrankern von *Vanilla planifolia*. Dagegen fand v. DERSCHAU (1893) die rankenden Blattstiele von *Lophospermum scandens* nur positiv-phototropisch, und zwar ziemlich stark. Manche Ranken schließlich sind überhaupt nicht phototropisch, so z. B. die Blattranken der Composite *Mutisia Clematis* (DARWIN 1881, S. 385).

Die von WIESNER (l. c.) beobachtete Erscheinung, daß manche Ranken in schwachem Licht positiv-phototropisch, in stärkerem Licht dann aber negativ-phototropisch reagieren, möchten wir kausal-analytisch zu der später noch genauer zu behandelnden Reaktionsumkehr bei den Phototropismen von Keimlingen rechnen. Diese können bekanntlich auch unter gewissen Umständen negative Krümmungen machen, obwohl sie doch normalerweise positiv-phototropisch sind. Mit dem Wechsel des Phototropismus, wie er bei der „Umstimmung“ von Blütenstengeln usw. (S. 388, 401 ff.) auftritt, ist die Reaktionsumkehr der Ranken wohl kaum näher zu vergleichen.

6. Wurzeln

(vgl. WIESNER 1878, S. 163, 167, 170, 182, 193—194; 1880, S. 9, 75 ff.).

An die Besprechung der gewöhnlich negativ reagierenden Ranken läßt sich gleich die Behandlung des Phototropismus der Wurzeln anschließen, da diese — wenn überhaupt phototropisch — ebenfalls meist negativ-phototropisch sind. Allerdings sei hier schon bemerkt, daß die Mehrzahl der Erdwurzeln nicht phototropisch = aphototropisch sind.

Wir führen zunächst die Keimwurzel oder — genauer gesagt — das hypokotyle Glied von *Viscum album* an, welches, wie schon WIESNER (l. c., 1894) erwähnt, negativen Phototropismus aufweist. Im übrigen sind aber die Sprosse von *Viscum album* phototropisch indifferent.

Ähnliche Verhältnisse liegen nach KEEBLE (1896, S. 104 ff.) vor bei *Loranthus* (z. B. *L. loniceroides* und *L. neelgherrensis*). Hier ist aber der negative Phototropismus nur die allererste Zeit nach der Keimung wirksam, um dann autonomen Nutationen Platz zu machen. Diese können die Spitze des Hypokotyls unter Umständen wieder direkt gegen das Licht führen, ohne daß dabei positiver Phototropismus in Frage kommt. Ein weiterer Unterschied zwischen *Viscum* und *Loranthus* besteht darin, daß das *Viscum*-Hypokotyl nicht im Dunkeln wächst, während das die *Loranthus*-Hypokotyle wohl tun, wenn auch schwächer.

Die später bei *Loranthus* entwickelten Luftwurzeln sind nach KEEBLE (l. c., S. 109) stets in hohem Maße negativ-phototropisch.

Auch zahlreiche andere Luftwurzeln (siehe die Übersicht bei WIESNER, l. c.) weisen ausgeprägten negativen Phototropismus auf, und zwar handelt es sich dabei vielfach um die sogenannten Haftwurzeln im Sinne SCHIMPERs (1884, 1888). Sie sind gewöhnlich sehr wenig positiv geotropisch, ja manchmal kommt sogar negativer Geotropismus vor. Als Beispiele führen wir an: Die Luftwurzeln der *Liliacee Chlorophytum comosum*, die von *Vanilla planifolia* und anderen Orchideen, die Haftwurzeln von *Hedera helix* (siehe Abb. 10) und *Piper Betle* (F. A. F. C. WENT 1894), sowie die Kletterwurzeln von *Begonia scandens* und *Ficus stipulata*. Von Aroideen seien noch genannt: die Luftwurzeln von *Monstera*, die Haftwurzeln von *Philodendron Imbe* (WENT, l. c.) und *Pothos scandens* (WENT, l. c.), und die Nährwurzeln von *Pothos aurea* (WENT, l. c., siehe weiter unten).

Die soeben erwähnten Nährluftwurzeln (SCHIMPER, l. c.) sind in der Regel wenig oder garnicht phototropisch, während sie dafür desto mehr positiv-geotropisch reagieren. Sie verhalten sich also ähnlich wie die meisten Erdwurzeln und wachsen daher, z. B. bei *Ficus*, meistens direkt in den Boden hinab, um sich dort zu verzweigen (vgl. dazu F. A. F. C. WENT, l. c. S. 24 ff., MASSART 1902).

Weder Nähr- noch Haftwurzeln sind gewisse, positiv-phototropisch reagierende Luftwurzeln, die F. W. WENT (1930) bei verschiedenen Orchideen beschreibt (*Acriopsis*, *Cymbidium*, *Grammatophyllum*, siehe Abb. 7). Sie werden nur etwa 10 cm lang, verholzen stark und wachsen dem Licht entgegen. Abfallende Blätter usw. bleiben leicht zwischen ihnen hängen, wodurch diesen epiphytischen Orchideen mehr Humus für die Nahrungsaufnahme zur Verfügung steht.

Erdwurzeln, die Phototropismus aufweisen, gibt es nur wenige. Als Beispiel seien genannt: Wurzeln von *Sinapis alba* (siehe Abb. 6, vgl. auch DARWIN 1881, S. 412), *Brassica* (vgl. PRINGSHEIM 1912, S. 412) und anderen Cruciferen. Alle diese Wurzeln sind negativ-phototropisch. Bemerkenswerterweise gibt es aber auch Erdwurzeln, die positiv-phototropisch reagieren, so z. B. die Wurzeln der Hyacinthen (*Hyacinthus*

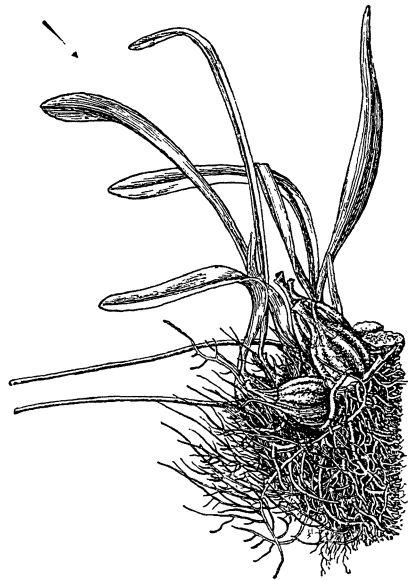


Abb. 7. *Acriopsis javanica* mit positiv-phototropischen Luftwurzeln. (Nach F. W. WENT, 1930.)

orientalis) und die des Knoblauchs (*Allium sativum*). Alle diese phototropischen Erscheinungen lassen sich jedoch in der Natur nur schwer beobachten, da ja die Erdwurzeln infolge ihres positiven Geotropismus nicht aus dem Boden herauswachsen. Zudem ist meistens der Geotropismus so stark, daß sich der Phototropismus nur durch Klinostatieren der Wurzeln bzw. Pflanzen nachweisen läßt (WIESNER, l. c.).

7. Rhizoiden von Prothallien und Moosen

(vgl. WIESNER 1878, S. 170; 1880, S. 84).

Ähnlich wie Wurzeln verhalten sich im allgemeinen wohl auch die Rhizoiden der Gametophyten von Moosen und Farnen, doch sind die Angaben im einzelnen sehr widerspruchsvoll.

α) Rhizoiden der Prothallien von Equisetum. Bei den Prothallien von *Equisetum* sind z. B. die Rhizoiden nach den Feststellungen STAHLs (1885, S. 338) und BUCHTIENS (1887, S. 28) schon bei geringen Lichtintensitäten negativ-phototropisch und bei höheren natürlich erst recht. Demgegenüber betont aber STEPHAN (1928, S. 422), die Rhizoiden sowohl in schwachem als auch starkem Licht (Sonne) nur positiv-phototropisch gefunden zu haben.

β) Rhizoiden von Lebermoosen. Ähnlich steht es mit den Ansichten über den Phototropismus der Rhizoiden von Lebermoosen. Hier liegen die Gründe für die Meinungsverschiedenheiten aber darin, daß man vielfach vergessen hat, die verschiedenen Typen von Rhizoiden auseinander zu halten. Ferner sei bemerkt, daß fast ausschließlich die Rhizoiden der frondösen Hepaticae, besonders von *Marchantia*, *Fegatella*, *Lunularia*, *Pellia* und *Riccia* untersucht worden sind. Lediglich WEINERT (1909, S. 22) erwähnt einen Versuch mit einem foliosen Lebermoos, *Plagiochila asplenoides*, bei dem kein oder höchstens nur sehr schwacher negativer Phototropismus festgestellt werden konnte.

Was nun die *Rhizoiden der Marchantiaceen*, welche sich alle ziemlich gleich verhalten, betrifft, so muß man dort generell zwei Sorten von Rhizoiden unterscheiden:

1. die sogenannten anliegenden Rhizoiden, deren Zellwände nach innen stets mit Zäpfchen versehen sind.

2. die sogenannten abstehenden — meist glatten — Rhizoiden.

Ad 1. Anliegende Rhizoiden gibt es nur bei den eigentlichen Thalli, an deren Unterseite sie sich dicht anlegen, sodann schieben sie sich zwischen den Ventralschuppen hindurch und verflechten längs der Mittelrippe zu einem dochtartigen Strange.

Diese anliegenden Thallusrhizoiden sind weder phototropisch noch geotropisch (WEINERT 1909, BISCHOFF 1912).

Ad 2. Abstehende Rhizoiden findet man sowohl bei der Keimung

der Brutkörperchen (Brutkörper- oder Brutknospennrhizoiden) als auch den eigentlichen Thalli (Thallusrhizoiden) vor.

Bei den Brutknospennrhizoiden hat zuerst PFEFFER (1871) negativen Phototropismus festgestellt, außerdem sind sie nach BISCHOFF (1912) und LANGER (1919) etwas positiv-geotropisch. WEINERT (1909) hat den negativen Phototropismus dieser Rhizoiden genauer untersucht und dabei ganz interessante Feststellungen gemacht.

Die Rhizoiden, die ein ausgesprochenes Spitzenwachstum aufweisen, sind bei jeder Beleuchtung negativ-phototropisch. In rot-gelb-grünem Licht (etwa $\lambda = 800-525 \text{ m}\mu$, vgl. NUERNBERGK 1925, S. 25), welches mit Hilfe eines $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ -Filters erzeugt wurde, keimen die Rhizoiden gut aus, wachsen kräftig und krümmen sich auch stark negativ-phototropisch (siehe Abb. 8).

In blau-grünem Licht (etwa $\lambda = 540-380 \text{ m}\mu$, vgl. NUERNBERGK, l. c.), welches mit Hilfe eines Kupferoxydammoniakfilters erlangt wurde, kei-

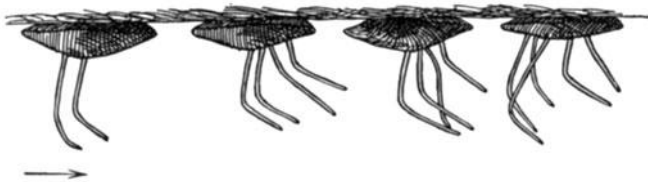


Abb. 8. Negativer Phototropismus der Brutknospennrhizoiden von *Marchantia* in Licht von etwa $\lambda 800-525 \text{ m}\mu$ Wellenlänge. (Nach WEINERT, 1909.)

men dagegen die Rhizoiden sehr schlecht aus, wachsen beinahe gar nicht und zeigen auch keinen Phototropismus.

Dieses Verhalten ist recht bemerkenswert, weil es aufs deutlichste die Beziehungen aufzeigt, welche bestehen zwischen: wirksamer Lichtwellenlänge, Wachstumsintensität und Art der Krümmung.

Grundsatz 1. Eine Wellenlänge, welche im Vergleich zur Dunkelheit das Wachstum eines gegebenen radiären Organs um einen bestimmten Minimalbetrag oder mehr fördert, bringt infolge der Lichtabsorption im Organ stets negativen Phototropismus zuwege. Das sehen wir jetzt an unseren Rhizoiden. Im II. Teil, werden wir ähnliche Verhältnisse bei der Besprechung des Phototropismus von *Erysimum Perofskianum* und *Pisum sativum* finden, welche auch in starkem roten Licht negativ-phototropische Krümmungen ausführen und damit die sog. Reaktionsumkehr (siehe S. 401) aufweisen.

Grundsatz 2. Umgekehrt ruft eine Wellenlänge, welche das Wachstum eines radiären Organs im Vergleich zur Dunkelheit um einen bestimmten Minimalbetrag oder mehr hemmt, immer infolge der Lichtabsorption positiven Phototropis-

mus hervor. Dafür ist der normale Phototropismus der Dikotylenkeimlinge in blauem Licht das bekannteste Beispiel¹.

Es ist also völlig verkehrt, wenn man, wie üblich, generalisiert und einfach behauptet, die kurzen Wellenlängen seien phototropisch wirksam, die langen aber nicht. Alle Wellenlängen, welche das Wachstum stärker beeinflussen, können bei genügenden Absorptionsunterschieden Phototropismus erzeugen, und zwar sowohl positiven als auch negativen, wobei es nur darauf ankommt, wie gerade das Verhältnis zum Dunkelwachstum liegt, ob dieses jeweils größer oder kleiner ist.

Doch kehren wir wieder zu den Rhizoiden zurück. Ähnlich wie rot-gelbes Licht wirkt natürlich auch Tageslicht, in dem ja diese Spektralbezirke zur Genüge enthalten sind.

Die abstehenden Thallusrhizoiden verdanken ihre Lage in der Hauptsache inneren Struktureigentümlichkeiten. Diese bedingen das senkrecht „exotropische“ Abstehen von dem Thallus. Im übrigen sind sie wohl hydrotropisch (MOLISCH 1883), sehr wenig positiv-geotropisch (BISCHOFF 1912) und sehr wenig negativ-phototropisch (WEINERT 1909). Nur in stärkerem, streng einseitigem Licht kann man ihren Phototropismus beobachten, weil in schwächerem Licht das Wachstum bereits zu langsam ist. In Licht, welches nicht völlig einseitig wirkt, kann man den Phototropismus überhaupt nicht feststellen. Darauf ist es wohl zurückzuführen, daß BUCH (1921, S. 28) bei seinen Versuchen mit *Marchantia*-Thalli die Rhizoiden als phototropisch indifferent fand (siehe Abb. 23). Die Krümmungen, sowohl die negativ-phototropischen, als auch die positiv-geotropischen, treten ferner immer erst dann auf, wenn die Rhizoiden relativ lang (5—8 mm minimal) geworden sind.

Bezüglich der spektralen Empfindlichkeit verhalten sich die abstehenden Thallusrhizoiden prinzipiell ähnlich wie die Brutknospennrhizoiden, d. h. im blau-grünen Licht kaum Wachstum und kein Phototropismus, in rot-gelb-grünem Licht geringes Wachstum und schwacher Phototropismus.

Fassen wir nochmals die physiologischen Unterschiede zusammen, auf denen es beruht, daß die Thallusrhizoiden soviel weniger stark phototropisch reagieren als die Brutknospennrhizoiden, so können wir sagen:

Der Lichtabfall beider Typen von Rhizoiden ist bei nicht sehr großen Dickenunterschieden wohl annähernd gleich groß. Die prozentuale Wachstumssteigerung pro Zunahme der Lichtintensität um deren Einheit ist dagegen bei den Thallusrhizoiden viel geringer als bei den Brutknospennrhizoiden.

γ) **Rhizoiden der Farnprothallien.** Wir gelangen nunmehr zu dem Phototropismus der Rhizoiden von Farnprothallien. Man

¹ Die Berechtigung zum Aufstellen dieser Grundsätze werden wir im II. Teil an der Hand der einschlägigen Besprechungen nachweisen.

nimmt gewöhnlich an, diese seien negativ-phototropisch, ebenso wie die Thallusrhizoiden von *Marchantia*, wobei man sich auf die einschlägigen Versuche von LEITGEB (1879) stützt. Indessen hat BISCHOFF (1912, S. 116ff.) nachweisen können, daß die LEITGEBschen Versuche gar keinen zwingenden Beweis darbringen, weder für negativen Phototropismus noch für positiven Geotropismus der Prothallienrhizoiden. LEITGEB hat lediglich festgestellt, daß sich die Rhizoiden fast immer auf der „Schattenseite“ der Prothallien entwickeln und dann „exotropisch“, d. h. aus inneren Symmetriegründen abstehen. Da sich nun die Prothallien transversalphototropisch zur Lichtrichtung einstellen (siehe S. 437), so wird dadurch der Eindruck erweckt, die Rhizoiden selber seien negativ-phototropisch. Also dasselbe wie bei den Thalli der Marchantiaceen, welche ebenfalls gewöhnlich transversal zur Lichtrichtung stehen, so daß man meinen könnte, die Rhizoiden seien negativ-phototropisch vom Licht abgewandt (siehe Abb. 22).

BISCHOFF (l. c.) hat nun wenigstens den Geotropismus der Prothalliumrhizoiden genauer untersucht und gefunden, daß sie völlig ageotropisch sind. Es ist daher nicht ausgeschlossen, daß auch der Phototropismus der Prothalliumrhizoiden womöglich in Wirklichkeit nicht existiert. Sicher darüber urteilen wird man jedenfalls erst dann können, wenn die Angaben LEITGEBs nochmals genauer überprüft worden sind.

δ) **Rhizoiden von Laubmoosen.** Ähnlich liegt wohl auch die Sache bei dem Phototropismus der Laubmoosrhizoiden. NĚMEC (1906, S. 545) beobachtete einen deutlichen negativen Phototropismus an Rhizoiden der Hypnacee *Eurhynchium striatum*. Es handelte sich um Rhizoiden, welche bei in feuchter Luft befindlichen Pflanzenteilen an den Hauptstämmchen unter der Insertion der vom Licht abgekehrten Blätter entsprossen. Bei der Lage des Entstehungsortes ist es gut möglich, daß der negative Phototropismus vielleicht nur scheinbar ist, und die Rhizoiden in Wirklichkeit allein „exotropisch“ vom Stamm abstehen. Man kann an diese Möglichkeit vor allem deshalb denken, weil WEINERT (1909) bei den Rhizoiden von *Mnium hornum* keinen Phototropismus beobachten konnte. Auch BISCHOFF (1912, S. 122ff.) erwähnt nichts von einem Phototropismus der Muscirhizoiden, wohl aber beobachtete er, daß die Hauptrhizoiden von *Bryum capillare*, *B. argenteum* und *Leptobryum pyriforme*, welche im Licht positiv-geotropisch sind, bei Verdunkelung negativ-geotropisch werden. Dieser Wechsel des Geotropismus tritt auch bei solchen Rhizoiden ein, welche vorher im Licht kultiviert worden waren und dort positiv-geotropisch reagiert hatten. Er erinnert etwas an die Änderung des Geotropismus unter Lichteinfluß bei bestimmten Ausläufern, kriechenden Sprossen und Rhizomen, die wir auf S. 472 kurz besprechen wollen.

8. Stämmchen der Laubmoose.

Die Stämmchen der Laubmoose sind häufig positiv-phototropisch (PRINGSHEIM 1912, S. 186; GARJEANNE 1932) und negativ-geotropisch, so z. B. bei *Funaria hygrometrica* (s. S. 441). Genauere Untersuchungen über die orthotrop reagierenden Arten fehlen aber. Auf die plagio-phototropischen Moose, wie *Fissidens* und *Dicranum* werden wir auf S. 442 näher eingehen.

9. Keimschläuche von Lebermoosen und Farnprothallien, Infloreszenzträger und Sporangioophoren von Lebermoosen (WIESNER 1878, S. 171; 1880, S. 84).

Die aus den Sporen hervortretenden Keimschläuche der Lebermoose und Farnprothallien sind wohl stets positiv-phototropisch, solange sie noch nicht differenziert sind. Später, wenn sich die Keimschläuche flächenförmig verbreitern, werden die daraus entstehenden Organe bekanntlich plagio-phototropisch (Abb. 30, III, IV). Auf diesen Plagio-phototropismus werden wir S. 421 ff. und S. 437 näher eingehen.

Ausgeprägt positiv-phototropisch sind ferner die Sporangienträger von *Pellia epiphylla*, welche wir aber erst im II. Teil unserer Arbeit genauer behandeln wollen. Die Infloreszenzstiele der Marchantiaceen werden ebenfalls als überwiegend positiv-phototropisch und gleichzeitig etwas negativ-geotropisch geschildert (SACHS 1879).

10. Pilze

(vgl. WIESNER 1878, S. 164, 172; 1880, S. 85 ff.).

Daß die Möglichkeit, phototropische Bewegungen auszuführen, nicht nur auf die verschiedenen Organe der Cormophyten beschränkt ist, ergibt sich aus dem Verhalten vieler Pilze und Algen. Betrachten wir zunächst den Phototropismus der Pilze. Durchwegs ist das Mycelium derselben wohl phototropisch indifferent, wogegen die Sporangienträger vielfach sogar stark phototropisch reagieren. Bekannt ist z. B. der ausgeprägte positive Phototropismus verschiedener einzelliger Mucorineen, so von *Mucor mucedo* (HENCKEL 1927), vor allem aber von *Phycomyces Blakesleeanus* (und *Ph. nitens*), sowie von *Pilobolus crystallinus* (BREFELD 1881, NOLL 1893 usw.). Den Phototropismus dieser Pilze werden wir im II. Teil der Arbeit noch genauer analysieren.

In der Literatur (vgl. WIESNER, l. c.; PFEFFER 1904, S. 576) wird auch noch von vielen anderen Pilzen Phototropismus angegeben, wovon wir einige Beispiele aufzählen wollen. Positiv-phototropisch sind in der Gruppe der Pyrenomyceten z. B. die Stromata von *Xylaria Hypoxylon*, die Peritheciën von *Sordaria decipiens* und *S. fimiseda*, und die Peritheciënträger von *Claviceps purpurea* und *Cl. microcephala* (KRAUS 1876, S. 505; vgl. zum Phototropismus von *Claviceps* auch die Bemerkung bei

TOBLER 1927, S. 169). Ferner hat man positiven Phototropismus beobachtet bei den Konidienträgern von *Aspergillus maximus* und den Apothecienstielen von *Peziza Fockeliana*.

In neuerer Zeit hat BAYLISS-ELLIOT (1927) den Phototropismus der Apothecienstiele einer anderen Pezizacee, *Aleuria repanda* Pers. genau beschrieben. Die Stiele der Disci sind während der ersten Wachstumsperiode imstande, positiv-phototropische Krümmungen zu machen. Die Asci und Paraphysen stehen anfänglich senkrecht auf der Oberfläche des Discus. Mit zunehmendem Flacherwerden des Apotheciums — dieses hat dann etwa 3 cm Durchmesser — führen die Asci und Paraphysen

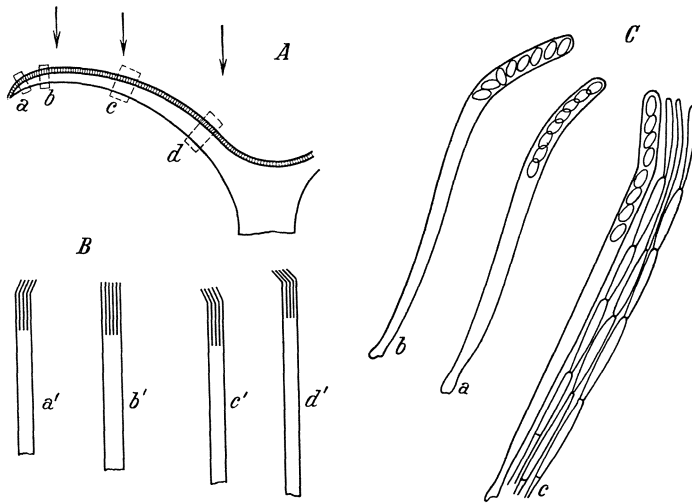


Abb. 9. Positiver Phototropismus der Asci und Paraphysen des Apotheciums von *Aleuria repanda*. A Schematischer Querschnitt durch ein ziemlich junges Apothecium, einseitig in der Richtung der Pfeile beleuchtet. Das Hymenium schraffiert. B Einzelne Abschnitte (a' , b' , c' , d') aus dem Querschnitt A vergrößert wiedergegeben, dort entsprechend den Feldern a , b , c , d . Die parallelen Linien geben schematisch die Asci und Paraphysen wieder. C Die phototropisch gekrümmten Enden der Asci und Paraphysen bei noch stärkerer Vergrößerung. (Nach BAYLISS-ELLIOT, 1927.)

auch phototropische Krümmungen aus (Abb. 9), und zwar so, daß sie stets parallel zur Lichtrichtung gestellt bleiben. Es sind also bei dem Fruchtkörper zwei Phototropismen vorhanden, 1. der positiv-phototropische der Discusstiele, 2. der positiv-phototropische der Asci und Paraphysen des Hymeniums.

Bei den Hymenomyceten sind die Hutstiele auch sehr oft positiv-phototropisch, so bei *Agaricus*, *Coprinus fimetarius*, *C. niveus* (WIESNER, l. c.) und *Coprinus stercorarius* (BREFELD 1877a, 1889).

Den Phototropismus der zuletzt genannten zwei Arten, *Coprinus niveus* und *C. stercorarius* haben WIESNER (1880, S. 84) und BREFELD (1877a, S. 96) besonders hinsichtlich der spektralen Empfindlichkeit näher analysiert. Beide Autoren stellten fest, daß im blau-grünen Licht (Kupfer-

oxydammoniakfilter, siehe S. 393) die Hutstiele relativ stark positiv-phototropisch sind, im Licht von $\lambda = 800-530 \text{ m}\mu$ ($\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ -Filter, aber nur relativ schwach bzw. überhaupt nicht reagieren (Näheres siehe bei WIESNER, l. c.). Hand in Hand damit geht das Wachstum der Stiele: BREFELD fand, daß sie im blauen Licht kurz blieben, im rot-gelben Licht aber ebenso wie im Dunkeln vergeilten.

Diese Tatsache ist ganz interessant, wenn wir sie mit der spektralen Empfindlichkeit der Brutkörperchenrhizoiden von *Marchantia* (S. 393) vergleichen. Haben wir doch in beiden Fällen relativ farblose Organe vor uns, auf deren Wachstum das Licht prinzipiell auch ähnlich einwirkt.

Der große Unterschied besteht jedoch in dem Effekt, den die Dunkelheit ausübt. Die Rhizoiden wachsen im Dunkeln nicht oder nur wenig. Die *Coprinus*-Hutstiele dagegen werden dann eher noch etwas länger als im rot-gelben Spektralbezirk. So erklärt es sich, daß gemäß den zwei, auf S. 393 aufgestellten Grundsätzen *Coprinus* nur positiv-phototropisch, die Rhizoiden aber nur negativ-phototropisch reagieren. Gleichzeitig ist damit auch die Notwendigkeit dafür erwiesen, daß in diesen Grundsätzen der Faktor „jeweiliges Wachstum“ stets auf den Bezugspunkt „Wachstum im Dunkeln“ bezogen wird.

Wir schließen diesen Abschnitt mit einem kurzen Hinweis auf den Phototropismus von *Thelephora terrestre*. Nach NĚMEC (1925) ist die Richtung des Hutes dieses Hymenomyceten abhängig von der Einfallrichtung des Lichtes, und zwar haben wir es mit einem regelrechten Transversalphototropismus zu tun, entsprechend der dorsiventralen Gestalt der Fruchtkörper¹.

II. Lichenes

(vgl. WIESNER 1880, S. 84).

Über den Phototropismus der Flechten liegen nicht viele Beobachtungen vor. Z. B. beschreibt STAHL (1877, S. 18) den Plagiophototropismus des Thallus von *Endocarpon pusillum* und den positiven Phototropismus der Hyphen dieser Flechtenart. Bei einseitiger Beleuchtung wächst der Thallus fast nur auf der lichtabgewandten Seite und erhebt sich dabei plagio-phototropisch vom Substrat². Bei sehr feuchtem Substrat entwickelt sich aber der Thallus anormal. Die später die Rindenschicht bildenden Hyphenfäden wachsen dann an den Thallusrändern

¹ Über die Möglichkeit, daß vielleicht bei einigen *Polyporus*-Arten, die auf Holz wachsen, z. B. *P. squamosus*, der stielartige Ansatz des Fruchtkörpers transversalphototropisch vom Substrat abwächst siehe GOEBEL 1928, S. 583.

² GOEBEL (1928, S. 587) vermutet, daß das bessere Wachstum der sich erhebenden Thallusseite auf deren stärkeren Beleuchtung beruht. Dieses mag wohl zutreffen, ist aber nur eine sekundäre Folge des Phototropismus, der die Erhebung bewirkt.

übermäßig aus und strahlen bei diffusem Licht als lange quergegliederte Fäden nach allen Richtungen auseinander. Ist aber das Licht einseitig, so krümmen sich diese Hyphenfäden wie die Sporangioophoren von *Murcorineen* positiv-phototropisch nach dem Licht hin.

Weitere Beobachtungen hat SACHS (1879, S. 255) über den Plagiotropismus (ob allein Plagiophototropismus?) von *Sticta pulmonaria* und *Peltigera canina* gemacht. Er untersuchte ferner die Podetien (Apothecienträger) von *Cladonia pyxidata* (l. c., S. 248) und fand ebenso wie später GOEBEL (1927, S. 183) diese mehr geotropisch als phototropisch reagierend, da sie auch bei einseitigem Lichteinfall beinahe vertikal wuchsen.

NĚMEC (1906a) bestätigte experimentell die SACHSSchen Befunde über den Phototropismus von *Peltigera canina* und sah diese schwach phototropisch reagieren. Bei *Peltigera aphotosa* beobachtete er ähnlich wie wir das noch bei *Fegatella* (S. 434) sehen werden, geringe phototropische Orientierung, wenn die Dorsalseite dem Licht zugekehrt war, stärkeren Phototropismus dagegen, wenn umgekehrt die Ventralseite (Rhizinen-seite) Lichtseite war. Der Thallus krümmte sich dann so lange, bis die Dorsalseite wieder auf die Lichtseite kam, d. h. die Dorsiventralität blieb inhärent.

TOBLERS (1925, S. 120) Versuche hatten ein etwas anderes Ergebnis, denn bei Beleuchtung der Ventralseite erfolgte nach und nach eine Umkehr der Dorsiventralität (siehe später den Phototropismus von *Fissidens*, S. 444). Der neue Zuwachs der Thalluslappen bekam nämlich auf der bisherigen Dorsalseite Haarwurzeln oder Rhizinen, während die bisherige Ventralseite sich als neue Dorsalseite mit Gonidien ausbildete.

GOEBEL (1927) endlich konnte bei den die Apothecien tragenden Thalluslappen von *Peltigera aphotosa* (und auch *P. canina*) sogar eine gewisse Bilateralität beobachten, die auf die beiderseitige Beleuchtung zurückgeführt werden muß. Er stellte andererseits bei den einseitig beleuchteten, ursprünglich radiären Podetien von *Cladonia gracilis* das Umgekehrte fest: diese wurden nämlich unter dem einseitigen Lichteinfluß wieder etwas dorsiventral. Aus allen diesen Beispielen ersieht man deutlich, daß die Dorsiventralität der Flechten wenigstens bei gewissen Arten durchaus labil ist (siehe weiter unten).

NIENBURG (1919) beobachtete Transversalphototropismus bei *Parmelia physodes*, welche an der Nordseite eines Bretterzaunes wuchs. Eine ähnliche Beobachtung liegt noch vor von TOBLER (1925, S. 121) über Transversalphototropismus von *Xanthoria* an senkrechtem feuchtem Standort. Überdies untersuchte TOBLER (1927) auch noch den Phototropismus der *Cladonia* und *Cladina*-Podetien. Er stellte fest, daß bei den von ihm beobachteten Arten (nicht näher spezifiziert) die Träger der Pilzapotheccien positiv-phototropisch sind, solange die becher- oder

köpfchenartigen Apothecien selbst noch nicht ausgebildet sind. Die Algengonidien spielen dabei keine Rolle, denn die Podetien einer anderen Cladoniacee, von *Baeomyces*, sind ebenfalls positiv-phototropisch, und zwar sehr ausgeprägt, obwohl sie keine Gonidien besitzen. Auf eventuell vorhandenen Geotropismus (vgl. SACHS, l. c.) kommt TOBLER nicht zu sprechen.

Wie man nun diesen Phototropismus der Flechtenthalli erklären soll, ist zur Zeit noch eine ziemlich offene Frage. STAHL (l. c.) meint, aus seinem oben mitgeteilten Befund bei *Endocarpon* schließen zu müssen, daß der transversal-phototropische Thallus aus lauter positiv-phototropischen Einzelementen zusammengesetzt ist (vgl. die Theorie von SACHS über den Transversalphototropismus von *Marchantia*, S. 424).

TOBLER (l. c.) folgert aus verschiedenen Beobachtungen, daß die Pilzhypphen der Flechtenthalli im Dunkeln schneller wachsen. Daraus würde sich der von STAHL (l. c.) gefundene positive Phototropismus der Hypphen entsprechend Grundsatz 2 (S. 393) zwanglos erklären lassen. Man dürfte dann weiterhin annehmen, daß die Rhizinenseite der Thalli stärker wächst als die Gonidienseite, zumal die Gonidien durch ihre Absorption hauptsächlich kurzwelligen Lichtes (vgl. S. 430) und ferner durch die vielfach vorhandenen Flechtenfarbstoffe einen erheblichen Lichtabfall im Thallus bedingen (vgl. TOBLER 1925, S. 73).

Immerhin erklären diese Tatsachen wohl einen positiven Phototropismus gut, nicht aber den doch meistens vorhandenen Plagiophototropismus. Es muß also noch ein zweiter Faktor hinzukommen. Dieser ist in dem durch die anatomische Differenzierung gegebenen dorsiventralen Bau des Thallus, ähnlich wie bei *Marchantia* (vgl. S. 426) zu suchen. So läßt sich z. B. vermuten, daß die Gonidien durch ihre CO₂-Assimilation die Dorsalseite des Thallus besser ernähren, wodurch dann das stärkere Wachstum der gonidienfreien Ventralseite (infolge des dort schwächeren Lichtes) wieder kompensiert wird¹. Es dürfte also der Plagiophototropismus genau so wie bei den Marchantiaceen durch die verschiedene Reaktionsweise der einzelnen Thallusschichten zustande kommen.

Handelt es sich aber um Podetien, so bleibt die anatomische Differenzierung zwar noch bestehen, jedoch nunmehr in radiärer Anordnung, etwa so wie bei den Keimlingen der Dikotylen. Dieser Umstand, den schon SACHS (1879, S. 246 ff.) theoretisch genauer erläutert hat, führt dann dazu, daß die Podetien nicht mehr plagio-phototropisch, sondern einfach positiv-phototropisch reagieren.

¹ In ähnlicher Weise dürfte übrigens nach GOEBEL (1928, S. 587) die auf S. 399 beschriebene Umkehr der Dorsiventralität dadurch zustande kommen, daß die beleuchtete Unterseite Algen erhält, unter deren Einfluß sich der Thallusbau so entwickelt, wie er im Normalfall an der Oberseite vorhanden ist.

12. Algen

(vgl. WIESNER 1878, S. 163, 170).

Unter den Algen finden wir zahlreiche Arten, die ausgeprägte phototropische Bewegungen ausführen. Von Süßwasserformen sind da z. B. zu erwähnen: die Cladophoracee *Pithophora* (MOTHES 1930, S. 115), *Spirogyra* (OLTMANN 1892, S. 197; WINKLER 1902, S. 20), *Vaucheria* (STAHL 1880, S. 412; 1882, S. 142; OLTMANN 1892, S. 214), sowie die Internodien von *Chara* und *Nitella* (WIESNER, l. c.; RICHTER 1894, S. 400). Diese Algen sind bei gewöhnlicher Beleuchtung positiv-phototropisch. Bei Meeresformen, so z. B. *Derbesia marina*, *Ectocarpus humilis*, *Antithamnion cruciatum* (vgl. S. 469) und anderen hat BERTHOLD (1882, S. 574 ff.) gleichfalls Phototropismus beobachtet. Schließlich ist noch auf die einzelligen Schläuche von *Caulerpa* und *Bryopsis* (KLEMM 1893, S. 472; NOLL 1888, S. 467) zu verweisen, welche sich ebenso wie *Vaucheria* verhalten. Übrigens sind die Rhizoiden von *Bryopsis* negativ-phototropisch (vgl. S. 392).

Bemerkenswert ist, daß wir gerade bei den Algen sehr oft die vorhin schon erwähnte Reaktionsumkehr (S. 390, 393, siehe auch weiter unten) antreffen. Je nach der Lichtstärke sind sie nämlich bald positiv-, bald negativ-phototropisch (vgl. BERTHOLD, l. c.). Das hängt damit zusammen, daß die Algen in der Regel bei Lichtintensitäten wachsen, welche geringer sind als diejenigen, bei denen die meisten Landpflanzen vegetieren. Nun schlägt aber gerade bei an niedrige Lichtintensitäten angepaßten Pflanzen der positive Phototropismus leicht in negativen um, sobald die Lichtstärke etwas erhöht wird, da die photochemischen Prozesse bei ihnen auf einem relativ niedrigen Energieniveau verlaufen. Es ist daher erklärlich, daß die Algen vielfach bereits dann negativ reagieren, wo Landpflanzen noch positive Krümmungen ausführen.

b) Wechselphototropismen, welche durch Änderung oder Erzeugung einer physiologischen Dorsiventralität entstehen.

Wie wir im vorhergehenden schon angedeutet haben, findet man bei radiär gebauten Organen oft den Fall, daß diese bei niedrigen Lichtintensitäten positiv-phototropische Krümmungen ausführen, bei hohen Lichtintensitäten aber negativ-phototropische Bewegungen machen. Wir nennen diese Erscheinung „Reaktionsumkehr“ (vgl. S. 527), um damit anzudeuten, daß dabei eigentlich nichts Außergewöhnliches geschieht, jedenfalls das physiologische Verhalten der Pflanzen nicht grundlegend geändert wird. Das äußert sich darin, daß viele Pflanzenteile, welche bei starkem Licht negativ-phototropische Bewegungen machen, jederzeit sofort zu positiven Krümmungen veranlaßt werden können, sofern man die Lichtintensität nur genügend herabsetzt. Dabei bildet sich durchaus vorübergehend ein anderes photochemisches und physiologisches Gleichgewicht in der Pflanze aus, dessen Wirkung etwa mit der Reaktions-

umkehr bei der Phototaxis oder den Blendeerscheinungen unseres Auges in starkem Licht verglichen werden kann. Der allgemeine Sprachgebrauch spricht hier sicherlich nicht davon, daß in solchen Fällen eine andere physiologische Dorsiventralität in dem Organ erzeugt worden ist. Die primäre Ursache der Reaktionsumkehr besteht doch lediglich in einem quantitativ anderen Ablauf der photochemischen Primärprozesse worauf wir später noch genauer eingehen wollen.

Im Gegensatz dazu gibt es nun aber auch viele Fälle, wo ein Wechsel des Phototropismus (vgl. S. 528) unter grundlegender Änderung des gesamten physiologischen Verhaltens des Organs stattfindet, welche zum Teil wohl, vielfach aber überhaupt nicht mehr, rückgängig gemacht werden kann. Bleiben die Organe dabei äußerlich radiär, so ist innerlich doch eine physiko-chemisch bedingte Dorsiventralität¹ neu erzeugt oder eine bereits vorhandene verändert worden. Oftmals folgt dann sekundär auf die innere physiologische Dorsiventralität auch eine äußerlich sichtbare, und die Organe ändern unter dem Einfluß des Lichtes ihre Gestalt (Photomorphosen). Das führt dann schließlich zu dem phototropischen Verhalten von morphologisch dorsiventral gebauten Organen hin, welche wir aber erst auf S. 418 behandeln wollen.

Vom historischen Standpunkt aus betrachtet, ist zu bemerken, daß der eben von uns aufgestellte Unterschied zwischen Reaktionsumkehr und Wechsel des Phototropismus bei WIESNER noch nicht vorkommt. Die Reaktionsumkehr, ursprünglich entdeckt von N. J. C. MÜLLER (1872), wurde bekanntlich erst von OLTMANN'S (1897) an dem Verhalten des einzelligen Sporangienträgers von *Phycomyces* genauer studiert. (Ob sie gerade bei diesem Objekt vorhanden ist, scheint allerdings nach neuen Untersuchungen von CASTLE [1932] sehr zweifelhaft zu sein.)

WIESNER nahm vielmehr an, daß in den Fällen, wo man eine „Reaktionsumkehr“ (im oben definierten Sinn) beobachtete, das verschiedenartige Zusammenwirken des Wachstums von positiv-phototropischen und negativ-phototropischen Zellelementen in einem und demselben Organ vorhanden ist. So stellte sich WIESNER (1880, S. 14ff) vor, daß die parenchymatischen Zellen stets positiv-phototropisch, die Elemente der Gefäßbündel dagegen negativ-phototropisch sind. D.h.: Im Licht einer bestimmten mittleren Intensität erfahren parenchymatische Zellen eine Wachstumshemmung, Gefäßbündelelemente dagegen keine Hemmung oder

¹ Wir verstehen hier unter physiko-chemisch bedingter Dorsiventralität eine Dorsiventralität, welche sich nicht ohne weiteres durch den anatomischen oder histologischen Bau des Organs kund gibt. Daß die physiko-chemisch bedingte Dorsiventralität letzten Endes ihren Ursprung ebenfalls in histologischen Verschiedenheiten hat, z.B. anderer chemischer Zusammensetzung der Zellwände, verschiedener Permeabilität der Protoplasten, anderer Dispersion der Kolloide usw., ist wohl selbstverständlich. Sie läßt sich nur nicht so leicht wie die anatomisch-morphologische Dorsiventralität nachweisen. Prinzipiell gibt es daher keine Unterschiede zwischen den verschiedenen Arten von Dorsiventralität. Die Behauptung, daß es plagiotrope Organe gibt, die nicht dorsiventral (oder wenigstens bilateral) sind, hat dann auch gar keine Berechtigung.

sogar eine gewisse Förderung. In vergleichsweise stärkerem Licht werden beide Arten von Zellen im Wachstum gehemmt, in ganz schwachem Licht dagegen nur noch die parenchymatischen Zellen, während sich die Gefäßbündelzellen passiv verhalten. Im Dunkeln endlich wachsen beide Arten von Zellen ohne jede Hemmung.

Diese Vorstellung bildete sich WIESNER auf Grund der Beobachtung, daß das Wachstum von *Lepidium sativum*-Keimlingen und *Helianthus*-Hypokotylen nicht gleichmäßig mit Abnahme der Lichtintensität zunahm, sondern bei einer gewissen Lichtstärke ein zweites Minimum aufwies, nachdem es vorher bei stärkerer Intensität schon einmal größer gewesen war (vgl. l. c., Fig. 1).

Der weitere Schluß war nun: Je nachdem mehr positive oder mehr negative Zellelemente in einem Organ vorkommen, reagiert dieses bei mittleren Lichtstärken mehr positiv-phototropisch oder negativ-phototropisch. Ebenso ist es aus dem Gegeneinanderwirken dieser beiden Zellarten in Verbindung mit dem Lichtabfall im Organ zu erklären, wenn bei bestimmten Lichtintensitäten unter normalen Umständen positiv-phototropische Organe doch negativ-phototropische Krümmungen machen.

Die WIESNERSche Erklärung des negativen und positiven Phototropismus ist bisher weder bewiesen noch widerlegt worden. Wir hoffen, auf sie näher im zweiten Teil unserer Arbeit eingehen zu können. Es ist aber klar, daß sie in ihrer ursprünglichen Fassung jedenfalls für das phototropische Verhalten der *Phycomyces*-Sporangiophoren und ähnlicher einzelliger Organe nicht zutreffend ist, da wir hier ja nur eine einzige Zelle vor uns haben. Man müßte dann höchstens annehmen, daß eine solche Zelle gleichzeitig positive und negative Teilelemente enthält, was zwar wenig wahrscheinlich, aber prinzipiell nicht ausgeschlossen ist.

Andererseits liegt nichts im Wege, anzunehmen, daß die Wachstumsgeschwindigkeit bei bestimmten Lichtintensitäten infolge photo-chemischer Vorgänge ein Minimum zeigt, um bei größeren Lichtstärken wieder etwas anzusteigen. Eine solche Annahme genügt nun aber hinreichend zur Verdeutlichung der Reaktionsumkehr und des negativen Phototropismus bei hohen Lichtintensitäten.

Es ist indessen zuzugeben, daß wenigstens das Prinzip der WIESNERSchen Theorie in gewisser Annäherung für Organe mit physiko-chemisch bedingter Dorsiventralität und ihren Wechselphototropismus zutreffen dürfte. Jedenfalls haben wir es hier bestimmt mit zweierlei Arten von Zellen zu tun, welche auf gleiche äußere Einflüsse nicht mit genau gleicher Reaktion antworten.

Bei dem gleitenden Übergang von den Phototropismen radiärer Organe zu denen von dorsiventralen Organen wird man verstehen, wenn wir jetzt gleich verschiedene Erscheinungen kennenlernen werden, welche man wohl ebenso gut unter der Rubrik: Phototropismus der dorsiventral gebauten Organe unterbringen könnte. Indessen zeigen typische Organe dieser Art, z. B. Blätter, von Beginn an ein ausgesprochen dorsiventrales phototropisches Verhalten, während dagegen die Sprosse vom Efeu oder Kürbis z. B. im jugendlichen Zustand noch durchaus orthotrope Eigenschaften besitzen.

Kennzeichnend ist für die mit Wechselphototropismus versehenen Pflanzenteile oftmals der große Einfluß, den die Schwerkraft auf sie ausübt; vielfach ist hier der Geotropismus dominierend gegenüber dem Phototropismus.

1. Sprosse kriechender Pflanzen (*Hedera*, *Tropaeolum*,
Cucurbita und andere).

Am bekanntesten ist der Wechsel des Phototropismus bei den vegetativen Efeusprossen (*Hedera Helix*). Da RAWITSCHER (1932, S. 156) deren Verhalten in seiner Geotropismusmonographie eingehend beschreibt, so können wir uns hier kürzer fassen.

Anfänglich sind die Keimpflanzen orthotrop und positiv-phototropisch (SACHS 1879, S. 257, 272). Später werden aber die ursprünglich positiv-phototropischen Hauptsprosse negativ-phototropisch und krümmen sich vom Licht fort (Abb. 10, A). Nur bei schwächerer einseitiger Beleuchtung können die jüngsten Sproßspitzen noch positiv-phototropisch reagieren.

Diese Sprosse legen sich nunmehr nieder, und zugleich wird unter dem Einfluß des Lichtes der Sproß dorsiventral. Diese Dorsiventralität

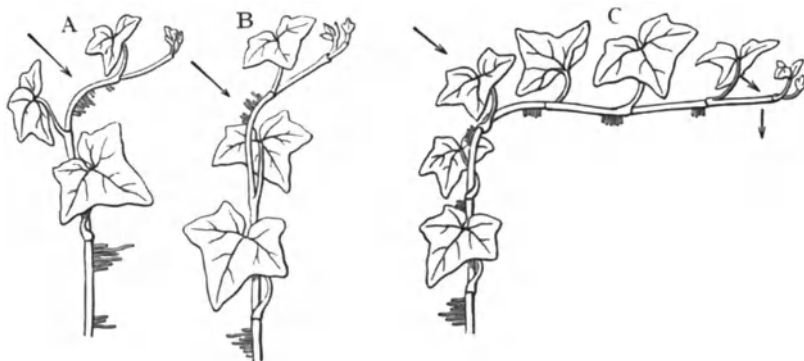


Abb. 10. Negativ-phototropische, plagiotrope Krümmungen von *Hedera Helix*; die Pfeile bezeichnen die Richtung der Lichtstrahlen und der Schwerkraft. Bei A eine junge, aus einem Steckling gezogene Pflanze, welche so an das Zimmerfenster gestellt worden war, daß die Haftwurzeln nach dem Zimmer gerichtet waren. Negativer Phototropismus der Sproßspitze. Bei B eine Pflanze wie bei A, jedoch umgekehrt an das Fenster gestellt, mit den Wurzeln nach dem Lichte zu. Uminduktion der Dorsiventralität und negativer Phototropismus der Sproßspitze. Die Blattstiele fangen an, Torsionen auszuführen, um die Blattlamina in transversale Lichtlage zu bringen. Bei C dieselbe Pflanze wie bei B, einige Zeit später. Vollständige Umkehr der Dorsiventralität, denn die Haftwurzeln entstehen nun alle an der entgegengesetzten Seite wie früher. Alle Blätter in transversalphototropischer Lichtlage, die älteren Blattstiele dabei stark tordiert. (Nach SACHS, 1887.)

äußert sich besonders darin, daß auf der lichtabgewandten Seite — schon vom zweiten Internodium ab (Abb. 10) — die kleinen Haftwürzelchen entstehen, mit denen die Efeutriebe an Mauern und Wänden hochklettern können. Bemerkenswert ist ferner, daß die Dorsiventralität nicht etwa inhärent ist, wie bei den Thalli von *Marchantia polymorpha* (S. 421), sondern jederzeit durch Änderung der Lichtrichtung uminduziert werden kann. Diese Uminduktion erfolgt relativ schnell, z. B. wenn man den Sproß von der anderen Seite (siehe Abb. 10) oder von unten belichtet (SACHS, l. c., S. 267). Die negativ-phototropischen Krümmungen dagegen, welche der Uminduktion nachfolgen, geschehen

relativ langsam, was vielleicht seine Ursache in den Wachstumsverhältnissen (Wachstumsverteilung usw.) haben mag. Bei allseits gleicher Beleuchtung am Klinostaten bleiben die Triebe nach CZAPEK (1895, S. 1236) radiär.

Daß auch die Schwerkraft die Dorsiventralitätsebene bestimmen kann, scheint aus Versuchen von BARGAGLI-PETRUCCI (1906) hervorzugehen. Im übrigen induziert aber die Schwerkraft vor allem einen schwachen negativen Geotropismus. Auf diesen ist wohl zurückzuführen, daß der negativ phototropische Sproß in Abb. 10, C sich nicht genau parallel in die Lichtrichtung einstellt, sondern horizontal vom Fenster weg wächst. Auch ist er vielleicht die Ursache dafür, daß die Sprosse an senkrechten Wänden emporkönnen (vgl. WIESNER 1880, S. 37).

Über die Frage, ob bei *Hedera* normaler negativer Phototropismus oder kompliziertere Möglichkeiten, z. B. Epinastie, vorliegen, sind die Meinungen geteilt (vgl. SACHS 1879, S. 259; CZAPEK 1898a, S. 258; OLTMANN 1897, S. 28). Entsprechend den Vorstellungen, nach denen wir den Begriff „Epinastie“ anwenden, scheint es uns aber angebrachter zu sein, hier nicht von Epinastie zu reden. Wir wollen nämlich das Wort „Epinastie“ nur für solche Wachstumserscheinungen gebrauchen, welche autonom und der Ausdruck einer besonderen Struktureigentümlichkeit des betreffenden Organs sind (vgl. S. 530ff.).

Einen ähnlichen negativen Phototropismus wie *Hedera* haben nach WIESNER (1880, S. 37) die Sprosse von *Ficus stipulata* und nach DARWIN (1881, S. 384) die Triebe von *Tecoma radicans*.

Auch bei *Cucurbita Pepo* (CZAPEK 1898, S. 427; NOLL 1901, S. 425), und *Tropaeolum majus* (SACHS 1879, S. 271) findet man eine durch einseitiges Licht induzierte Dorsiventralität.

Beim Kürbis (*Cucurbita*) liegt die Sache so, daß die Keimpflanze anfänglich ebenso wie ein *Hedera*-Keimling orthotrop und positiv-phototropisch ist. Sobald sie aber eine gewisse Größe erreicht hat, wird sie plötzlich plagio-phototropisch, indem der nunmehr dorsiventral sich ausbildende Sproß hart über den Kotyledonen eine Krümmung macht und horizontal weiterwächst. Er liegt dann freilich immer noch in der Projektion der Lichtrichtung auf dem Boden, d. h. der positive Phototropismus der eigentlichen Sproßspitze bleibt immer erhalten. Äußerlich tritt die Dorsiventralität durch Ausbildung von Wurzeln auf der Sproßunterseite in Erscheinung.

Bei der Kapuzinerkresse (*Tropaeolum*) ist der Keimsproß gleichfalls zunächst positiv-phototropisch, wird aber später negativ-phototropisch, sofern das Licht stark ist. Die Sproßspitze wendet sich dann vom Licht ab und kriecht auf dem Boden weiter. Ist dagegen das Licht schwächer (*Tropaeolum* ist eine Schattenpflanze!), so überwiegt wieder der positive Phototropismus, so daß die Stengelspitze bogenförmig in die Höhe strebt (vgl. DARWIN 1881, S. 366, der auch noch an älteren Internodien in schwachem Licht positiven Phototropismus beobachtete). Ent-

sprechend diesem Verhalten, das man eigentlich — im Einklang mit unserem Wortgebrauch (siehe S. 401) — einfach als phototropische Reaktionsumkehr bezeichnen möchte, tritt die vom Lichte induzierte und jederzeit umkehrbare Dorsiventralität sehr zurück. Man könnte ebenso gut von positivem und negativem Phototropismus (anstatt Plagiophototropismus und Dorsiventralität) sprechen, der in Verbindung mit negativ-geotropischer Gegenwirkung die Orientierung des Sprosses bewirkt. In Ermangelung geeigneter Klinostatenversuche ist diese Ansicht allerdings noch nicht bewiesen, wenn auch ziemlich wahrscheinlich.

Manche andere Ausläufer und kriechende Sprosse verhalten sich ganz ähnlich wie die eben beschriebenen Beispiele von *Tropaeolum* usw., nur ist dort der Geotropismus gegenüber dem Phototropismus etwas stärker ausgeprägt. Wir werden darauf auf S. 473 näher eingehen.

2. Blüten- und Fruchtsstiele, deren Photo- und Geotorsionen.

a) Allgemeines. Zahlreiche Blüten- und Fruchtsengel weisen deutlich einen Wechsel des Phototropismus in einem bestimmten Stadium der Entwicklung auf. Ausnahmslos ist dieser Wechsel zum Unterschied von der Reaktionsumkehr mit der Änderung einer vorher schon vorhandenen (morphologischen) äußerlich aber nicht immer ohne weiteres sichtbaren (physiko-chemisch bedingten) Dorsiventralität verbunden.

Es ist daher nicht verwunderlich, daß derartige Organe auch sehr oft Torsionen ausführen, welche bekanntlich nur bei morphologisch oder physiologisch dorsiventral gebauten Pflanzenteilen vorkommen können. Insbesondere interessieren uns hier natürlich die sogenannten Phototorsionen, welche primär durch einseitiges Licht induziert werden, und bei deren Zustandekommen der Geotropismus nur eine nebensächliche Rolle spielt. Daneben kommen aber bei Blüten- und Fruchtsielen außer reinen Geotorsionen, auf die wir hier nicht weiter eingehen wollen, solche Geotorsionen vor, bei deren Entstehen der Phototropismus indirekt eine Rolle spielt. Wir meinen damit diejenigen Fälle, wo ein phototropischer Stengel durch Krümmung nach dem Lichte zu in eine solche neue Lage gebracht wird, daß nunmehr infolge der geänderten Angriffsrichtung der Schwerkraft durch letztere allein eine Torsion hervorgerufen wird.

Außer diesen Torsionen gibt es bei den Blütenstielen noch eine zweite charakteristische Eigentümlichkeit, welche wir hier nur kurz andeuten wollen, da sie später im analytischen Teil noch gründlicher besprochen werden muß. Es ist das der Umstand, daß das Wachstum der Blütenstengel stark durch das Endorgan, gleichgültig ob Knospe, Blüte oder Frucht, beeinflußt wird. Vielfach bezeichnet man diesen Einfluß mit dem nichtssagenden Wort „tonisch“. Man meinte früher, die Endorgane nähmen allein die phototropischen oder geotropischen „Reize“ auf und

leiteten diese dann zu den auf den Stielen befindlichen Stellen, wo die Reaktion stattfindet. Bei keiner der genauer untersuchten Blütenbewegungen hat sich diese Annahme beweisen lassen. Überall reagieren die Stengel nur dann, wenn sie selbst vom Licht getroffen werden, so daß nur von einer „Reizleitung“ innerhalb der Stengel die Rede sein kann.

Heutzutage nehmen wir an, daß sich die Blütenstiele ähnlich wie die *Avena*-Koleoptilen verhalten (vgl. SÖDING 1926, UYLDERT 1927). Sie haben in den Endorganen ein Bildungszentrum für ein wachstumsförderndes Hormon, das schon auf S. 378ff. erwähnte Auxin. Dieser oder ein ähnlich zusammengesetzter Wuchsstoff strömt etwas basalwärts und ist für das Zustandekommen des Wachstums der Blütenstengel unbedingt erforderlich. Der Unterschied gegenüber den Koleptilen liegt darin, daß nicht im Endorgan, sondern in den Stielen selbst das Wuchshormon (ungleichmäßig) verteilt wird. Es ist daher verständlich, daß die Stengel ihr Wachstum einstellen, sobald die Endorgane abgeschnitten werden. Auch die Orientierungstorsionen (vgl. S. 450, 457) hören dann auf, wie schon SCHWENDENER und KRABBE (1892/1898, S. 307) angeben.

Daneben scheinen aber noch andere Stoffe eine Rolle zu spielen, welche jedoch nicht von den Endorganen, sondern vielmehr von den Internodien, aus denen die Blütenstiele entspringen, herrühren (vgl. OEHLKERS 1922, S. 112ff.). Diese Stoffe sind, wenigstens in verschiedenen Fällen, die eigentliche Ursache dafür, daß in den Blütenstielen ein Wechsel des Phototropismus bzw. Geotropismus stattfindet. Weiteres darüber folgt im analytischen Teil.

Die Orientierungskrümmungen der Blüten- und Fruchstiele sind in den letzten Jahren besonders durch OEHLKERS (1922), ZOLLIKOFER (1928, 1929) und RAWITSCHER und dessen Schüler genau untersucht worden. RAWITSCHER (1932) geht in seiner Monographie des Geotropismus ausführlich auf diesen Gegenstand ein. In der nachfolgenden Beschreibung einiger solcher Blüten- und Fruchstielbewegungen können wir uns unter Hinweis auf das Buch RAWITSCHERS kürzer fassen und besprechen nur die Erscheinungen eingehender, bei denen die „phototropische Komponente“ eine besondere Rolle spielt.

β) ***Linaria cymbalaria***. Ein klassisches Beispiel für den Wechsel des Phototropismus findet man bei den Blütenstielen von *Linaria cymbalaria*, worauf bereits WIESNER (1878, S. 164; 1880, S. 72) hinweist. Neuerdings ist dieses Objekt von SCHMITT (1922) experimentell untersucht worden.

Der Knospen- und Blütenstiel dieses Krautes, welches gerne an Mauern wächst, ist zunächst positiv-phototropisch (Abb. 12, 13). Etwa zur Zeit des Korallenabfalls setzt eine negative Bewegung im Stiel ein, welche im basalen Teil beginnt und akropetal weiterschreitet. So rea-

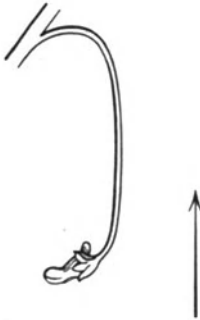


Abb. 11. *Linaria cymbalaria*. Blühreife Knospe wendet sich positiv-phototropisch entgegen der Schwerkraft dem Lichte (= Pfeil) zu. (Nach SCHMITT, 1922.)

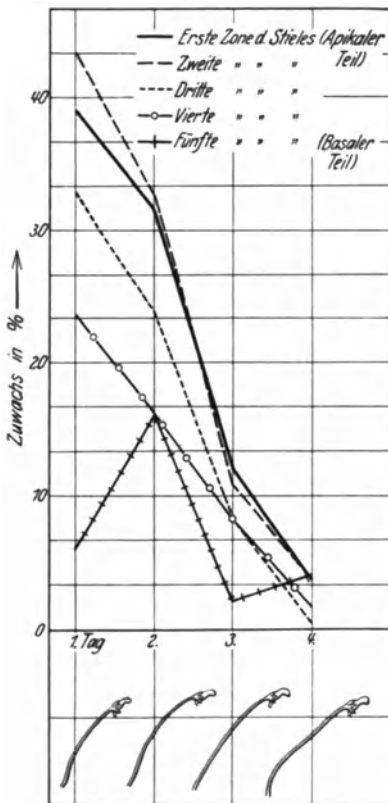


Abb. 12. *Linaria cymbalaria*. Positiver Phototropismus und prozentualer Zuwachs der einzelnen Zonen eines jungen Knospenstiels. Das Licht fällt horizontal von rechts ein. (Nach SCHMITT, 1922.)

giert dann der Fruchtsiel nach 4—5 Tagen negativ-phototropisch (Abb. 13; vgl. dazu eine Bemerkung bei OLTMANN'S 1897, S. 23).

Neben diesem Phototropismus zeigen die Stengel wohl auch negativen Geotropismus und richten sich z. B. im diffusen Licht aufwärts. Doch ist dieser Geotropismus nicht so stark, um etwa bei von unten auffallendem Licht die Stiele am Abwärtskrümmen — solange sie noch positiv-phototropisch sind — zu hindern (Abb. 11). Außerdem kommen zu bestimmten Zeiten noch schwächere autonome Bewegungen vor. Ferner gibt es, wenn sich die Blüten in ihrer normalen dorsiventralen Lage befinden, gewisse dorsal-

konvexe Krümmungen in der postfloralen Periode, welche den dann herrschenden negativen Phototropismus gewissermaßen unterstützen. In erster Linie dominiert aber immer der Phototropismus.

Wie kommt nun dieses merkwürdige Verhalten zustande? Der Blütenstiel hat zwei Wachstumsperioden. Die erste umfaßt den ganzen Stiel und erlischt nahezu mit der eigentlichen floralen Periode (Abb. 12). Die zweite entsteht nach der Befruchtung und erstreckt sich hauptsächlich auf das apikale Stielende (Abb. 13). Eben nach dem Einsetzen der zweiten Periode beginnt von der Basis aus der Wechsel des Phototropismus und setzt sich apikalwärts fort. Nur wenn die Befruchtung eingetreten ist, kann sich dieser Wechsel zu negativem Phototropismus bis obenhin erstrecken. Dies liegt daran, daß ohne Befruchtung das Wachstum in der postfloralen Periode überhaupt nicht mehr wesentlich in Gang kommt und bald völlig erlischt. Ohne Be-

fruchtung erstreckt sich daher die negative Krümmung des Stieles nur auf den basalen Teil. SCHMITT meint übrigens, daß im apikalen Teil der Wechsel des positiven Phototropismus in negativen Phototropismus durch die Befruchtung bewirkt wird, doch gibt sie dafür keinen Beweis. Aus den gleich zu besprechenden Versuchen von OEHLKERS müssen wir vielmehr schließen, daß auch bei *Linaria* der Wechsel des Phototropismus von unten auf apikalwärts erfolgt und nicht unmittelbar mit dem Vorgang der Befruchtung verbunden ist, sondern nur indirekt von ihm abhängt (siehe S. 412).

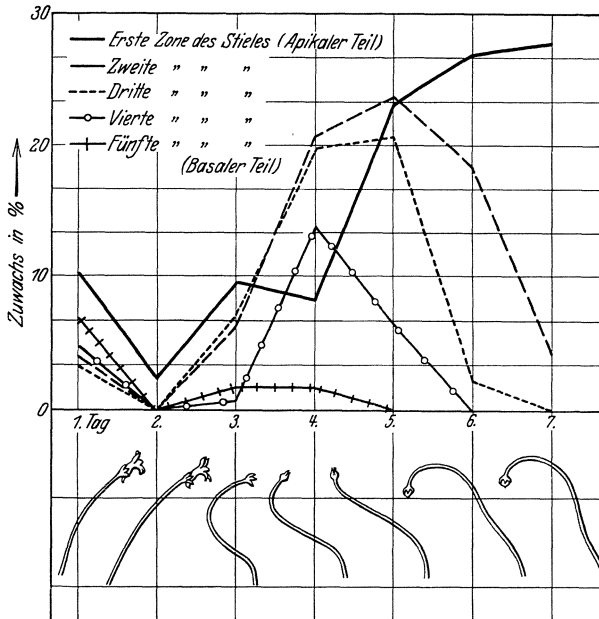


Abb. 13. *Linaria cymbalaria*. Positiver und negativer Phototropismus sowie prozentualer Zuwachs der einzelnen Zonen eines Blütenstiels während der floralen und postfloralen Periode. Lichteinfall horizontal von rechts. (Nach SCHMITT, 1922.)

γ) *Tropaeolum majus* (OEHLKERS 1922). Sehr ähnlich wie *Linaria* verhält sich auch der Blütenstiel von *Tropaeolum majus*. Präfloral sind die Stiele, besonders wenn sie junge Knospen tragen, stark positiv-phototropisch, postfloral aber negativ-phototropisch, gleichgültig ob das Licht stark oder schwach ist. Immer bewirkt eine Lichtintensität, welche präfloral positiven Phototropismus induzierte, postfloral negativen Phototropismus. Auch hier findet man zwei Wachstumsperioden, eine präflorale und eine postflorale, welche durch eine Periode völligen Wachstumsstillstandes während der eigentlichen Blütezeit unterbrochen ist. Genau so wie bei *Linaria* ist ferner der Beginn der zweiten Wachstumsperiode an den Befruchtungsvorgang gebunden; ohne Befruchtung wird das Wachstum nicht wieder aufgenommen. OEHLKERS

konnte weiter nachweisen, daß die Wiederaufnahme des Wachstums nach der Befruchtung im apikalen Teil, der übrigens stets am stärksten wächst, beginnt und dann basalwärts fortschreitet.



Abb. 14. Normale postflorale Krümmung von *Tropaeolum majus* bei diffuser Beleuchtung. (Nach OEHLKERS, 1922.)



Abb. 15. Negativ-phototropische postflorale Krümmung von *Tropaeolum majus* bei längerer einseitiger ventraler Beleuchtung des Stieles mit 10 bis 20000 MK. Der Pfeil bezeichnet die Lichtrichtung. (Nach OEHLKERS, 1922.)

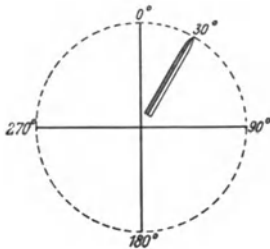


Abb. 16. *Tropaeolum majus*. Schema der normalen präfloralen und floralen Ruhelage des Blütenstiels. Dessen dorsale Seite schraffiert.

Im einzelnen sind nun die Krümmungen bei *Tropaeolum* etwas schwieriger zu überschauen, weil wir es nicht mit einem radiären Organ zu tun haben. Der Blütenstiel ist vielmehr dorsiventral gebaut, was sich jedoch äußerlich kaum kundgibt. Ein sicheres Kriterium dafür bildet jedoch die präflorale und florale Ruhelage des Stieles, welche etwa 30° beträgt (Abb. 16). In dieser Stellung halten sich negativer Geotropismus und Epinastie der Dorsalseite

(= Seite, auf welcher sich der Sporn der Blüte befindet) die Waage, so daß im diffusem Licht keine Krümmung erfolgt. Es ist aber verständlich, daß bei einseitigem Lichteinfall das Licht, welches in Richtung der Ventralseite einfällt, stärker positiv-phototropisch wirkt als solches, welches umgekehrt die Dorsalseite bestrahlt. Die Epinastie wirkt im ersten Falle eben gleichsinnig mit dem Licht, im zweiten aber entgegengesetzt (vgl. S. 387, Anm. über *Tradescantia*). Im zweiten Fall, bei Bestrahlung der Dorsalseite, gibt es dann gewöhnlich gar keine normalen phototropischen Krümmungen, sondern vielmehr eine phototropisch induzierte Geotorsion (S. 406), welche genau nach dem Schema der bei *Papaver* zu beobachtenden photoinduzierten Geotorsionen verläuft (siehe S. 413).

Im postfloralen Zustand ist natürlich die Sache umgekehrt, weil wir jetzt negativen Phototropismus vor uns haben. Infolgedessen wird die negative Krümmung stärker, wenn die Dorsalseite beleuchtet wird. Eine Torsion tritt nun aber nicht mehr auf, auch wenn man ventral beleuchtet (Abb. 15), was wohl daran liegt, daß mit dem Wechsel des Phototropismus auch ein Wechsel des Geotropismus verbunden ist. Die wachstumsfähigen Teile des Stieles reagieren nämlich jetzt nicht mehr negativ, sondern positiv-geotropisch¹.

¹ Mit F. W. WENT (1932) läßt sich ein derartiger Wechsel des Geotropismus vielleicht auf eine Änderung der Zellreaktion zurückführen, indem diese während des Älterwerdens vom alkalischen ins saure Gebiet oder umgekehrt übergeht.

Dadurch erklärt sich auch die starke Krümmung in Abb. 14, die zum Teil geotropisch bedingt ist.

Übrigens scheint dieser positive Geotropismus, teilweise wenigstens, auch durch Verstärkung des epinastischen Wachstums, mit dem er ja gleichsinnig verläuft, zustande zu kommen. Sichere Angaben kann man allerdings darüber nicht machen, weil OEHLKERS keine diesbezüglichen Wachstumsmessungen ausgeführt hat. Es weisen aber verschiedene der von OEHLKERS weiterhin gefundene Tatsachen in jene Richtung.

OEHLKERS stellte nämlich fest, daß sich der postflorale positive Geotropismus je nach der Vorgeschichte der Blütenstiele (ob von Gewächshauspflanzen oder Freilandpflanzen stammend) schwächer oder stärker äußert. Gleiches gilt für die minimale Lichtmenge, welche im postfloralen Zustand eine negativ-phototropische Krümmung von bestimmter Stärke induzieren kann. Dazu kommt noch, daß bei dieser minimalen Lichtmenge die Zeit eine Rolle spielt, in der sie zugeführt wird. Bei längerer Belichtung mit schwächerer Intensität wird eine relativ stärkere Reaktion erzielt als umgekehrt.

Alle diese, reichlich kompliziert erscheinenden Beziehungen dürften unseres Erachtens hauptsächlich auf die jeweils verschiedene Wachstumsgeschwindigkeit der Stiele zurückzuführen sein. Wir werden später, bei Besprechung des Wachstums der *Avena*-Koleoptile und Dikotylenkeimlinge, sehen, daß die Reaktionsänderung oder „Stimmungsänderung“, d. h. die verschieden starke Krümmungsreaktion einer Pflanze auf einen konstant bleibenden Lichtimpuls hin, auf zweierlei Weise zustande kommen kann:

Grundsatz 3. Bei konstant bleibender Wachstumsgeschwindigkeit ändert das Licht das photochemische Gleichgewicht, indem dieses lokal auf ein anderes Energieniveau gebracht wird (z. B. siehe später die erste positiv-phototropische Krümmung der *Avena*-Koleoptile).

Grundsatz 4. Bei konstant bleibendem photochemischen Gleichgewicht ändern andere Faktoren (Alter, Temperatur usw.) die Wachstumsgeschwindigkeit.

Verschiedene der von OEHLKERS beschriebenen Tatsachen, vor allem z. B. der Umstand, daß die Stärke der negativ-phototropischen Reaktion bei konstanter Lichtmenge direkt abhängig ist von der Belichtungszeit, weisen nun mehr nach Grundsatz 4 hin. Wir wollen indessen diesen Erklärungsversuch hier nicht weiter ausspinnen, weil seine Grundlage in diesem Fall erst noch durch exakte Wachstumsmessungen bewiesen werden muß.

Eine andere Merkwürdigkeit, die zur Zeit ebenfalls nicht befriedigend erklärt werden kann, ist der Umstand, daß der Stiel im postfloralen Stadium zwei Wachstumsmaxima aufweist (in Abb. 14 die beiden

Krümmungsstellen). Diese Maxima sind auch die Orte der stärksten Krümmung. Wo der Stiel gerade bleibt, wie zwischen den beiden Krümmungen, ist das postflorale Wachstum sehr gering oder gleich Null (Basis des Stiels bis zur zweiten Krümmung). Präfloral existiert nur ein apikales Maximum.

Schließlich einige Worte über die Ursache des Wechsels des Phototropismus (und Geotropismus). Zufällig beobachtete OEHLKERS, daß schon im jüngeren Knospenstadium vom Internodium abgeschnittene Blütenstiele bereits vor der floralen Periode dem Wechsel des Phototropismus unterliegen. Im allgemeinen erfolgt dieser vorzeitige Wechsel genau so wie der normale postflorale, d. h. er tritt zunächst basal auf und schreitet akropetal fort. Die genauere Untersuchung lehrte, daß der vorzeitige Wechsel des Phototropismus von der Länge des basalen Internodiums abhängt, das man eventuell in der präfloralen Periode am Blütenstiel sitzen läßt. Ist dieses Internodium länger, als seine eigene halbe Länge beträgt, so kann kein vorzeitiger Wechsel stattfinden. Ist es kürzer, so findet dieser statt. Hieraus ergibt sich, daß der Wechsel des Phototropismus nicht unmittelbar von der Befruchtung abhängig ist.

OEHLKERS meint, daß man ihn folgendermaßen erklären könne: Sobald im Blütenstiel gewisse Stoffe (z. B. Reservestoffe), die normalerweise aus dem Internodium herangeführt werden, verbraucht sind, beginnt die Änderung. Schneidet man den Blütenstiel nun im frühen Knospenstadium ab, so ist dieser Zustand bereits vor der eigentlichen Blüteperiode vorhanden, d. h. die postfloralen Bewegungen beginnen floral oder präfloral. Im normalen Zustand tritt der Wechsel des Phototropismus dadurch auf, daß während der floralen Periode kein Wachstum stattfindet. Dadurch wird die Zufuhr der betreffenden Stoffe aus dem Internodium unterbunden. Sichtbar wird aber der Wechsel erst nach erneutem Einsetzen des Wachstums durch die Befruchtung.

δ) **Papaver** (RAWITSCHER 1927). Auf S. 410 erwähnten wir, daß der Blütenstiel von *Tropaeolum* physiko-chemisch-bedingt dorsiventral gebaut ist. Ob diese Dorsiventralität von vornherein festgelegt ist oder erst im Laufe der Entwicklung des Stieles durch Schwerkraft oder Licht induziert wird, ist noch nicht erwiesen. Bei *Papaver* finden wir ebenfalls eine solche Dorsiventralität, die übrigens nach GOEBEL (1924, S. 160) auch morphologisch zum Ausdruck kommt¹. Hier ist sie aber, wie RAWITSCHER feststellen konnte, geoinduziert. Uns interessiert diese Dorsiventralität nur insofern, als sie auch wie bei *Tropaeolum* die Ursache für die Epinastie des Knospenstieles ist. Durch diese Epinastie mit ihrem verstärkten Wachstum auf der dorsalen Oberseite entsteht

¹ Der Knospenstiel von *Papaver* weist keinen kreisförmigen, sondern einen auf zwei Seiten (oder einer) abgeflachten Umriß auf, und zwar liegt eine Abflachung auf der Konvexseite.

aktiv das bekannte Nicken der Mohnknospe (Abb. 17, 18). Die Meinung WIESNERS (1880, S. 62, 63) ist also unrichtig, daß das Nicken der Mohnknospe durch die Weichheit des Stieles bedingt sei. Jedoch hat er darin recht, daß er das passive Herunterhängen der eigentlichen Knospe ihrem Gewicht zuschreibt (vgl. RAWITSCHER 1927, S. 756).

Was uns hier an den *Papaver*-Stielen besonders interessiert, ist das Zustandekommen der durch Phototropismus induzierten Geotorsionen. Die eigentlichen Georeaktionen hat RAWITSCHER in seiner Monographie (1932, S. 256) so genau beschrieben, daß wir hier nicht darauf einzugehen brauchen.

Phototropisch ist der ganze untere Teil des Knospenstieles, wie auch WIESNER (l. c.) angibt. Fällt nun einseitiges Licht seitlich zur Medianebene der Knospe (d. h. zu der durch Knospe und Stiel gelegten Ebene)

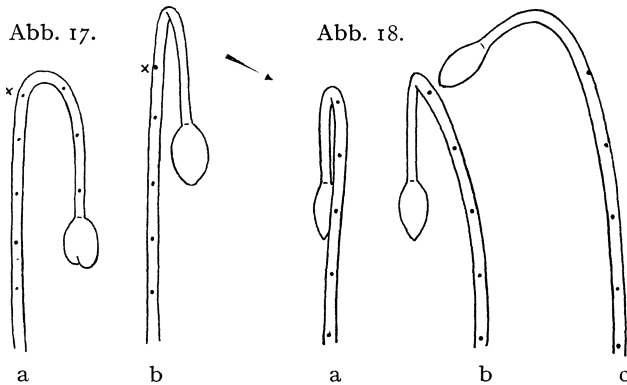


Abb. 17 und 18. Knospenstiele von *Papaver atlantica* bei einseitiger Beleuchtung. Das Licht fällt beide Male senkrecht zum Krümmungsbogen ein. In Abb. 17 ist die Pflanze aus der Lichtrichtung gesehen, in Abb. 18 senkrecht zur Lichtrichtung (= Pfeil) beobachtet. Tuschemarkierung auf dem Stiele. Abb. 17a: Beginn des Versuches. Abb. 17b: 12 Stunden später. Abb. 18a: Beginn des Versuches. Abb. 18b: 8 Stunden später. Abb. 18c: 26 Stunden später als Abb. 18a.

Nach RAWITSCHER, 1927.)

auf den Stiel, also senkrecht zum Krümmungsbogen ein, so macht er in seinem unteren Teil eine positiv-phototropische Bewegung. Dadurch kommt aber die Dorsalseite des Stieles in eine Flankenlage zur Schwerkraft, und diese induziert dann eine Torsion in dem geraden Stielabschnitt unterhalb des Krümmungsbogens. Durch diese Torsion wird bewirkt, daß sich schließlich die Knospe wieder nach dem Licht hin wendet, womit zugleich wieder die geotropische Ruhelage erreicht ist. In Abb. 17 und 18 können wir beide Vorgänge deutlich verfolgen.

Wie man sich im einzelnen das Zustandekommen der Torsionen vom Standpunkt der Wuchsstofftheorie vorzustellen hat, wollen wir erst im zweiten Teil unserer Arbeit besprechen.

ε) **Tussilago Farfara** (ZOLLIKOFER 1928, 1929). Bei den floralen und postfloralen Krümmungen der Blütenstiele von *Tussilago Farfara* finden

wir im großen und ganzen dieselben Verhältnisse wieder wie bei *Papaver* und *Tropaeolum*. Es besteht jedoch der Unterschied, daß die jungen Knospen- und Blütenstiele in physiologischer Hinsicht noch durchaus radiär gebaut sind. Sie sind negativ-geotropisch und positiv-phototropisch. Wenn sie sich daher phototropisch krümmen, so geschieht das ohne Torsion, wie Abb. 19 zeigt.

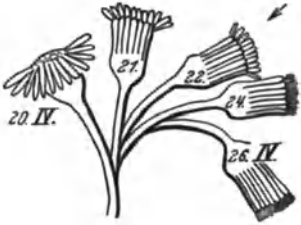


Abb. 19. Junger Stiel von *Tussilago Farfara*, der sich ohne Torsion positiv-phototropisch krümmt. Gleichzeitig Beginn der dorsiventralen Einkrümmung: die Dorsiventralitätsebene wird durch die Lichtrichtung (= Pfeil) festgelegt.
(Nach ZOLLIKOFER, 1929.)

Sind nun die Blüten verblüht, so krümmen sich die oberen Teile der Schäfte positiv-geotropisch abwärts, um sich zur Zeit der Fruchtreife wieder aufzurichten. Wir haben also den Fall vor uns, daß in den Stielen vorübergehend eine physiko-chemisch bedingte Dorsiventralität erzeugt wird. Diese Dorsiventralität kommt nun nach ZOLLIKOFER nicht allein durch die Schwerkraft, sondern stets unter Mithilfe des Lichtes zustande. Die stärker beleuchtete Flanke ergibt die Dorsal-seite, die sich durch verstärktes Wachstum auszeichnet. Dabei erstreckt sich die Wirkung des Lichtes auf die ganze wachstumsfähige Partie des Stieles. Verdunkelt man letzteren partiell, so wird die Einkrümmung nur dort ausgeführt, wo das Licht hingelangen konnte (ZOLLIKOFER 1928, S. 112).

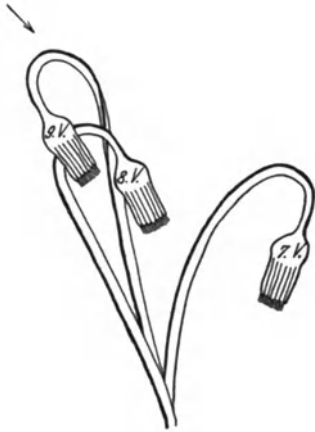


Abb. 20. Nickender Stiel von *Tussilago Farfara*. Phototropische Krümmung mit nachfolgender Geotorsion nach Veränderung der Lichtrichtung (= Pfeil). Die Zahlen geben die Versuchstage an.
(Nach ZOLLIKOFER, 1929.)

Auch tritt wohl schon unter dem Einfluß der Schwerkraft allein eine einseitige Krümmung auf, doch bleibt die Dorsiventralitätsebene dann ohne Lichteinfluß labil und ist nicht eindeutig bestimmt. Man kann also sagen, daß Licht und Schwerkraft in gleicher Weise an der Induktion der Dorsiventralität beteiligt sind, wobei überdies auch die Lastwirkung der Knospe, ähnlich wie bei *Papaver* (S. 413) eine gewisse Rolle spielt.

Im dorsiventralen Stadium sind, analog zu dem Verhalten von *Papaver*, phototropische Krümmungen stets mit Torsionen verbunden. Diese Torsionen sind dann Geotorsionen, welche durch vorangehendes positiv-phototropisches Neigen des Stieles induziert worden sind (Abb. 20).

Es ist nun aber bemerkenswert, daß auch reine Phototorsionen ausgeführt werden können, und zwar geschieht das in dem Abschnitt des postfloralen Stadiums, in welchem sich die Stiele noch in voller Einkrümmung befinden. Äußerlich unterscheiden sich die reinen Phototorsionen von den photoinduzierten Geotorsionen dadurch, daß der Torsion niemals eine phototropische Krümmung des Stieles vorausgeht.

Im letzten Abschnitt des postfloralen Stadiums, wenn der Stiel sich wieder geradzustrecken beginnt, reagiert der Schaft nur sehr wenig phototropisch. Dagegen ist am Ende dieser Periode der positive Phototropismus wieder etwas stärker. Die Dorsiventralität ist dann nahezu völlig aufgehoben und erstreckt sich nur noch auf den äußersten Teil des Stieles, der sich eben unterhalb der Spitze befindet.

ζ) *Oxalis tetraphylla* (STOLLEY 1927). Bei *Oxalis* haben wir zu unterscheiden zwischen den Bewegungen der Infloreszenzstiele und den Krümmungen der eigentlichen Knospen- und Blütenstiele.

Die Infloreszenzstiele interessieren uns hier nicht besonders, weil sie genau das gleiche Verhalten wie die *Papaver*-Schäfte darbieten. Sie sind positiv-phototropisch und außerdem inhärent-dorsiventral gebaut. Infolgedessen finden wir bei den Krümmungen nach dem Licht, wenn sie nicht gerade im Sinne der Dorsiventralitätsebene verlaufen, d. h. von den Stengeln der Pflanze weg, stets wieder die bekannten photoinduzierten Geotorsionen vor (siehe S. 413).

Von Bedeutung ist jedoch das recht verschiedene Verhalten der Knospen- und Blütenstiele. Diese sind an der Infloreszenzachse etwas einseitig angeordnet, und zwar so, daß die dorsale Seite der letzteren frei von Blütenstielen ist. Bei den Krümmungen spielt dieser Umstand eine gewisse, jedoch nicht sehr belangreiche Rolle. Er macht sich nämlich nur dadurch geltend, daß diejenigen tropistischen Krümmungen, welche direkt entgegengesetzt der normalen Anordnung der Blütenstiele verlaufen, erheblich gehemmt werden. Legt man z. B. die Infloreszenzachse, mit der Dorsalseite nach unten, horizontal hin, so krümmen sich die jungen Knospenstiele, die anfangs in dieser Lage aufwärts schauen, trotz ihres positiven Geotropismus und negativen Phototropismus nur wenig nach unten.

STOLLEY (1927, S. 81) bezeichnet die Blütenstiele als physiologisch radiär. Das kann aber nicht der Fall sein, wenigstens nicht im strengen Sinn des Wortes. Sonst wäre es unmöglich, daß der eben beschriebene Einfluß der Anordnung an der Infloreszenzachse überhaupt eine Rolle spielen könnte. STOLLEY nennt diesen Einfluß „Korrelationsfaktor“, doch dieses Wort erklärt natürlich nichts. Wir wollen daher lieber davon sprechen, daß die Blütenstiele im allgemeinen zwar ziemlich radiär gebaut sind, aber stets noch eine gewisse, nicht sehr ausgeprägte inhärent-dorsiventrale, physiko-chemisch bedingte Komponente aufweisen.

Tragen die Stiele junge Knospen, so sind sie negativ-phototropisch und außerdem positiv-geotropisch (Abb. 21). Die Stiele älterer Knospen sind dagegen positiv-phototropisch (Abb. 21), außerdem auch noch positiv-geotropisch, wie schon im jüngeren Stadium. In diesem Zustande überwiegt gewöhnlich der Geotropismus etwas den unter normalen Umständen entgegengesetzt wirkenden Phototropismus. Im floralen Stadium bleibt der positive Phototropismus erhalten, er ist jetzt so wirksam, daß die Blüten tagsüber aufrecht stehen, bei schrägem Lichteinfall dem Licht zugeneigt. Allerdings senken sich die Blütenstiele regelmäßig in den Nachmittagsstunden gegen 16 Uhr, und die Blüten stehen dann senkrecht abwärts. Hier haben wir es aber wohl mehr mit nastischen Bewegungen zu tun, die nicht direkt tropistisch durch das Licht gerichtet sind.

Nun kommt die postflorale Periode. In dieser werden die Stiele zunächst erneut schwach negativ-phototropisch, solange die Korollen noch

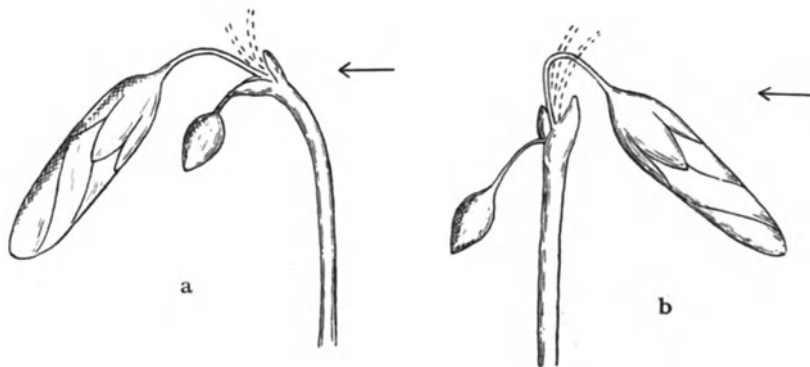


Abb. 21. *Oxalis*-Infloreszenz. *a* lichtabwendig gestellt, *b* die ältere Knospe hat sich nach einem Tage dem Lichte zugekrümmt; die junge Knospe hat ihre Lage nicht verändert, da sie negativ-phototropisch ist. (Nach STOLLEY, 1927.)

am Stiel sitzen. Im daran anschließenden Fruchtstadium endlich ist das Verhalten undeutlich: bald sind die Stiele positiv, bald aber negativ-phototropisch.

Insgesamt haben wir also bei *Oxalis* einen sehr eigenartigen zweimaligen Wechsel des Phototropismus vor uns: 1. junge Knospen = negativ-phototropisch, 2. alte Knospen und Blüten = positiv-phototropisch, 3. verblühte Blumen = schwach negativ-phototropisch¹.

η) **Verschiedene andere Blütenstiele.** Wir besprechen noch kurz einige andere Arten von Blütenstielen, deren Verhalten freilich nichts Neues mehr bringt, nachdem wir jetzt über die Bewegungen von *Linaria*, *Oxalis*, *Papaver* und *Tropaeolum* genauer orientiert sind.

¹ Es wäre interessant, zu untersuchen, inwieweit dieses wechselnde Verhalten des Phototropismus der Blütenstiele eine sekundäre Folge der vielleicht primär jeweils verschiedenen Wachstumsgeschwindigkeit ist.

Cyclamen. Die einzelnen Arten von *Cyclamen* scheinen tropistisch gewisse Unterschiede aufzuweisen. Wie bei *Linaria* und *Tropeaeolum* sind zwei Wachstumsperioden vorhanden, die durch die florale Periode von einander getrennt sind (KOŠANIN 1930). Gemeinsam ist ferner im Knospenstadium eine inhärente physiko-chemisch bedingte Dorsiventralität. Im Blütenstadium findet man jedoch Verschiedenheiten. Bei *Cyclamen Coum* (RAWITSCHER 1932, S. 125) und *Cyclamen europaeum* scheint die inhärent festgelegte Dorsiventralitätsebene bis zum Fruchstadium beibehalten zu werden. Bei den großblütigen Gartenhybriden von *Cyclamen persicum* ist sie aber veränderlich, und zwar wird sie im Blütenstadium hauptsächlich durch die Schwerkraft bestimmt. Jedoch hat nach ZOLLIKOFER (1928, S. 117) auch das Licht einen gewissen Einfluß, denn die Epinastie des apikalen Teiles der Knospenstiele, welche das bekannte Nicken der Cyclamenblüten hervorruft (STOLLEY 1927, S. 58), wird durch starkes Licht etwas verstärkt (vgl. die ähnlichen Verhältnisse bei *Tussilago Farfara*, S. 414).

Die Fruchstiele dieser Hybriden sind schließlich immer negativ-phototropisch (DARWIN 1881, S. 369; RAWITSCHER 1932, S. 125). Die Lichtabsorptionsrichtung ist hier sogar so wirksam, daß sie direkt die Dorsiventralitätsebene bestimmt, in welcher die Einkrümmung der Fruchstiele erfolgt, und zwar unabhängig von der früheren Lage der Dorsiventralitätsebene während der floralen Periode. Stets ist jetzt die stärker beleuchtete Seite die Konkavseite. Geotropismus scheint dagegen beim Abwärtskrümmen der Fruchstiele keine Rolle zu spielen (DARWIN, l. c.).

Digitalis. Nach NOLL (1885) ist die einseitige Häufung der Blüten an den Infloreszenzen von *Digitalis* indirekt durch Phototropismus bedingt, wobei prinzipiell dieselben Erscheinungen vorkommen wie bei den photoinduzierten Geotorsionen von *Papaver* (S. 413). Die Infloreszenzschäfte neigen sich nämlich positiv-phototropisch nach dem Licht über. Alsdann krümmen sich die positiv-geotropischen jungen Knospenstiele unter der veränderten Richtung der Schwerkraftwirkung einseitig abwärts.

Narcissus. Die Blütenschäfte sind positiv-phototropisch und geotropt, physiko-chemisch bedingt dorsiventral. Beim Wenden nach dem Licht hin finden wir daher bei ihnen genau so wie bei *Papaver* photoinduzierte Geotorsionen (STOLLEY 1927, S. 62 ff.).

Viola tricolor, *odorata* usw. Die prinzipiell ähnlich wie *Tropeaeolum majus* gestalteten und physiko-chemisch bedingt dorsiventralen Blütenstiele von *Viola* zeichnen sich hauptsächlich dadurch aus, daß bei ihnen, ebenso wie auch bei *Tussilago Farfara* (S. 415) echte Photo-torsionen vorkommen. Der Beweis dafür wurde durch Klinostatensversuche bei einseitiger Beleuchtung bereits von SCHWENDENER u. KRABBE (1892/1898, S. 331) geliefert. Später hat CORNEHLS (1927, S. 196) diese Torsionen ebenfalls untersucht.

Wie bei *Tussilago Farfara* finden wir aber auch Geotorsionen, besonders dann, wenn der Einfluß des Lichtes geringer ist. Die einwirkende Lichtintensität spielt bei diesem Objekt überhaupt eine große Rolle. In schwachem Licht überwiegt z. B. der negative Geotropismus, was vielleicht auch daran liegt, daß die phototropischen Reaktionen langsamer verlaufen als die geotropischen. Stellt man aber z. B. Pflanzen invers auf und beleuchtet von unten oder seitlich, so krümmen sich die Blütenstiele nicht mehr völlig negativ-geotropisch aufwärts, sondern tordieren oft schon unter dem Lichteinfluß in der Horizontalen so lange, bis die Blüten in Normallage nach dem Licht zu gerichtet sind. Dabei werden auch die Haken oder Krümmungsbögen unterhalb der eigentlichen Blüte mehr oder weniger gerade gestreckt; alles ein Beweis dafür, daß in diesem Falle der Phototropismus gegenüber dem Geotropismus stärker wirksam ist.

Übrigens gehört *Viola tricolor* nach SCHWENDENER u. KRABBE (l. c., S. 329) zu denjenigen Pflanzen, deren Blütenstellung bei sonnigem Standort tagsüber dem jeweiligen Himmelsstand der Sonne entspricht (vgl. S. 388).

II. Phototropismus der deutlich morphologisch dorsiventral gebauten Organe.

Wir verlassen nunmehr die morphologisch radiär gebauten Organe und wenden uns dem Phototropismus der deutlich morphologisch dorsiventral gebauten Pflanzenteile zu. Daß diese Art der Einteilung der Phototropismen etwas willkürlich ist, erfuhren wir schon bei der Besprechung der Wechselphototropismen (S. 401). Letztere sind ja auch an dorsiventrale Organe gebunden, obwohl die Dorsiventralität dann mehr von physiko-chemisch bedingter Natur ist (siehe S. 402). Außerdem wird sie oft erst im Laufe der Entwicklung durch Licht oder Schwerkraft sekundär induziert, während bei den nunmehr zu besprechenden Phototropismen die Organe fast durchwegs eine inhärente und zudem auch morphologisch deutlich ausgeprägte Dorsiventralität besitzen.

Doch sind das alles keine grundlegenden Unterschiede, und qualitativ genommen, ist der Phototropismus eines radiären Organs dasselbe wie derjenige eines dorsiventralen. Früher dachte man hierüber oftmals anders, wie die Geschichte des sogenannten Transversal-phototropismus (S. 370) beweist. Hierauf wollen wir kurz eingehen; für Einzelheiten verweisen wir auf LINSBAUER (1904, S. 35 ff.).

Zu den bekanntesten Vertretern phototropisch reagierender, dorsiventraler Organe gehören die Laubblätter. Der Normaltypus ihres Phototropismus äußert sich so, daß sich das Blatt senkrecht zur Richtung des auffallenden Lichtes einstellt. Auf den ersten Blick nun sticht dieses Verhalten so sehr ab von dem gewöhnlichen Phototropismus der

radiär gebauten Keimlinge usw., welche sich doch alle parallel zur Lichtrichtung einstellen, daß es nicht wundernehmen kann, wenn FRANK (1870) seiner Zeit als Ursache dafür eine besondere Art von Phototropismus angenommen hat. Er bezeichnete den Phototropismus der Blätter als Transversalphototropismus. Er sah ihn als spezifisch verschieden vom normalen Phototropismus an. Bald darauf schon hat DE VRIES (1871) diese Ansicht heftig bestritten, nachdem es ihm gelungen war, die Erscheinungen der Epi- und Hyponastie zu entdecken. DE VRIES meinte, die räumliche Lage der Blätter käme hauptsächlich durch diese beiden Faktoren zustande, während negativer Geotropismus und positiver Phototropismus dabei nur eine recht geringe Rolle spielten. WIESNER (1880, S. 50ff.) sah die Lichtlage der Blätter als das Ergebnis eines verwickelten Bewegungskomplexes an, dessen wichtigste aktive Komponenten positiver und negativer Phototropismus bilden. Spätere Autoren — wir übergehen hier Einzelheiten, fügten zu diesen Faktoren noch die sogenannte Photoepinastie hinzu, d. h. eine Epinastie, welche erst unter dem Einfluß des Lichtes entsteht.

LINSBAUER (l. c.) selbst führt die Lichteinstellung der von ihm untersuchten Monokotylenblätter auf die eben erwähnte Photoepinastie, positiven Phototropismus und negativen Geotropismus zurück. Er hat also die von WIESNER gemachte Annahme, daß Blätter auf der Lichtseite negativ-phototropisch, aber gleichzeitig auf der Schattenseite positiv-phototropisch sind, nicht akzeptiert, nachdem es ihm bei seinen Versuchsobjekten niemals gelungen war, irgendwie negativen Phototropismus sicher nachzuweisen. Allerdings erörtert er eingehend die Frage, ob man nicht vielleicht die Photonastie (Photoepi- bzw. -hyponastie) auch als eine Art Phototropismus, sei es nun positiver oder negativer Phototropismus, auffassen kann (vgl. WIESNER 1880, S. 55). Zu einer ganz eindeutigen Entscheidung kommt er nicht, obwohl er sich zuletzt dahin entschließt, die Photonastie als eine besondere Reaktionsform anzusehen.

Im übrigen entwickelt LINSBAUER über das ganze Problem Gedankengänge, wie wir sie vom heutigen Standpunkt aus im allgemeinen als zutreffend ansehen können. Er geht dabei von der WIESNERSchen Definition des Phototropismus aus, in welcher der Begriff des Endeffektes (z. B. Krümmung nach dem Licht, vom Licht weg usw.) ausgemerzt ist. Für WIESNER (1880, S. 22) ist beim Phototropismus vielmehr charakteristisch: „daß, wie auch immer die Orientierung des Organs zum Licht ausfällt, sie vom Licht vollzogen wird und als eine Erscheinung des Längenwachstums sich manifestiert“. So kommt LINSBAUER (1904, S. 50) hinsichtlich des Phototropismus der Blätter zu folgendem Schluß: „Verhält sich nun ein solches flächenförmiges Gebilde (ein Blatt) physiologisch dorsiventral, d. h. ist eine der beiden Organseiten heliotropisch empfindlicher oder reaktionsfähiger als die Gegenseite, dann wird es sich

niemals, auch nicht in dem Falle, wo die Lichtstrahlen parallel zur Medianebene auf seine Fläche auftreffen, genau in die Richtung derselben einstellen. Denn wengleich in diesem Falle beide Organseiten gleich beleuchtet sind, wird doch die empfindlichere auf den gleichen Reiz stärker als die Gegenseite reagieren . . . Es erhellt daraus, wie ich glaube, aufs deutlichste, daß ein flächenförmiges Organ heliotropisch sein kann, ohne sich in die Richtung einseitig einfallenden Lichtes zu stellen. Daraus ist aber der weitere . . . Schluß zu ziehen, daß wenigstens die Möglichkeit vorhanden ist, daß Blätter ausschließlich mit Hilfe ihres Heliotropismus in günstigere Beleuchtungsverhältnisse gebracht werden können.“

Wir haben die Ausführungen LINSBAUERS hier in extenso gebracht, weil sie sich von den früheren Ansichten am meisten dem modernen Standpunkt nähern. Es würde zu weit führen, diesen hier analytisch zu behandeln, weil das erst im zweiten Teil unserer Arbeit geschehen soll. So viel nur sei gesagt, daß (positiver oder negativer) Phototropismus bzw. Photonastie¹, und Epinastie, eventuell verbunden mit negativen Geotropismus, ausreichend sind, um die Lichtlage der Blätter kausal zu erklären. Vom Standpunkt der Wuchsstofftheorie aus und auch wegen verschiedener anderer Gründe sollte man dabei besser nicht mehr den Begriff der „Photoepinastie“ gebrauchen, denn wir werden sehen, daß sich die Photoepinastie aus inhärenter, jedoch nicht immer zur Wirkung kommender Epinastie ableiten läßt, bzw. ihre Existenz teilweise überhaupt nicht bewiesen ist (vgl. dazu S. 453, und FREYTAG [v. GUTTENBERG] 1930, S. 289).

Wenn wir uns nun im folgenden aus praktischen Gründen öfters doch des Terminus „Transversalphototropismus“ bedienen, so ist hoffentlich klar, daß damit lediglich eine bestimmte äußere Manifestation des normalen Phototropismus bezeichnet werden soll. Die FRANKSche Vorstellung oder ähnliche Annahmen liegen uns dabei völlig ferne (siehe auch S. 424ff.).

Es ist übrigens gut, darauf hinzuweisen, daß man neuerdings bezüglich des sogenannten Dia- oder Transversalgeotropismus, der ja weithin mit dem Transversalphototropismus vergleichbar ist, zu analogen Schlüssen kommt. Liest man in der Geotropismusmonographie von RAWITSCHER (1932) das 6.—12. Kapitel, speziell aber den Absatz 3 über Nebenwurzeln im II. Kapitel, genauer durch, so drängt sich einem die Ansicht auf, daß RAWITSCHER prinzipiell auch dazu neigt, den Plagiogeotropismus als die Komponente eines normalen Geotropismus mit dorsiventralen Wachstumserscheinungen (Epi- und Hyponastie sowie Korrelationen) aufzufassen. Obwohl sich RAWITSCHER sehr vorsichtig

¹ Photonastie kommt dann in Frage, wenn die Krümmungsrichtung eines Blattes nur durch die innere Struktur bestimmt wird (siehe S. 452).

ausdrückt, so weist er doch mehrmals darauf hin, daß das *experimentum crucis* für den Transversalgeotropismus bisher in keinem einzigen Falle gelungen ist. Dieses Experiment besteht darin, daß transversalgeotropische Organe, welche man in schräger Lage an der horizontalen Klinostatennachse rotieren läßt (l. c., S. 99), sich parallel zur Achse einstellen müßten. Das ist aber nicht der Fall, sondern die Organe wachsen schließlich in jeder Richtung gerade weiter (l. c., S. 161, 173). Hieraus ist zu entnehmen, daß es den Transversalgeotropismus, wenigstens im Sinne FRANKS, ebensowenig gibt wie den FRANKSschen Transversalphototropismus.

a) Thalli von Lebermoosen mit stabiler Dorsiventralität.

I. *Marchantia polymorpha* (vgl. WIESNER 1880, S. 56, 84).

Die Nichtexistenz eines echten Transversalgeotropismus im Sinne FRANKS muß man wohl auch für den Thallus der Hepaticae, in Sonderheit der Marchantiaceen annehmen. Diese Thalli sind bekanntlich dorsiventral gebaut. Wir wollen zunächst sehen, wie die Dorsiventralität unter dem Einfluß der Lichtrichtung (siehe MIRBEL 1835; PFEFFER 1871; A. ZIMMERMANN 1882) zur Ausbildung kommt.

Zieht man z. B. *Marchantia*-Thalli aus Sporen heran, so sind die Keimschläuche anfangs positiv-phototropisch (vgl. S. 396). Bereits im Fadenstadium muß aber eine gewisse Dorsiventralität des Keimschlauches eintreten, denn bei MENGE (1930, Taf. III) sieht man, daß die zweite oder dritte Zelle des Keimschlauches auf der lichtabgewandten Seite Rhizoiden entwickelt¹. Die weitere Ausbildung der Keimscheibe und des während langer Zeit nur ein- und zweischichtigen Thallus geschieht dann schon völlig dorsiventral. Es beginnt also bei *Marchantia* die Dorsiventralität eigentlich schon mit der zweiten Zelle.

Nicht so ist es bei einer anderen Marchantiacee, *Plagiochasma rupestre* (MENGE l. c., Taf. VI, VII). Hier findet man, daß die ersten paar Zellen des Keimschlauches noch radiär sind und positiv-phototropisch. Sie tragen noch keine Rhizoiden. Sobald dann aber die Keimscheibe senkrecht zur Lichtrichtung entsteht, und sich von diesem Zeitpunkt ab der Thallus mehrschichtig weiterentwickelt, ist auch hier Dorsiventralität vorhanden. Fast ebenso verhält sich nach GOEBEL (1928, S. 515) *Preissia commutata*, nur bleibt der Thallus noch längere Zeit hindurch einschichtig.

Kultiviert man *Marchantia* aus den bilateralen Brutknospen, so tritt die Dorsiventralität ebenfalls sofort bei den jungen Trieben auf, welche aus den Brutknospen hervorsproßen (vgl. S. 470).

¹ Die Tatsache, daß schon einzelne Zellen plagiotrop reagieren können, fand WIESNER (1880, S. 84) s. Z. sehr befremdend, weil sie nicht gut in das von ihm aufgestellte Schema der allein positiv-phototropischen oder allein negativ-phototropischen Zellen paßte (siehe S. 402). Er drückt sich daher in seiner Monographie etwas reserviert gegenüber den analogen Angaben PRANTLS (1879) über das gleichartige Verhalten der jungen, nur aus einer Zellschicht bestehenden Farnprothallien aus (siehe S. 439).

Die auf diese Weise einmal durch das Licht induzierte Dorsiventralität ist nun wenigstens bei *Marchantia* endgültig und kann nicht so wie bei *Hedera* (S. 404) durch veränderte Lichtrichtung wieder uminduziert werden. Doch scheint das nur für die besonders typisch dorsiventral ausgebildeten Marchantiaceen zu gelten. BUCH (1921, S. 17) beobachtete nämlich bei der zu den Jungermanniales gehörigen *Aneura latifrons*, daß wenigstens die physiko-chemisch bedingte Dorsiventralität geändert wird, wenn man die Thalli umgekehrt in nicht sehr feuchter Luft auf dem Substrat kultiviert. Ähnliches fand dieser Autor ferner bei *Metzgeria* (vgl. GOEBEL 1928, S. 590). Eine vollständige Umkehr, auch in anatomischer Hinsicht konnte BUCH allerdings nicht



Abb. 22. Transversalphototropie von *Fegatella conica* bei einseitigem Lichteinfall (= Pfeil!) in relativ trockener Luft. Die Sproßspitzen etwas „hyponastisch“ dorsalwärts gebogen. Beachte ferner die senkrecht „exotropisch“ abstehenden Rhizoiden (s. S. 394). (Nach F. A. F. C. WENT, 1930.)

feststellen, wobei noch zu bemerken ist, daß die anatomischen Unterschiede zwischen Dorsal- und Ventralseite bei diesen thallösen Jungermanniales sehr gering sind.

Im übrigen verläuft die Uminduktion bei *Aneura* so, daß zuerst das hydrotropische, dann aber auch das phototropische Verhalten geändert wird, so daß die Thalli, welche mit der früheren Ventralseite schräg einfallendem Licht zugekehrt sind, sich schließlich genau so im Winkel von 90° gegen dieses einstellen, wie die mit der Dorsalseite lichtwärts angeordneten.

Wie steht es nun mit dem Phototropismus der *Marchantia*-Thalli? Gewöhnlich meint man entsprechend den Angaben von SACHS (1879, S. 229, 232) und CZAPEK (1895, S. 1238; 1898, S. 260, 262), die Thalli seien ebenso wie das normale Laubblatt transversal-phototropisch und suchten ihre Oberfläche immer in einen rechten Winkel zum Licht zu

bringen. Indessen hatten schon HOFMEISTER (1867) und selbst auch SACHS (l. c., S. 237) darauf hingewiesen, daß man in hoher Luftfeuchtigkeit oder bei schwachem Licht auch Lichtlagen mit kleinerem Lichtwinkel¹ als 90° vorfinden kann. Später haben DACHNOWSKI (1907, S. 270) und vor allem BUCH (1921) genauer präzisiert, daß die transversale Lichtlage überhaupt nur auftritt bei Pflanzen, welche sich in relativ trockener Luft befinden (siehe Abb. 22, 23a). Läßt man die Thalli in völlig wasserdampfgesättigter Atmosphäre wachsen, so stellen sie sich in Lichtwinkeln von etwa 45° (BUCH) bis nahezu 0° (DACHNOWSKI) zum Licht ein (Abb. 23a). Also ein „Transversalphototropismus“ mit 90° -Einstellung ist bei *Marchantia* gar keine Regel.

BUCH wies weiter nach, daß das normale Verhalten der *Marchantia*-Thalli — und überhaupt vieler Lebermoosthalli — zum guten Teil durch

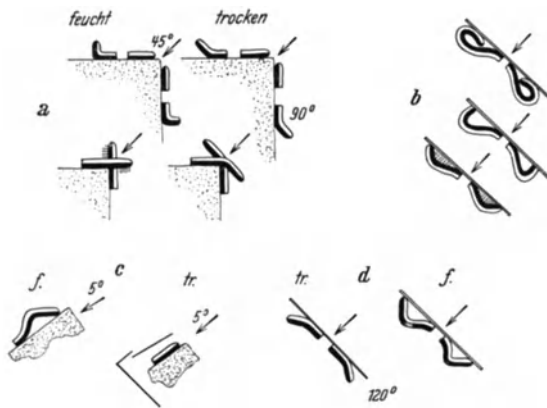


Abb. 23. Krümmungen der Thalli von *Marchantia polymorpha* unter dem Einfluß des Photo- und Hydrotropismus. Trocken = trockene Luft; feucht = feuchte Luft; S = schwarzer Schirm; Pfeile = Lichtrichtung; schwarz = Ventralseite. An der Ventralseite sind teilweise die Rhizoiden angedeutet (vgl. S. 394). Weitere Erklärungen im Text. (Nach BUCH, 1921.)

deren Hydrotropismus und nicht nur durch den Phototropismus allein bedingt wird. Die gewöhnlich beobachtete Stellung zum Licht ist stets mehr oder weniger eine Kombination von hydrotropischen und phototropischen Reaktionen, wobei der Hydrotropismus etwas überwiegt. Beleuchtet man z. B. einen Thallus im Winkel von 5° von vorn in relativ trockener Luft, so krümmt er sich nicht nach dem Licht hin, weil er hydrotropisch dem Substrat anliegt (Abb. 23c). Erst wenn man ihn im gleichen Winkel in ganz feuchter Luft belichtet, macht er eine Krümmung (Abb. 23c), die ihn in eine Lichtstellung von 45° bringt.

¹ Als Lichtwinkel bezeichnen wir den Winkel zwischen Lichtrichtung und Organebene, gemessen in der (geometrischen) Projektionsebene der Lichtrichtung auf die Organebene.

Im übrigen können bei seitlicher Beleuchtung zur Erreichung der Lichtlage auch Torsionen ausgeführt werden, wie schon FRANK (1870, S. 68) gezeigt hat. Indessen sind diese Torsionen ziemlich unbedeutend und kommen auch nur seltener vor.

Der negative Geotropismus der Marchantien-Thalli wird allgemein (SACHS, l. c.; CZAPEK, l. c.; BUCH, l. c.) als schwach geschildert. Es wäre auch sonst nicht möglich, daß in Abb. 23 die am Substrat senkrecht oder waagrecht wachsenden Thalli genau die gleiche Lichtlage einnehmen, wenn sie über den Rand des Substrates hinauswachsen. Gegenüber dem Phototropismus soll daher der Geotropismus nach der üblichen Ansicht nicht zur Geltung kommen. Erst im Dunkeln macht er sich durch mehr oder weniger senkrecht Aufrichten der Thalli bemerkbar.

Andererseits beobachtete nun aber DACHNOWSKI (1907), daß der negative Geotropismus besonders in dampfgesättigter Luft wirksamer ist als der Phototropismus. In schwachem Licht, welches eben noch zur Assimilation ausreichte, fand er übereinstimmend mit SACHS (l. c.) die Thalli schon beinahe senkrecht emporwachsen. Dasselbe trat nun, wie wir schon auf S. 423 kurz erwähnten, aber auch in stärkerem Licht bei völlig dampfgesättigter Luft auf.

Zusammenfassend läßt sich also über den Phototropismus des Thallus der Marchantiaceen sagen, daß man nur dann die (normale) Lichtlage von 90° , d. h. den eigentlichen Transversalphototropismus erhält, wenn man die Thalli in relativ trockener Luft kultiviert. In sehr feuchter Atmosphäre ergeben sich Lichtlagen mit kleinerem Winkel, der besonders um 45° und $< 45^\circ$ herum liegt. Daraus ist aber ohne weiteres zu ersehen, daß der wechselnde Plagiophototropismus der Marchantiaceen-Thalli in keiner Weise mit dem FRANKSchen Transversalphototropismus gleichgesetzt werden darf.

Wie haben wir nun den Plagiophototropismus von *Marchantia* zu deuten?

Da ist zunächst die bekannte Meinung von SACHS (1879; 1887) zu erwähnen, nach welcher der Thallus aus lauter orthotropen positiv-phototropischen Gewebeelementen zusammengesetzt ist. Diese liegen quer nebeneinander und gleichen gewissermaßen kleinen Keimpflänzchen. Man könnte diese bildlich etwa so gewinnen, daß man den Thallus durch Querschnitte und Längsschnitte senkrecht zur Oberfläche in kleine Stücke zerlegt. Jedes dieser Stücke hätte dann an der ventralen Unterseite ein Rhizoid — die Keimwurzel — und an der dorsalen Oberseite eine Luftkammer mit Assimilationszellen — die Plumula der Keimpflanze. „Es ist aber jetzt leicht zu begreifen, daß der ganze flache sproß einer *Marchantia* mit seinen Wurzelschläuchen so gedacht werden kann, als ob er aus vielen Tausenden winzig kleiner Keimpflänzchen, welche seitwärts untereinander verbunden sind, bestände, mit anderen Worten, der ganze plagiotope Flachsproß besteht im Grunde aus

lauter orthotropen Elementen, die aber flächenförmig zusammengeordnet sind“ (SACHS 1887, S. 753).

Diese Ansicht hat sicherlich etwas Bestechendes an sich, zumal ihr anscheinend die Tatsachen eine Stütze verleihen. LIESE (1919, 1923) fand nämlich, daß sich die assimilierenden Zellfäden in den Luftkammern der Marchantiaceen bei schief auf den Thallus fallender

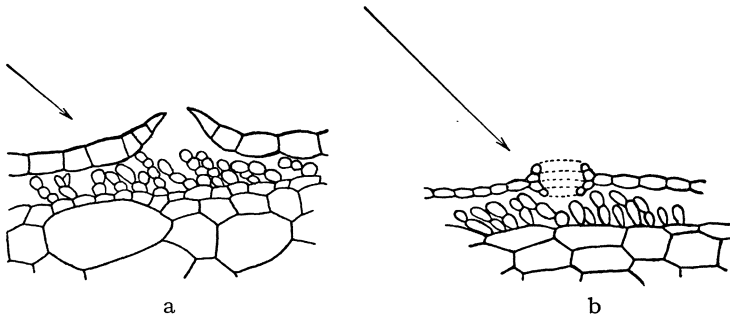


Abb. 24. Positiv-phototropische Einstellung der Assimilationszellen von *Marchantiaceen* bei schrägem Lichteinfall (= Pfeil). a *Lunularia cruciata*, von der Spitze her schräg beleuchtet; b *Marchantia polymorpha*, von der Spitze her schräg beleuchtet. (Nach LIESE, 1923.)

Beleuchtung positiv-phototropisch in die Richtung des Lichtes einstellten (Abb. 24). Diese Krümmungen werden natürlich nur von noch wachsenden Fäden ausgeführt, und dann vor allem bei schwächerem Licht. Ähnliche Erscheinungen zeigten sich bei den Palisadenzellen von Araceen- und Begonienblättern, welche ebenfalls beim Wachsen in schräg auffallendem Licht eine schiefe Struktur bekamen, so daß die Längsachsen der Zellen nach dem Licht hin gerichtet waren (Abb. 25). Es findet dabei wahrscheinlich gleitendes Wachstum statt.

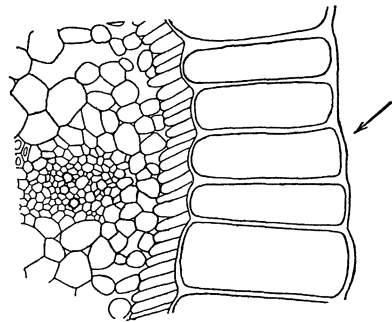


Abb. 25. Positiv-phototropische Einstellung der Palisadenzellen von *Iegonia maculata*, schräg von der Basis der Lamina her beleuchtet. Im Schnitt die Blattrippe getroffen. (Nach LIESE, 1923.)

Trotz ihrer großen Anschaulichkeit ist aber die SACHSSCHE Vorstellung abzulehnen. 1. Ist ihre Grundlage unrichtig, denn die phototropische Ruhelage des Thallus kann in zahlreichen Fällen weniger als 90° betragen und ist von verschiedenen Faktoren, nicht allein dem Lichtfaktor abhängig. 2. Wäre es wahrscheinlich, daß die Thalli dann im Dunkeln nicht einfach negativ-geotropisch seien, sondern nunmehr plagio-geotropisch reagierten. 3. Paßt sie schon rein theoretisch gar nicht für den Krümmungsmechanismus.

Zu 3. Angenommen, der Thallus wäre aus orthotropen Elementen — Keimpflänzchen — zusammengesetzt, welche nebeneinander stehen, so müßte eine Krümmung so stattfinden, daß die „Keimpflänzchen“ an der Basis dicker würden. Würden sie sich einfach durch ungleiches Längenwachstum krümmen, so würde man nur das Bild bekommen, wie es Abb. 25 von dem Palisadenparenchym des Begonienblattes zeigt. Dieses Begonienblatt nun krümmt sich bei schiefem Lichteinfall überhaupt nicht, trotz der verschobenen Palisadenzellen.

Ein Dickerwerden orthotroper Organe bei normalen phototropischen Krümmungen hat man aber bisher auch noch nie wahrgenommen.

Mehr Wahrscheinlichkeit hat eine zweite Ansicht, die auf dem unterschiedlichen anatomischen Bau von Ventral- und Dorsalseite des Thallus beruht. Man kann annehmen, daß das Wachstum des großlumigen aber chlorophyllarmen Speicherparenchyms der Ventralseite infolge seiner anatomischen Eigenschaften mehr durch das Licht gehemmt wird als das des Luftkammernsystems der Dorsalseite mit seinen relativ kleinlumigen aber chlorophyllreichen Wandzellen und Zellfäden. Oder umgekehrt, stärkere Förderung des Wachstums der Dorsalseite durch das Licht, eben wegen der anatomischen Verschiedenheiten und der damit verbundenen besseren Ernährung durch das assimilierende Chlorophyll (vgl. S. 400)!

Indessen, so augenscheinlich es ist, daß de facto unter dem Einfluß des Lichtes Ventral- und Dorsalseite verschieden stark wachsen, so sicher ist es andererseits, daß die äußerlich sichtbaren anatomischen Unterschiede hierbei mehr von sekundärer Bedeutung sind. Darüber hat BUCH (1921, S. 27) Versuche ausgeführt. Es ist bekannt, daß schwaches Licht eine starke Vereinfachung des anatomischen Baues hervorruft. Vor allem ist die Differenzierung der Luftkammern in schwachem Licht sehr viel geringer, ja sie kann zuweilen sogar völlig unterbleiben. BUCH hat nun Schwachlichtkulturen von *Marchantia*, die eine deutliche Vereinfachung des anatomischen Baues aufwiesen, verglichen mit Normalpflanzen und gefunden, daß die Lichteinstellung beider Typen von Pflanzen unter genau gleichen Winkeln erfolgte: 90° in trockener Luft und 45° in dampfgesättigter Atmosphäre.

Man muß hierbei auch daran denken, das selbst die Thalli von *Aneura*, *Metzgeria* und *Pellia* (vgl. HERZOG 1925, 11, 40) trotz ihrer geringen anatomischen Differenzierung eine ausgesprochene Transversallichtlage von 90° aufweisen.

Aus diesen Tatsachen ist daher zu schließen, daß der Plagiophototropismus der Marchantiaceen zwar mit der dorsiventralen Struktur der Thalli zusammenhängt, daß aber nicht die direkt sichtbare anatomische Differenzierung und die eventuell mit ihr verbundene bessere Ernährung der Dorsalseite das Maßgebende sind, sondern vielmehr eine davon relativ unabhängige, histologisch nicht ohne weiteres erkennbare physiko-chemisch bedingte Dorsiventralität.

Um nun in unserer Analyse weiter zu kommen, müssen wir vor allem die allgemeinen Wachstumserscheinungen von *Marchantia* näher kennen lernen. Nach dem auf S. 424 Gesagten sind die beiden wichtigsten äußeren Faktoren, welche auf das Wachstum einwirken, Licht und Feuchtigkeit. Über deren Einfluß hat FÖRSTER (1927) Versuche angestellt, die wir zunächst genauer betrachten wollen. FÖRSTER machte seine Versuche allerdings nur mit sehr jungen Thalli (meist nicht älter als 14 Tage), die aus Brutknospen herangezogen wurden. Er gibt aber ausdrücklich an (l. c., S. 326), daß solche jungen Thalli bereits alle Eigentümlichkeiten der ausgewachsenen Pflanzen zeigen, ausgenommen geschlechtliche Vermehrung.

Über die Beziehungen zwischen Feuchtigkeitsgehalt der Luft und Wachstum unterrichten uns am besten die Kurven der Abb. 26 (FÖRSTER 1927, S. 356/378).

Wir sehen, daß die Thalli auf dem sehr feuchten Substrat (Fließpapier) und dem ziemlich feuchten Substrat (0,3% Agar) mit zunehmender Trockenheit der Luft länger werden. Auf dem relativ trockenen Substrat (0,6% Agar) ist es allerdings umgekehrt, hier werden die Thalli in trockener Luft kürzer, weil dann die allgemeine Wasserversorgung nicht mehr ausreichend ist.

Da nun aber in den meisten Fällen sehr feuchte Luft mit großer Substratfeuchtigkeit zusammengerht, so läßt sich im allgemeinen sagen: Das Wachstum der Thalli ist in sehr feuchter Luft (bei sehr feuchtem Substrat) geringer als in trockenerer Luft.

Nun zum Lichteinfluß. Diesen lernen wir aus Abb. 27 kennen.

Wir sehen, daß mit zunehmender Lichtintensität die Länge auch zunimmt, bis sie bei einem Lichtgenuß von etwa 2000 Lux ihr Maximum erreicht (FÖRSTER, l. c., S. 339). Alsdann nimmt sie wieder ab, aber viel langsamer, als sie zugenommen hat. Auch die Breite des Thallus nimmt anfänglich zu, doch ist dieser Faktor für die Frage, wie der Phototropismus von *Marchantia* zu erklären ist, von geringerer Bedeutung.

FÖRSTER (l. c.) und später auch STEPHAN (1928a, S. 515) kommen also in Übereinstimmung mit den sonstigen Literaturangaben hierüber

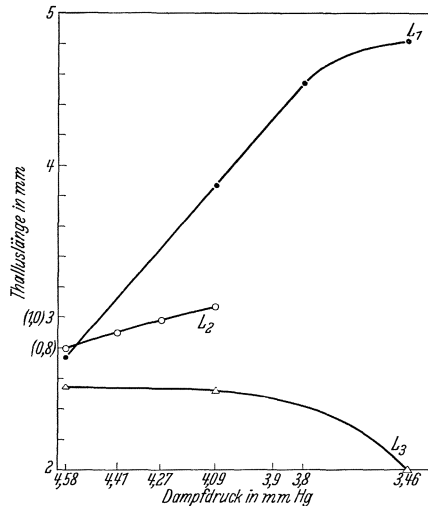


Abb. 26. *Marchantia polymorpha*. Länge junger Thalli in Abhängigkeit von Luft- und Substratfeuchtigkeit. L_1 = gezüchtet auf Fließpapier, welches auf Nährlösung schwimmt; L_2 = gezüchtet auf 0,3% Agar (Ordinate = eingeklammerte Zahlen); L_3 = gezüchtet auf 0,6% Agar. Feuchtigkeit der Luft angegeben in Hg-mm Dampfdruck. (Nach Tabellen von FÖRSTER, 1927.)

(siehe FÖRSTER 1927, S. 341) zu der Entscheidung, daß im allgemeinen¹ das Licht die Längenentwicklung fördert, und daß im Dunkeln kein Wachstum erfolgt (vgl. STEPHAN 1928a, Tabelle I). Letzteres gilt aber nur für die Entwicklung der Brutkörperchen. WEINERT (1909, S. 204) und andere Autoren (vgl. S. 424) beobachteten nämlich auch bei erwachsenen Thalli noch Wachstum im Dunkeln, doch war dieses dann viel geringer als das Lichtwachstum, z. B. nach WEINERT höchstens nur halb so groß. Wir selbst haben dasselbe auch bei *Pellia* feststellen können.

Ferner wird nach STEPHAN (l. c.) die Streckung hauptsächlich durch den roten Spektralbezirk (etwa $\lambda = 600-700 \text{ m}\mu$) bewirkt, was mit den auf S. 393 erwähnten Beobachtungen an Brutkörperchen-Rhizoiden übereinstimmt. Auch grün-gelbes Licht ($\lambda = 500-580 \text{ m}\mu$) fördert noch das

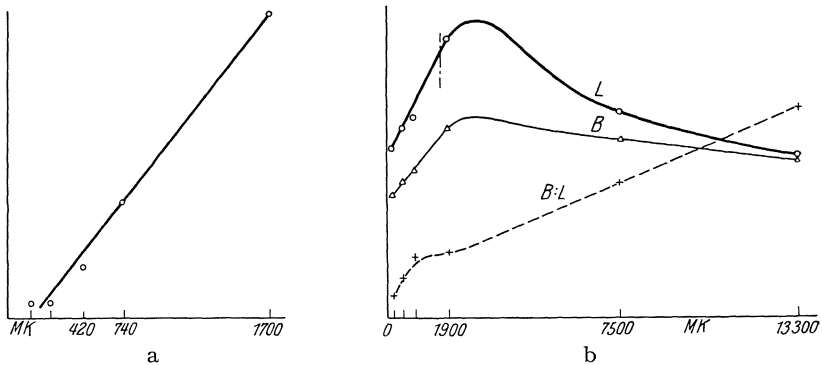


Abb. 27. *Marchantia polymorpha*. Längenwachstum (L) und Breitenentwicklung (B) sowie $B:L$ (Flügelentwicklung) in Abhängigkeit von der Beleuchtungsstärke. Abb. a Geringe Lichtintensitäten (Kurve schließt bei - - - - - an Abb. b an). Abb. b Größere Lichtintensitäten.
(Nach FÖRSTER, 1927.)

Längenwachstum, aber doch nicht so sehr wie rotes Licht. Dagegen ist in blauem Licht ($\lambda = 420$ bis etwa $500 \text{ m}\mu$) keine Beeinflussung der Längenentwicklung zu beobachten. Damit ist aber nicht gesagt, daß Blau nicht vielleicht auf die Gewebedifferenzierung günstig einwirkt, wie das z. B. bei der Entwicklung von Farnprothallien bezüglich der Längs- und Querteilung der Fall ist (KLEBS 1917, II).

Läßt man schließlich gleichzeitig rotes und blaues Licht auf den Thallus fallen, so bildet sich dieser annähernd so wie im weißen Licht aus, d. h. er wird sehr in der Entwicklung gefördert.

Nun noch ein paar Worte über den Hydrotropismus. Dieser Faktor ist natürlich ein Unterteil des Faktors „Luftfeuchtigkeit“ (S. 427), und zwar

¹ In sehr starkem Lichte wird die Längenentwicklung wieder verringert. Hinsichtlich des Phototropismus in sehr starkem Licht ist aber zu beachten, daß dann der Hydrotropismus (s. oben) eine sehr große Rolle spielt, denn an sonnigen Standorten in der Natur ist die Luftfeuchtigkeit nie so groß wie an schattigen.

betrifft er das verschiedene Reaktionsvermögen von Dorsal- und Ventralseite auf die Luftfeuchtigkeit. Entsprechend der Natur des Hydrotropismus darf man behaupten, daß in trockener Luft das ventrale Wachstum relativ zum dorsalen Wachstum mehr gehemmt, in feuchter Luft umgekehrt mehr gefördert wird. Hierfür spricht das ganze phototropische Verhalten der Thalli in trockener und feuchter Luft (s. S. 423 ff.). Im Hinblick auf die hygromorphe Struktur der Thalli (vgl. dazu SEYBOLD 1929, S. 111; 1930, S. 678) und ihre geringe Beständigkeit gegen Austrocknen, speziell infolge von zu trockenem Substrat, ist eine andere Deutung des Zustandekommens von Hydrotropismus kaum möglich. Daß sich im übrigen sein direkter Einfluß auch auf das dorsale Wachstum erstreckt, ist nicht anzunehmen.

In der nachfolgenden Übersicht ist nun der Versuch gemacht, unter Berücksichtigung der eben beschriebenen allgemeinen Wachstumserscheinungen eine Erklärung der verschiedenen Phototropismen der Marchantienthalli zu geben. Dabei sollen auch noch einige spezielle Fälle berücksichtigt werden, die im vorhergehenden nicht weiter erwähnt worden sind.

Es sei aber gleich darauf hingewiesen, daß unsere jetzigen Kenntnisse von der Wachstumsphysiologie von *Marchantia* noch keineswegs ausreichend sind, um für jeden Fall eine befriedigende Deutung zu geben. Die uns unsicher erscheinenden Erklärungen haben wir mit einem Fragezeichen versehen. Es wäre sehr wünschenswert, wenn durch Wachstumsmessungen Sicherheit darüber gewonnen würde, daß in der Tat der jeweilige Phototropismus der Thalli auf die hier nur indirekt erschlossene Art und Weise zustande kommt.

I. Thalluslage im Dunkeln.

Befund: Mehr oder weniger senkrechter Stand, Thallus etioliert, sehr schmal, nur 2—3 mm breit (Breite bei normalen Pflanzen = 10 bis 20 mm nach SACHS 1879), auf der Dorsalseite rinnig eingekrümmt, kaum Differenzierung, fast nur ventrales Gewebe (?). Allgemeinwachstum gering (S. 428).

Erklärung: Lage wird durch negativen Geotropismus hervorgerufen. Thallus verhält sich praktisch wie ein orthotropes Organ, da kaum dorsales Gewebe vorhanden. Im Dunkeln scheint nur ventrales Gewebe zu wachsen.

II. Schwaches weißes Licht, einseitig auf Thallus in Dunkellage auffallend.

Befund: Aussehen des Thallus wie bei I, Thallus krümmt sich bei Ventralbeleuchtung etwas nach dem Licht. Bei Dorsalbeleuchtung bleibt er gerade oder krümmt sich schwach ventralwärts (FRANK 1870; CZAPEK 1898a, S. 262).

Erklärung: Lichtabsorption hauptsächlich nur im Blau, solange Thallus noch etioliert ist¹. Rotes und gelbes Licht beginnen etwas die Streckung, blaues Licht die Differenzierung der Dorsalseite zu fördern (?) (S. 428).

¹ Vgl. über die Absorption des Blaus in pflanzlichen Geweben NUERNBERGK 1927, S. 68 und SEYBOLD 1932, S. 208 ff. („Lichtdurchlässigkeit von panaschierten Blättern“).

Daher bei ventraler Beleuchtung: Geringe Hemmung der Ventralseite durch blaues Licht, geringe Förderung der Dorsalseite durch rot-gelbes Licht (?).

Bei dorsaler Beleuchtung: Geringe oder etwas mehr Förderung der Dorsalseite, Hemmung der Ventralseite unvollständig, da Blau beim Lichtdurchgang durch die dorsale Seite stärker absorbiert wird. Das Wachstum beider Seiten hält sich ungefähr das Gleichgewicht.

III. Schwaches einseitig auffallendes Licht auf Thallus wie bei I, Thallus aber noch nicht etioliert, da er immer in sehr schwachem Lichte gewesen ist.

Befund: Thallus sehr schmal (2—3 mm) aber grün, auf der Dorsalseite rinnig eingekrümmt. Die Chlorophyllkörner befinden sich vorzugsweise auf der Dorsalseite. Thallus krümmt sich immer etwas nach dem Lichte hin (SACHS 1879, S. 236, siehe auch im folgenden S. 432).

Erklärung: Ventrale Beleuchtung: Ähnlich wie bei II. Geringe Hemmung der Ventralseite durch blaues Licht, weil hier wenig rot-gelbes Licht absorbiert wird. Geringe Förderung der Dorsalseite durch rot-gelbes Licht (?), welches stärker durch Chlorophyll absorbiert wird (vgl. WILLSTÄTTER und STOLL 1913, Taf. I; SEYBOLD l. c. „Lichtdurchlässigkeit vor grünen Blättern). Geringe Gegenwirkung des negativen Geotropismus.

Dorsale Beleuchtung: Blau gelangt wegen der stärkeren Absorption im Chlorophyll (s. SEYBOLD, l. c.) nur abgeschwächt nach der Ventralseite, daher kein hemmender Einfluß auf diese. Blau kompensiert nun aber wegen der größeren Absorption auf der Chlorophyll-Dorsalseite dort die fördernde Wirkung des Rot-Gelb (?), zumal die Dorsalseite anatomisch noch ungenügend entwickelt ist. Geringe Gegenwirkung des negativen Geotropismus.

IV. Stärkeres Licht, einseitig auf die Dorsalseite von senkrecht stehenden Thalli fallend.

Befund: Thallus wird breiter durch Ausbildung der Dorsalseite, stärkere Differenzierung, stellt sich nahezu (nicht genau!) senkrecht und damit transversal gegen das Licht ein (Abb. 22).

Erklärung: Das stärkere Licht ruft bedeutende Wachstumssteigerung, besonders auf der Dorsalseite hervor. Diese absorbiert aber wegen des Chlorophyllgehaltes vor allem Blau-Violett (s. SEYBOLD 1932, Tab. 5 ff.), während Rot-Gelb-Grün¹ relativ mehr durchgelassen werden und daher in stärkerem Maße zur Ventralseite gelangen. Dort wird so das Längenwachstum auch gefördert (S. 428). Geringe Gegenwirkung des negativen Geotropismus, welcher das Wachstum der Ventralseite auch etwas fördert, so daß schließlich beide Seiten gleich stark wachsen.

V. Licht fällt im Winkel von 45° und weniger zur Normalen auf die Dorsalseite ein. Trockene Luft.

¹ Nach den Befunden von SEYBOLD (l. c.) werden Grün und Rot in grünen Blättern durchschnittlich nicht sehr verschieden absorbiert, während URSPRUNG (1918) ein Minimum der Absorption bei etwa λ 540 μ fand (Blätter von *Phaseolus vulgaris*). In jedem Fall wird wenigstens das langwellige Rot, besonders von $>$ 675 μ ab, vom Chlorophyll stärker durchgelassen, so daß dieses sicherlich auf das ventrale Wachstum fördernd einwirken kann.

Befund: Ähnlich wie bei IV. Thallus transversalphototropisch eingestellt (S. 423, Abb. 23a).

Erklärung: Ähnlich wie bei IV. Der negative Geotropismus wirkt stärker, da der Ablenkungswinkel von der geotropischen Ruhelage größer ist, wird aber kompensiert durch Hydrotropismus. Siehe ferner auch die Bemerkung über *Fegatella* auf S. 434, den Fall betreffend, wo das Licht schräg von hinten die Thallusspitze trifft.

VI. Licht fällt wie bei V ein. Sehr feuchte Luft.

Befund: Thallus stellt sich so ein, daß er mit der Lichtrichtung einen Winkel von 45° oder weniger bildet (Abb. 23a).

Erklärung: Die Lichtwirkung auf das Wachstum, speziell der Dorsal-seite, wird wahrscheinlich kompensiert durch die Wirkung der Feuchtigkeit (S. 427). Da diese allseitig herrscht, so wird der Hydrotropismus ausgeschaltet (S. 428), der negative Geotropismus kommt daher mehr zur Geltung.

VII. Licht kommt von unten, die nach unten gekehrte Dorsalseite transversal treffend (SACHS 1879, S. 243; DACHNOWSKI 1907).

Befund: Dorsalseite wölbt sich kalottenförmig über das Substrat (SACHS; siehe Abb. 28) oder krümmt sich (bei feuchter Luft [?]) aufwärts (DACHNOWSKI).

Erklärung: Das durch das Licht verstärkte Wachstum der Dorsalseite wird durch negativen Geotropismus noch mehr erhöht. Ist der Thallus kurz, so kommt es aus mechanischen Gründen noch nicht zu einer Aufrichtung der Thallusspitze (SACHS; vgl. Abb. 28), ist er länger, so ist das wohl der Fall (DACHNOWSKI). Vielleicht hat bei dem DACHNOWSKISCHEN Versuch auch die feuchte Luft eine Rolle gespielt und das durch Licht induzierte Wachstum verringert (S. 427), so daß hauptsächlich nur der negative Geotropismus wirksam bleibt.

VIII. Licht kommt im Winkel von 45° zur Normalen von oben, die (an durchsichtigem Substrat haftende) Dorsalseite des Thallus transversal treffend. Trockene Luft.

Befund: Thallus krümmt sich etwas dorsalkonvex, bis die Thallusspitze im Winkel von 120° zur Lichtrichtung steht (BUCH 1921, siehe Abb. 23 d).

Erklärung: Das Licht verstärkt das Wachstum der Dorsalseite (?). Das ventrale Wachstum wird durch Hydrotropismus gehemmt.

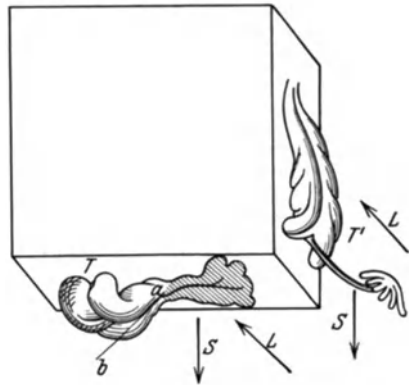


Abb. 28. *Marchantia polymorpha*. Starke konvexe Krümmung der Dorsalseite von umgekehrt befestigten und von unten beleuchteten Thalli. L = Lichtrichtung. S = Richtung der Schwerkraft. (Nach SACHS, 1879.)

IX. Licht fällt wie bei VIII ein. Sehr feuchte Luft,

Befund: Thallus krümmt sich dorsalkonkav, bis die Thallusspitze im Winkel von 45° zur Lichtrichtung steht (BUCH 1921, siehe Abb. 23d).

Erklärung: Die feuchte Luft kompensiert die durch das Licht angestrebte Förderung der Dorsalseite (?). Die Ventralseite wird der allseitigen Feuchtigkeit wegen durch Hydrotropismus nicht gehemmt, durch negativen Geotropismus dagegen gefördert.

X. Licht kommt im Winkel von 45° zur Normalen von oben, die (an durchsichtigem Substrat haftende) Ventralseite des Thallus transversal treffend.

Befund: Thallus krümmt sich dorsalkonvex um mehr als 180° , bis er wieder die Dorsalseite transversal dem Lichte zukehrt (BUCH 1921; siehe Abb. 23b).

Erklärung: Hemmung des Wachstums der Ventralseite durch Hydrotropismus. Förderung des dorsalen Wachstums 1. durch das Licht, 2. durch den negativen Geotropismus.

Wir wollen nun noch die Frage erörtern, ob man das verstärkte Wachstum der Oberseite der Thalli mit SACHS (1879) und CZAPEK (1898a, vgl. auch PFEFFER 1904, S. 680) als Epinastie und das erhöhte Wachstum der Unterseite mit DACHNOWSKI (1907, S. 269) als Hyponastie auffassen darf. Unseres Erachtens ist das nicht zulässig, sofern man beide Begriffe im Sinne der Ausführungen auf S. 530ff. nur auf solche Wachstumserscheinungen beschränkt, welche 1. autonom, 2. die Folge einer weitgehend unveränderlichen¹ Struktureigenschaft sind.

Ferner lohnt es sich noch, unser Augenmerk auf die auffällige Änderung des phototropischen Verhaltens in schwachem Lichte zu werfen (siehe Fall II und III). *Marchantia* steht hierin nicht etwa als Besonderheit da, denn viele dorsiventrale Organe reagieren im etiolierten Zustande mehr oder weniger einfach positiv-phototropisch. Früher schon hatte OLTMANN (1897, S. 25, 26) ähnliche Beobachtungen bei den liegenden Sprossen von *Linaria cymbalaria* und *Lysimachia nummularia* gemacht (siehe S. 473). NĚMEC (1906) beschreibt dasselbe von dem Laubmoos *Fissidens* (S. 444). In allen diesen Fällen werden plagiotrope Organe im Dunkeln normal positiv-phototropisch und negativ-geotropisch, wobei sich ihr Habitus sehr verändert. Bringt man sie wieder in einseitiges Licht, so reagieren sie zunächst positiv-phototropisch, doch bleibt dieser Zustand nur kurze Zeit erhalten. Nach und nach nehmen die Organe wieder die normale „Lichtform“ an und werden damit auch plagio-phototropisch².

Was die Erklärung für diese Erscheinungen betrifft, so muß man, wie wir das auch bei *Marchantia* getan haben, als Hauptursache stets

¹ Z. B. auch bei nicht zu langer Kultur im Dunkeln am Klinostaten.

² Man spricht in solchen Fällen vielfach von phototropischer oder geotropischer „Umstimmung“, doch ist dieser beliebte Ausdruck der Reizphysiologie besser zu vermeiden. 1. erklärt er nichts (obwohl es vielleicht den Anschein haben könnte), 2. ist er etwas anthropomorphistisch und 3. umfaßt er in kausaler Beziehung völlig heterogene Erscheinungskomplexe.

die anatomisch-morphologische Formänderung oder physiko-chemische Strukturänderung ansehen. Dadurch entstehen andere Wachstumsbedingungen, und da das Wachstum stets das Primäre der Tropismen ist, natürlich auch ein anderes tropistisches Verhalten.

Marchantia ist ein so gutes Beispiel für den innigen Zusammenhang zwischen jeweiligem morphologisch-anatomischen Zustand, Wachstum und resultierendem Phototropismus, daß wir es nicht für richtig hielten, bei der Schilderung ihres Verhaltens von z. B. negativem Phototropismus der Dorsalseite und positivem Phototropismus der Ventralseite oder umgekehrt zu sprechen. Das hat hier gar keinen Sinn, da mit jeder Veränderung des Zustandes der Außenbedingungen der ganze körperliche Aufbau unseres Objektes in der verschiedensten Art und Weise wechselt. Bei den meisten phototropischen Reaktionen unterliegen die reagierenden Organe in ihrer Anatomie und Morphologie so geringfügigen Veränderungen, daß man sie mehr oder weniger vernachlässigen darf. Wir haben es nur zu tun mit den kausalen Beziehungen zwischen Licht- und Wachstumsfaktor. Andere Faktoren, z. B. Schwerkraft-Wirkung usw. kann man bei der Analyse praktisch als konstant ansehen. Hier aber kommt noch eine zweite Abhängigkeit hinzu: der Lichtfaktor beeinflusst nicht nur das Wachstum, sondern gleichzeitig auch die Gestalt des Organs und damit sekundär zum zweitenmal das Wachstum. Also gewissermaßen zwei Einwirkungen auf das Wachstum: 1. eine photomorphotische, die sich sicherlich schon auf die Zellteilung erstreckt (vgl. S. 372), 2. der beim „normalen“ Phototropismus die Hauptrolle spielende Einfluß auf die Zellstreckung. Damit nimmt nun *Marchantia* — und natürlich auch andere, aber ähnlich reagierende Organe — eine gewisse Sonderstellung ein, wie es z. B. aus anderen Gründen auch die Gramineenkoleoptilen mit ihrem Auxin-Abgabezentrum tun.

Ordnet man die verschiedenen Phototropismen in eine Reihe, so würde der Phototropismus der *Marchantia* usw. das eine Ende, der Phototropismus der *Avena*-Koleoptile das andere Ende bilden, während in der Mitte die Phototropismen von Dikotylenkeimlingen usw. anzuordnen wären. Hier der Phototropismus eines Organs praktisch ohne jede Zellteilung, dort der Phototropismus eines Organs, der in starkem Maße von dem formativen Lichteinfluß auf die Zellteilung abhängig ist. Auf diesem Umstand beruht unseres Erachtens auch die besondere Bedeutung des Phototropismus von *Marchantia* für die allgemeine Analyse der Phototropismen.

Nachdem wir uns im vorhergehenden so ausführlich mit dem Phototropismus der Marchantienthalli beschäftigt haben, finden wir jetzt bei der Behandlung des Phototropismus der übrigen Lebermoose keine wichtigen Besonderheiten mehr. Allerdings bezieht sich das wohl mehr auf die äußere Erscheinung der Phototropismen. Ob die nachher zu

besprechenden Phototropismen der Jungermanniales wirklich stets nach dem Prinzip von *Marchantia* kausal zu erklären sind, ist wohl oftmals fraglich, solange die Wachstumsphysiologie dieser Gruppe noch nicht näher erforscht worden ist.

Nur ein Beispiel dafür: GARJEANNE (1928, S. 117) erwähnt von den Jungermanniales, daß deren Längenwachstum in sehr feucht gehaltenen Kulturen beschleunigt wird. Doch ist die Feuchtigkeit an sich nicht die Ursache dieser Erscheinung, sondern vielmehr ist nach GARJEANNE der maßgebende Faktor der erhöhte CO₂-Gehalt der Luft. Bezüglich *Marchantia* haben wir keine einzige derartige Angabe in der Literatur finden können.

Im übrigen weisen die größte Ähnlichkeit mit dem Verhalten von *Marchantia* natürlich die Phototropismen der übrigen Marchantiaceen (*Fegatella*, *Lunularia*, *Preissia commutata* usw.) auf. Das betonen alle Autoren, die sich mit diesen Lebermoosen beschäftigt haben, von SACHS (1879, S. 251) angefangen. SACHS (l. c.) stellt übrigens *Riccia* seinem physiologischen Verhalten nach auch zu *Marchantia*.

2. *Fegatella conica*.

Über gewisse Eigentümlichkeiten, die der Phototropismus von *Fegatella conica* aufweist, berichtet NĚMEC (1906, S. 548 ff.) genauer. Er findet, daß *Fegatella* von allen Lebermoosen den ausgeprägtesten Transversalphototropismus aufweist, denn dieser wird am wenigsten durch hohe Luftfeuchtigkeit oder geringe Lichtintensität verändert. Das tut sich bereits dadurch kund, daß der etiolierte, im Dunkeln auch noch kräftig wachsende Thallus bei Lichtabschluß nie die steile negativ-geotropische Lage einnimmt wie der Marchantienthallus. Es gibt dann wohl auch einmal genau senkrecht wachsende Thallussprosse, doch ist die Regel eine etwas mehr geneigte Lage.

Die phototropische Einstellung auf Licht, welches aus verschiedenen Richtungen auf den Thallus fällt, ist prinzipiell genau so wie bei *Marchantia*. Am besten wird das durch Abb. 29 erläutert.

Man sieht, daß in fast allen Lagen die Endstellung durch relativ verstärktes Wachstum der Dorsalseite erreicht wird. Ausnahme ist nur Lage c und c', in welcher der Thallus schräg von hinten beleuchtet wird. Lage c entspricht vollkommen der Lage a in Abb. 23, diejenigen Marchantien betreffend, welche vom Licht wegwachsen. Man hat hier, sowohl bei *Fegatella* als auch *Marchantia* den Eindruck, als ob der Einfluß des Lichtes stets geringer ist, wenn das Licht schräg von hinten die Thallusspitze trifft.

Etwas Ähnliches werden wir später auch bei dem Phototropismus der *Avena*-Koleoptile kennenlernen. Dort sind nämlich nach den Versuchen v. GUTTENBERGS (1922, S. 199 ff.) auch diejenigen Strahlen phototropisch am wirksamsten, welche die Koleoptile im Lichtwinkel von

etwa 80° zur Spitze treffen. Solche Strahlen, welche schräg von unten auf die Koleoptile fallen, haben geringere phototropische Wirkung als diejenigen, welche schief von oben auffallen.

Bei *Avena* kann man dieses Phänomen aus der Gestalt der Koleoptilspitze sehr gut erklären, wie wir noch im zweiten Teil unserer Arbeit sehen werden. Bei den Marchantiaceen können wir uns nur vorstellen, daß der Vegetationspunkt bei Beleuchtung schräg von hinten relativ wenig Licht empfängt. Dadurch wird anscheinend auch der direkte oder indirekte Lichteinfluß auf die Streckung verringert, so daß bei der Ausführung der Krümmung der negative Geotropismus wirksamer wird. Ob diese Erklärung aber völlig zutreffend ist, muß erst durch Versuche erwiesen werden.

Sind Luftfeuchtigkeit oder Temperatur sehr hoch, so erfolgen die Krümmungen von *Fegatella* träger. Es besteht, wie bei *Marchantia*, jedoch schwächer, die Neigung, sich im Sinne der Dunkellage (S. 434)

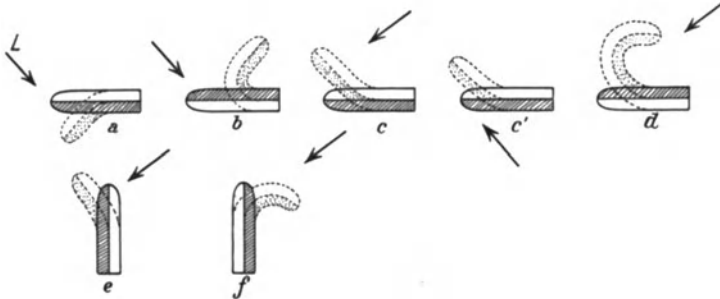


Abb. 29. *Fegatella conica*. Schema der phototropischen Krümmung, wenn der Thallus in verschiedenen Lagen vom Licht getroffen wird. Die Anfangsstellung ausgezogen, die Endstellung gestrichelt. Pfeile = Lichtrichtung, schraffiert = Ventralseite. (Nach Angaben von NĚMEC, 1906.)

zu orientieren. Stets ist dann das Wachstum der Dorsalseite relativ schwächer als in trockener Luft.

Während wir bei *Marchantia* kaum Epinastie antreffen, scheint bei *Fegatella* wohl eine vorhanden zu sein. NĚMEC behauptet zwar das Gegenteil, doch widerspricht er damit dem Ergebnis seiner eigenen Versuche. Denken wir nur an die Dunkellage des Thallus. Sie ist nicht senkrecht, sondern etwas schräg. Das deutet aber auf Zusammenwirken von schwacher Epinastie und negativem Geotropismus.

Zweitens gibt NĚMEC ausdrücklich an, daß sich etiolierte *Fegatella*-Thalli an der horizontalen Klinostatenachse im Dunkeln dauernd „epinastisch“ krümmen. Er meint, das sei einfach eine geotropische Krümmung, aber nach unserer Definition ist ja dieser Versuch gerade das experimentum crucis für den Nachweis der Epinastie¹.

Auch bei dem Zustandekommen der Thalluslichtlagen nach Abb. 29 ist eine gewisse epinastische „Tendenz“ unverkennbar vorhanden.

¹ Man denke dabei an das Zurückschlagen der meisten Blätter auf dem Klinostaten, was seit den Zeiten von DE VRIES (1872) als der beste Beweis für die Existenz von Epinastie gilt.

3. Jungermanniales.

Wir verlassen jetzt die Marchantiaceen und wenden uns dem Phototropismus der Jungermanniales zu. Diese hat hauptsächlich BUCH (1921) genauer untersucht und dabei — wie schon erwähnt (S. 423) — festgestellt, daß bei dem Erreichen der Lichtlage der Einfluß des Hydrotropismus eine große Rolle spielt. Wenn z. B. SACHS (l. c.) bei *Riccia glauca* — die freilich nicht zu den Jungermanniales gehört — fand, „daß die Riccien bei gleicher Beleuchtung sich weniger von dem Substrat abhoben als die Marchantien“, so ist dieser Umstand sicherlich dem stärkeren Hydrotropismus von *Riccia* zuzuschreiben.

Gehen wir nun mit BUCH etwas genauer auf das Verhalten der Jungermanniales ein, so findet man z. B. bei den bilateral beblätterten Acrogynae alle möglichen Reaktionsformen vor, die stets die Resultante von mehr oder weniger Hydrotropismus und Phototropismus sind.

Sehr dominierend ist der Hydrotropismus bei *Calypogeia Neesiana* (Sprosse ohne Brutorgane), den sterilen Sprossen von *Lophocoela heterophylla*, bei *Haplozia lanceolata*¹, *Lejeunia serpyllifolia*, *Lepidozia reptans* und *Radula complanata*.

Bei diesen Arten findet man nur in vollkommen wasserdampfgesättigter Luft reine phototropische Reaktionen, die überdies bei *Lejeunia*, *Radula* und auch *Frullania* (SACHS 1879, S. 255) nur äußerst schwach sind. Ausgeprägter reagieren die übrigen, eben erwähnten Arten, und zwar sind *Haplozia* und *Lophocoela* transversal-phototropisch, während bei *Calypogeia Neesiana*, *C. fissa*, *Lepidozia reptans* und *L. setacea* ein Phototropismus mit kleinerem Lichtwinkel vorkommt, ähnlich wie bei *Marchantia* in feuchter Luft (Lichtwinkel = etwa 10—45°). Nach GARJEANNE (1928) spielt dabei auch die Lichtintensität eine gewisse Rolle: bei schwächerer Beleuchtung (z. B. Zimmerkulturen) fand er den positiven Phototropismus ausgesprochener hervortretend.

Nicht ganz so wirksam ist der Hydrotropismus bei den Anacrogynae, wie *Metzgeria furcata* und *Aneura latifrons*, ferner wohl auch *Pellia epiphylla*. *Aneura multifida* untersuchte schon SACHS (l. c., S. 251) und fand es ähnlich wie *Marchantia* reagierend. Alle diese Anacrogyna sind unter normalen Umständen im Lichtwinkel von 90° eingestellt.

Noch weniger tritt der Hydrotropismus hervor bei den Acrogynae: *Lophozia barbata*, *Pleuroschisma tricrenatum*, *Pl. trilobatum*², *Scapania irrigua*.

¹ Der Kelch, d. h. die Hülle der Geschlechtsorgane, stellt sich im mehr entwickelten Stadium wohl selbst positiv-phototropisch in die Lichtrichtung ein. Dasselbe gilt auch für den Geschlechtssproß von *Lophocoela*.

² Die kleinblättrigen ventralen Triebe von *Pleuroschisma* sind phototropisch indifferent.

Fast rein phototropisch, selbst in trockener Luft, reagieren schließlich Formen wie *Lophozia Bindsteadii*, *L. bicrenata* (GARJEANNE, l. c.), *L. gracilis*, *L. longidens*, *L. ventricosa* und *Ptilidium ciliare*.

Der Phototropismus dieser Arten ähnelt sehr dem der Marchantien, doch ist der Lichtwinkel in feuchter Luft noch kleiner, so daß man dann vielfach, z. B. bei *Ptilidium* und *Scapania* direkt positiven Phototropismus beobachten kann.

Ungenügend bekannt ist der hydrotropische Einfluß auf den Phototropismus von *Anthoceros* (Thallus nach SACHS, l. c., plagiophototropisch) und von *Plagiochila asplenioides* var. *minor*. Nach BUCH beträgt der normale Lichtwinkel bei *Plagiochila* etwa 40°, das Verhalten ähnelt also dem der Sprosse von *Lophozia*, *Scapania* usw. Bei sehr schwacher Beleuchtung fand GOEBEL (1928, S. 595) *Plagiochila asplenioides* und auch *Cephalozia bicuspidata* positiv-phototropisch.

Bemerkenswert ist übrigens, daß bei den Arten, deren Sprosse sich in feuchter Luft fast rein positiv-phototropisch (*Lophozia*) oder nur mit sehr kleinem Lichtwinkel (*Scapania*) einstellen, die Blätter ziemlich transversal-phototropisch angeordnet sind. Öfters dürfte aber diese Erscheinung wohl nur auf inneren Symmetrieverhältnissen begründet sein. Genaueres über eine eventuelle Eigenbeweglichkeit der Blätter ist nicht bekannt, wie überhaupt das ganze phototropische Verhalten aller dieser Lebermoose für zukünftige Untersuchungen noch ein dankbares Objekt abgeben kann.

b) Farnprothallien mit labiler Dorsiventralität.

Sehr ähnlich wie die Thalli der Hepaticae verhalten sich in phototropischer Hinsicht auch die Farnprothallien. Allgemein ist darüber bekannt, daß diese 1. dorsiventral gebaut sind, 2. sich stets transversal-phototropisch zur Lichtrichtung einstellen.

Die Dorsiventralität drückt sich dadurch aus, daß die Archegonien, Rhizoiden und zum Teil auch die Antheridien normalerweise¹ auf der lichtabgewandten Seite erscheinen. Bezüglich der Rhizoiden ist aus dieser Beobachtung die schon erwähnte (S. 395), aber bisher noch nicht bewiesene Annahme gefolgert worden, daß die Rhizoiden negativ-phototropisch sind.

Bekannt ist fernerhin, daß sich die Dorsiventralität der Prothallien umkehren läßt, und zwar wird nach LEITGEB (1879) stets die stärker beleuchtete Seite des jungen Prothalliums Dorsal-, die andere aber Ventralseite. Wir wollen diesen Vorgang etwas genauer betrachten.

² Wie labil indessen die Dorsiventralität sein kann, ergibt sich aus einer Bemerkung von DÖPP (1927, S. 31). Nach diesem Autor lassen sich bei *Onoclea struthopteris*, aber auch anderen Farnen öfters Prothallien vorfinden, welche beiderseits Antheridien, Archegonien und Rhizoiden tragen.

Bei den mit Keimschläuchen versehenen Prothallien sind erstere, sobald sie aus den Sporen hervorkeimen, zunächst immer positiv-phototropisch, wie schon auf S. 396 erwähnt worden ist (Abb. 30, III, IV). Mit Eintreten der Längsteilung im Keimschlauch bei genügender Lichtintensität wird dann die Prothalliumfläche gebildet, welche sich transversal-phototropisch einstellt. GOEBEL (1928a) hat erst vor kurzem diese Verhältnisse für *Adiantum* genauer beschrieben.

Es fragt sich, welche Spektralbezirke dabei wirksam sind. KLEBS (1917, II) beobachtete bei *Pteris longifolia*, daß die Prothalliumfläche vor allem unter dem Einfluß der blau-violetten Strahlen, welche die Längs- und Querteilung befördern, gebildet wird. STEPHAN (1928, S. 408ff.) präzierte die Wirkung der verschiedenen Spektralfarben bei *Balanium antarcticum* und *Pteris longifolia* noch genauer und stellte fest, daß in allen Wellenlängen $> 600 \text{ m}\mu$ überhaupt keine Prothalliumbildung erfolgt, sondern nur in Spektralbezirken $\lambda < 580 \text{ m}\mu$. Dabei ist aber das typische Wachstum mit keilförmiger Scheitelzelle im Vegetationspunkt auf die Dauer stets an das Vorhandensein von Wellenlängen $< 500 \text{ m}\mu$, also an blaues Licht gebunden.

Mit dem eben Gesagten hängt es sicherlich zusammen, daß für die Ausbildung der Dorsiventralität und die phototropische Einstellung Licht mit kürzerer Wellenlänge als etwa $\lambda 550 \text{ m}\mu$ notwendig zu sein scheint. Wir schließen das aus zwei Versuchen von LEITGEB (1879, S. 206) und KLEBS (1917, II, S. 39).

LEITGEB beobachtete bei jugendlichen Prothallien von *Ceratopteris thalictroides* Ausbildung der Dorsiventralität und positiven Phototropismus¹, wenn er die auf Nährlösung befindlichen Sporenkulturen sowohl unter einer mit $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ -Lösung als auch einer mit Kupferoxydammoniak gefüllten doppelwandigen Glasglocke hielt. Nach den Angaben auf S. 393 darf man annehmen, daß das Kaliumbichromatfilter das langwellige Licht bis etwa $\lambda 525\text{--}530 \text{ m}\mu$ passieren ließ, während das Kupferoxydammoniakfilter ebenfalls außer dem Blau-Violett noch Strahlen bis etwa $\lambda 525\text{--}550 \text{ m}\mu$ hindurchließ.

KLEBS züchtete Prothallien von *Pteris longifolia* in einem Glashauss, welches mit Rotglas, sogenanntem Überfangglas, bedeckt war. Dieses Rotglas ließ nach den Angaben von KLEBS (l. c., S. 9) im direkten Sonnenlicht außer Ultrarot bis $\lambda = 610 \text{ m}\mu$ auch noch „schwaches Gelb und ein schwach bemerkbares Grün“ passieren. Die Versuche wurden bei Tageslicht ausgeführt. Es ergab sich, daß die Prothallien mehr oder weniger symmetrisch bilateral ausgebildet wurden. Sie erzeugten auf beiden Seiten Rhizoiden und Antheridien und hatten — sie waren wohl älter als die LEITGEBschen Prothallien — auch keine ausgesprochene

¹ Der positive Phototropismus dieser Prothallien war noch ganz normal, denn es zeigten ihn auch solche Prothallien, welche im weißen Lichte gehalten wurden (s. S. 439).

transversale Lichtlage. Vielmehr erhoben sie sich mehr oder weniger vom Substrat. Nach den STEPHANSCHEN Angaben (S. 438) unterliegt es keinem Zweifel, daß für die Prothalliumbildung als solche das gelbgrüne Licht von $\lambda < 580 \mu$ Wellenlänge, welche das Rotglas noch passieren ließ, verantwortlich zu machen ist. Dagegen enthielt das gefilterte Licht nicht mehr oder schon zu wenig Strahlen von $\lambda = 550 \mu$ und weniger, um die Dorsiventralität und damit die transversal-phototropische Einstellung zur normalen Ausbildung kommen zu lassen.

Es gibt nun auch Prothallien, die sich im Normalfall sofort aus den Sporen flächenförmig entwickeln. Das ist z. B. von LEITGEB (1879) und GOEBEL (1928a) bei *Ceratopteris thalictroides* und *Osmunda regalis* der Fall. Bei diesen Arten fehlt also der Keimschlauch. Bei *Ceratopteris* ist, wie wir eben schon sahen, die aus der Spore entspringende Zellfläche sofort positiv-phototropisch und wird erst später, wenn sie eine gewisse Größe erreicht hat, transversal-phototropisch (LEITGEB, l. c. und GOEBEL, l. c.). LEITGEB meint überdies, daß bei dem Entstehen dieser Zellfläche die Schwerkraft insofern wirksam ist, als die Teilungen der Scheitelzelle stets in vertikaler Richtung vor sich gehen. Unseres Erachtens ist aber sein Beweis hierfür nicht sehr zwingend.

Etwas anders als *Ceratopteris* verhält sich *Osmunda regalis*. Hier wird nämlich nach GOEBEL die aus den Sporen kommende Zellfläche sofort transversal zur Lichtrichtung ausgebildet (Abb. 30, I, II). Die Lichtwirkung muß also bereits bei der ersten Teilung in der Spore die zukünftige Richtung des Prothalliums maßgebend beeinflussen.

Noch ein paar Worte über die Beziehungen zwischen Dorsiventralität und Anatomie des Prothalliums. Man könnte vermuten, daß die Dorsiventralität erst dann eintritt, wenn die Zellfläche beginnt, mehrschichtig zu werden, während der einzelne Zellfaden oder die einschichtige Zellfläche noch radiär bzw. bilateral reagieren. DÖPP (1927, S. 26, 32 und Tafel XIII) hat ja gezeigt, daß speziell bei *Onclea struthopteris* und überhaupt allgemein bei den Polypodiaceen und Osmundaceen die Mehrschichtigkeit der Mittelrippe schon in sehr frühzeitigem Stadium beginnt.

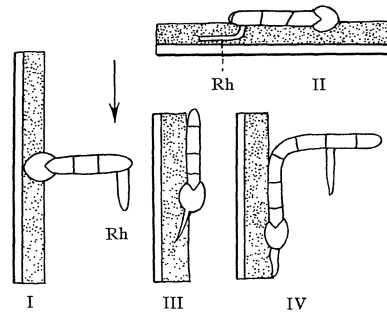


Abb. 30. Schema für die Beziehungen zwischen Licht und Induktion der Dorsiventralität bei Farnprothallien. Alle Figuren im optischen Durchchnitt. Lichtrichtung = Pfeil, O = Objektträger, darauf punktiert eine mit Nährlösung versetzte Agarschicht. (Die Sporen sind übertrieben groß gezeichnet.)

Rh = Rhizoid.

Bei I ein *Osmunda*-Prothallium, am senkrecht stehenden Substrat gekeimt. Bei II ein *Osmunda*-Prothallium, auf horizontalem Objektträger gekeimt. III und IV: Keimung der Prothallien mit Keimschlauchbildung. Diese sind zuerst + ph., dann plagiophototropisch. (Nach GOEBEL, 1928.)

Allerdings erstreckt sich diese Mehrschichtigkeit nie auf die Flügel, denn diese sind ebenso wie bei den Thalli von *Aneura* und *Metzgeria* stets einschichtig.

Indessen, so sehr vielleicht auch die Mehrschichtigkeit die Ausprägung der Dorsiventralität befördert — die Geschlechtsorgane und Rhizoiden entstehen z. B. meistens nur an der mehrschichtigen Mittelrippe — so ist sie dafür durchaus keine Vorbedingung. Bereits PRANTL (1879) beobachtete, wie wir auf S 421 erwähnten, daß schon die ganz jungen, noch einschichtigen Prothallien von *Osmunda regalis*, *Polypodium vulgare*, *Aneimia Phyllitidis*, *Aspidium filix mas* und anderer Arten plagio-phototropisch reagieren. Wir hatten auch schon bei dem Keimschlauch von *Marchantia* (S. 421) eine gewisse Dorsiventralität beobachtet und werden gleich nachher dasselbe bei dem aus aneinandergereihten Zellen bestehenden Protonema von *Funaria* antreffen. Man denke ferner nur an das Verhalten der Kriechtriebe der Siphonee *Caulerpa*, wo die ganze Pflanze nur aus einer einzigen, allerdings vielkernigen Zelle besteht¹. Trotzdem sind diese Kriechtriebe typisch (physiko-chemisch bedingt) dorsiventral, denn sie erzeugen auf der basalen Seite nur Rhizoiden, auf der entgegengesetzten Seite aber nur Assimilationssprosse.

In allen diesen Fällen zeigt sich, daß die Dorsiventralität eines Organs nicht an das Vorhandensein mehrerer Zellschichten gebunden ist, sondern sehr wohl schon in der einzelnen Zelleinheit zutage treten kann.

Über die Frage, wie nun eigentlich der Wachstumsmechanismus bei dem Zustandekommen der transversal-phototropischen Krümmung ist, läßt sich aus den vorhandenen Literaturangaben keine sichere Antwort entnehmen. Immerhin liegt es nahe, anzunehmen, daß bei den Farnprothallien ähnliche Verhältnisse wie bei den Marchantiaceen vorliegen. Der Umstand, daß das gelbrote Licht sehr die Streckung fördert, der blau-violette Strahlenbezirk auf diese dagegen nur geringen Einfluß ausübt, daß ferner im Dunkeln nur äußerst geringer Zuwachs vorhanden ist (STEPHAN 1928, S. 417), sprechen sehr dafür.

Man dürfte demnach folgern, daß auf der Ventralseite das Wachstum vorzugsweise durch die rot-gelben Wellenlängen gelenkt wird, während die blauen wegen der Absorption weniger wirksam sind. Umgekehrt wird der Einfluß des rot-gelben Spektralbezirkes auf das Wachstum der Dorsalseite durch das dort stärker wirksame Blau kompensiert. Alles das sind aber nur Mutmaßungen, welche erst durch neue Untersuchungen geprüft werden müssen. Diese hätten dann auch auszumachen, ob die Farnprothallien hydrotropisch ebenso stark reagieren wie die Mehrzahl der Lebermoose.

Im übrigen liegt ja das Problem, in welcher Weise die beiden Seiten eines Farnprothalliums auf einseitiges Licht reagieren, insofern anders als bei dem Phototropismus der Hepaticae, als ja die Dorsiventralität der Prothallien labil ist. Eine ständige Beleuchtung der Ventralseite eines Prothalliums ist einfach unmöglich, weil von einem gewissen

¹ Nach GOEBEL (1928, S. 585) sind die Siphoneen als vielzellige Pflanzen ohne Zellwände anzusehen.

Augenblick an die Ventralseite zur Dorsalseite uminduziert wird (natürlich nur den Zuwachs betreffend). So kann es zu stärkeren phototropischen Krümmungen, die etwa mehr als 90° betragen, nur unter gewissen Umständen kommen. Folgender Versuch von LEITGEB (1879, S. 212) möge das illustrieren:

Beleuchtet man auf Nährstofflösung schwimmende *Osmunda*-Prothallien von unten, so tritt ein Konkavwerden der ventralen, beleuchteten Seite ein. Ist nun das Wachstum sehr stark, so kann diese Krümmung so weit gehen, daß die Scheitelfläche direkt in die Lichtrichtung zu liegen kommt. In diesem Falle tritt keine Änderung der Dorsiventralität mehr ein. Hat aber die Krümmung infolge langsameren Wachstums keinen so hohen Grad erreicht, bleibt also die Dorsalseite noch längerhin im Schatten, so tritt inzwischen die Uminduktion der Dorsiventralität ein, und die Krümmung hört auf, weiter zu gehen. Das Prothallium wächst dann horizontal weiter und bildet nunmehr auf der früheren Dorsalseite Rhizoiden und Archegonien. Ähnliches beobachtete LEITGEB auch bei *Ceratopteris* und NĚMEC (1906, S. 542) bei *Gymnogramme chrysophylla*. Wir werden übrigens nachher bei dem Laubmoos *Fissidens* ganz analoge Verhältnisse finden.

c) Laubmoose.

1. Protonema von *Funaria*.

An den Transversalphototropismen der Farnprothallien läßt sich noch eine Beobachtung von SACHS (1879, S. 256; 1887, S. 534; vgl. auch CZAPEK 1898a) anschließen, die den Transversalphototropismus des Moosprotonemas von *Funaria hygrometrica* betrifft.

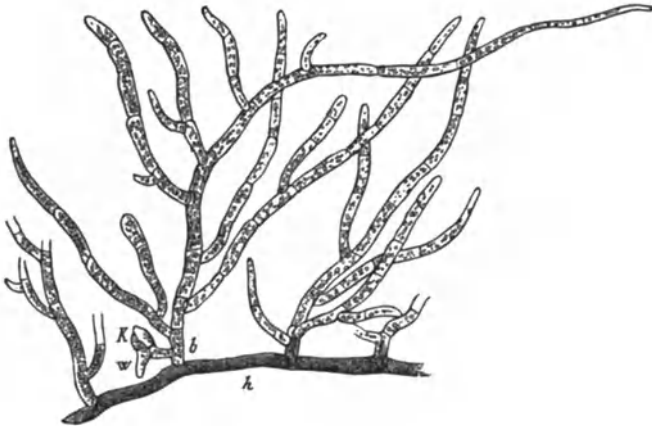


Abb. 31. Protonema von *Funaria hygrometrica*. *h* = kriechender Hauptproß, aus welchem chlorophyllhaltige, zweiseitig verzweigte Seitensprosse *b* entspringen. Alle diese Seitensprosse befinden sich in einer Ebene, welche transversal zur Lichtrichtung orientiert ist (man muß sich vorstellen, daß das Licht senkrecht vom Beschauer her auf das Bild fällt). *k* = Moosknospe, *w* = deren erstes Rhizoid. (Nach SACHS, 1887.)

Die primären Sproßfäden, welche aus der Spore keimen (Abb. 31), entwickeln auf der Unterseite Rhizoiden, auf der Oberseite aber chlorophyllhaltige Zweigfäden, aus denen wiederum sekundäre und tertiäre Seitentriebe entstehen. Dieses ganze Gewebe steht nun nahezu transversal gegen das Licht gerichtet, sofern letzteres Wochen und Monate nur von einer Seite her einfällt. SACHS hat zeigen können, daß wir es hier weniger mit phototropischen Krümmungen zu tun haben, als vielmehr mit einer Art Phototropie (S. 471), indem die Seitensprosse 1., 2. und 3. Ordnung stets genau im Winkel von 90° zur Lichtrichtung von dem jeweiligen Sproß höherer Ordnung entspringen. So kommt dann das ganze Sproßsystem in eine einzige, senkrecht zur Lichtrichtung stehende Ebene zu liegen.

Zu beachten ist, daß die jungen Moosstämmchen, die aus dem Protonema entspringen, rein positiv-phototropisch reagieren und bei schiefer Beleuchtung nach dem Lichte hin wachsen (vgl. S. 396).

2. Stämmchen und Blätter von Laubmoosen.

a) Schistostega und Fissidens. Im allgemeinen gehören die meisten Stämmchen der Musci zu den positiv-phototropisch reagierenden Pflanzenteilen (siehe S. 396). Es gibt aber auch einige Arten unter ihnen, die bilateral oder sogar dorsiventral gebaut sind, und die demgemäß plagio-phototropisch sind. Der erste, der darauf aufmerksam machte, war HOFMEISTER (1867, S. 942), der mit *Fissidens* und *Schistostega* arbeitete. Er fand vor allem bei den Sprossen von *Schistostega* energischen „negativen Heliotropismus“, weil sich der Stengel konvex gegen die Richtung der intensivsten Beleuchtung krümmt. Er meinte damit denjenigen Phototropismus, den wir in dieser Arbeit mit Plagiophototropismus (siehe S. 369) bezeichnen.

Der Plagiophototropismus von *Schistostega osmundacea* wird durch die bilaterale Stellung der Blätter am Stämmchen bedingt. Diese ist aber nach GOEBEL (1928, S. 592) nur dann vorhanden, wenn die Pflanzen bei nicht zu schwachem — jedoch auch nicht zu starkem — Lichte kultiviert werden. Ist das Licht sehr schwach, so entstehen an den neu gebildeten Sprossen die dann sehr verkleinerten Blätter in radiärer Anordnung. Nach dem, was wir auf S. 423 und 436 von dem phototropischen Verhalten der Lebermoose gehört haben, wundert es uns nicht, daß diese Sprosse nunmehr positiv-phototropisch reagieren.

Im übrigen hat die Ausbildung der Bilateralität nach GOEBEL (l. c.) mit der Lichtrichtung nichts zu tun, sie ist lediglich eine Folge der jeweiligen Intensität des diffusen Lichtes.

Anders verhält sich in dieser Beziehung *Fissidens*. Zunächst sei erwähnt, daß sich schon SACHS (1879, S. 255) genauer mit *Fissidens adiantoides* und *F. taxifolius* beschäftigt hatte. Er erkannte beide Arten als plagio-phototropisch, wobei jedoch die Sproßstellung nicht wenig durch

negativen Geotropismus beeinflußt werden soll. NĚMEC (1906) hat dann diesen Plagiotropismus gründlich untersucht, und zwar an *Fissidens adiantoides*, *F. decipiens*, und *F. taxifolius*. Alle drei Arten haben ziemlich gleiche physiologische Eigenschaften.

Die Sprosse von *Fissidens* sind nicht nur bilateral, sondern gleichzeitig auch noch etwas dorsiventral. Sehr stark ist die Dorsiventralität

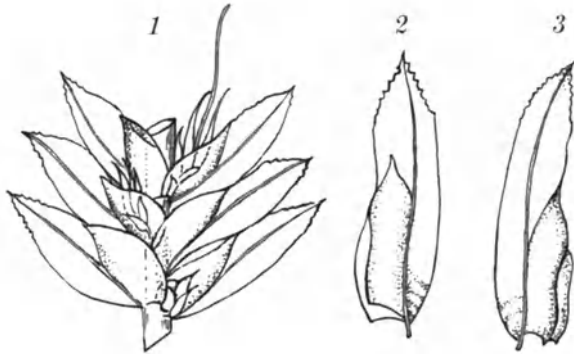


Abb. 32. *Fissidens adiantoides*. 1 = Teil einer Pflanze (mit axillären Sexualsprossen). 2 und 3 = Blätter, dorsal und ventral gesehen. (Nach GOEBEL, 1930.)

allerdings nicht ausgeprägt, z. B. ist der Stengel anatomisch durchaus radiär. Er besitzt zweizeilig angeordnete, reitende Blätter, welche mit ihrer Spreite den Stengel scheidenartig umfassen (Abb. 32, 33). Sehr charakteristisch ist für die Blätter die Ausbildung des sogenannten „Flügels“, eines an ihrer Unterseite längs der Mittelrippe in der Mediane angebrachten spreitenförmigen Fortsatzes, der bedeutend größer als das eigentliche Blatt ist. Man bekommt so leicht den Eindruck, als ob die eigentliche Blattfläche nur die Scheide dieses Flügels ist.

Die Dorsiventralität drückt sich nun dadurch aus, daß der Rand der Scheide an der stärker beleuchteten Dorsalseite stets etwas über den Stengel hinausragt (Abb. 33), an der Ventralseite dagegen nicht. Bei genügend starkem einseitigem Licht ist der Stengel

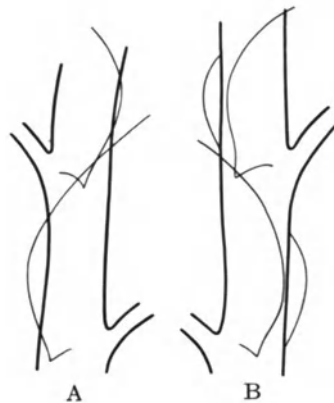


Abb. 33. *Fissidens adiantoides*. Dorsale (A) und ventrale (B) Seite der »Scheide« eines längere Zeit bei einseitigem Licht kultivierten Stämmchens. (Nach NĚMEC, 1906.)

mehr oder weniger transversal-phototropisch eingestellt. Hieraus und auch aus seinem geotropischen Verhalten muß man schließen, daß der Stengel selbst auch dorsiventral ist, wenn auch mehr in physiko-chemi-

scher Hinsicht. Legt man nämlich die Stämmchen im Dunkeln horizontal, so krümmen sich diejenigen Stengel, deren Ventralseite oben lag, eher und in größerem Winkel aufwärts als die, deren Dorsalseite sich oben befand.

Es ist nun interessant, daß sich *Fissidens* einerseits so wie *Marchantia*, andererseits aber so wie die Farnprothallien verhält.

1. Ist die Dorsiventralität durch das Licht umkehrbar; das erinnert an die Farnprothallien.

2. Wächst der Stengel im etiolierten Zustande im Dunkeln aufwärts, wobei er seine Form sehr verändert; das erinnert an *Marchantia*. Die Blätter bleiben dann ganz klein, der Flügel ist sehr reduziert, und die Scheidenhälften sind an beiden Seiten ungefähr gleich groß. Im einseitigen Lichte reagieren solche etiolierten Sprosse anfänglich stark positiv-phototropisch, ebenso wie die *Schistostega*-Stengel (S. 442). Erst nach und nach tritt wieder transversaler Phototropismus ein.

Der positive Phototropismus der etiolierten Sprosse kann so stark sein, daß horizontal gelegte Stengel bei Beleuchtung von unten sich entgegen der Schwerkraft zum Lichte hin krümmen. Überhaupt ist der negative Geotropismus wohl nicht so stark, wie SACHS (siehe S. 442) annehmen zu müssen glaubte.

Die Umkehr der Dorsiventralität durch das Licht geschieht sehr leicht, z. B. durch längere Zeit andauernde einseitige Beleuchtung der Ventralseite. Anfänglich versuchen sich dann die Pflanzen immer noch im Sinne der alten Dorsalseite zu krümmen, genau so wie das die Farnprothallien tun (S. 441). Die Reaktion wird aber nicht zu Ende geführt, weil inzwischen bereits die Umkehr der Dorsiventralität erfolgt ist (siehe Abb. 34d, b, d' und f).

Dreht man die Stämmchen in anfangs senkrechter Stellung bei einseitigem Lichteinfall auf der vertikalen Klinostatenachse, so werden sie, da immer abwechselnd Dorsal- und Ventralseite beleuchtet werden, bilateral und verlieren ihre Dorsiventralität. Sie wachsen nunmehr senkrecht aufwärts. Eine Abschwächung der Dorsiventralität findet anscheinend auch während der Aufwärtskrümmung in Lage a (Abb. 34) statt, denn die Pflanzen haben in dieser Stellung eine besonders große Neigung zu Seitenkrümmungen und Torsionen (siehe S. 445)¹.

¹ Es ist aus NĚMECS Angaben nicht ersichtlich, worauf das eigenartige Verhalten der *Fissidens*-Stengel gerade in Lage a zurückzuführen ist. Bei *Marchantia* und *Fegatella* (vgl. Abb. 23a und 29a) würde man in dieser Lage eine transversal-phototropische Einstellung durch Abwärtsbiegen der Thallusspitze vorfinden. Wir vermuten, daß bei *Fissidens* in Lage a der Stengel und seine Spitze besonders ungünstig und schwach beleuchtet werden, was vielleicht auf die eigenartige Blattgestalt und Blattinsertion zurückzuführen ist. Dadurch kommt dann mehr der negative Geotropismus zur Geltung, der aber die Stellung zum Licht noch verschlechtert und dadurch die Dorsiventralität labiler werden läßt. In der korrespondierenden Lage a' wird um-

Die Schwerkraft hat auf die Dorsiventralität keinen Einfluß, denn an der horizontalen Klinostatenachse werden anfangs bilaterale Stengel bei einseitigem Lichteinfall nach und nach stets entsprechend der Lichtrichtung dorsiventral. Werden dabei die Pflanzen parallel zur horizontalen Achse rotiert, so macht sich etwas relativ verstärktes Wachstum der Dorsalseite bemerkbar (NĚMEC, l. c., Versuch 23, S. 521). Diese Tatsache ist zu beachten, wenn man das Zustandekommen der verschiedenen Lichtlagen im Schema von Abb. 34 betrachtet.

Im übrigen ist zu diesem Schema wenig zu bemerken. Man findet in jeder Lage prinzipiell dasselbe wieder, was wir bereits bei dem „Plagiophototropismus“ von *Marchantia* und *Fegatella* kennengelernt haben.

Zu erwähnen ist höchstens noch, daß *Fissidens* sehr leicht Torsionen ausführt, besonders aus Lage a (Abb. 34) heraus, oder wenn es schräg seitlich in aufrechter Stellung beleuchtet wird. In diesem Falle tritt bei ganz strenger Flankenbeleuchtung etwas positiver Phototropismus parallel zur Dorsiventralitätsebene auf, der mit dem sogenannten Kantenphototropismus LINSBAUERS verglichen werden könnte¹. Das häufige Vorkommen von Torsionen ist wohl bei dem anatomisch radiären

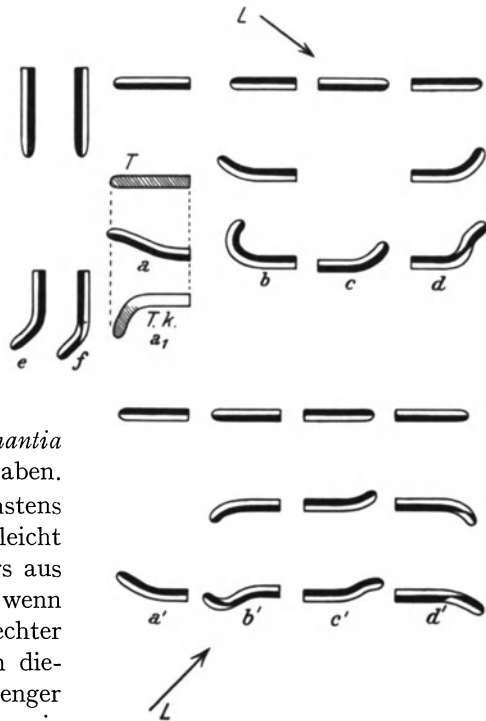


Abb. 34. *Fissidens decipiens*. Phototropische Reaktionen der Stämmchen aus verschiedenen Anfangslagen heraus. Das Licht fällt in Richtung der Pfeile entweder schräg von oben oder schräg von unten ein. Schwarz = Ventralseite; schraffiert = ± schräge oder senkrechte, durch Torsion (*T*) erreichte Stellung der Dorsiventralitätsebene. Beachte die Umkehr der Dorsiventralität bei *f*, *d*, *b'* und *d'*, sowie die Flankenkrümmung (*K*) mit nachfolgender Torsion bei *a*₁. *a*₁ gibt die Sproßlage, senkrecht von oben betrachtet, wieder.
(Nach Angaben von NĚMEC, 1906.)

gekehrt durch den negativen Geotropismus die Lichtstellung gerade verbessert, so daß schließlich „transversal-phototropische“ Einstellung zustandekommt. Ob diese Erklärung richtig ist, läßt sich natürlich nur experimentell feststellen.

¹ Mit Kantenheliotropismus bezeichnet LINSBAUER (1904, S. 17) eine in der Blattebene auftretende, sichelförmige (vgl. S. 448) Krümmung der Blattlamina. Er beobachtete sie bei sitzenden Monokotylenblättern, die parallel zur Blattebene beleuchtet wurden.

Stengelbau nicht so verwunderlich, denn es sind natürlich viel weniger mechanische Widerstände zu überwinden als bei den flachen Thalli der Marchantiaceen.

Die Flügel der Blätter von *Fissidens* reagieren in der Nähe ihrer Spitzen transversal-phototropisch.

Fassen wir nochmals die wichtigsten Faktoren zusammen, welche das Zustandekommen der Lichtlage von *Fissidens* bewirken, so sind das:

1. schwächerer negativer Geotropismus, am wirksamsten in Horizontallage, besonders wenn die Dorsalseite unten liegt,
2. relativ verstärktes Wachstum der Dorsalseite, solange diese gut ausgebildet ist,
3. Neigung zu Torsionen,
4. Umkehrbarkeit der Dorsiventralitätsebene bei längerer einseitiger Lichtwirkung auf die Ventralseite oder die Flanken.

β) **Eurhynchium und Dicranum.** War eben bei *Fissidens* die Dorsiventralität schon ziemlich leicht durch das Licht umzukehren, so ist das in noch viel höherem Maße der Fall bei *Eurhynchium striatum*.



Abb. 35. *Dicranum scoparium*. Positiver Phototropismus der Blätter und Umkehr der Dorsiventralität durch das Licht in verschiedenen aufeinanderfolgenden Stadien. (Nach NĚMEC, 1906.)

Die Hauptstämmchen dieser Hypnacee weisen nach NĚMEC (1906) einen gewissen „Plagiophototropismus“ auf. Sie sind radiär beblättert, tragen aber Seitenzweige, welche in zwei Reihen

angeordnet sind. Diese Seitenzweige, welche sehr schwach morphologisch dorsiventral sind, suchen sich mittels Krümmungen stets mehr oder weniger transversal zum Lichte einzustellen. Die Änderung der Dorsiventralität der Seitenzweige erfolgt bei geänderter Lichtrichtung so leicht, daß die Krümmungsreaktionen genau so erfolgen, als ob die Zweige völlig radiär gebaut sind. Irgendein Einfluß der jeweiligen Dorsiventralitätsebene auf die Richtung der Reaktion ist also nicht vorhanden (NĚMEC, l. c.).

Schließlich sei noch *Dicranum scoparium* besprochen. Nach NĚMEC (l. c.) ist das Stämmchen dieses Mooses negativ-geotropisch. Bei optimaler Beleuchtung wächst es aufwärts, bei sehr starkem Licht ist es etwas negativ-phototropisch, bei schwacher Beleuchtung aber positiv-phototropisch. Es scheint hier regelrechte „Reaktionsumkehr“ (siehe S. 401) vorzuliegen.

Sehr auffallend ist nun die sichelförmige, positiv-phototropische

Krümmung der Blätter nach dem Lichte hin (Abb. 35). Sie ist um so besser ausgeprägt, je strenger einseitig die Pflanzen beleuchtet werden, und wird überdies durch epinastisches Wachstum oftmals verstärkt.

Im Dunkeln und auf dem Klinostaten mit vertikaler Achse wachsen die Blätter radiär und epinastisch vom Stämmchen fort.

Die Stämmchen selbst sind anatomisch radiär aber mit physiko-chemisch bedingter Dorsiventralität. Diese beeinflusst auch etwas die phototropische Krümmung der Blätter. Letztere wird nämlich leichter ausgeführt, wenn sie im Sinne der Dorsiventralität vor sich geht als umgekehrt. Vielleicht ist das jedoch nur eine nachträgliche Folge der einseitigen Lichtwirkung auf die noch in ganz jugendlichem Stadium befindlichen Blätter, wodurch z. B. die Zellteilung in bestimmte Bahnen gelenkt worden war. NĚMECS Versuche lassen in dieser Beziehung keine eindeutigen Schlüsse zu.

Die physiko-chemisch bedingte Dorsiventralität der Stämmchen drückt sich im übrigen dadurch aus, daß bei horizontal gelegten Pflanzen die negativ-geotropische Krümmung schneller erfolgt, wenn die Ventralseite (= Schattenseite) nach oben liegt, ähnlich wie das auch bei *Fissidens* der Fall ist (siehe S. 443).

Im Dunkeln und auf dem Klinostaten mit vertikaler Achse werden die Stämmchen nach und nach radiär, doch dauert es meist mehr als einen Monat, ehe die Dorsiventralität an dem Zuwachs völlig verschwunden ist. Schon ganz geringe, periodisch wiederkehrende Unterschiede in der Beleuchtung einzelner Flanken der Stämmchen, z. B. hervorgerufen durch den Schatten, den benachbarte Pflänzchen machen, können wieder zur Induktion einer Dorsiventralität und zur Einseitigkeit der Blätter Anlaß geben.

Zusammenfassend läßt sich über die Dorsiventralität der drei Laubmoose *Dicranum*, *Eurhynchium* und *Fissidens* sagen, daß *Dicranum* die stabilste, *Eurhynchium* die labilste Dorsiventralität besitzt, während *Fissidens* diesbezüglich ungefähr in der Mitte steht.

d) Laubblätter der Angiospermen

(vgl. WIESNER 1880, S. 39ff.).

1. Allgemeines.

Wir kommen nunmehr zu den bekanntesten plagio-phototropischen Pflanzenorganen, den Blättern der Angiospermen, speziell der Dikotyledonen.

Über das phototropische Verhalten der Blätter von Pteridophyten ist nur wenig bekannt, wenn wir von dem mit Blattgelenken ausgestatteten Wasserfarn *Marsilia* (S. 466 und II. Teil) absehen. Doch sagt das natürlich nichts, sicherlich wird man bei genauerer Untersuchung auch bei vielen Pteridophytenblättern Phototropismus finden (vgl. z. B.

Botrychium, S. 464), wo doch schon zum Teil die Moosblättchen (*Dicranum*) phototropisch reagieren. Was die Gymnospermen betrifft, so erwähnt die Literatur hier auch nur wenig über phototropische Blattstellung. *Pinus* z. B. und *Araucaria* haben nach WIESNER (1911, S. 124) sogenannte aphotometrische Einstellung, d. h. sie reagieren phototropisch indifferent, und ihre Anordnung an den Zweigen beruht auf inneren Symmetrieverhältnissen. Solche Fälle, wie die phototropischen Sichelkrümmungen der Keimblätter von *Abies pectinata* (WIESNER 1880, S. 48; 1881, S. 41) — auch die Blätter an den Seitenzweigen dieser Spezies sind phototropisch — müssen wohl mehr als Ausnahmen gelten (vgl. S. 461).

Selbst die Mehrzahl der Monokotyledonen geben keine günstigen Objekte für die Betrachtung des Blattphototropismus ab. Das ist auch nicht verwunderlich, wo für viele Monokotylen das mit breiter Basis dem Stamme aufsitzende Blatt so typisch ist. Dadurch wird natürlich die allgemeine Beweglichkeit des Blattes stark eingeschränkt, und der Phototropismus kommt nie so schön zum Ausdruck wie bei den gestielten Blättern der Dikotylen (siehe Abb. 36).

2. Mechanismus der Blattbewegung.

a) **Einfache Wachstumskrümmungen.** Bei den Blättern können nun die phototropischen Reaktionen infolge der Mannigfaltigkeit der äußeren und inneren Gestaltung auf die verschiedenste Art und Weise ausgeführt werden. Die genauere Analyse des Mechanismus, mit dessen Hilfe die Blätter ihre Lichtstellung erreichen, ist ein noch nicht befriedigend aufgehelltes Problem und soll erst im zweiten Teil unserer Arbeit eingehender behandelt werden. Zur allgemeinen Orientierung sei jetzt nur das Folgende gesagt:

Sind die Blätter überhaupt phototropisch — es gibt auch bei den Angiospermen aphotometrische Blätter, die nachher erwähnt werden sollen (S. 461) — so erreichen sie meistens eine bestimmte Stellung zur Hauptrichtung des einfallenden Lichtes durch das Wachstum basaler Teile des Blattstiels oder der Lamina. Letzteres geschieht besonders bei sitzenden Blättern. Man findet also bei den Blättern wichtig vorzugsweise den Typus des basalen Wachstums¹ (S. 385) vor, was bei der Analyse ihres Phototropismus zu beachten ist.

Es gibt aber auch gewisse Fälle, hauptsächlich bei manchen Leguminosenblättern, wo die phototropischen Krümmungen mittels besonderer Gelenke ausgeführt werden. Diese befinden sich an den Ansatzstellen des Blattstiels an der Lamina oder der Insertionsstelle des Stiels am Zweige. In

¹ Sieht man das gesamte Blatt mit Blattstiel als eine Art Sproß mit begrenztem Längenwachstum, der nur aus einem Internodium besteht, an, so hätten wir an der Basis der Spreite bzw. der Spitze des Stiels interkalares Wachstum. Das Spitzenwachstum der Blätter im jugendlichen Stadium ist wohl für ihren Phototropismus belanglos.

solchen Fällen haben wir es indessen nicht mit Wachstumsbewegungen, sondern in der Regel mit Turgorkrümmungen zu tun.

Bei dem eben genannten Typus des basalen Wachstums beobachtet man sehr oft die Erscheinung der „Reizleitung“. Wir haben mit BALL (1923) allen Grund anzunehmen, daß diese Reizleitung in Wirklichkeit nichts anderes als Auxintransport ist — BALL spricht von Hormonleitung —, obwohl der exakte Beweis dafür zur Zeit noch nicht erbracht ist. Wenn wir aber bei vielen Blättern, z. B. denen der Malvaceen (VÖCHTING 1888), denen von *Tropaeolum* (Abb. 36) und *Begonia discolor* (HABERLANDT 1904), *Sparmannia* (BALL 1923), *Aponogeton ulvaceus* (CZAJA 1930) und verschiedenen anderen Spezies (siehe RAYDT 1925) feststellen können, daß die durch den Stiel bewirkten Blatteinstellungen in die transversale Lichtlage mehr oder weniger gut zustande kommen, selbst wenn der Stiel verdunkelt ist, so ist eine andere Erklärung kaum möglich. Auch der Umstand, daß bei dem von den Blattspreiten aus dirigierten Stielwachstum Torsionen vorkommen (S. 454), ja diese Torsionen sich nicht nur auf die Blattstiele, sondern auch auf die Internodien der Stengel, an welchen die Blätter sitzen, erstrecken, spricht für diese Erklärung.



Abb. 36. Transversalphototropismus der Blätter von *Tropaeolum majus*. (Richtung des einfallenden Lichtes = Pfeil.) (Nach F. A. F. C. WENT, 1930.)

Erwähnenswert sind in bezug auf das eben Gesagte noch die Versuche PRINGSHEIMS (1931 a) über die Lageveränderung von Blättern nach Entfernung einzelner Blatthälften bzw. Blattfiedern (bei Fiederblättern). In vielen Fällen krümmen sich dann die Blattstiele unterhalb der Wunde konkav in Richtung derselben (PRINGSHEIM, l. c., Fig. 1, 2, 5, 7, 8, 11, 17, 19 u. a.). PRINGSHEIM meint, daß dabei neben anderen, uns hier nicht weiter interessierenden Faktoren, Traumatotropismus eine Rolle spielt. Indessen läßt sich diese Erscheinung ebensogut mit Hilfe der Auxintheorie erklären. So kann man annehmen, daß die Blätter Wuchsstoff produzieren, der mittels bestimmter Leitungsbahnen, z. B. des Phloemparenchyms, zu den zwischen den Blättern befindlichen Internodien gelangt (vgl. dazu S. 305 und die Ansichten von BOSE 1927, S. 203 ff.). Dort regt er im Normalfall das Internodienwachstum gleichmäßig an. Werden aber einzelne Blätter entfernt, so tritt Auxinmangel auf, und infolgedessen werden die der Resektionsstelle zunächst liegenden Internodien

im Wachstum gehemmt. In Übereinstimmung hiermit fand z. B. UYLDERT (1931, S. 45) bei ihrer Blätter und Knospen beraubten Stengeln von *Bryophyllum calycinum*, daß diese nur dann stärker geotropisch krümmen konnten, wenn auf die Resektionsstellen auxinhaltiger Agar aufgesetzt worden war.

Ähnlich dürfte sich auch die Beobachtung von SCHWENDENER-KRABBE (1892/1898, S. 307; vgl. auch S. 407) deuten lassen, daß die Orientierungstorsionen der Blattstiele ausbleiben, sowie man deren Lamina entfernt hat. In allen diesen Fällen hat unseres Erachtens die Annahme, daß ein Wuchsstoffprozess vorliegt, mehr Berechtigung wie die Hypothese von der Einwirkung des Traumatotropismus.

Im übrigen sind die Stiele aber auch mehr oder weniger unabhängig von den Spreiten positiv-phototropisch und verhalten sich dann ziemlich genau ebenso wie normale orthotrope Stengel. So krümmt sich z. B. nach KRABBE (1889) der Stiel des Blattes von *Fuchsia* völlig unabhängig von der Spreite; letztere vermag in keiner Weise die Stielbewegung zu dirigieren.

Auch bei manchen Blättern mit Gelenken ist dieses der Fall, obwohl gerade hier verschiedene Einzelprozesse zu unterscheiden sind. Berücksichtigt man nur die eigentlichen Turgorbewegungen (siehe II. Teil), so ist in der Regel ein Einfluß der Spreite auf das Gelenk wohl nicht vorhanden. Z. B. beobachtete MEYLAN (1926, S. 193), daß die Fiederblättchen von *Robinia Pseudacacia* (*Amorpha californica* und *Wistaria sinensis*) nur dann phototropische Bewegungen ausführen, wenn die Gelenke unmittelbar selbst vom Licht getroffen werden. Dasselbe dürfte auch für die von BRAUNER (1924, 1925) studierten, sehr schnell (innerhalb von 3 Minuten!) eintretenden phototropischen Variationsbewegungen des Gelenkes der Primärblätter von *Phaseolus multiflorus* gelten.

Andererseits gibt es aber gerade bei diesem Objekt auch reine Wachstumsbewegungen, ja selbst Torsionen, die natürlich eine weit längere Reaktionszeit als die Turgorbewegungen aufweisen. So beobachtete z. B. WEIDLICH (1930, S. 241; vgl. auch v. GUTTENBERG, 1928) eine in den Gelenken lokalisierte phototropische Wachstumsbewegung, sobald er seine Versuchspflanzen derart einseitig beleuchtete, daß die transversal-phototropische Einstellung des Blattes in ihrer Richtung mit der nyktinastischen Bewegung zusammenfiel. Bei mehrtägiger Beleuchtung wurde dann das Gelenk geradezu durch dieses einseitige Wachstum fixiert, denn die nyktinastischen Bewegungen hatten schließlich nur noch ein minimales Ausmaß. Es ist anzunehmen, daß ein derartiges Gelenkwachstum sehr wohl durch alleinige Beleuchtung der Spreite zustande kommen kann, obwohl WEIDLICH keine diesbezüglichen Versuche ausgeführt hat. Wir schließen das aber aus den Angaben SIERPS (1915, S. 407), welcher zeigen konnte, daß bei völliger Verdunkelung von Blattpolster und oberem Teil der Blattstiele und darauf stattfindender einseitig seitlicher Beleuchtung der Lamina dennoch vom Stiel Torsionen ausgeführt werden. Diese bringen die Spreite in transversal-phototropische Lage (vgl. S. 454).

In der Regel sind die Blätter negativ-geotropisch. Ausnahme ist

z. B. nach LUNDEGÅRDH (1916) das Blatt von *Acer platanoides*, das keinen Geotropismus aufweist.

Bei den gestielten Blättern der Dikotylen ist ferner für den Mechanismus der phototropischen Einstellung der Spreite die Epinastie von großer Bedeutung. Fehlen tut sie fast nur bei denjenigen aphotometrischen Blättern, deren Lage durch innere Symmetrieverhältnisse bedingt ist (WIESNER 1911, S. 124; vgl. auch S. 461). Die Epinastie ist hauptsächlich in den Blattstielen, öfters aber auch in den Spreiten selber bzw. deren Mittelrippen lokalisiert. Unter ihrem Einfluß ist es mit bedingt, daß die Lamina bei vielen Pflanzen mehr oder weniger plagiotropisch horizontal liegt (vgl. PRINGSHEIM 1931, S. 85), auch ist sie nach GOEBEL (1924, S. 15) vielfach an der Blattentfaltung beteiligt. Bei den sitzenden Blättern der Monokotylen findet man an Stelle von Epinastie häufig Hyponastie vor (WIESNER 1880, S. 56; LINSBAUER 1904).

Oft beobachtet man nun, daß das epi- oder hyponastische Wachstum durch Licht verstärkt oder abgeschwächt wird („Photoepi- und -hyponastie“). In Bezug auf die Epinastie stellte bereits FRANK (1870; vgl. WIESNER 1878, S. 165; 1880, S. 43, 56 und PFEFFER 1904, S. 487, 688) fest, daß bei den sogenannten Wurzelblättern von *Capsella bursa pastoris*, *Plantago lanceolata*, *major* und *media*, *Primula elatior*, *Rumex* und *Taraxacum* das oberseitige Wachstum bei Zunahme der diffusen Beleuchtung gesteigert wird. Diese Blätter sind dann bei starkem Licht dem Boden angepreßt (ähnlich wie die nachher noch erwähnten kriechenden Ausläufer [S. 473]), was WIESNER (l. c.) für den Ausdruck von negativem Phototropismus — besser wäre der Ausdruck „dorsalkonvexe Photonastie“ — hielt.

Umgekehrt liegen dagegen die Verhältnisse bei Blättern von *Galeopsis bifida*, *G. Tetrahit* (GOEBEL 1924, S. 14; vgl. auch PFEFFER, l. c.); *Ceratophyllum* und *Myriophyllum* (MÖBIUS 1895; SCHLOSS-WEILL 1918; GOEBEL, l. c.), *Sempervivum tectorum* (WIESNER 1891; GOEBEL, l. c.), *Helianthus*, *Impatiens* u. a. Hier wird nämlich das epinastische Wachstum gerade durch sehr schwaches Licht oder Dunkelheit verstärkt. Bei *Ceratophyllum* geschieht das selbst dann, wenn das Wachstum unter normalen Bedingungen schon eingestellt war. Es findet sich an der Basis der *Ceratophyllum*-Blätter eine Zone, die bei Lichtentzug oder starker Lichtschwächung das Wachstum wieder aufnimmt, und zwar oberseitig in höherem Maß als unterseitig.

Was den Einfluß des Lichtes auf die Hyponastie betrifft, so ist besonders eine Beobachtung von WIESNER (1880, S. 56) erwähnenswert. Er stellte bei *Galanthus nivalis* mit Zunahme der Beleuchtung eine Verringerung des unterseitigen Wachstums fest. Die Blätter sind hier im Dunkeln so hyponastisch, daß infolge von Überkrümmung die Dorsalseite den Boden berührt. Wird nun bei derartig am Boden liegenden Blättern die Ventralseite senkrecht von oben beleuchtet, so genügt schon schwaches Licht, um die hyponastische Krümmung wieder so weit rückgängig zu machen, daß die Blätter senkrecht stehen. Beleuchtet man weiterhin mit starkem Licht, so krümmen sich schließlich die Blätter immer mehr entgegen der Wirkung der Hyponastie, bis zuletzt die normale Lichtlage erreicht ist, und die Blätter die Dorsalseite dem Lichte zuwenden. Ähnliche Beobachtungen machte auch LINSBAUER (1904) bei anderen Monokotylenblättern, z. B. bei *Amaryllis* (vgl. S. 463), ferner GOEBEL (1924, S. 16) bei Blättern einiger *Ranunculus*-Arten.

Alle die eben beschriebenen Erscheinungen erinnern, wie ja auch WIESNER (l. c.) aufgefallen ist, sehr an das Verhalten der Marchantiaceen (S. 421 ff.),

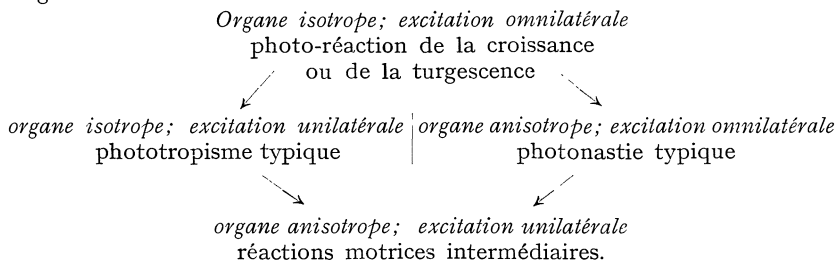
mit dem Unterschied jedoch, daß hier wirklich inhärente Epi- oder Hyponastie vorhanden ist, während das bei *Marchantia* nicht der Fall ist (S. 432).

Über die Natur des Phototropismus der Blätter.

Auf die Frage, ob der Phototropismus der Blätter als positiv oder negativ bezeichnet werden muß, läßt sich eine kurze Antwort nicht geben. Berücksichtigt man die Ausführungen auf S. 418 ff. und unsere Definition der Epi- und Hyponastie (S. 528 ff.), so kommt man zu der Entscheidung, daß je nach dem Objekt bald positiver, bald aber negativer Phototropismus zur Erzielung der Lichtlage notwendig ist.

Soweit dabei die phototropischen Blattbewegungen vorzugsweise durch die innere Struktur gerichtet werden, ist vielleicht anstatt von Phototropismus entsprechend der Definition auf S. 369 besser von (dorsalkonkaver und dorsalkonvexer) Photonastie zu sprechen. Diese spielt z. B. bei den sitzenden, dorsiventral gebauten Blättern vieler Monokotylen (*Amaryllidaceae* u. a.) nach LINSBAUER (1904, S. 72) wegen der anatomischen und morphologischen Blattstruktur eine ungleich größere Rolle als der normale Phototropismus. Sind aber derartige Blätter äquifazial oder unifazial-radiär gebaut, so ist eine ausgesprochene Photonastie nicht mehr möglich, denn eben wegen der mehr radiären Struktur ist die Bewegungsrichtung nunmehr nur noch relativ wenig von der Richtung der Dorsiventralitätsebene abhängig. Wir haben es also dann mehr mit Phototropismus *sensu strictiori* zu tun. Im übrigen zeigt dieses Beispiel klar, daß die Photonastie eigentlich nur ein Spezialfall des Phototropismus *sensu ampliori* ist, und nicht, wie LINSBAUER annimmt (vgl. S. 419) eine besondere Reaktionsform darstellt¹. Die vorhin genannten Wurzelblätter von *Capsella* usw. wird man nach unserer Terminologie — in prinzipieller Übereinstimmung mit WIESNER — als dorsalkonvex photonastisch bezeichnen, weil sie sich vom Lichte mehr oder weniger weg krümmen. Ebenso sind dann aber auch die *Galanthus-*

¹ Einen ganz ähnlichen Standpunkt nimmt auch MEYLAN (1926, S. 285) ein. Sie gibt von den verschiedenen, möglichen photischen Reaktionen folgendes anschauliche Schema:



In der oben angewandten Terminologie sind also „réactions motrices intermédiaires“ = dorsalkonkave und dorsalkonvexe Photonastie; „phototropisme typique“ = Phototropismus im engeren Sinne.

Blätter dorsalkonvex photonastisch, da das Licht stets eine abaxiale Krümmung der Dorsalseite (bezogen auf die Symmetrieebene) verursacht.

Warum kann man nun bei den Photonastien der *Capsella*- und *Galanthus*-Blätter nicht von Photoepi- und Photohyponastie sprechen? Zunächst sprechen da die S. 531 angeführten Gründe gegen. Wir sehen mit GOEBEL (1924, S. 143) die Epi- und Hyponastie als den Ausdruck einer besonderen Struktureigentümlichkeit an, die relativ unabhängig von äußeren Faktoren ist, zum mindesten aber nicht in dem Sinne vom Lichteinfluß abhängig ist, wie wir das hier zu erwarten haben.

Der zweite wichtige Grund liegt darin, daß mit den beiden Ausdrücken Photoepi- und -Hyponastie je eine bestimmte Weise des Zustandekommens des Krümmungswachstums postuliert wird, für deren Existenz wir zur Zeit noch überhaupt keinen experimentellen Beweis haben.

In dem Fall *Capsella* kann die „photoepinastische“ Bewegung mit Zunahme der Beleuchtung erfolgen:

1. durch erhöhtes Wachstum der morphologischen Oberseite,
2. durch verringertes Wachstum der morphologischen Unterseite.
3. durch Zusammenwirken von 1 und 2.

Im Fall *Galanthus* kann die „photohyponastische“ Bewegung analog erfolgen:

1. durch verringertes Wachstum der morphologischen Oberseite,
2. durch erhöhtes Wachstum der morphologischen Unterseite.
3. durch Zusammenwirken von 1 und 2.

Welche von diesen Fällen der Wirklichkeit entsprechen, ist mangels einschlägiger Untersuchungen noch unbekannt. Dagegen steht fest: Trifft bei *Capsella* der Fall 2 zu, so wäre es völlig verkehrt, hier von einer durch Licht verstärkten Epinastie zu sprechen. Trifft bei *Galanthus* Fall 1 zu, so gälte das gleiche für die Hyponastie. Würde bei *Capsella* wirklich Fall 1 verwirklicht sein, d. h. das epinastische Wachstum durch das Licht erhöht sein, so dürfte man nicht etwa generalisieren, indem man sagt: Photoepinastie = verstärktes epinastisches Wachstum. Man braucht nur einen epinastischen *Tradescantia*-Sproß von der Dorsalseite einseitig zu belichten, oder an die auf S. 451 beschriebenen Verhältnisse bei *Sempervivum tectorum* usw. zu denken, um zu sehen, daß hier der Phototropismus die Wirkung der Epinastie gerade verringert.

Diese Schlüsse mögen genügen, um zu beweisen, wie unzweckmäßig der Gebrauch der beiden Begriffe Photoepi- und -Hyponastie ist. Die Termini Phototropismus und konvexe oder konkave Photonastie sind demgegenüber viel weiter gefaßt, da sie nichts darüber aussagen, ob eine Bewegung durch relativ verstärktes Wachstum von Schattenseite oder relativ verringertes Wachstum von Lichtseite und vice versa zustande kommt.

β) **Torsionen** (vgl. WIESNER 1880, S. 52, 53, 60, 61). Wir erwähnten schon oben, daß die Einstellung der Blätter in die Lichtlage nicht nur

mit Hilfe einfacher Krümmungen, sondern häufig auch mittels Torsionen geschieht. Gleichfalls wurde bereits angedeutet, daß sich der Mechanismus solcher Torsionen sehr wohl mit Hilfe der Auxintheorie erklären läßt, wenn man nur die Existenz bestimmter Bahnen für den Wuchsstofftransport annimmt (siehe S. 449). Indessen wollen wir auf alle diese Fragen erst im II. Teil unserer Arbeit näher eingehen. Im folgenden sollen nur deskriptiv einige der wichtigsten Beispiele für Torsionen vorgeführt werden.

Die Torsionen werden entweder direkt von den Blattstielen gemacht, oder sie bestehen in einer Drehung der Stengelinternodien, welche die Blattstiele tragen. Genau so wie bei den Blüten- und Fruchtstielen (S. 406ff.) können die Torsionen hier unter dem alleinigen Einfluß des Lichtes als echte Phototorsionen, oder unter Mitwirkung der Schwerkraft als photoinduzierte Geotorsionen zustande kommen. Da wir bereits bei der Besprechung des Phototropismus der Knospentiele von *Papaver* (S. 413) genauer beschrieben haben, in welcher Weise hierbei Phototropismus und Geotropismus zusammenwirken, brauchen wir jetzt nicht weiter darauf zurückzukommen.

Torsionen der Blattstiele.

Reine Phototorsionen fanden VÖCHTING (1888) bei Malvaceen-Blättern und LUNDEGÅRDH (1916) bei Blättern von *Acer* (vgl. S. 451). SIERP (1915) konnte sie ferner bei *Fuchsia* und den Primärblättern von *Phaseolus* (siehe S. 450) erzielen, wenn er die Blattstiele der auf dem Klinostaten befindlichen Pflanzen mittels eines Drahtgestells so schiente, daß eine epinastische Krümmung der Stiele unmöglich war. Unterläßt man diese Maßnahme, so bekommt man auf dem Klinostaten nur gewöhnliche phototropische Krümmungen, jedoch keine Drehungen (vgl. SCHWENDENER-KRABBE 1892/1898, S. 346)¹. Zu beachten ist bei den *Phaseolus*-Torsionen, daß diese hauptsächlich von dem Stiel selbst und nicht vom Gelenk ausgeführt werden. Die Torsionen, zu denen das Variationsgelenk fähig ist, erreichen immer nur kleine Beträge (BRAUNER 1924, 1925). Sie treten dann auf, wenn man die Gelenke seitlich beleuchtet, und erklären sich aus deren dorsiventralen Bau.

PRINGSHEIM (1912, S. 183) gibt an, daß auch die Drehung der Blattstiele bei den Blättern der Trauerweide (*Salix babylonica* × *fragilis*) und anderer Trauerbäume, mittels deren die hängenden Blätter ihre Oberseite dem Licht zuwenden, eine Phototorsion ist. Ganz sicher ist aber dieser Schluß unseres Erachtens nicht, da er keine Versuche anführt, aus denen man schließen kann, daß hier wirklich keine geotropischen Reaktionen mitspielen.

¹ Ob die Torsionen bei den Blättern von *Acacia* und *Soja* wirklich nur photoinduzierte Geotorsionen sind, wie SCHWENDENER-KRABBE (1892/1898, S. 399) angeben, ist nach den oben erwähnten Ergebnissen SIERPS bei *Fuchsia* und *Phaseolus* durchaus fraglich. Leider hat SIERP die Versuche der beiden Autoren mit *Acacia* und *Soja* nicht wiederholt.

Klarer liegt wohl der Sachverhalt bei den Torsionen der sogenannten resupinierenden Blätter, deren bekannteste Vertreter *Allium ursinum*, verschiedene *Alstroemeria*-Arten und die Graminee *Pharus* sind (GOEBEL 1928, S. 367). Diese Monokotylen mit invers dorsiventralem Blattbau¹ stellen die morphologische Unterseite der Blätter dem Lichte entgegen. Es werden dazu Torsionen des Blattstiels oder des basalen Teiles der Lamina ausgeführt, die im Normalfall einen Winkel von 180° umfassen. Nach den öfters in der Literatur zitierten Angaben SCHWENDENER-KRABBE (1892/1898, S. 347) sollen nun bei dem Zustandekommen dieser Lichtlage bei *Alstroemeria* neben Geotorsionen auch Phototorsionen eine Rolle spielen, da sie beobachteten, daß die Drehungen bei einseitiger Beleuchtung auf dem Klinostaten stattfanden. CZAPEK (1898) dagegen stellte nicht nur eine Induktion der Torsion durch äußere Faktoren fest, sondern beobachtete auch, daß sie gleichfalls am Klinostaten im Dunkeln erfolgte, nur träger und unregelmäßiger.

GOEBEL (1924, S. 258 ff.) kommt dann auch unter Berücksichtigung der Angaben CZAPEKS und an Hand eigener Untersuchungen zu dem Schluß, daß die Resupination der Blätter von *Allium ursinum*, *Alstroemeria* und *Pharus* in der Hauptsache autonomer Natur, d. h. die Folge einer Wachstumsasymmetrie ist, die schon unter gewöhnlichen Wachstumsbedingungen eintritt. Das schließt aber nicht aus, daß das Licht insofern einen Einfluß auf diese autonomen Drehungen ausübt, als es die Größe derselben bald verstärkt, bald aber abschwächt, je nachdem das zum Erreichen der günstigsten transversal-phototropischen Lichtlage notwendig ist.

Sehr häufig kommen reine Phototorsionen bei den Windepflanzen vor. Abb. 37 zeigt das schön bei *Calystegia*, deren Blätter durch Krümmungen und Drehungen ihrer Stiele in transversal-phototropische Lage gelangen (WIESNER 1880, S. 61). WIESNER beschreibt ferner solche Fälle für *Convolvulus sepium* und *arvensis*, *Humulus lupulus* und *Ipomoea purpurea* (= *Pharbitis hispida*), doch haben wir es hier, bestimmt wenigstens bei *Convolvulus*, mehr mit Internodientorsionen als mit ausschließlichen Blattstieldrehungen zu tun (siehe weiter unten).

Es ist übrigens beachtenswert, daß die Blätter der Windepflanzen die fixe Lichtlage (s. S. 459) erst mit dem Zeitpunkt erreichen, wo die direkt durch das Winden hervorgerufenen und mit dem Blattphototropismus nicht in Verbindung zu bringenden Torsionen ihr Ende erreichen oder bereits erreicht haben. Vorher würden ja auch die Blätter immer wieder aus ihrer Lichtlage herausgebracht werden.

In den eben beschriebenen Fällen ist das Vorkommen reiner Phototorsionen wohl sichergestellt. Bei anderen Pflanzen ist das weniger der



Abb. 37. Sproß von *Calystegia*, der einseitiger, von rechts oben kommender Beleuchtung ausgesetzt war. Die Blätter haben sich durch Krümmungen und Torsionen der Stiele transversal-phototropisch eingestellt.

(Nach JOST, 1923.)

¹ GOEBEL (1928, S. 364) bezeichnet als invers-dorsiventral solche Blätter, bei welchen die Unterseite (abaxiale, Außenseite) diejenige Struktur des Assimilationsparenchyms hat, welche sonst der Oberseite (der adaxialen oder Innenseite) zukommt.

Fall, es kann vielleicht auch der Geotropismus von Bedeutung sein. Hierzu gehören z. B. die Orientierungstorsionen, welche die Blattstiele an den plagiotropen Sprossen von *Abies* und *Ligustrum vulgare* (WIESNER 1880, S. 52)¹, *Buxus*, *Evonymus radicans*, *Glechoma*, *Lysimachia nummularia*, *Taxus* und *Vinca* machen, um in die Lichtlage zu kommen. Es wird so die bekannte, mehr oder weniger zweizeilige Blattanordnung erreicht, im Gegensatz zu der allseitigen an vertikal stehenden Sprossen (siehe z. B. Abb. 76 bei PFEFFER 1904, S. 693).

Regelrechte photoinduzierte Geotorsionen finden wir schließlich nach SCHWENDENER-KRABBE (1892/1898, S. 344) bei den Blättern von *Viola* und *Dahlia*. Diese können nämlich am Klinostaten nicht mehr auf einseitige Beleuchtung mit Drehungen reagieren.

Torsionen der Internodien (vgl. WIESNER 1880, S. 61).

Über die Drehungen der Internodien finden wir bereits bei WIESNER verschiedene wichtige Angaben. So treten diese nach unserem Autor bei *Abies* und *Acer* überhaupt nicht auf, während sie bei *Ligustrum vulgare* gegenüber den häufiger vorkommenden Blattstieltorsionen nur von untergeordneter Bedeutung sind.

Sehr interessant sind die Drehungen von *Convolvulus arvensis* (vgl. S. 455), welche in verschiedener Weise zustande kommen, je nachdem der Stengel windet oder am Boden kriecht. Im letzten Fall tordieren nach WIESNER die Internodien ungleichsinnig, dergestalt, daß die ursprünglich nach etwa $\frac{2}{5}$ angeordneten Blätter auf dem kürzesten Wege in eine zweireihige Anordnung gelangen. So können sie dann ihre Lamina gleichmäßig dem Licht entgegenstellen. Der ganze Vorgang vollzieht sich ähnlich, wie wir ihn gleich bei *Hypericum* vorfinden werden, da kein Zweifel darüber bestehen kann, daß die Blätter die Torsionen dirigieren.

Bei dem windenden Stengel ist dagegen die Drehung gleichsinnig. WIESNER nimmt hier gleichfalls an, daß die schon infolge des Windens auftretende Torsion unter dem Einfluß der Blätter nach Bedarf bis zu einem gewissen Grade verstärkt wird, soweit das zum Erreichen der Lichtlage notwendig ist. Indessen scheint es uns nicht genügend sichergestellt zu sein, ob in letzterem Fall wirklich eine Mitwirkung der Blätter bei der Torsion stattfindet. Z. B. sind bei der S. 455 erwähnten *Calystegia pubescens* die Torsionen des windenden Stengels völlig unabhängig von den Blättern.

Etwas besser als über *Convolvulus* ist man in dieser Beziehung über andere Pflanzenarten unterrichtet. So kommen bei der Weinrebe (*Vitis*) nach MERJANIAN (1931, S. 485) an den axillären dorsiventralen Zweigen

¹ WIESNER rechnet hierzu auch *Acer campestre*, doch dürfte das kaum zutreffen, nachdem LUNDEGÄRDH (1916; vgl. S. 451) feststellen konnte, daß die Blätter von *Acer platanoides* ageotropisch sind.

des Hauptsprosses Phototorsionen vor, indem sich die Dorsalseite stets dem Licht zuwendet¹.

Sehr beachtenswert sind die sogenannten Entfaltungstorsionen, mit deren Hilfe die dekussiert oder zerstreut angelegten Blätter an den geneigten und horizontal gerichteten Sprossen und Zweigen zahlreicher Gewächse in eine genau zweizeilige Anordnung übergeführt werden. Die betreffenden Zweige erhalten dadurch einen dorsiventralen Charakter (siehe S. 468). Die einzelnen Blätter brauchen sich dann nur etwas um die eigene Achse zu drehen, um aus der Profilstellung in die zum Lichteinfall transversale Flächenstellung zu kommen (vgl. PFEFFER 1904, S. 694, Abb. 77). Diese wird auch bei seitlicher Beleuchtung erreicht, da die Internodientorsion in jeder Lage zur Erdrichtung haltmachen kann. So kann der Drehungswinkel also größer oder kleiner als 90° sein. Die Torsionen beginnen in dem jüngsten Internodium immer erst dann, wenn sie in dem nächstälteren schon vollzogen sind (FRANK 1870, SIERP 1915). Ferner können die Zweige oftmals auch noch später solche Torsionen ausführen, z. B. im dritten oder vierten Internodium, solange sie noch nicht erwachsen sind. Dadurch werden die Blätter wieder in die transversal-phototropische Ruhelage gebracht, falls man die Sprosse vorher daraus verdreht hatte.

DE VRIES (1872, S. 273) meinte, daß bei diesen Entfaltungstorsionen das Gewicht der in die horizontale Stellung gebrachten Blätter eine Rolle spiele. Schneidet man nämlich das obere Blatt eines Knotens ab, so unterbleibt meistens die Torsion (ausgenommen bei den Hypericaceen, siehe weiter unten), während die Entfernung des unteren keine Bedeutung hat. Es sieht so aus, wie wenn die Last des oberen Blattes die Drehung bewirke. Indessen machte bereits WIESNER (1880, S. 53) darauf aufmerksam, daß es sich hier durchaus um aktive Torsionen, die durch Phototropismus hervorgerufen werden, handelt. SIERP (1915) hat dann die ganze Sachlage genau untersucht und die aktive Natur von ihnen bestätigt gefunden. So tritt die Drehung in der Regel nur dann ein, wenn die Unterseite des oberen, in der Entfaltung begriffenen Blattes vom stärksten Licht getroffen wird. Sie unterbleibt, wenn das Blatt frühzeitig rückwärts gebogen und befestigt wird, so daß seine Oberseite das Hauptlicht erhält. Näher wollen wir hierauf erst im zweiten Teil unserer Arbeit eingehen, da es sich dabei um Fragen handelt, die eng mit der Wuchsstoffproduktion in Blättern und deren Transport zu den Internodien in Verbindung steht.

Es gibt eine große Anzahl Pflanzen, die derartige Internodientorsionen bei der Blattentfaltung ausführen, insonderheit gehören dazu viele bekannte Gartensträucher mit ursprünglich dekussiert angeordneten

¹ Im allgemeinen ist bei *Vitis* aber die Lichtwirkung geringer als der Einfluß der Schwerkraft und der Asymmetrie. So bedingt letztere, daß die Dorsalseite des Seitensprosses nach Möglichkeit immer dem Hauptsproß zugekehrt wird.

Blättern, z. B. *Cornus*-Arten (WIESNER 1880, S. 38, 47 ff.), *Deutzia* (FRANK 1870, S. 15; DE VRIES 1872), *Diervilla*, *Laburnum* (SIERP 1915), *Lonicera*-Arten (GOEBEL 1880), *Philadelphus*-Arten (SIERP 1915), *Rhodotyphus kerrioides* (SIERP). Seltener findet man Drehungen bei *Forsythia suspensa* und *Syringa vulgaris* (hier nur an Zweigen höherer Ordnung; vgl. SIERP, 1915).

Andere Arten mit anfangs zerstreut stehenden Blättern sind: *Kerria japonica*, *Ligustrum europaeum* und *Spiraea*-Arten. Auch manche krautartigen Gewächse, wie z. B. *Campanula rapunculoides* und *C. trachelium* (WIESNER 1880, S. 38, 46), *Gentiana asclepiadea* (GOEBEL, 1880) und vor allem die Hypericaceen (*Hypericum calycinum*, *H. moserianum*, *Androsaeum officinale* u. a., vgl. SIERP 1915) weisen bei schräg stehenden, einseitig beleuchteten Trieben (z. B. am Waldesrand) Internodientorsionen auf.

Soweit die Drehungen aller dieser Pflanzen bereits an senkrecht stehenden, aber einseitig beleuchteten Sprossen (wie z. B. nach GOEBEL 1880 auch bei *Urtica dioica*) durchgeführt werden, kommen natürlich reine Phototorsionen in Betracht (SCHWENDENER-KRABBE 1892/1898, S. 320). Ebenso sind die Drehungen der Hypericaceen ausschließlich durch das Licht induziert, wie SIERP durch Klinostatenversuche bei einseitiger Beleuchtung nachwies.

Im übrigen handelt es sich aber dabei weniger um reine Phototorsionen als vielmehr um solche, bei denen die Schwerkraft etwas mitbeteiligt ist, wenngleich das nicht in dem Maße der Fall ist, wie etwa bei den photoinduzierten Geotorsionen der *Papaver*-Knospentiele. So beobachtete SIERP (1915, S. 385 ff.) bei Beleuchtung von *Philadelphus*-Zweigen von unten, daß jede Internodientorsion ausblieb, obwohl die sich entfaltenden Blätter so angeordnet waren, daß nur ihre Unterseite Licht empfing — was ja, wie schon erwähnt wurde, zur Ausführung der Torsionen unbedingt nötig ist. Bei den Hypericaceen fand dann aber wohl eine Drehung statt. Die *Hypericum*-Arten drehen auch, wenn das obere Blatt entfernt worden war, und nur das untere beleuchtet wurde, während bei *Philadelphus* dann, wie wir auf S. 457 sahen, die Torsion ausblieb. Alle diese Versuche SIERPS (l. c.) weisen darauf hin, daß die Schwerkraft entgegen seiner eigenen Ansicht doch nicht ganz ohne Einwirkung ist. Indessen sind gerade in dieser Beziehung noch weitere Klinostatenversuche nötig, um Klarheit zu verschaffen.

RAWITSCHER (1932, S. 221 ff.) hält es an Hand von älteren Versuchen FRANKS (1870), die allerdings von SIERP nicht bestätigt werden konnten, auch für möglich, daß die Entfaltungsdrehung selbst im Dunkeln ausschließlich unter dem Einfluß der Schwerkraft vor sich gehen kann. Ganz von der Hand zu weisen ist diese Annahme nicht, doch ändert das nichts an der Tatsache, daß im allgemeinen bei den eben betrachteten Erscheinungen das Licht der Hauptfaktor für die Induktion der Torsionen und der damit verbundenen Dorsiventralität ist, während der Schwerkraft dabei nur eine mehr allgemein fördernde Wirkung zukommt.

3. Lichtlage der Laubblätter.

Die Art, wie sich der Plagiophototropismus der Blätter auswirkt, ist nun überaus mannigfaltig und bei den einzelnen Pflanzenarten sehr verschieden. Ganz allgemein hat man zwei Typen von Lichtlagen, die sogenannte variable Lichtlage und die fixe Lichtlage. Letztere ist bei weitem der am häufigsten vorkommende Typus. Bereits WIESNER (1880, S. 39ff.) unterscheidet beide Arten von Einstellungen.

Bei der variablen Lichtlage ändert sich die Stellung der Blätter zum direkten Sonnenlicht jeweils mit dem Wandern der Sonne über den Himmel: die Blätter sind in ständiger Bewegung begriffen. Wohl alle Blätter, welche eine variable Lichtlage einnehmen, besitzen zur Ausführung der Bewegungen besondere Gelenke, führen also in der Hauptsache Turgorbewegungen aus.

Bei der fixen Lichtlage nehmen die Blätter von einem gewissen Altersstadium an eine unveränderliche Lage zu dem allgemein herrschenden diffusen Licht ein.

Da diese Lage stets durch Wachstum zustande kommt, so muß sie noch vor Beendigung des Blattwachstums erreicht werden. Im jugendlichen Stadium ist die Einstellung des Blattes mehr oder weniger variabel, es kann dann noch einigermaßen der wechselnden Richtung der Sonnenstrahlen folgen, sei es, daß es sich immer senkrecht darauf einstellt, sei es, daß wegen der starken Intensität direkten Sonnenlichtes immer ein bestimmter Winkel zur Richtung der Sonnenstrahlen eingenommen wird. Später, mit dem Nachlassen des Wachstums werden diese Bewegungen träger, und das Blatt „pendelt“ dann mit immer geringer werdenden Ausschlägen in die „fixe Lichtlage“ hinein.

Indessen sind alte, ausgewachsene Blätter nicht immer bewegungslos (wobei von den Blättern mit Turgorgelenken abgesehen sei). Einige Blattarten, zumal die, welche am Stiel gelenkartige Anschwellungen besitzen, verhalten sich nämlich ähnlich wie die S. 387 erwähnten Grasknoten und können auf eine Änderung ihrer Lage hin mit Hilfe dieser Anschwellungen noch geotropisch oder phototropisch reagieren, selbst wenn das Blatt seit Wochen oder Monaten ausgewachsen zu sein scheint (MÖBIUS 1899, S. 40; PREUSS 1885). So war nach PREUSS noch ein 8 Monate altes Blatt von *Codiaeum Wendlandi* tropistisch reaktionsfähig.

Bereits dem bis jetzt über die fixe Lichtlage Gesagten läßt sich entnehmen, daß die Winkel, welche die Blattlamina in der fixen Einstellung mit der durchschnittlichen Strahlenrichtung des direkten oder diffusen Lichtes bildet, je nach der Pflanzenart sehr verschieden sein können.

So gibt es auch gewisse Übergänge zwischen variabler und fixer Lichtlage. Z. B. ist nach MÖLLER (1929, S. 81) die Spreite von *Coleus hybridus*, eines Blattpus, bei dem die Stielbewegung durch die Lamina dirigiert wird (vgl. S. 449), bei mäßiger Beleuchtung transversal-phototropisch, bei stärkerem Licht aber mehr positiv-phototropisch, so daß der Lichtwinkel dann bis zu etwa 20° herabgehen kann. Ähnliches gibt LUNDEGÅRDH (1916, S. 459)

für die Blätter von *Acer platanoides* an. Diese sind in diffusem Licht ausgesprochen transversal-phototropisch oder panphotometrisch (siehe weiter unten), in direktem Sonnenlicht aber mehr negativ-phototropisch, indem sie ihre Blattspreiten senken. Der Lichtwinkel steigt dann also über 90° an, und zwar kann der auf die Vertikale bezogene Neigungswinkel bis mehr als 220° betragen. Fast ebenso wie die *Acer*-Blätter verhalten sich auch die submersen Jugendblätter von *Aponogeton ulvaceus* (CZAJA 1930). Das durch dorsalkonvexe Krümmung der Blattstiele bewirkte Senken der Spreiten tritt hier schon bei mäßiger Erhöhung der Lichtstärke ein; bei Sonnenlicht beobachtet man starke Überkrümmung, so daß die Blattunterseite schließlich nach oben gekehrt wird.

Kennzeichnend für die Bewegungen der eben genannten Blätter ist der Umstand, daß es sich um Wachstumsbewegungen handelt, die mehr Zeit zu ihrer Ausführung nötig haben als die eigentlichen Gelenkbewegungen bei den Blättern mit variabler Lichtlage.

Wir wollen nun die verschiedenen Typen der fixen Lichtlage besprechen, und zwar an der Hand der Ausführungen WIESNERS (1911) über diesen Gegenstand. WIESNER unterscheidet zwei Hauptgruppen von fixer Lichtlage:

a) aphotometrische Blätter. Die Blattlage hat keine Beziehungen zur Richtung des wirksamen Lichtes.

β) Photometrische Blätter. Die Blattlage steht in einer festen Beziehung zur Einfallsrichtung jenes Lichtes, welches zu physiologischer Wirkung (Assimilation, Phototropismus, Entwicklung, normaler Lebenszustand) gelangt.

Zwischen beide Hauptgruppen schiebt WIESNER (1911, S. 123, 159) noch die sogenannten oligophotometrischen Blätter ein, das sind Blätter, die nur schwach photometrisch auf das Licht reagieren.

Die photometrischen Blätter lassen sich wiederum in zwei Untergruppen einteilen:

1. euphotometrische Blätter. Das euphotometrische Blatt ist genau senkrecht, d. h. transversal-phototropisch auf das stärkste diffuse Licht eingestellt.

2. Panphotometrische Blätter. Das panphotometrische Blatt ist so auf das wirksame Licht eingestellt, daß es einen möglichst großen Teil des diffusen Lichtes bekommt, gleichzeitig aber vom direkten Sonnenlicht möglichst wenig getroffen wird.

a) **Aphotometrische Blätter.** Eigentlich brauchten die aphotometrischen Blätter hier gar nicht erwähnt werden, da sie ja keinen Phototropismus aufweisen. Wir besprechen sie nur der Vollständigkeit halber. Ihre Lichtlage kommt teils nur durch innere Symmetrieverhältnisse, so bei *Araucaria* und *Pinus* (S. 448), *Dracophyllum*, *Erica*, *Sedum acre*, *Viscum* u. a., teils aber unter dem Einfluß von Epinastie und negativem Geotropismus zustande, so bei *Fagus sylvatica*¹ (LUNDEGÅRDH 1916),

¹ Die Blätter sind nach LUNDEGÅRDH nicht merkbar phototropisch.

Echeveria glauca und jüngeren Blättern von *Goldfussia glomerata*¹ (WIESNER 1911, S. 160).

Diese durch Epinastie und negativen Geotropismus bewirkte „Lichtlage“ von aphotometrischen Blättern hat WIESNER (1907, S. 127) auch wohl als pseudophotometrische bezeichnet, weil derartige Blätter oftmals den Anschein erwecken, als ob sie wohl photometrisch reagieren. Solche pseudophotometrische Blätter, zu denen man also auch *Echeveria* usw. rechnen kann, findet man z. B. oft im Waldesschatten, wo sie ihre Spreiten in horizontaler Stellung dem vom Zenith kommenden diffusen Licht exponieren und dabei tatsächlich die günstigste Lichtlage einnehmen.

Andere aphotometrische Blätter, die der Erwähnung wert sind, gibt es vor allem bei den Insektivoren (DARWIN 1881, S. 384), ferner sind nach GOEBEL (1928, S. 369) manche äquifacial² gebaute Blätter der australischen Flora, z. B. *Hakea gibbosa*, *H. pectinata*, und auch viele unifaciale³ Blätter (z. B. die der epiphytischen Orchideen *Angraecum distichum*, *Leptotes bicolor*, *Vanda teres* u. a.) aphotometrisch. Bei anderen äquifacialen Blättern, so den mit der Kante dem Licht zugewandten Phyllodien bzw. Blättern vieler Acacien- und Myrtaceenarten ist es ebenfalls wahrscheinlich (vgl. aber S. 464), daß aphotometrische Blätter vorliegen, deren rechtwinklige Anordnung an den tragenden Zweigen nur auf inneren Symmetriegründen beruht.

Die Unfähigkeit der genannten äqui- und unifacialen Blätter, ihre Lichtstellung zu verändern, wird mehr oder weniger durch den anatomischen Bau, der eine Ausnutzung des von allen Seiten kommenden Lichtes verbürgt, kompensiert. Ähnlich liegen die Verhältnisse auch bei *Pinus*. Ob dabei immer anatomische Lichtschutzeinrichtungen — viele derartige Blätter haben einen sehr hohen absoluten Lichtgenuß (S. 466) — eine zu starke Wirkung des Sonnenlichtes auf die Chlorophyllkörner ausschließen, wird zwar in der Literatur oftmals angegeben, ist aber experimentell bisher noch nicht exakt erwiesen worden.

An schwächeres Licht angepaßte aphotometrische Blätter besitzen dagegen gewöhnlich keine anatomischen Besonderheiten.

β) **Photometrische Blätter.** Den Übergang von den aphotometrischen Blättern bilden die oligophotometrischen Blätter, zu denen man z. B. verschiedene, mehr oder weniger aufrecht stehende Monokotylenblätter rechnen kann. So sind nach LINSBAUER (1904) die schwertförmigen Blätter von *Gladiolus*, *Hyacinthus candicans*, *H. orientalis* und *Iris pallida*, sowie die unifacialen Blätter im Lichte getriebener Zwiebeln von *Allium Cepa*⁴ und *A. Porrum* wenig oder überhaupt nicht photo-

¹ Ältere Blätter von *Goldfussia* sind dagegen ephotometrisch.

² Äquifaciale (= bilaterale) Blätter besitzen anatomisch gleich gebaute Ober- und Unterseiten.

³ Unifaciale Blätter besitzen eine stark entwickelte Unterseite, während die Oberseite zurückbleibt. Bekannte Beispiele dafür sind *Allium Schoenoprasum* und *Iris*.

⁴ *Allium Schoenoprasum*, sowie auch andere *Allium*-Arten mit scheinbar radiärer Blattstruktur (GOEBEL 1928, S. 369) reagieren stark positiv-phototropisch und sind panphotometrisch.

metrisch. LINSBAUER spricht zwar bei *Iris* und *Allium* direkt von aphotometrischen Blättern, doch dürfte nach den Untersuchungen ERMANS (S. 464) über *Iris* als Kompaßpflanze gerade dieser Gattung ein wenn auch nur sehr schwacher Phototropismus nicht völlig abzusprechen sein.

Euphotometrische und panphotometrische Blätter.

Was zunächst die euphotometrischen Blätter betrifft, so ist darüber nicht viel zu sagen, sie stellen eben den eigentlichen Normaltypus des rein transversal-phototropischen Laubblattes mit straffer, eben ausgebreiteter, bifacial und dorsiventral gebäuter Blattspreite dar. Soweit zu dieser Gruppe Blätter mit variabler Lichtlage gehören, werden sie auf S. 464 besprochen werden.

Dagegen erfordern die panphotometrischen Blätter eine ausführlichere Behandlung. Wie wir auf S. 460 definierten, stellen sich diese so ein, daß sie möglichst viel diffuses Licht auffangen, aber doch einen Teil des stärksten Sonnenlichtes abwehren. Dabei kann die Lichtlage des panphotometrischen Blattes ziemlich verschieden ausgebildet sein. WIESNER (1911, S. 133ff.) unterscheidet folgende drei Haupttypen:

1. Aufgerichtete panphotometrische Blätter, z. B. bei *Calycanthus floridus*, *Laurocerasus*, *Mespilus japonica* und verschiedenen Kompaßpflanzen (S. 463). Diese haben in der Sonne aufgerichtete Blätter. Auch *Allium Schoenoprasum* gehört zu diesem Typus¹.

2. Abwärts gerichtete panphotometrische Blätter. Diese findet man nur selten, z. B. bei der tropischen Rubiacee *Pavetta pulcherrima T. et B.*

Zum Teil ist die panphotometrische Tendenz des Blattes weniger durch seine allgemeine räumliche Lage, als vielmehr durch seine räumliche Form charakterisiert. So unterscheidet WIESNER dann noch als dritten Typus:

3. Die panphotometrische Hohlform, wie sie z. B. bei *Syringa vulgaris* und *Viburnum Lantana* auftritt. Beim *Syringa*-Blatt heben sich die beiden Blatthälften derart, daß sie einen Winkel bilden, wobei die Hälften flach bleiben. Beim *Viburnum*-Blatt dagegen wölbt sich der Rand in mehr oder weniger großer Breite empor, wobei das innere Blatteil eben bleibt.

In der Regel ist das panphotometrische Hohlblatt, wie auch die genannten zwei Beispiele konkav. Seltener kommt es vor, daß es nach oben konvex ist, wofür WIESNER (l. c. S. 140) *Lycium barbatum* als Beispiel anführt.

Zu den panphotometrischen Hohlblättern kann man wohl auch die bei *Aponogeton ulvaceus* auftretenden Dreh- oder Schraubenblätter rechnen (CZAJA 1930). Es handelt sich um die ursprünglich flachen, äquifacialen Blattspreiten der Folgeblätter, die bei stärkerem Licht irreversible Torsionen um ihre Längsachse (Nerv) vollziehen.

Übrigens gibt es auch Kombinationen von zwei Blatttypen, so sind die Blätter von *Evonymus japonicus*, besonders im Sonnenlicht, nicht nur panphotometrisch stark aufgerichtet, sondern weisen außerdem noch die konkave Hohlform auf.

¹ Siehe Anmerkung 4, S. 461.

Schließlich seien noch die Blätter einiger Monokotylen, speziell der Amaryllidaceae (*Agapanthus*, *Amaryllis*, *Clivia*, *Himantophyllum* u. a.) erwähnt, die man nach LINSBAUER (1904, S. 80) auch als panphotometrisch ansehen muß, ohne daß sich indessen ihre Lichtlage irgendwie einem der drei Haupttypen von panphotometrischen Blättern einordnen läßt. Die langen, schwertförmigen Blätter der genannten Arten sind bekanntlich in ihrer Medianebene bogenförmig gekrümmt, sodaß ein Teil der Lamina im Genuß des Zenithlichtes steht, während der übrige Blatteil eine sehr günstige Stellung zum Vorderlicht einnimmt. Soweit sich dabei die ursprünglich zweizeilig angeordneten Blätter gegenseitig beschatten, werden sie meist durch Kantenphototropismus (S. 445) aus ihrer Insertionsebene seitlich vorgeschoben, sodaß schließlich die $\frac{1}{2}$ Stellung völlig undeutlich wird. Man geht wohl nicht fehl, wenn man diese photometrische Lage als einen Übergang von panphotometrischer zu euphotometrischer Blattstellung ansieht (vgl. dazu S. 451).

Kompaßpflanzen (vgl. WIESNER 1880, S. 59, 60).

Zu den ausgesprochen aufgerichteten panphotometrischen Blättern gehören auch die Blätter der Kompaßpflanzen. Meistens nimmt die Blattspreite bei ihnen durch Torsion des Blattgrundes eine senkrechte meridionale Süd-Nordrichtung ein. STAHL (1881) zeigte zuerst, daß diese eigentümliche Lage durch das Licht bedingt wird, und daß die Kompaßstellung nur von den im stärksten Sonnenlicht befindlichen Blättern eingenommen wird. In schwachem Licht oder Schatten sind sie durchaus euphotometrisch¹, in mittlerem, schwächeren Sonnenlicht, z. B. da, wo die Pflanzen nicht völlig frei stehen, aber panphotometrisch gemäß Typus 1 (S. 462), d. h. die Blätter sind einfach (ohne Drehung) aufgerichtet. In der eigentlichen Kompaßstellung kann man die Blätter mit WIESNER (1911) als den vollkommensten Typus des panphotometrischen Blattes ansehen. Vielfach werden sie übrigens dann anatomisch äquifacial ausgebildet (GOEBEL 1928, S. 368, 629).

SCHANDERL (1932) hat bewiesen, daß die N-S-Richtung der Kompaßblätter je nach dem Standort und dessen Strahlungsklima oftmals abgeändert wird, so daß auch Ost-West- und andere Orientierungen erfolgen können. Dabei ist der richtende Faktor nicht nur das direkte Sonnenlicht, sondern auch die von dem Boden des Standorts je nach dessen Beschaffenheit reflektierte Sonnenstrahlung bzw. die von ihm selbst emittierte langwellige Wärmestrahlung (vgl. NUERNBERGK 1933, S. 913). Durch solche besonderen lokalen Strahlungsverhältnisse lassen sich nach SCHANDERL auch die Beobachtungen KARSTENS (1918), daß sich die flachen Glieder der Opuntien bei uns in die N-S-Richtung stellen, erklären. GOEBEL (1928, S. 615) und auch KARSTEN selber konnten im Freien (Zentralamerika) oder unter anderen Standorts-

¹ Steht z. B. *Lactuca scariola* in schwachem Waldesschatten, so stellen sich nach WIESNER (1911, S. 141) die Blätter euphotometrisch horizontal, sofern das stärkste diffuse Licht vom Zenith einfällt.

bedingungen keine bestimmte Orientierung der Opuntiglieder wahrnehmen.

Am bekanntesten sind als Kompaßpflanzen verschiedene Vertreter der Compositen-Gattung *Lactuca*, z. B. *L. scariola*, *L. perennis*, *L. virosa* und ferner *Silphium laciniatum* (vgl. STAHL 1881; OLTMANN 1892, S. 248; BAY 1894). Andere Gewächse, deren Blätter zum mindesten die Tendenz besitzen, sich in die Meridionallage einzustellen, findet man nach STAHL (l. c.) bei den Compositen *Aplopappus rubiginosus*, *Chondrilla juncea* und *Lactuca saligna*, nach WIESNER (1911, S. 143) bei dem Farn *Botrychium Lunaria*, bei *Genista sagittalis* und *Taraxacum officinale*, nach SCHANDERL (l. c.) bei *Sagittaria sagittifolia*. Ebenso scheinen sich auch die Blätter älterer Pflanzen von *Eucalyptus*-Arten (vgl. GOEBEL 1928, S. 369), die Phyllocladien mancher *Acacia*- und bei bestimmten Beleuchtungsverhältnissen selbst die Phyllocladien von *Ruscus*-Arten analog den Blättern der typischen Kompaßpflanzen zum Licht zu orientieren.

Schließlich sei noch erwähnt, daß ERMAN (1926) auf statistischem Weg bei den meisten Blättern einer Sonnenform von *Iris pseudacorus* eine Nord-Südstellung hat feststellen können. Dasselbe beobachtete SCHANDERL (1932) bei *Iris germanica*, die an Südhängen wuchs. Im übrigen scheint aber der Phototropismus bei dieser Monokotylenart weniger ausgeprägt zu sein (vgl. S. 462). So gibt ERMAN selbst an, daß man bei Schattenformen von *Iris pseudacorus* neben der Nord-Südlage öfters auch andere Lagen antrifft.

Den eigentlichen Mechanismus der Blatteinstellung bei den Kompaßpflanzen wollen wir im Anschluß an die Untersuchungen DOLKS (1931) und SCHANDERLS (l. c.; daselbst weitere Literatur über Kompaßpflanzen) erst im II. Teil unserer Arbeit behandeln.

Blätter mit variabler Lichtlage. Tagesschlaf (Paraheliotropismus).

Eine Mittelstellung zwischen den euphotometrischen und panphotometrischen Blättern nehmen schließlich noch die Blätter mit variabler Lichtlage ein. Man trifft sie in der Hauptsache bei den Leguminosen an, womit indessen nicht gesagt sein soll, daß alle Arten dieser Gruppe eine variable Lichtlage haben: bei *Genista* z. B. wird man sie vergeblich suchen.

In der Regel sind Blätter mit variabler Lichtlage bei diffusem Licht euphotometrisch, in starkem direkten Sonnenlicht aber panphotometrisch. Es gibt nur wenige Blätter dieser Kategorie, die stets euphotometrisch (ob auch in den Tropen?) sind, wie das z. B. VÖCHTING (1888) von den Malvaceen (*Malva neglecta*, *M. verticillata* und *Hibiscus Trionum*) angibt. Diese Blätter sind im übrigen in so hohem Maße euphotometrisch, daß sie genau dem Lauf der Sonne folgen, und die Blattspreiten morgens nach Osten, mittags nach Süden, abends nach Westen gerichtet sind. Dieselben Erscheinungen beobachtet man nach GOEBEL (1924, S. 550) bei verschiedenen

Leguminosen, so z. B. *Centrosema*, *Herminiera*, *Neptunia*, außerdem auch bei unserer falschen Akazie (*Robinia Pseudacacia*).

Der panphotometrische Charakter der Blätter mit variabler Lichtlage kommt dadurch zum Ausdruck, daß sie bei starker Sonnenbeleuchtung durch Zusammenfallen oder Senkrechtstellen (Abb. 38) der Blätter bzw. Fiederblättchen sog. paraheliotropische Bewegungen ausführen und dadurch die Spreiten parallel zur Richtung des intensivsten Lichtes anzuordnen suchen. Sehr bekannt ist diese Reaktion unter dem



Abb. 38. *Amicia zygomis*. Links (a) Tagesstellung in diffusem Licht; rechts (b) „Tagesschlaf“ bzw. Paraheliotropismus in direktem Sonnenlicht, das von links oben einfällt.

Namen „Tagesschlaf“¹. Schon DARWIN (1881, S. 380, Fig. 180) führt dafür viele Beispiele an, besonders aber verweisen wir auf die ausführliche Liste aller Pflanzen mit Tagesschlafbewegungen, die NUERNBERGK

¹ Die Bezeichnung „Profilstellung“ wird vielfach (JOST 1923, S. 308) synonym mit Tagesschlaf gebraucht. Wir ziehen es vor, jenen Terminus in unserer Arbeit nur für die senkrechte Blattlage, wie sie z. B. bei Kompaßpflanzen vorkommt (S. 463), zu benutzen.

MEYLAN (1926, S. 168 ff., 273 ff.) braucht die Begriffe Paraheliotropismus und Tagesschlaf nicht synonym, sondern bezeichnet mit Paraheliotropismus Bewegungen, die mehr den Charakter eines Tropismus aufweisen, mit Tagesschlaf aber Reaktionen von mehr nartistischem Gepräge. Im II. Teil werden wir hierauf näher eingehen.

(1925, S. 11) aufgestellt hat. Wir nennen hier nur einige typische Vertreter: *Robinia Pseudacacia* (MEYLAN 1926), wohl das beste Beispiel, *Amicia zygozeris* (Abb. 38), *Amorpha fruticosa* (ebenfalls zwei gute Beispiele), *Averrhoa bilimbi*, *Canavalia ensiformis*, *Coronilla emeroides*, *Desmodium triquetrum* (GOEBEL 1924, S. 555), *Marsilia quadrifolia*, *Mimosa invisa* (GOEBEL l. c., S. 475), *Phaseolus*, *Trifolium* und *Wistaria sinensis*. Auf die Physiologie und die Bedingungen für das Auftreten paraheliotropischer Bewegungen werden wir erst in Teil II unserer Monographie genauer eingehen.

γ) Verbreitung der verschiedenen Lichtlagen und Lichtgenuß.

Die im vorhergehenden näher beschriebenen verschiedenen Lichtlagen und der dabei vorhandene „Lichtgenuß“ der Pflanzen spielen ökologisch eine große Rolle, wie WIESNER (1907) ausführlich dargelegt hat. So kann z. B. unterhalb eines bestimmten Lichtgenusses¹, des sog. Minimum des Lichtgenusses, dessen Größe natürlich bei den einzelnen Pflanzenarten variiert, keine normale Blattentwicklung mehr stattfinden: es tritt Etiolement auf. Für das Entstehen der photometrischen Bewegungen hat dieses Minimum des Lichtgenusses keinerlei Bedeutung; stark photometrische Blätter, wie etwa die der Saxifragacee *Tolmiea Menziesii* stellen sich auch bei noch geringerer Beleuchtung genau photometrisch ein (WIESNER 1912, S. 321).

Die engen Beziehungen, die zwischen Lichtgenuß und Lichtlage der Blätter bestehen, kommen in der geographischen Verbreitung der verschiedenen Blatttypen charakteristisch zum Ausdruck. Betrachten wir zunächst die aphotometrischen Blätter, so findet man diese vorzugsweise bei solchen Pflanzen, die auf einen hohen, relativen Lichtgenuß angewiesen sind (WIESNER 1911, S. 121). Der absolute Lichtgenuß braucht aber damit noch lange nicht hoch zu sein, vielmehr sind viele Blätter trotz geringen absoluten Lichtgenusses doch aphotometrisch ausgebildet, wie z. B. bei hocharktischen Gewächsen. In den hocharktischen Gebieten ist überhaupt das aphotometrische Blatt die Regel.

Einen sehr charakteristischen Vertreter des aphotometrischen Typus stellt in den gemäßigten und auch kälter temperierten Ländern die Gattung *Pinus*. In wärmeren Gegenden, wo auch schon der absolute Lichtgenuß ziemlich hoch ist, ist *Araucaria imbricata* ein gutes Beispiel.

Dagegen sind Blätter, die den höchsten absoluten und relativen Lichtgenuß haben, oftmals nicht mehr aphotometrisch, sondern durchaus photometrisch, so z. B. bei den sog. Schattenbäumen der tropischen

¹ Der absolute Lichtgenuß gibt die Lichtstärke des Gesamtlichtes an, und wird für eine bestimmte Gegend immer = 1 gesetzt.

Der relative Lichtgenuß wird in Bruchteilen des absoluten Lichtgenusses ausgedrückt und gibt an, welcher Teil des jeweiligen Gesamtlichtes auf eine Pflanze fällt.

Kulturen, wie *Albizzia moluccana*, *Pithecolobium Saman* u. a. Diese Leguminosen führen bei starkem Licht paraheliotropische Bewegungen aus (S. 465), sind also dann panphotometrisch. Die stets aphotometrischen Blätter von der australischen Flora, die einen besonderen Blattbau besitzen, haben wir schon auf S. 461 erwähnt.

Alle eben genannten Pflanzen haben einen hohen relativen Lichtgenuß, während sich der absolute Lichtgenuß je nach dem Klima zwischen sehr niedrigen Werten und dem Maximum bewegt. Es gibt aber natürlich auch Ausnahmen von der WIESNERSchen Regel, z. B. ist die Schattenpflanze *Aspidistra elatior* eine solche. Diese lebt nicht nur unter einem sehr geringen absoluten, sondern auch relativen Lichtgenuß (vgl. GEIGER, 1927, S. 639) und besitzt trotzdem aphotometrische Blätter (WIESNER 1911, S. 127)¹.

Im übrigen gehören die Schattengewächse zum größten Teil zu den Pflanzen, die euphotometrische Blätter haben. Diese letzteren besitzen ja von allen Blatttypen die höchste Lichtökonomie, und man findet sie daher überall dort, wo weder der relative noch der absolute Lichtgenuß zu hoch sind. Steigt der absolute Lichtgenuß etwa infolge örtlicher Umstände zu sehr an, so findet man oftmals auch bei Schattenpflanzen Blätter, die nicht mehr euphotometrisch sondern nunmehr panphotometrisch gestellt sind. Das ist z. B. der Fall bei starkem Sonnenlicht ausgesetzten Zweigen von *Calycanthus floridus*, *Mespilus japonica* und *Prunus Laurocerasus* (WIESNER l. c. S. 133). Im Schatten befindliche Blätter dieser Arten sind aber immer euphotometrisch. Ein anderes Beispiel für die Abhängigkeit des Auftretens der euphotometrischen und panphotometrischen Blätter von dem jeweiligen Lichtgenuß zeigen die Pflanzen mit variabler Lichtlage: ein *Robinia*-Blatt ist z. B. im diffusen Licht euphotometrisch, im Sonnenlicht aber panphotometrisch.

Zu den Pflanzen, die auch bei maximalen Lichtgenuß fast stets euphotometrische Blätter aufweisen, gehört *Castanea vesca*; man findet dort höchstens in stärkster Beleuchtung eine geringe Tendenz zur Ausbildung der panphotometrischen Hohlform (S. 462). Ähnlich verhält sich das Blatt von *Ficus carica*. Das Umgekehrte beobachtet man dagegen bei *Olea europaea*, dessen Blätter immer panphotometrisch sind und erst in der Nähe des Minimums des Lichtgenusses (bei $\frac{1}{11}$ — $\frac{1}{12}$ des normalen Lichtgenusses) beginnen, eine euphotometrische Lage anzunehmen (WIESNER, l. c.).

Unsere eben angeführten Beispiele (zahlreiche weitere bei WIESNER, 1911) mögen genügen, um die vielfachen Übergänge zwischen euphotometrischer und panphotometrischer Blattlage deutlich zu machen. Was nun die geographische Verbreitung der beiden photometrischen Blatt-

¹ Völlig aphotometrisch ist allerdings *Aspidistra* nicht, denn WIESNER bemerkt ausdrücklich, daß der Blattstiel selbst auch in sehr schwachem Licht positiv-phototropisch ist.

typen betrifft, so ist es nach dem eben Gesagten auch wohl ganz verständlich, wenn man die panphotometrischen Blätter in vollendetster Ausbildung und am häufigsten in der Lichtfülle der Tropen antrifft, während die euphotometrischen Blätter als der verbreitetste Blatttypus in den mittleren Breiten bei geringen bis mittleren Seehöhen gelten können. Nach den arktischen und antarktischen Gebieten zu nimmt die Häufigkeit des Vorkommens der panphotometrischen Blätter und die Schärfe ihrer Ausbildung bedeutend ab, dgl. kommen auch die euphotometrischen Blätter in hocharktischen Gegenden nur unter dort selten eintretenden günstigeren Beleuchtungsverhältnissen zur Entwicklung.

Weiter auf die mit allen diesen Fragen verbundenen ökologischen Gesichtspunkte, (wozu auch Assimilation, Transpiration und andere Blattfunktionen in Abhängigkeit von der jeweiligen Lichtlage gehören), einzugehen, würde hier zu weit führen, da diese Probleme mit der physiologischen Untersuchung des Phototropismus doch nur in lockerem Zusammenhang stehen. Wer sich dafür interessiert, lese die Bücher von WIESNER (1907) oder LUNDEGÅRDH (1930; daselbst Angabe weiterer einschlägiger Literatur) nach.

e) Plagiotrope Sprosse und Zweige.

Bei verschiedenen Pflanzen, besonders Holzgewächsen treten plagiotrope Zweige auf, die in mancher Beziehung ein ähnliches Verhalten wie die auf S. 404 besprochenen Sprosse kriechender Pflanzen (*Hedera*, *Cucurbita* usw.) besitzen. Das Übereinstimmende besteht vor allem darin, daß die Dorsiventralität oftmals photo- oder geinduziert ist, so bei den der Anlage nach radiären Seitenzweigen von *Abies*, *Acer*, *Cornus mas* u. a. Unveränderlich bzw. korrelativ bedingt ist sie z. B. nach FRANK (1870) bei *Carpinus*, *Pinus* und *Tilia*, nach MERJANIAN (1931, S. 479) bei *Vitis*.

Von Bedeutung für die Ausbildung der Dorsiventralität scheint oftmals die Lichtintensität zu sein. So gibt GOEBEL (1880, S. 840) von *Goldfussia* (*Strobilanthes glomerata*) an, daß die Sprosse im Dunkeln negativ geotropisch gerade aufwärts wachsen. Bei schwacher Beleuchtung reagieren sie positiv phototropisch, bei stärkerer, normaler aber mehr transversalphototropisch. Das Verhalten erinnert also sehr an das der Marchantien, wo der Grad der Dorsiventralität auch nur durch die Stärke des Lichtes bestimmt wird.

Eine ähnliche, durch das Licht beeinflusste Plagiotropie erwähnt RAWITSCHER (1930, 1932) von den geinduziert dorsiventralen, flachen Assimilationsprozessen von *Asparagus plumosus* und den inhärent dorsiventralen Seitensprossen von *Tradescantia* (l. c., S. 142. TURESSON (1919) fand sie bei verschiedenen Strandpflanzen. Selbst bei Algen kann man eine durch Licht bedingte Plagiotropie beobachten, wie BERTHOLD (1882), S. 574, 605) z. B. für *Antithamnion cruciatum* (vgl. S. 471) beschreibt. Die Achsen dieser Meeressalge werden bei einseitiger Beleuchtung plagiotrop und kriechen auf dem Substrat, während sie bei allseitigem Licht orthotrop sind.

Umgekehrt wie die eben genannten Beispiele verhalten sich die Haupttriebe der Buche (*Fagus*). Diese sind im Schatten plagiotrop, im freien Licht aber orthotrop. Selbst recht alte, im Schatten befindliche Zweige, die vorher plagiotropisch wuchsen, können sich mehr oder weniger orthotrop aufrichten, wenn durch Wegnahme höher stehender, beschattender Äste die Lichtintensität verstärkt wird (ENGLER 1918, 1924). Im übrigen wird aber der Haupttrieb später immer plagiotropischer Nebentrieb, da sich *Fagus* ja sympodial verzweigt.

Der Unterschied in dem physiologischen Verhalten der plagiotropen Zweige gegenüber *Hedera* usw. liegt in dem Vorhandensein von Epinastie und dem Fehlen des Wechselphototropismus; wie wir eben sahen, sind sie entweder transversal-, oder positiv-, aber nie negativ-phototropisch. Die Stärke des Phototropismus variiert beträchtlich, so sind die Triebe von *Atropa belladonna*, *Goldfussia anisophylla*, *Pellionia*, *Pilea* und *Selaginella* nach CZAPEK (1898a, S. 265) und WIESNER (1902; 1902a) erheblich phototropisch, während bei anderen Pflanzen mehr der Geotropismus von Bedeutung ist. Überhaupt spielt letzterer bei der Orientierung der Zweige im allgemeinen eine wichtigere Rolle als das Licht (PFEFFER 1904, S. 683).

Was nun die Epinastie betrifft, die für das Zustandekommen der plagiotropen Lage von großer Wichtigkeit ist, so klingt diese, soweit sie geinduziert ist, meistens nach längerem, mehrtägigen Klinostatieren an der horizontalen Klinostatenachse ab, z. B. bei *Fraxinus*, *Philadelphus coronarius*, *Prunus*, *Ulmus* (BARANETZKI 1901), *Coleus*, *Fuchsia* (LUNDEGÅRDH 1918), und *Urtica* (RAWITSCHER 1932, S. 142). Die Zweige werden also wieder nach und nach radiär. Um sie erneut dorsiventral werden zu lassen, ist ziemlich lange Einwirkung des Geotropismus erforderlich, die z. B. dadurch zustande kommen kann, daß sie sich positiv phototropisch seitlich einfallendem Licht zukrümmen.

Dagegen wird bei *Fagus* und *Tilia* nach LUNDEGÅRDH (1918, S. 63ff.) die Epinastie durch Klinostatieren nicht beseitigt, sondern ist, ebenso wie bei *Tradescantia*, inhärent.

Äußerlich¹ macht sich der dorsiventrale Bau neben der mehr oder weniger plagiotropen räumlichen Lage vor allem durch die gegenüber orthotropen Sprossen geänderte Blattstellung (s. S. 457) und häufig auch durch die Erscheinung der Anisophyllie bemerkbar, d. h. die Blattgröße der topographisch oberen Blätter ist kleiner als die der unteren. Charakteristische Beispiele für Anisophyllie findet man z. B. bei *Goldfussia glomerata* und *G. anisophylla* (GOEBEL 1880, S. 840) und *Acer platanoides* (LUNDEGÅRDH 1916, S. 567).

Ob diese Anisophyllie photo- oder geinduziert ist, hängt natürlich davon ab, wie die Plagiotropie des Zweiges zustande gekommen ist. Angelegt wird sie sicherlich schon bei den meristematischen Teilungen in den Knospen, da eine völlige Umkehr von ihr, z. B. durch Umdrehen des Zweiges, erst nach Beginn einer neuen Wachstumsperiode sichtbar wird (vgl. GOEBEL 1928, S. 316ff. und 616ff., wo die Anisophyllie ausführlich besprochen wird).

¹ Eine anatomische dorsiventrale Struktur macht sich z. B. bei *Vitis* durch die Hypertrophie der Ventralseite kenntlich (MERJANIAN, l. c.).

III. Sonstige photische Erscheinungen, welche mit den Phototropismen in Beziehung gebracht werden können.

In diesem Abschnitt sei das Augenmerk noch ganz kurz auf einige Erscheinungen gelenkt, die man zwar nicht direkt als Phototropismen ansprechen kann, welche indessen gewisse Beziehungen damit aufweisen, indem letzten Endes die Lichtabsorption doch mehr oder weniger die Richtung einer Organentwicklung bzw. dessen Wachstum maßgebend beeinflußt.

a) Ausbildung der Polarität.

Bekannt ist die durch die Lichtabsorption beeinflusste Richtung der Polarität von Fucaceen-Eiern, z. B. *Fucus* (NIENBURG 1922), *Cystosira barbata* (KNAPP 1931, daselbst weitere Literaturangaben), von *Equisetum*-Sporen¹ (STAHL 1885; NIENBURG 1924; GOEBEL 1928, S. 216) und anderen embryonalen Zellen. Die Wand in den keimenden Eiern, Sporen usw. entsteht hier stets senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen, und die Rhizoidzelle entspringt immer der dunklen Seite.

Auf den Ort der Rhizoidanlage bei der Keimung der Farnsporen hat dagegen das Licht keinerlei Einfluß (GOEBEL 1928, S. 217).

Dann sei erinnert an die Ausbildung der *Marchantia*- und *Lunularia*-Rhizoiden. Trifft z. B. das Licht die Brutkörper dieser Marchantiaceen von unten, so wachsen nach HABERLANDT (1914) die Rhizoiden-Initialen auf der Oberseite aus².

Diese Seite wird also zur Ventralseite, die topographische Unterseite aber zur Dorsalseite. So bestimmt das Licht hier erstmalig die weiterhin inhärente Dorsiventralität des zukünftigen Thallus.

Schließlich gehört auch die Ausbildung der Dorsiventralität bei den *Caulerpa*-Kriechtrieben, der Polarität bei *Bryopsis* usw. hierhin. Diese Siphoneen entwickeln bekanntlich immer auf der beleuchteten Seite Blätter, auf der unbeleuchteten aber Rhizoiden (NOLL, 1888).

Bryopsis zeigt dabei ein ähnliches Verhalten wie die schon auf S. 441 besprochenen *Osmunda*-Prothallien. Macht man nämlich den bekannten Umkehrversuch NOLLS, indem man den Gipfel eines Pflänzchens in Sand steckt, so tritt, wenn starkes Wachstum vorhanden ist, keine Uminduktion der Polarität auf. Die Thallusspitze macht dann einfach eine negativ-geotropische Krümmung und wächst wieder senkrecht empor. Nur bei schwach wachsenden Pflanzen bzw. Kultur bei geringen Lichtintensitäten läßt sich die Bildung der Rhizoiden an der vormaligen Sproßspitze erzielen.

Näher auf diese Fragen einzugehen, wäre untunlich, zumal GOEBEL (1928, S. 584) eine umfassende Beschreibung von ihnen gegeben hat.

¹ Nach NIENBURG (l. c.) besteht die erste Lichtwirkung bei *Equisetum* in positiver Phototaxis der Chlorophyllkörner. Erst dann stellt sich die Kernspindel bei der ersten Teilung in die Richtung der Lichtabsorption ein.

² Das Licht scheint hier allein auf das wandständige Plasma zu wirken und so das Auswachsen zu verursachen. Kern- und sonstige Plasma-Verlagerungen spielen dabei keine Rolle (RAWITSCHER 1932, S. 231).

b) Phototropie.

Mit Phototropie bezeichnet man die Erscheinung, daß auf der Lichtseite einer Pflanze stärkeres (positive Ph.) bzw. schwächeres (negative Ph.) Wachstum als auf der Schattenseite auftritt, oder die Ausbildung seitlicher Organe gefördert wird. Die Phototropie entspricht also gewissermaßen einem phototropischen Dickenwachstum, zum Unterschied von dem normalen Phototropismus, der mit Längenwachstum verbunden ist.

Positive Phototropie beobachtete KNY (1884) bei dem scheibenförmigen Thallus der Alge *Coleochaete scutata*. Dieser wächst auf der Lichtseite stärker als auf der Schattenseite. Ein anderes Beispiel findet man nach GOEBEL (1928, S. 612) bei *Cereus Testudo* KARW., einer Standortsform des *C. pterogonus* LEM. Die auf der Lichtseite befindlichen Rippen dieses fünfkantigen, kriechenden Cactus entwickeln sich besonders stark. Der Winkel zwischen den zwei am stärksten beleuchteten Rippen, der eigentlich etwa 72° betragen sollte, flacht sich gleichzeitig so sehr ab, daß er beinahe 180° groß wird.

Negative Phototropie stellte MASSART (1902) an den kletternden Sprossen und den Luftwurzeln von *Ficus repens* fest. Diese weisen auf der Lichtseite eine starke Verminderung, auf der Schattenseite aber eine korrelative Steigerung des Dickenwachstums auf. Ähnlich verhält sich nach GOEBEL (l. c., S. 596) das Laubmoos *Thuidium*, wo auch die Lichtseite gegenüber der Schattenseite im Flächenwachstum zurückbleibt.

Die durch besondere Organausbildung charakterisierte Phototropie gibt es z. B. nach WIESNER (1907, S. 77) bei den geneigten Ästen des Bocksdorns (*Lycium barbatum*) und des *Ligustrum vulgare*. Die Ausbildung der Seitentriebe ist hier auf der Lichtseite gefördert. Dasselbe beobachtet man nach KLEBS (1896) bei der Grünalge *Stigeoclonium tenue* und nach v. SCHOENAU (1912) bei dem Laubmoos *Climacium dendroides*.

Die bei *Funaria* vorkommende Art von »lateraler« Phototropie ist bereits auf S. 441 erwähnt worden. Ganz ähnlich verhält sich nach BERTHOLD (1882) *Antithamnion cruciatum*, eine Feoridee, die bei einseitiger Beleuchtung ihre Kurztriebe ebenfalls nur auf beiden Flanken und nicht auf Licht- oder Schattenseite entwickelt (vgl. S. 469).

Bei Kletterpflanzen, z. B. *Hedera* (siehe S. 404) oder rankenden *Cereus*-Arten (GOEBEL 1928, S. 609) werden die Luftwurzeln nur auf der Schattenseite erzeugt. Die Lichtseite der rankenden Cereen trägt dagegen die Blüten. Auch sonstwie bilden sich Blüten vorzugsweise auf der stärker beleuchteten Seite aus, so nach WIESNER (1901, S. 804) bei den Infloreszenzen der Scrophulariacee *Rhinanthus alpinus*. Hier verkümmern die vierreihig angelegten Blüten auf der Schattenseite.

Schließlich seien noch die Kapseln der Sporogonien mancher Laubmoose erwähnt. So gibt GOEBEL (l. c., S. 599) von den dorsiventralen Kapseln von *Buxbaumia* an, daß sie ihre stark gewölbte Seite dem Licht zukehren.

Ob die eben flüchtig berührten phototropischen Erscheinungen (Näheres siehe bei GOEBEL 1928) zum Teil wirklich nur auf die infolge der Assimilation geschaffenen besseren Ernährungsverhältnisse der Lichtseite zurückgeführt werden müssen, wie verschiedene Autoren angeben, scheint uns noch keineswegs sicher zu sein. Vielfach werden bei der Phototropie formative Lichteinflüsse auf meristematisches Wachstum usw. wohl eine ebenso große Rolle spielen.

c) Änderung des geotropischen Verhaltens durch das Licht.

Im folgenden haben wir es durchweg mit Organen zu tun, die eine durch Licht sehr leicht veränderliche Dorsiventralität aufweisen, ähnlich wie wir sie schon bei dem Laubmoos *Fissidens* (S. 442 ff.) kennen gelernt haben.

1. Rhizome.

Anatomisch-morphologisch radiär sind die unterirdischen Ausläufer von *Adoxa moschatellina*, *Circaea lutetiana* und *Trientalis europaea*, welche im Dunkeln, also im Boden, eine mehr oder minder horizontale Lage annehmen, durch diffuse Beleuchtung aber eine Änderung ihres geotropischen Verhaltens erfahren. Diese hat zur Folge, daß sich die Rhizome senkrecht, bzw. bei *Circaea* unter einem Winkel von 45° (GOEBEL 1880) abwärts krümmen. Haben sie auf diese Weise wieder den Boden erreicht und sind in diesen eingedrungen, so tritt nach einiger Zeit (bei *Adoxa* z. B. bei 25° nach 36 Stunden) beim Neuzuwachs wieder die transversal-geotropische Wachstumsrichtung ein, vorausgesetzt natürlich, daß kein Licht bis zu den Organen gelangt (GOEBEL 1880; S. 790; STAHL 1884, S. 385; CZAPEK 1895, S. 1230; RIMBACH 1899, S. 201).

Man kann durch abwechselnden Lichtzutritt bzw. Verdunkelung diese Änderung des Geotropismus beliebig oft erreichen, jedoch darf das Licht nicht zu schwach sein. Trübe Tage im Winter wirken z. B. bei Ausläufern, die am Fenster kultiviert werden, genau so wie Dunkelheit¹.

Ähnliche Beobachtungen kann man bei den Nebenwurzeln von *Phaseolus*, *Vicia*, *Zea* u. a. machen, wie STAHL (1884) zuerst beobachtete. Auch hier wird der Winkel, in dem die Seitenwurzeln von den Hauptwurzeln ausstrahlen, durch Beleuchtung vermindert.

Während nun bei *Adoxa* nach den STAHLschen Feststellungen (l. c. S. 391) durch das Licht zugleich die Wachstumstätigkeit von zuvor verdunkelten Ausläufern wiedererweckt oder gefördert wird, finden wir bei den Nebenwurzeln gerade das Umgekehrte vor: hier retardiert das Licht das Längenwachstum in sehr bemerkenswerter Weise.

¹ RAWITSCHER (1932, S. 247) gibt an, daß bei Rhizomen, die aus der Erde heraustreten, nur kurze Belichtung von wenigen Stunden genügt, um wieder positiv geotrope Reaktionen zu verursachen. Der Übertritt vom positiven Geotropismus zum Plagiotropismus dauere dagegen tagelang. (Vielleicht beruhen diese verschiedenen Reaktionszeiten auf einer Verringerung des Wachstums im Dunkeln.)

Zu erwähnen sind schließlich noch die *Iris*-Rhizome, die eine durch Licht induzierte Dorsiventralität (GOEBEL 1923, S. 1482) besitzen, denn im Dunkeln oberflächlich gepflanzte Rhizome wachsen nicht etwa horizontal, sondern aufrecht (vgl. GOEBEL 1928, S. 27). Dasselbe beschreibt GOEBEL (1928, S. 613) von den Rhizomen von *Nuphar luteum*. Hinsichtlich der Erklärung der eben beschriebenen Erscheinungen verweisen wir auf das am Ende des folgenden Abschnittes auf S. 474 Gesagte.

2. Ausläufer und kriechende Sprosse.

Bei *Epilobium Hectorsi* (PRINSHEIM 1912, S. 171), *Erodium cicutarium* (VÖCHTING 1882), *Linaria cymbalaria* und *Lysimachia nummularia* (OLTMANNNS 1897), *Polygonum aviculare* (FRANK 1870; WIESNER 1878, S. 165), *Ranunculus repens* (ZIMMERMANN, 1924), *Rubus caesius*, *Stachys silvatica*, *Vinca major* u. a. ändert sich der normalerweise vorhandene transversale Plagiotropismus deren Ausläufer derart, daß im Dunkeln eine mehr oder weniger vertikale, am Licht aber eine schief aufsteigende, horizontale oder sogar eine abwärts geneigte Lage zustande kommt. An sehr sonnigen Standorten sind diese Pflanzen dem Boden angepreßt, zum Teil selbst dann, wenn sie sich dafür abwärts neigen müssen. An schattigen Plätzen (auch schon zwischen Gras) sind sie mehr oder weniger aufgerichtet (VÖCHTING, l. c.). Experimentell kann man durch Verdunkeln oder Beleuchten in ein bis zwei Tagen die jeweilige geotropische Gleichgewichtslage des wachsenden Sproßteiles erreichen.

Bei *Glechoma hederacea* wird diese Änderung des geotropischen Verhaltens nur bei den im Frühjahr neu gebildeten Ausläufern erreicht, während späterhin bei Verdunklung überhaupt keine geotropische Aufrichtung mehr zu beobachten ist, obwohl die Sprosse noch kräftig wachsen (OLTMANNNS 1897, S. 24; MAIGE 1900, S. 334, 340; KLEBS 1903, S. 91). Ähnlich verhält sich nach MAIGE auch *Potentilla reptans*.

An der vertikalen Klinostatenachse erfolgen die Orientierungsbewegungen normal, nicht aber an der horizontalen Achse. Hier unterbleiben sie trotz des diffusen Beleuchtungswechsels (CZAPEK 1895, S. 1235; OLTMANNS, l. c.; MAIGE, l. c.). Unter diesen Umständen sind Sprosse von beispielsweise *Lysimachia* usw. bei einseitiger Beleuchtung sogar schwach positiv phototropisch (CZAPEK l. c.), die kriechenden Triebe anderer Pflanzen aber schwach negativ-phototropisch (MAIGE l. c., S. 358), bzw. wie die von *Glechoma* indifferent.

Nach OLTMANNS (1897) handelt es sich bei allen diesen Erscheinungen — er hat besonders *Glechoma* und *Lysimachia* im Auge — in der Hauptsache um eine Änderung des geotropischen Verhaltens, ebenso wie bei den oben beschriebenen Rhizomen. So kriecht z. B. *Glechoma* bei stärkerer Beleuchtung nach allen Seiten, reagiert also nicht mehr ausgesprochen phototropisch. Das erste Niederlegen kriechender Sprosse beruhe also nicht auf eigentlichem Phototropismus, was sich u. a. daraus

ergibt, daß bei *Glechoma*, *Lysimachia* und auch *Tropaeolum* die zum Niederlegen führenden Krümmungen an älteren Teilen des Stengels erfolgen, während nur die Spitzenabschnitte phototropische Reaktionen aufweisen (vgl. SACHS, 1879).

Obwohl diese Annahme nicht gerade unrichtig ist, so gibt sie doch kein völlig zutreffendes Bild der ganzen Sachlage. Im Grunde genommen verhalten sich unsere Ausläufer — wie übrigens auch OLTMANN'S (l. c., S. 29) selbst bemerkt, — ganz ähnlich wie die früher schon besprochenen Sprosse von *Hedera*¹, *Cucurbita*, *Tropaeolum* (S. 404ff.) bzw. wie *Fissidens*. Bei allen diesen Pflanzen gehen den jeweiligen tropistischen Reaktionen teils photomorphotische Veränderungen, teils aber die Induktion einer labilen Dorsiventralität parallel.

Ursprünglich und bei Lichtabschluß sind die Ausläufer radiär. Der Neuzuwachs richtet sich daher orthotrop auf, entwickelt im übrigen größere Blätter und reagiert auf einseitiges Licht schwach positiv-phototropisch² (CZAPEK, l. c.; OLTMANN'S, l. c.; MAIGE, l. c.). Ganz ähnliche Erscheinungen fanden wir ja schon bei *Schistostega* und *Fissidens* (S. 442), nur blieben hier die Blätter im Dunkeln ganz klein. Erhält nun aber der Ausläufer dauernd Licht, so tritt eine auch äußerlich an der geringen Ausbildung der Blätter sichtbare Änderung der inneren Struktur auf. Der Neutrieb beginnt sich dann umzulegen, und in Verbindung damit wird er induziert dorsiventral³. Je nach der Pflanzenart tritt diese Induktion schneller oder langsamer auf, bei *Linaria* entsteht sie sogar schließlich ohne Lichtwirkung autonom.

Ist das Organ einmal dorsiventral geworden, so unterliegt es mehr dem Einfluß des Geotropismus, und der Phototropismus tritt in seiner Wirkung zurück. Daß er aber noch existiert, zeigt ja die je nach der Beleuchtung verschiedene Gleichgewichtslage des kriechenden Sprosses. Diese haben wir uns als die Resultante aus dem Zusammenwirken von Geotropismus und Photonastie vorzustellen, und zwar Photonastie (anstatt Phototropismus) deshalb, weil bei einem dorsiventralen Pflanzenteil die Richtung der Krümmung gemäß der Definition (S. 369) durch die innere Struktur bestimmt wird.

Bei den auf S. 472 behandelten Rhizomen muß man die Existenz von

¹ Besonders *Lysimachia* zeigt weitgehend dasselbe Verhalten wie *Hedera*.

² Wenn sich dabei, wie S. 473 erwähnt wurde, die Ausläufer von *Glechoma* im Sommer im Dunkeln nicht mehr aufrichten, so läßt sich das nur so erklären, daß die physiko-chemisch bedingte Dorsiventralität des Organs mit der Zeit aus dem labilen in den stabilen Zustand übergegangen ist, wobei sie durch das Austreiben von Wurzeln an der Unterseite auch morphologisch in Erscheinung tritt (vgl. OLTMANN'S 1897, S. 29).

³ Übrigens kann die Dorsiventralität bei *Glechoma* und *Lysimachia* auch durch andere Faktoren als Licht induziert werden, wofür RAWITSCHER (1932, S. 249) Beispiele und Literatur angibt.

ganz analogen Vorgängen annehmen, mit dem Unterschied jedoch, daß diese gerade umgekehrt verlaufen.

Danach ist das im Dunkeln horizontal wachsende *Adoxa*-Rhizom usw. labil dorsiventral, weil ja Plagiotropismus stets mit anatomisch-morphologischer oder physiko-chemisch bedingter Dorsiventralität verbunden ist. Wird es jedoch beleuchtet, so verliert es diese Dorsiventralität und wird mehr oder weniger radiär, reagiert dann also orthotrop.

NOLLS Begriff „Heterogene Induktion“.

Die eben beschriebenen Erscheinungen bezeichnete NOLL (1892) mit dem Ausdruck „heterogene Induktion“. Seiner Ansicht nach besteht hier zwischen Einwirkung und Reaktion auf den Schwerkraftfaktor nur ein indirekter Zusammenhang. Zuerst wird durch den heterogenen Faktor Licht die Struktur des den geotropischen „Reiz“ aufnehmenden Organs geändert, dann erst greift die Schwerkraft ein und bewirkt die endgültige Reaktion. Bei *Adoxa* z. B. würde die Lichtwirkung primär, die Schwerkraftwirkung aber sekundär sein.

Die Unhaltbarkeit dieser und ähnlicher Vorstellungen, die sich gedanklich meistens auf die sogenannten Reizketten der Reizlehre zurückführen lassen, liegt in dem Postulat des physiologischen Nacheinanderwirkens zweier verschiedener, gleichzeitig vorhandener Faktoren. Dafür gibt es aber weder ein experimentelles noch ein theoretisches Argument. Man kann natürlich bei der Analyse zur besseren Veranschaulichung einer durch 2 Faktoren hervorgerufenen Bewegung annehmen, die Wirksamkeit jedes der beiden Faktoren fände abwechselnd nur eine bestimmte kurze Zeitlang statt, so daß das Resultat seinen graphischen Ausdruck in einer Treppenkurve findet. Trotzdem wird niemand daran zweifeln, daß diese Treppenkurve nur dann dem natürlichen Sachverhalt völlig gerecht wird, wenn sie die größte Annäherung an eine durchlaufende, integrale Kurve bekommt, d. h. wenn die Zeiten, in denen beide Faktoren abwechselnd wirken, so unendlich klein werden, daß schließlich die Wirksamkeit beider Faktoren direkt zeitlich zusammenfällt.

Nun sind die von NOLL als „heterogene Induktion“ gekennzeichneten Vorgänge im wesentlichen von der Art, daß bestimmte Faktoren gleichzeitig eine tropistische und eine formative Einwirkung ausüben. Beim „normalen“ Phototropismus kann man z. B. gewöhnlich, ohne einen ins Gewicht fallenden Fehler zu begehen, den während des gesamten Reaktionsverlaufes vorhandenen formativen Einfluß des Lichtes vernachlässigen (womit aber keineswegs gesagt sein soll, daß er überhaupt nicht besteht). Das reagierende Organ hat also am Ende der Reaktion praktisch dieselbe Struktur wie an deren Anfang (vgl. S. 433).

Beim *Adoxa*-Rhizom usw. ist das aber nicht der Fall. Die Geschwindigkeit, mit der sich die Organstruktur unter dem Einfluß des Lichtes ändert, ist im Vergleich zur tropistischen Reaktionsgeschwindigkeit so erheblich, daß sie nicht vernachlässigt werden darf. Infolgedessen besitzt das Organ in jedem Zeitpunkt des Reaktionsablaufs eine etwas andere Struktur. Da nun aber mit der Strukturänderung auch ein Wechsel

der tropistischen Reaktionsweise einhergeht, so wird auch der ursprüngliche, auf Grund der Anfangsstruktur erfolgende Reaktionsablauf verändert. Er paßt sich gewissermaßen in statu nascendi der jeweils vorhandenen Organstruktur an.

So resultiert bei *Adoxa* am Ende der tropistischen Reaktion ein radiäres Organ, während der Ausgangspunkt ein dorsiventrales Organ war. Die geotropische Einwirkung aber hatte während der ganzen Dauer dieses Umwandlungsprozesses immer gleichmäßig weiter bestanden. Wenn schließlich ihr Endergebnis „positive geotropische Reaktion“ ein anderes ist, als nach der dorsiventralen Anfangsstruktur zu erwarten war, so liegt das lediglich daran, daß die Endstruktur allmählich eine andere geworden ist.

Beiläufig sei noch bemerkt, daß man im Sinne NOLLS u. a. auch sämtliche, unter dem Einfluß des Alterns sich vollziehenden Reaktionsänderungen (vgl. S. 522) als »heterogene Induktion« aufzufassen hätte.

D. Analyse der Phototropismen.

I. Die *Avena*-Koleoptile als Prototyp eines Organs mit begrenztem Längenwachstum und mit Regulation des Wachstums durch besonders charakterisierte Zellgruppen.

a) Allgemeine Wachstumserscheinungen und ihre Analyse an der Hand der WENT-CHOLODNYSCHEN Wuchsstofftheorie.

1. Die Auxintheorie. Allgemeines.

α) **Kurze Beschreibung der Agarwürfelchenmethode.** Die einzige, quantitativ einigermaßen exakte Methode, welche es bis jetzt gibt, um Auxin in nicht zu minimalen Mengen in einem Pflanzenorgan nachzuweisen, ist die Agarwürfelchenmethode mit *Avena*-Koleoptilen als Testpflanzen. Sie wird heutzutage prinzipiell noch genau so angewandt, wie sie seinerzeit F. W. WENT (1928) ausgearbeitet hatte (siehe S. 375). Für den Benutzer der Methode ist aber die Kenntnis der verschiedenen Verbesserungen wichtig, welche in den letzten Jahren im Utrechter Botanischen Laboratorium durch DOLK (1930), VAN DER WEY (1931) und KÖGL u. HAAGEN SMIT (1931) eingeführt worden sind. Durch diese Verbesserungen wird vor allem die Genauigkeit der Methode und die Bequemlichkeit bei ihrer Anwendung vergrößert.

Vermutet man bei irgendeinem Pflanzenteil, z. B. Koleoptilspitzen, Plumulae, Keimblättern usw., daß es Auxin bildet, so setzt man das Organ mit frischer Schnittfläche auf 3%-Agar-Agarplättchen (Abb. 39, links unten)¹. Die Plättchen werden nach den Angaben DOLKS (1930, S. 13) in kleine Würfelchen unterteilt (Abb. 39). Bei WENT hatten diese

¹ Über das Auffangen des Auxins in Sand s. S. 480.

Würfelchen 0,62 mm Dicke und $1,5 \times 1,5$ mm Oberfläche, also $\pm 1,4$ cmm Volumen. HAAGEN SMIT gebraucht standardisierte Würfelchen von 0,5 mm Dicke und 2×2 mm Oberfläche, also mit einem Volumen von 2 cmm.

Es ist sehr wichtig, daß die endgültige Größe der auf die Reaktionspflanzen zu setzenden Würfelchen genau konstant ist (vgl. VAN DER WEY 1932, S. 393), damit auf die ersteren stets die gleiche Volumeneinheit Auxin einwirkt. Diese ist ja nur abhängig von der Größe der Würfelchen. Der variable Faktor ist dann allein noch die Konzentration des Auxins in den Würfelchen, und diese wird mittels der Krümmungsgröße analysiert (vgl. S. 479).

Die Agarplättchen kann man längere Zeit in 90% Alkohol aufbewahren. Zum Gebrauch werden sie vorher $\frac{1}{2}$ —1 Stunde in einer PETRI-Schale gewässert. Zum Dekapitieren der Reaktionspflanzen benutzt man am besten die von VAN DER WEY (1931) beschriebene Dekapitationsschere.

Als Reaktionspflanzen gebraucht man *Avena*-Koleoptilen. An deren Qualität werden große Anforderungen gestellt, da man die Größe der Krümmung nicht an der einzelnen Pflanze, sondern nur auf statistischem Wege als Durchschnitt aus mindestens zwölf Pflanzen pro Versuch ermittelt. Besonders für vergleichbare Versuchsserien ist notwendig, daß alle Reaktionspflanzen gleiches Alter, gleiche Länge und gleiche „Vorgeschichte“ besitzen. Man benutzt gewöhnlich Wasserkulturen, die man nach der Methode WENTS (1928, S. 14) ansetzt. Es lassen sich aber auch Erdkulturen verwenden, sofern man durch geeignete Vorbehandlung (siehe DU BUY-NUERNBERGK 1929) dafür Sorge trägt, daß das Mesokotyl nicht auswächst.

Als Aufzuchtträume sind Dunkelkammern mit konstanter Temperatur und Luftfeuchtigkeit notwendig, wie sie bei NUERNBERGK (1933) beschrieben sind. Dasselbst bzw. bei NUERNBERGK-DU BUY (1933, Tab. I) findet man Angaben über die vorteilhafteste Dunkelkammerbeleuchtung, bei der man arbeitet. Für die eigentliche Behandlung der *Avena*-Reaktionspflanzen genügt z. B. gelbes Licht, das mittels der

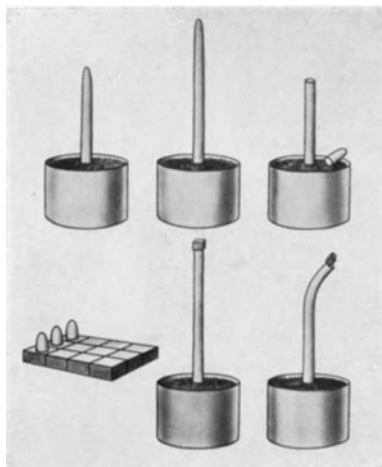


Abb. 39. Agarwürfelchen-Methode nach F. W. WENT (1928) zur Auxinbestimmung mit *Avena*-Koleoptilen als Testpflanzen. Extraktion des Auxins aus Koleoptil-Spitzen in Agarwürfelchen. Einseitiges (oder auch allseitiges) Aufsetzen der Würfelchen auf dekapierte Reaktionspflanzen. „Wachstoffschrumpfung“.

Glasfilter OG 2 oder OG 3b ($2-2\frac{1}{2}$ mm dick) von Schott & Gen., Jena erhalten wird.

Die beste Länge der Reaktionspflanzen beträgt 20—30 mm (Abb. 39 und 54). Man dekapitiert die Pflanzen in 2 mm Abstand von der Spitze (Abb. 39, rechts oben). Um exaktere Resultate zu erzielen, dekapitiert man später noch ein zweites Mal, und zwar nach 100—120 Min. (nicht etwa vorher; siehe aber VON DER WEY 1932; vgl. auch DOLK 1930, S. 10). In der Zwischenzeit wird der noch in den Pflanzen anwesende Wuchsstoff völlig verbraucht sein, so daß sie dann kein Wachstum mehr aufweisen. Wartet man andererseits zu lange, so tritt inzwischen wieder erneute Auxinabgabe auf (siehe S. 382, 492).

Nach der zweiten Dekapitation setzt man dann gleich die Agarwürfelchen auf (Abb. 39, rechts unten). Vor dem Aufsetzen wird das primäre Blatt mit einer an den Enden mit Korkklötzchen versehenen Pinzette losgezogen, jedoch nicht völlig entfernt. Es gibt dem aufgesetzten Agarwürfelchen eine Stütze. Das Losziehen ist nötig, damit das Wachstum des Blattes unterbrochen wird. Es würde sonst das Agarwürfelchen, welches hieran festklebt, von der Schnittfläche ab emporgehoben werden.

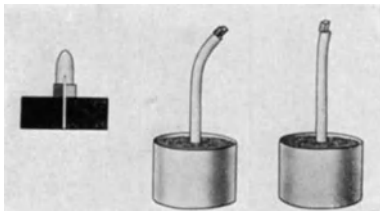


Abb. 40. Auxinbestimmung nach F. W. WENT (1928) über Teile einer Schnittfläche bei der Analyse des Phototropismus der *Avena*-Koleoptile. Links der Querschnitt durch eine einseitig von rechts beleuchtete Koleoptilspitze, auf 2, durch ein Rasiermesserchen voneinander getrennten Agarwürfelchen stehend. Rechts die verschiedenen Krümmungsreaktionen, die durch das auf der Schattenseite befindliche Agarwürfelchen (dunkel) und das lichtwärts gelegene Würfelchen (hell) erzielt worden sind.

Nach einer bestimmten Zeit, meistens 2 Stunden, wird die Krümmung mittels eines Schattenbildes (Abb. 41) auf hartem Bromsilberpapier festgelegt. Man gebraucht dafür einfach eine Lichtquelle mit

kleiner Leuchtfläche und stellt die Pflanzen in $1\frac{1}{2}$ —2 m Entfernung davon unmittelbar vor dem Bromsilberpapier auf.

Sehr wichtig ist es, daß die Feuchtigkeit der Dunkelkammer auf genau konstanter Höhe (87—90%) gehalten wird. Einerseits dürfen die Agarblöckchen nicht austrocknen, andererseits dürfen die Pflanzen aber auch nicht guttieren. Beides würde falsche Ergebnisse zeitigen, im letzten Fall dadurch, daß die Agarwürfelchen nicht sitzen bleiben, oder der Wuchsstoff seitlich außerhalb der Pflanzen herabdiffundiert.

Aus Abb. 40 kann man ersehen, wie man arbeitet, wenn man von einem Organ, z. B. einer Koleoptilspitze, das Auxin bei ungleicher Wuchsstoffabgabe oder -verteilung auf der Schnittfläche auffangen will. Die Abbildung erläutert den auf S. 375 beschriebenen WENTschen Versuch, mit dessen Hilfe F. W. WENT die ungleiche Auxinverteilung bei der phototropischen Krümmung der *Avena*-Koleoptile nachwies. Die un-

belichtete Seite der Spitze ist durch die dunkler gehaltene Hälfte des Agarwürfelchens gekennzeichnet. Auch zeigt die Abbildung, daß das Agarwürfelchen, welches mit der Schattenseite der Spitze (Abb. 40, Mitte) in Kontakt war, nachher die Reaktionspflanze zu einer stärkeren Krümmung veranlaßt, als dasjenige, welches das Auxin von der Lichtseite aufgefangen hatte (Abb. 40, rechts).

Der größte Krümmungswinkel, der innerhalb einer bestimmten Zeit in Proportionalität mit der Auxinmenge entstehen kann, ist der Grenzwinkel. Dieser beträgt bei normalen Reaktionspflanzen (in Wasser gezüchtet, ungefähr 30 mm lang, Temperatur = 22° C) nach 100—120 Min. etwa 20 Krümmungsgrade. Aus der Definition folgt also, daß innerhalb der zum Erreichen des Grenzwinkels erforderlichen Auxin-

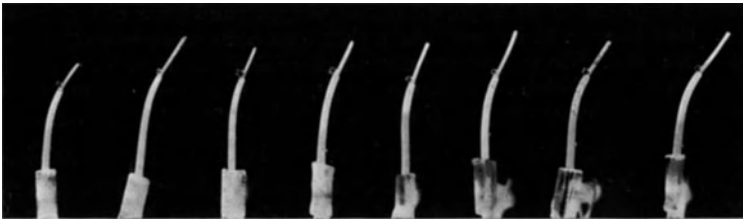


Abb. 41. „Wachstoffsstoffkrümmungen“ einer Serie von *Avena*-Reaktionspflanzen, wie sie nach einseitigem Aufsetzen von auxinhaltigen Agarwürfelchen entstehen.

konzentration nach 100—120 Minuten alle Krümmungen proportional dieser Konzentration sind. Die Begründung dieser Definition wird aus Folgendem ersichtlich:

Ein Krümmungswinkel wird bestimmt durch die absolute Auxinkonzentrationsdifferenz in den Zellen von Vorder- und Hinterseite der Reaktionspflanzen und ihr jeweiliges Reaktionsvermögen (DU BUY-NUERNBERGK 1930; DU BUY 1931, 1933; VAN OVERBEEK, vgl. S. 513). Setzt man daher eine Konzentration, die 30° Krümmung hervorruft, einseitig auf, so wird durch die Verteilung des Auxins nach allen Seiten, welche bei Konzentrationserhöhung selbstverständlich immer schneller vor sich geht, auch das Wachstum der nicht mit Auxin versehene Seite relativ zunehmen. Dann besteht aber die gewisse Proportionalität zwischen Auxinkonzentration und Krümmung nicht mehr, da die Krümmung entsprechend dem jeweiligen Wachstum der ursprünglich wachstoffsstofffreien Seite nur um einen geringeren Betrag zunimmt (siehe das Folgende).

Nimmt man eine noch höhere Konzentration, so empfängt der apikale Teil der Wachstoffsstoffseite bereits so viel Auxin, daß sein momentanes Reaktionsvermögen (siehe S. 517) erschöpft ist, und nunmehr auch der basale Teil Auxin empfängt und zu wachsen beginnt. Die wachstoffsstofffreie Seite bekommt erst später so viel Auxin, daß die Grenze des

Reaktionsvermögens erreicht wird. Daher wächst bei ihr der basale Teil noch nicht. So nimmt die Krümmung zwar noch langsam an Stärke zu, aber längst nicht mehr proportional zur Auxinkonzentration.

Bei sehr hohen Konzentrationen, z. B. bei $30000^0 = 0,06 \gamma$ (S. 483) erhalten schließlich beide Seiten der Koleoptile mehr Auxin, als sie verbrauchen können. Es wachsen dann beide Flanken gleich schnell, und es tritt nur im Anfang eine schwache Krümmung auf.

Wie beiläufig bemerkt sei, ist aus der ständigen Zunahme der Krümmung ersichtlich, daß der Auxintransport in der Querrichtung der Koleoptile außerordentlich viel langsamer verläuft als in der Längsrichtung.

Beim Bestimmen unbekannter Auxinmengen muß man wegen des Grenzwinkels stets Vorversuche mit verschiedenen Verdünnungen ansetzen. Die passende Verdünnung erzielt man einfach dadurch, daß man die zu analysierende Auxinmenge auf eine größere Anzahl Würfelchen verteilt. Kommt das Auxin dagegen in zu kleinen Mengen vor, so muß man es erst konzentrieren. Das kann z. B. so geschehen, daß man es in gereinigtem Quarzsand diffundieren läßt. Die ausgewaschene Lösung wird dann nach der üblichen Methode, eventuell nach Ätherbehandlung¹, durch Verdunstung im Vakuum konzentriert. Näheres darüber findet man bei GORTER (1932, S. 42).

Dieselben Erscheinungen, die bei der Bestimmung des Grenzwinkels von Belang sind, spielen auch bei den phototropischen Krümmungen der Koleoptilen eine Rolle. Hierauf gehen wir später, bei der Behandlung der Einzelfaktoren näher ein.

Man könnte natürlich auch andere Pflanzen, sowohl Mono- als auch Dikotylen als Reaktionspflanzen gebrauchen. Indessen, bei der großen Anzahl von Faktoren, welche noch neben dem Auxin Krümmung und Wachstum der Reaktionspflanzen mitbestimmen, ist es doch besser, wenn man ein Testmaterial gebraucht, das so gut wie möglich bekannt ist. In jedem Falle sollen die Reaktionspflanzen dünn sein, da natürlich die gleiche Menge Auxin bei einer *Avena*-Koleoptile eine größere Krümmung verursacht als z. B. bei der so viel dickeren *Zea Mays*-Koleoptile, die deshalb zu der gleichen Krümmung viel mehr Wuchsstoff nötig hat (vgl. ähnliche Vorstellungen über die phototropische „Empfindlichkeit“ bei ROTHERT 1894, S. 170ff.).

Ferner müssen die Reaktionspflanzen einer reinen Linie entstammen, bei *Avena* z. B. Siegeshafer von Svalöf, damit die individuellen Unterschiede nach Möglichkeit eliminiert werden.

β) Chemisches. Die chemische Natur des Auxin ist die einer einbasischen organischen Säure. Es findet sich sowohl in Pflanzen als auch in Tieren vor. Hierüber geben vor allem die Untersuchungen KÖGLS u. HAAGEN SMITS (1931) Auskunft, ferner verweisen wir auch noch auf die schon auf S. 377 genannten Arbeiten NIELSENS (1928/1930), NIELSENS u. HARTELIUS' (1932) und eine solche von DOLK u. THIMANN (1932).

¹ Der Äther darf aber kein Peroxyd enthalten, da dieses den Wuchsstoff sofort durch Oxydation unwirksam machen würde.

Chemische Eigenschaften.

Die Molekulargewichtsbestimmung nach RAST ergab für Auxin 338 als Durchschnittswert. Das stimmt recht gut überein mit dem Wert 376, den F. W. WENT (1928) durch Bestimmung des Diffusionskoeffizienten an nicht chemisch reinem Wuchsstoff der *Avena*-Spitze erhalten hat. Die Titration des Auxins führte zu einem Äquivalentgewicht von 340. Es handelt sich also um eine einbasische Säure, welche nach Dehydrieren auch als Lacton physiologisch wirksam ist. Die Mikroanalysen stimmen gut für die Formel $C_{18}H_{32}O_5$ (Lacton: $C_{18}H_{30}O_5$); an Derivaten wurden unter anderem

1. ein Ester mit p-Phenyl-benzoyl-carbinol,
2. ein Tri-(dinitrobenzoyl)-auxin dargestellt und analysiert.

Letzteres beweist die Anwesenheit dreier alkoholischer Hydroxylgruppen. Durch katalytische Hydrierung wurde das Auxin ($C_{18}H_{32}O_5$) in ein physiologisch unwirksames Dihydroprodukt der Formel $C_{18}H_{34}O_5$ übergeführt. Das Auxin hat also eine Doppelbindung. Dies ist darum von Belang, weil derartige chemische Stoffe keine Absorptionsbande im sichtbaren Spektralgebiet aufweisen. Der Phototropismus beruht daher nicht auf einer direkten Wirkung des Lichtes auf das Auxin.

Da die eben genannte Dihydrosäure gegenüber der Fettsäure gleicher Kohlenstoffzahl ($C_{18}H_{36}O_5$) zwei Wasserstoffatome weniger besitzt, ist im Auxin ein Kohlenstoffring anzunehmen.

Der Schmelzpunkt liegt bei $195^{\circ}C$. Die Haltbarkeit des Auxins ist gering, wahrscheinlich wegen einer aktiven Wirkung der Doppelbindung.

Das Vorkommen von Auxin im Harn führt zur Frage nach seiner Herkunft und physiologischen Bedeutung. Es wurde in jedem menschlichen Harn, männlichen sowohl als weiblichen, und unabhängig vom Alter und Zyklus Auxin gefunden. Im Durchschnitt erzeugt der Mensch in 24 Stunden 2—3 mg. Dabei zeigte es sich, daß die Hauptmenge des Auxins kurz nach der Einnahme der Mahlzeiten in den Harn ausgeschieden wird.

Nun waren zwei Annahmen möglich. Entweder produziert der Körper selber zur besseren Umsetzung der Nahrung mehr Auxin, oder das Auxin stammt direkt aus der Nahrung. Um zu entscheiden, welche Ansicht richtig ist, wurden verschiedene Diäten geprüft. Es ergab sich, daß ein großer Teil des Urinauxins aus den Fettstoffen der Nahrung stammt. In diesen ist das Auxin in gebundener Form als Ester enthalten. Wurde z. B. auxinhaltiges Kokosfett vor dem Genuß hydriert, so daß das Auxin in das physiologisch unwirksame Dihydroprodukt ($C_{18}H_{34}O_5$) übergegangen war, so fand sich nach der Mahlzeit keine Auxinvermehrung im Urin, obwohl der Körper die gleiche Verdauungsarbeit leisten mußte. Daraus ist zu schließen, daß die Verdauungsorgane selber nicht an der Auxinproduktion beteiligt sind. Im übrigen ist in den verschiedenen Organen das Auxin in verschiedenen Mengen vorgefunden worden.

Als experimentell dargestellter Methylester ist das Auxin auf die Zellstreckung völlig unwirksam. Als solchen konnte man es in vielen Samen, z. B. denen von *Arachis* nachweisen. Sobald man aber den Ester verseift¹, wirkt er sofort wieder auf die *Avena*-Koleoptilen wachstumsfördernd ein. Vielleicht wird er besonders in der *Avena*-Koleoptilspitze verseift, wonach er dann als „Wuchsstoff“ herabströmt. Auch bei der Samenkeimung wird er wohl eine Rolle spielen.

Wegen der möglichen Carotinstruktur hat man an einen Zusammenhang des Auxins mit dem fettlöslichen Vitamin A gedacht. Es könnte aber von diesem doch kein Abbauprodukt sein, da der Verbrauch an Nahrung, die bestimmte, variierte Mengen des Vitamins A enthielt, und der Auxingehalt, wie Versuche zeigten, im Tierorganismus nicht miteinander parallel laufen. Ebenso wenig hängt es zusammen mit dem auch aus *Avena*-Spitzen isolierten Aktivator Z (v. EULER und PHILIPSON 1931, 1932) oder mit „Bios“ (PHILIPSON 1930; vgl. KOSTYTSCHEW 1926, S. 447). NIELSEN (1930a) und NIELSEN-HARTELIUS (1932) haben angegeben, daß Wuchsstoff, ähnlich wie „Bios“, auch wachstumsbeschleunigend auf Hefezellen bzw. *Aspergillus niger*-Mycel einwirkt. Sie teilen nun aber ihren Wuchsstoff in Wuchsstoff A und Wuchsstoff B ein. Die Komponente A ist ätherlöslich, leicht durch Oxydation zerstörbar und identisch mit Auxin. Die andere Komponente B ist dagegen weder ätherlöslich, noch durch Oxydierung angreifbar und hat daher nichts mit Auxin zu tun. Nur sie ist es, welche, wie Versuche zeigten, das Wachstum von *Saccharomyces* und *Aspergillus niger*² fördernd beeinflusst. Vielleicht ist das der mit Bios zu vergleichende Stoff.

Maßeinheit.

Die eben wiedergegebenen Untersuchungen von KÖGL u. HAAGEN SMIT haben es ermöglicht, daß man die Konzentration des Auxins bei den Versuchen beliebig variieren kann. Erst drückten sie diese in den sogenannten *Avena*-Einheiten (abgekürzt AE) aus. Eine *Avena*-Einheit ist diejenige Wuchsstoffmenge, welche dekapitierte Koleoptilen von *Avena* innerhalb von 120 Minuten um 10° krümmt, wenn diese Menge in einem Agarwürfelchen von 2 mm Größe einseitig aufgesetzt wird (Lufttemperatur = 22° C, relative Luftfeuchtigkeit = 92%).

Seitdem aber der Stoff in reiner Form vorliegt, ist selbstverständlich nur noch die Gewichtseinheit als Maß zu gebrauchen. Aus sehr vielen

¹ Man kann den Auxinester z. B. durch Lipase zu Säure und einem mehrwertigen Alkohol verseifen.

² Nach BOYSEN-JENSEN (1932) hat der von *Aspergillus niger* selber erzeugte und mit Auxin identische „Wachstumsregulator“ (vgl. S. 377), der übrigens nur dann gebildet wird, wenn im Kultursubstrat gewisse höhermolekulare Aminosäuren (z. B. Tyrosin) anwesend sind, für das Wachstum und die Entwicklung des Pilzes keinerlei Bedeutung.

Versuchen ergab sich, daß im Durchschnitt $1 \gamma = 5 \cdot 10^4 \text{ AE} = 5 \cdot 10^5$ Krümmungsgrade sind (1 Krümmungsgrad $= 2 \cdot 10^{-6} \gamma$).

Je nach dem Versuchstage schwankt diese Bestimmung aber sehr stark, z. B. wurden bei $p_H 6$ von der Auxinlösung Werte zwischen $3 \cdot 10^5$ und $13 \cdot 10^5$ Krümmungsgrade/ γ gefunden. Bei jedem quantitativen Versuch ist daher immer die einem γ äquivalente Reaktion zu bestimmen. Als Kontrolllösung benutzt man eine Lösung von der Konzentration, daß die auftretende Krümmung unterhalb des Grenzwinkels bleibt (siehe S. 479). Man nehme z. B. 1 mg auf $50 \text{ l Wasser} = 1 \gamma$ auf $5 \cdot 10^4 \text{ cmm}$. Ein Würfelchen von 2 cmm Inhalt enthält dann $4 \cdot 10^{-5} \gamma$ ($= 20$ Krümmungsgrade, wenn die Pflanzen normal reagieren).

In den früheren Arbeiten über Wuchsstoff gebrauchte man als Einheit die sogenannte Spitzenstunde: diejenige Menge Wuchsstoff, welche die Spitze einer *Avena*-Koleoptile in 1 Stunde an ein Agarwürfelchen von bestimmter Größe abgibt. Die abgegebene Menge wurde dann wieder indirekt bestimmt, indem das Agarwürfelchen auf die übliche Weise einseitig auf eine Reaktionspflanze aufgesetzt wurde (vgl. z. B. F. W. WENT 1928, DOLK 1929, 1930; DU BUY-NUERNBERGK 1930; DU BUY 1931; VAN DER WEY 1931). Im Durchschnitt ruft eine Spitzenstunde *Avena*-Auxin eine Krümmung von etwa 15° hervor. Eine Spitzenstunde *Zea-Mays*-Auxin dagegen entspricht nach DOLK (1930, S. 32) $32,5^\circ$; nach DU BUY (1931, S. 279) $20-37^\circ$ und nach VAN DER WEY (1931, S. 888ff.) $10,4-41,5^\circ$. Dies sei erwähnt, weil man vielfach wegen der größeren Auxinabgabe anstatt mit *Avena*- mit *Zea-Mays*-Auxin gearbeitet hat.

Schließlich sei noch die Berechnungsmethode von NIELSEN (1930) und BOYSEN-JENSEN (1931, 1932) erwähnt. Beide Autoren messen nicht die Krümmung, sondern die Zuwachsdifferenz d zwischen Wuchsstoffseite und wuchsstofffreier Seite. Sie definieren ihre Einheit auf folgende Weise: Von einer „Wachstumsregulatore“, z. B. Rhizopinextrakt enthaltenden Lösung werden 50 ccm oder weniger entnommen und in letzterem Fall durch Zufügen von Wasser wieder auf 50 ccm gebracht. Diese 50 ccm Lösung wird sodann mit 50 ccm 3% iger Agarlösung vermischt. Man erhält so 100 ccm $1,5\%$ iger Agar, der eine bestimmte Menge Rhizopin usw. enthält. Entnimmt man nun diesem Agar ein Würfelchen von $7,5 \text{ cmm}$ Größe, das man bei 18° C einseitig auf eine dekapitierte *Avena*-Koleoptile setzt, und ergibt dieses Würfelchen dann einen d -Wert von 1 mm , so enthalten nach der Definition beider Autoren die 100 ccm der $1,5\%$ iger Agarlösung eine Einheit $=$ etwa 540000 Krümmungsgrade $=$ etwa 1γ . (Diese Vergleichsdaten haben indessen nur einen angenäherten Wert, weil die Versuchsbedingungen von NIELSEN und BOYSEN-JENSEN von denen KÖGLS u. HAAGEN SMITS abweichen: z. B. arbeiten NIELSEN und BOYSEN-JENSEN bei einer Temperatur von 18° C , KÖGL u. HAAGEN SMIT dagegen bei 22° C).

Zwischen dem Krümmungswinkel α und dem Wert d besteht die

Beziehung: $2\pi \cdot t \frac{\alpha}{3600} = d^{\circ}$. Nimmt man die Dicke t der Koleoptile breitseitig (große Achse des ellipsenförmigen Querschnittes) mit 1,4 mm an, so entspricht also $d = 1 \text{ mm} = 40^{\circ}$ Krümmung.

Beispiel: Ergibt ein Würfelchen von den, eine unbekannte Menge Auxin enthaltenden 100 ccm einer 1,5% igen Agarlösung den d -Wert von 0,25, so enthalten diese 100 ccm Lösung $\frac{1}{4}$ Einheit.

γ) **Methode der Wachstumsmessung.** Wie wir sahen, entsprechen 10° Krümmung 0,25 Einheiten (NIELSEN-BOYSEN-JENSEN) oder $2,10^{-5} \gamma$.

Diese Mengen ergeben alle Krümmungen, welche noch gut mit der Testmethode festzustellen sind. Dagegen werden kleinere Auxinmengen, z. B. diejenigen, welche als Differenz von der im Normalfall wirksamen Auxinmenge schwache Lichtwachstumsreaktionen oder sehr kleine phototropische Krümmungen verursachen, immer innerhalb der Fehlergrenze der direkten Auxinbestimmungsmethode fallen.

Für indirekte Bestimmungen tut dann die kinematographische Registriermethode ihren Dienst. Sie ist von NUERNBERGK-DU BUY (1930, 1933) genauer beschrieben worden. Wir erwähnen daher hier nur die Hauptpunkte.

Man klebt auf die Versuchsobjekte beiderseits an den Flanken kleine Marken aus Stanniol mittels Paraffinum liquidum auf. Sodann werden die Pflanzen entweder in auffallendem oder durchfallendem Licht photographisch aufgenommen. Rotes oder gelbes Licht ist mit „panchromatischen“ Platten oder Filmen verwendbar. Das ist besonders dann wichtig, wenn man das Wachstum von Pflanzen messen will, die auf das Licht stark reagieren. Man muß dann natürlich immer nur solche Spektralbezirke, welche so wenig wie möglich das Wachstum verändern, für die aber das photographische Aufnahmematerial möglichst empfindlich ist, gebrauchen.

Die zur Messung bestimmten photographischen Aufnahmen folgen in konstanten Zeitabständen aufeinander. Man stellt z. B. die Aufnahmen als sogenannte Zeitrafferbilder automatisch mit einem Kino-Aufnahmegerät und einer Steuermaschine, die den Kinoapparat in bestimmten Zeitabständen in Bewegung setzt (etwa alle 5–10 Minuten oder alle Stunden) her. Während der kinematographischen Aufnahmen läßt man alle die Faktoren auf die Pflanzen einwirken, deren Einfluß man studieren will, z. B. Auxin, Licht, Schwerkraft usw. Die so erhaltenen

¹ Ist t = Dicke der Koleoptile, r = deren Krümmungsradius, l = Länge des gekrümmten Stückes an der konkaven Seite, $l + d$ = Länge an der konvexen Seite, so folgt:

$$\frac{l + d}{l} = \frac{r + t}{r}; \quad \frac{d}{l} = \frac{t}{r}; \quad d = \frac{t + l}{r}.$$

BOYSEN-JENSEN und NIELSEN messen also als Variable r , was mit Kartonspektoren von jeweils verschiedenem Radius geschieht, die man an die Pflanzen anlegt.

Negative werden später vergrößert. Mittels Meßrades wird dann die Abstandsänderung zwischen den einzelnen, aufgesetzten Marken bestimmt.

Der Hauptvorteil dieser Methode besteht darin, daß sie es im Gegensatz zu anderen Methoden (vgl. S. 515) gestattet, gekrümmte Pflanzenteile genau, d. h. auf Bruchteile eines Millimeters auszumessen. Auch die Zonenmessung wird bedeutend erleichtert, obwohl diese an und für sich auch mit dem Kathetometer (Horizontalmikroskop) möglich ist. Immerhin besteht bei der Kathetometermethode der Nachteil, daß man niemals im Blickfelde gleichzeitig die ganze Pflanze (etwa eine Koleoptile) übersehen kann. Außerdem arbeitet sie nicht, wie bei längeren Versuchen höchst erwünscht ist, automatisch.

Die Genauigkeit der photographischen Methode läßt sich weit treiben. Allerdings kann man Pflanzen von der Größe einer *Avena*-Koleoptile wegen des kinematographischen Bildformates nur etwa im Maßstab 1 : 1 bis 2 : 1 aufnehmen. Das gestattet eine 100fache Vergrößerung des Bildes und bei einer auf 1 mm genauen Ausmessung desselben eine Genauigkeit von etwa 10—20 μ . Diese Genauigkeit ist für die allermeisten Fälle völlig ausreichend. Will man sie aber noch steigern, so ist die gewöhnliche, also nicht automatische, photographische Methode anzuwenden. Man nimmt mit einer mikrographischen Kamera, langem Balgauzug und einem Objektiv (z. B. $f = 150$ mm) das Objekt, etwa eine Koleoptile, in etwa 4—5facher Vergrößerung auf eine 9×12 cm Platte auf. Man vergrößert dann mit einem gewöhnlichen Projektionsapparat 100fach und mißt nun auf 2—2,5 μ genau aus. Diese Methode ist wohl etwas teurer als die kinematographische, auch umständlicher, gestattet aber nach wie vor das Messen von Zonen und vor allem Krümmungen, wozu die beste Kathetometermethode nicht in der Lage ist.

Mit der kinematographischen Methode lassen sich also ohne Schwierigkeiten Wachstumsänderungen und damit indirekt Auxinbildung, -verbrauch usw. von so kleinem Ausmaße nachweisen, daß sie mit der direkten Testmethode nicht mehr erfaßt werden können.

Es fragt sich natürlich, inwieweit solche indirekten Schlüsse aus dem Wachstum auf das Auxin zulässig sind. Je nach dem Objekt wird man verschieden darüber zu urteilen haben. Wenn man z. B. Sporangiothecen von *Phycomyces* untersucht, bei denen bisher noch kein Auxin nachgewiesen worden ist, wäre ein Rückschluß aus der Wachstumsgeschwindigkeit auf Auxinproduktion usw. unzulässig. Dagegen bei der *Avena*-Koleoptile wissen wir, daß es ohne Auxin praktisch kein Wachstum gibt (siehe S. 379 und S. 486 ff.), und daß dieses bei der intakten Pflanze nur in der Spitze gebildet wird. Wenn wir nun feststellen, daß bei einseitigem Auxinbringen sowohl die eine als auch die andere, nicht mit Auxin versehene Seite — letztere allerdings schwächer — zu wachsen anfangen, so liegt kein Schluß näher, als daß das Auxin nicht nur

von oben nach unten, sondern auch von der einen Seite nach der anderen fließt. Denn außer dem Anbringen von Auxin ist kein anderer Faktor im ganzen System geändert worden. Folglich müssen alle Wachstumsänderungen, die man gegenüber nicht mit Auxin versehenen Kontrollpflanzen findet, der Wirkung des letzteren zugeschrieben werden. In allen so gearteten Fällen kann man dem „indirekten“ Auxinnachweis den gleichen Wert wie dem direkten beimessen.

2. Das Wachstum der *Avena*-Koleoptile nach der Auxintheorie¹.

Die phototropischen Krümmungen der *Avena*-Koleoptile stellen nur Sonderfälle des gewöhnlichen Wachstums bei verschiedener zweiseitiger oder diffuser Beleuchtung dar. Andererseits ist aber das normale „Lichtwachstum“ seinerseits wieder zurückzuführen auf den Einfluß des Lichtes auf die verschiedenen Einzelprozesse, deren Gesamtheit wir mit dem Begriffe „Wachstum“ bezeichnen.

Es ist daher wohl einzusehen, daß eine befriedigende Analyse des Phototropismus erst dann möglich ist, nachdem zuvor die eben genannten Einzelvorgänge, welche zusammen das Wachstum ergeben, eingehend in ihrem Wirken mit und ohne Lichteinfluß besprochen worden sind.

Auf den ersten Blick könnte es vielleicht im folgenden manchmal scheinen, als ob die behandelten Fragen recht wenig mit unserem Thema, dem Phototropismus der Koleoptile, zu tun hätten. In solchen Fällen werden wir am Ende des betreffenden Absatzes einen kurzen Hinweis bringen, der erläutern soll, inwieweit man nachher bei den verschiedenen phototropischen Problemen mit der gerade behandelten Tatsache des allgemeinen Wachstums zu rechnen hat.

Allgemeine Bemerkungen über die Faktoren, welche das Streckenwachstum bestimmen.

Bei dem Koleoptilwachstum spielen sich in der Hauptsache folgende drei Vorgänge ab: Von der Spitze der Koleoptile wird Auxin abgegeben. Dieses strömt durch die Parenchymzellen nach der Basis ab und wird dabei nach und nach verbraucht, wobei das eigentliche Streckungswachstum vonstatten geht.

¹ Da die nachfolgenden Ausführungen in der Hauptsache die Bedeutung der Auxintheorie für die Erklärung des Wachstums der *Avena*-Koleoptile hervorheben sollen, so erübrigt es sich, die vielen Autoren zu berücksichtigen, welche mehr allgemein Wachstumsmessungen an *Avena*-Koleoptilen ausgeführt haben, ohne weitere Schlüsse auf den Mechanismus des Wachstums hierbei zu ziehen.

Es möge genügen, auf die Arbeit von SILBERSCHMIDT (1928) hinzuweisen, wo die allgemeinen äußeren Wachstumsfaktoren, wie Temperatur, Luftfeuchtigkeit usw. zuletzt umfassender untersucht worden sind.

Der Verbrauch des Auxins ist in hohem Maße abhängig von dem jeweiligen momentanen Zustand der Zellen. Es ist das ein Faktorenkomplex, der für sich selbst betrachtet, nicht in unmittelbarer Abhängigkeit von dem Auxinfaktor steht, sondern letzterem gewissermaßen mehr koordiniert ist.

Diese koordinierten Bedingungen sind, wie wir später noch sehen werden, analytisch nicht so leicht zu erfassen. Am meisten fallen auch hier immer die direkten Reaktionen in die Augen, welche man zwischen herangeführtem Auxin und den dadurch verursachten Änderungen im jeweiligen Zustand der Zellen vorfindet. Es ist daher am besten, wenn wir den Faktor Auxin als Ausgangspunkt unserer Betrachtungen wählen.

Wir führen diese am besten nach folgendem Schema durch, welches sich unter Berücksichtigung des eben Gesagten für das Streckungswachstum aufstellen läßt:

Das Streckungswachstum wird bestimmt:

I. durch diejenige Menge Auxin, welche in einem gegebenen Moment in den wachsenden Zellen anwesend ist. Diese ist abhängig:

1. von der Auxinabgabe der Spitze (α),

2. von dem Auxintransport zu den sich streckenden Zellen (β),

II. durch die Menge des zur Verfügung stehenden Auxins, welche die sich streckenden Zellen in Abhängigkeit von ihrem jeweiligem allgemeinen Zustand aufnehmen können (γ).

a) **Wachstum und Auxinabgabe.** Die Menge Wuchsstoff, welche in der Zeiteinheit von der Koleoptilspitze abgegeben wird, hängt stark ab von verschiedenen äußeren und inneren Faktoren. Die wichtigsten derselben sind: Temperatur, Konzentration am Entstehungsorte selber und Alter der Pflanze.

Auxinabgabe in Abhängigkeit von der Temperatur.

Über die Abhängigkeit der Auxinproduktion von der Temperatur unterrichtet uns Abb. 42 nach DU BUY (1933). Die Kurve drückt die Größe der Wuchsstoffabgabe in Prozenten aus, bezogen auf einen Standard bei 22° C, wo dann die von der Spitze abgegebene Auxinmenge als 100 angenommen worden ist. Es wurde jedesmal die Abgabe während 1 Stunde gemessen. Vorher befanden sich aber die Spitzen schon 1 Stunde lang in der betreffenden Temperatur, um irgendwelche kurz dauernde Einflüsse der plötzlichen Temperaturänderung auszuschalten, und um die Spitzen langsam an die Temperatur der Umgebung akklimatisieren zu lassen.

Wie zu erwarten war, folgt die Produktion einer Optimumkurve. Bei Erhöhung der Temperatur gibt es erst eine Erhöhung, dann aber eine Verminderung der Auxinabgabe. Bei etwa 40° C wird nichts mehr abgegeben.

Für niedrigere Temperaturen war die Akklimatisierungszeit von 1 Stunde noch nicht ausreichend, so daß hier die Kurve wegen der nicht

völlig gesicherten Werte nur gestrichelt wiedergegeben ist. Dieses Faktum ist nicht so verwunderlich. Bekanntlich ruft eine Temperaturveränderung von nur wenigen Graden bei allen unter normalen Umständen konstant verlaufenden physiologischen Prozessen (Atmung usw.) einige

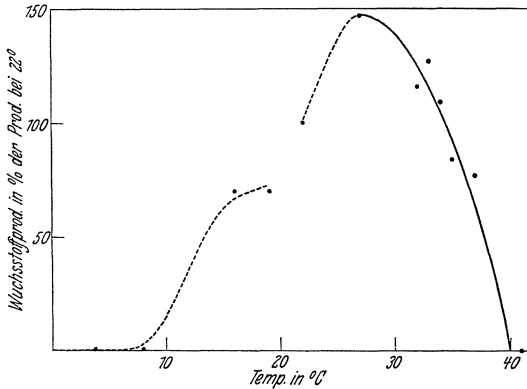


Abb. 42. Auxinabgabe von *Avena*-Koleoptilspitzen bei verschiedenen Temperaturen während 1 Std., bezogen auf die Abgabe bei 22°C als Standard.

Zeit lang Schwankungen in ihrem Ablauf hervor. Da nun bei niedrigerer Temperatur die Gleichgewichtseinstellung langsamer verläuft, so dauern die Schwankungen natürlich auch länger.

Bei hoher Temperatur dagegen ist der Ablauf der meisten Prozesse schneller, so daß hier eher die neue Gleichgewichtseinstellung erreicht

wird. Andererseits wirken aber hohe Temperaturen bei längerer Dauer schädlich ein. Dieses wird durch Abb. 43 verdeutlicht. Hier ist die

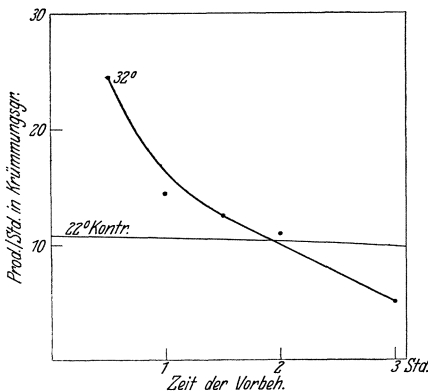


Abb. 43. Kurve der Auxinabgabe während 1 Std., bei 32°C nach verschiedenen Akklimatisierungszeiten bezogen auf die Abgabe bei 22°C als Standard.

Größe der Produktion bei 32°C nicht in Prozenten, sondern direkt in Krümmungsgraden der Reaktionspflanzen ausgedrückt. Man erhält den gewöhnlichen Krümmungsverlauf, der allgemein für physiologische Prozesse in höheren Temperaturen gültig ist: je länger die hohe Temperatur einwirkt, um so schädlicher wird sie.

Die beinahe horizontal laufende Linie zeigt die Produktion bei 22°C (vgl. DU BUY 1931, S. 281 und VAN DER WEY 1931, S. 889, dessen Angaben sich allerdings auf die Produktion von *Zea Mays*-Koleoptilspitzen beziehen).

Gleiche Resultate, wie wir sie eben für die Auxinabgabe beschrieben, fand TSI TSUNG LI (1930) auch für die „Regeneration der physio-

logischen Spitze“ = die nach Dekapitation erneut eintretende Wuchsstoffabgabe. Hier tritt nämlich das Wachstumsminimum nach Dekapitieren und das darauffolgende Wachstumsminimum auch zu verschiedenen Zeiten auf, welche von der Temperatur abhängig sind (siehe Tabelle 1).

Tabelle 1

Zeit in Minuten für das erneute Einsetzen der Auxinabgabe bei verschiedenen Temperaturen nach TSI TSUNG LI.						
Temperatur	10°	15°	20°	25°	30°	35° C
Durchschnittliche Zeit .	391	210	143	101	80	75

Die Akklimatisierungszeit vor der Dekapitation in 2 mm apikalem Abstand betrug 3—4 Stunden. Bei 35° C zeigten nur etwa 50% der Versuchspflanzen ein deutliches Wachstumsminimum mit darauffolgendem kurz dauernden Wachstumsanstieg. Die übrigen 50% verlangsamten während der ganzen Akklimatisierungszeit und auch nach Dekapitation fortlaufend ihr Wachstum bis zum Ende des Experimentes. Dieses Ergebnis ist leicht verständlich, denn nach Abb. 43 wird, wie wir eben sahen, schon bei 32° C die Auxinproduktion der Spitze dauernd verringert. Es kommt also gar nicht mehr zu einer richtig erneuten Auxinabgabe, weil die physiologischen Prozesse bei solchen höheren Temperaturen doch früher oder später sistiert werden.

Aus Tabelle 1 ist ersichtlich, daß bei 10° Temperaturanstieg die erneute Abgabe etwa 2—3mal schneller auftritt (TSI TSUNG LI, l. c., S. 1202). Auch das weist auf das Bestehen einer chemischen Reaktion hin.

Die Thermowachstumsreaktion. Am Ende dieses Absatzes wollen wir mit BERGANN (1930, S. 694, 701, 710ff.) noch auf einen Punkt aufmerksam machen, der leicht bei Bestrahlung mit stärkeren Lichtquellen auftreten kann: nämlich eine Thermowachstumsreaktion (vgl. VOGT 1915, S. 38ff.; SILBERSCHMIDT 1925; ERMAN 1926a). Der Verlauf der Thermowachstumsreaktion, besonders der anfängliche Temperaturanstieg, ist aus folgenden Tatsachen zu erklären: 1. tritt, wie wir eben sahen, bei Temperaturerhöhung ein Anstieg der Auxinproduktion auf. 2. wird, wie wir noch auf S. 497 sehen werden, die Transportintensität des Auxins erhöht. Hierdurch wird aber die Auxinkonzentration in der Spitze etwas vermindert, was nach den Ausführungen auf S. 490, die Auxinproduktion eher noch mehr steigern dürfte. Dann beginnt bei höheren Temperaturen (> 27—28° C) die Auxinproduktion wieder kleiner zu werden (Abb. 42), besonders wenn sie länger anhalten (Abb. 43). Bei noch mehr erhöhter Temperatur (> 30° C) sinkt auch die Transportintensität.

Überblicken wir die eben genannten, teils gleichsinnig, zuweilen aber entgegengesetzt miteinander verlaufenden Faktoren (vor allem die Geschwindigkeit, mit der sie sich ändern, dürfte nicht gleich sein!), so ist es wohl sehr verständlich, daß Interferenzen vorkommen, welche sich

bei der eigentlichen (Thermo)-Wachstumsreaktion in deren mehr oder weniger wellenförmigen Verlauf ausdrücken.

BERGANN (l. c.) weist mit Recht darauf hin, daß eine Beleuchtung mit starken Lichtquellen bei unzureichender Absorption der Wärmestrahlung leicht durch Temperaturerhöhung eine Thermowachstumsreaktion hervorruft, die man womöglich irrtümlicherweise für eine Lichtwachstumsreaktion halten könnte.

Wachstum und Auxinabgabe in Abhängigkeit von der Auxinkonzentration.

Aus verschiedenen Versuchen ist zu schließen, daß die Wuchsstoffkonzentration in der Koleoptile mit zunehmender Entfernung von dem Auxinzentrum abnimmt. Z. B. fand VAN DER WEY (1932) bei seinen Transportversuchen (S. 497 ff.), daß in den Zylinderchen, durch die er Auxin von einem auxinhaltigen zu einem auxinfreien Agarplättchen strömen ließ, immer etwas von dem hineindiffundierenden Wuchsstoff verschwand. Ob nun allerdings das Auxin dabei immer verbraucht wird, d. h. zur Zellstreckung verwendet wird, ist eine noch ungelöste Frage. Man kann sich auch vorstellen, daß es teilweise in den Zellen in andere chemische Formen umgesetzt bzw. inaktiviert wird.

Setzt man auf dekapitierte Koleoptilen einseitig eine geringe Menge Wuchsstoff, so wandert die Krümmung nicht ganz bis zur Basis herab. Das Auxin ist eben verbraucht, ehe es die Basis erreichen kann. Wenn man dagegen die doppelte Menge Wuchsstoff appliziert, so verschiebt sich die Krümmung wohl bis zur Basis, zumindestens, wenn man keine zu lange Pflanzen benutzt. In der Basis ist also in diesem Falle das Auxin „limiting factor“, in der Spitzenzone dagegen nicht (DU BUY 1933; vgl. auch S. 520).

Es ist nun wichtig, daß die Auxinbildung als solche von der Möglichkeit des Abführens der gebildeten Auxinmengen abhängt. Man hat es hier wohl mit einer Gleichgewichtsreaktion zu tun: (Auxin)-Vorstadium \rightleftharpoons Auxin. Folgende Versuche mögen das deutlich machen:

Läßt man eine abgeschnittene Spitze 1, 2, 3 usw. Stunden lang auf demselben Agarplättchen stehen, so ergibt sich, daß nach ungefähr 2 Stunden die erzeugte Auxinmenge konstant bleibt. Die Konzentration des Auxins im Agar nimmt dann nicht mehr zu. Bringt man dagegen die Spitze alle 2 Stunden auf ein neues Agarblöckchen, so sieht man, daß dieselbe Spitze ihr Produktionsvermögen während etwa 8 Stunden aufrechterhält. DU BUY (1931, S. 279) hat diese Tatsache bei *Avena*-Koleoptilen, weiter auch VAN DER WEY (1931, S. 889) sie bei *Zea Mays*-Koleoptilen nachgewiesen. Letztere können noch in der 9. und 10. Stunde nach dem Abschneiden Auxin abgeben.

Diese Versuche zeigen, daß bei Verhinderung der Wuchsstoffabfuhr die Auxinkonzentration im Agar so groß geworden ist, daß die Gleich-

gewichtsreaktion: Vorstadium \rightleftharpoons Auxin nicht mehr im Sinne der rechten Komponente weiter gehen kann.

Verhindert nun ein innerer oder äußerer Faktor bei der intakten Pflanze die Auxinabfuhr, so wird natürlich die Wuchsstoffabgabe pro Zeiteinheit ebenfalls mehr oder weniger vermindert. So wirkt z. B. auch das Licht, und wir werden auf die eben gemachten Angaben zurückzukommen haben, wenn wir später die Lichtversuche über die Auxinproduktion besprechen.

Auxinabgabe in Abhängigkeit vom Alter der Pflanzen.

Eine interessante Tatsache zeigt in dieser Beziehung Abb. 44. Auf der Abszisse ist das Alter der Pflanze angegeben, auf der linken, ausgezogenen Ordinate findet man die jeweilige Menge Auxin pro Stunde, die in den verschiedenen Altersstadien produziert wird, und zwar ausgedrückt in Prozenten der Produktion von 4 Tage alten Kontrollpflanzen. Hierzu gehört die ausgezogene fette Kurve. Die gestrichelte Kurve (rechte Ordinate) gibt die jeweilige Länge der untersuchten Pflanzen an, die punktierte Kurve, die uns momentan nicht weiter interessiert, die Länge des Primärblattes.

Wie man sieht, ist sogleich eine Auxinabgabe festzustellen, sobald das Wachstum beginnt. Vor diesem Zeitpunkt läßt sich aus Spitzen von Pflanzen, die z. B. 24 Stunden lang bei 22° C gekeimt haben, noch kein Auxin gewinnen, selbst wenn man bis zu 30 Spitzen auf ein Agarblöckchen während einiger Stunden zur Extraktion aufbringt.

Ist nun einmal der Prozeß, der zur Auxinabgabe führt, „aktiviert“, so erreicht diese bald einen Wert, der während eines großen Teiles des Wachstums praktisch konstant bleibt, sofern nur immer das Auxin gleichmäßig abgeführt wird (siehe S. 490). Sie wird bis über den Zeit-

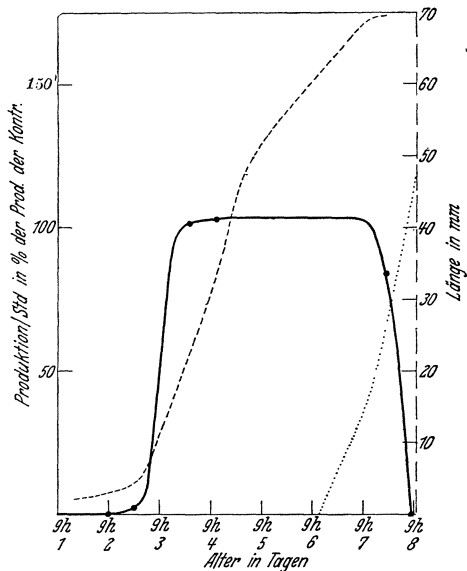


Abb. 44. Die Beziehungen zwischen Auxinabgabe, Wachstum und Alter bei der *Avena*-Koleoptile.
 — = Auxinabgabe/Std. in % der Produktion von 4 Tage alten Kontrollpflanzen,
 - - - = Wachstum der Koleoptile,
 = Wachstum des Primärblattes, gerechnet vom Augenblick des Durchbrechens aus der Koleoptile an.

punkt hinaus unterhalten, wo das Wachstum der Koleoptile bereits aufgehört hat. Bis etwa 12 Stunden nach Beendigung allen Wachstums, nachdem das primäre Blatt schon vor 24 Stunden durchgebrochen war (Abb. 44), läßt sich immer noch aus den aufgerissenen Koleoptilspitzen Auxin auffangen (DU BUY 1933).

Aus diesen Tatsachen ergibt sich, daß die Beendigung des normalen Wachstums nicht allein durch ein Defizit an Auxin verursacht sein kann. Vielmehr spielen dabei auch andere, auf den Zustand der Zellwände einwirkende Faktoren eine Rolle, wie wir auf S. 516ff. näher sehen werden.

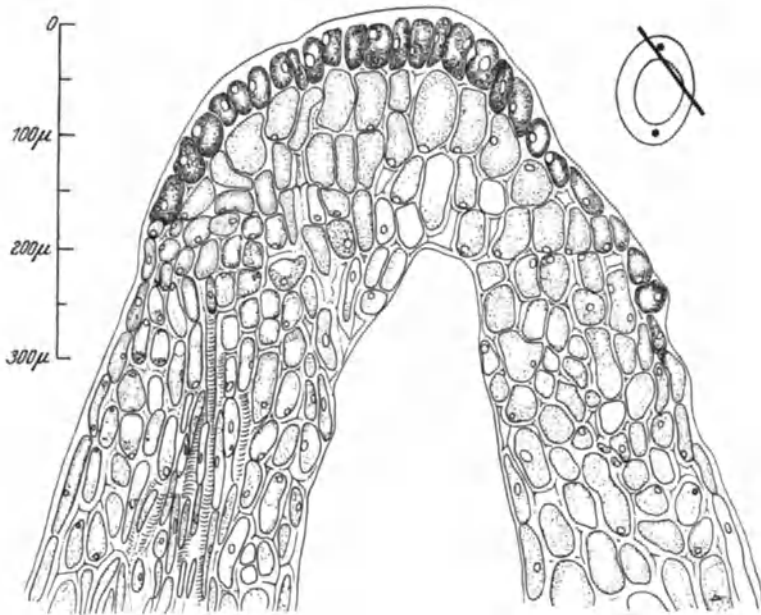


Abb. 45. Längsschnitt durch die Spitze der *Avena*-Koleoptile, seitlich median in spitzem Winkel zur großen Querachse der Koleoptile geführt (siehe Diagramm). Links ist eines der beiden Gefäßbündel getroffen. Die großen Interzellularen im Spitzengewebe sind keine Folge der Präparatbehandlung, sondern sind auch an frischen Schnitten deutlich zu sehen.

Im übrigen ist die lange währende Konstanz der Wuchsstoffabgabe darauf zurückzuführen, daß stets die gleiche Menge Zellen an der Bildung beteiligt sind, wobei nach der Reaktionsgleichung: Vorstadium \rightleftharpoons Auxin pro Zeiteinheit dieselbe Auxinmenge abgeführt wird. Es handelt sich dabei um die epidermalen Spitzenzellen, die sich, wie Abb. 45 und 46 zeigen, auch histologisch von den benachbarten Zellen unterscheiden. Sie sind weniger in die Länge entwickelt als vielmehr kubisch, sehr plasmareich und besitzen nur kleine Vakuolen.

Daß wirklich die epidermalen Spitzenzellen als Auxinbildungszentrum angesehen werden können, ergibt sich aus später im II. Teil noch zu besprechenden Versuchen von LANGE (1927, S. 44) und DU BUY (1933).

Diese zeigen, daß bei der Entfernung von 200—250 μ langen Spitzenstücken sowohl die Möglichkeit, phototropische Reaktionen auszuführen, als auch die Wuchsstoffabgabe selber zeitweilig sistiert sind.

Die Beendigung der Produktion hört immer erst auf, wenn die Zellen anfangen zu vertrocknen (schon mit bloßem Auge an einer Bräunung zu sehen¹). Da dieser Zeitpunkt individuell variiert, so ist natürlich auch der Moment des Aufhörens der Auxinabgabe ein verschiedener.

SÖDING (1929, S. 202ff.) gibt zwar an, daß die Spitzen alter, bereits durchgebrochener Koleoptilen keine Wuchshormone mehr bilden, doch

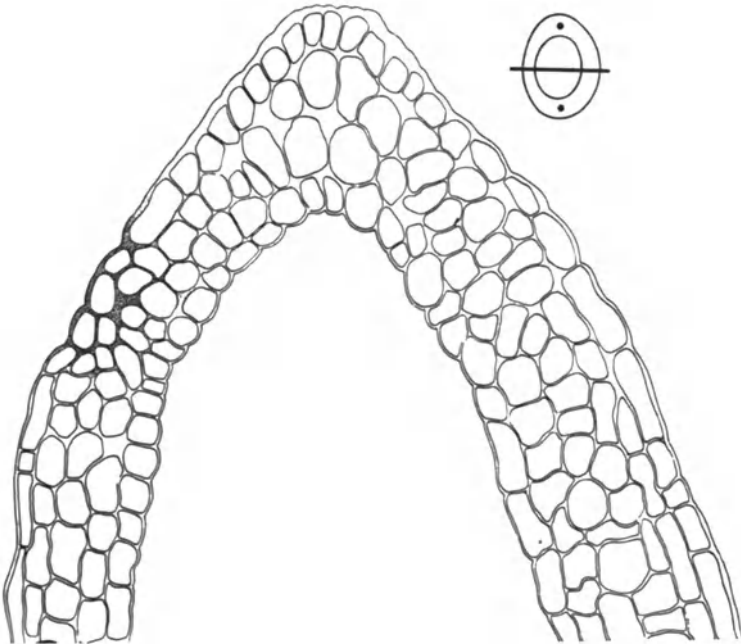


Abb. 46. Längsschnitt durch die Spitze der *Avena*-Koleoptile, median in Richtung der kleinen Querachse der Koleoptile geführt.

arbeitete er nicht mit etiolierten, sondern mit am Lichte aufgewachsenen Koleoptilen, welche einen ganz anderen Wachstumsverlauf aufweisen (l. c., S. 189). Im übrigen lassen sich seine Daten (l. c., Vers. 23, S. S. 203) auch in dem auf S. 491, 492 angegebenen Sinne deuten, da die Werte dieses Versuches noch eine Auxinabgabe nach erfolgtem Durchbruch des Primärblattes feststellen lassen.

¹ Den Umstand, daß die Spitzenzellen zuerst von der Koleoptile absterben, benutzen TETLEY und PRIESTLEY (1927) als einen der Hauptbeweise dafür, daß es bei der Koleoptile kein Auxin-Zentrum gibt. Dieser Beweis wird aber sofort hinfällig, wenn man daran denkt, daß das Absterben erst einige Zeit nach Beendigung des Wachstums geschieht.

Die nach Dekapitation erneut einsetzende Auxinabgabe.

(*Regeneration der physiologischen Spitze*). Die Erscheinung des nach Dekapitation erneut einsetzenden Wachstums hat zuerst ROTHERT (1894) beobachtet. Genauer wurde sie studiert durch DOLK (1926). ZOLLIKOFER (1928), SÖDING (1929) und TSI TSUNG LI (1930) haben sie in Abhängigkeit vom Alter der ganzen Pflanze bzw. dem „Alter“ der einzelnen Zellen (ob diese mehr apikal oder mehr basal liegen) untersucht.

Vergleich des Wachstums normaler und dekapitierter Pflanzen.

Wird eine Koleoptile dekapitiert, so wächst sie nach Regeneration des Wachstums noch genügend, um phototropische und geotropische Krümmungen ausführen zu können, wie SÖDING (1925 und 1926, S. 597) und DOLK (1926) feststellten. Bei der von DOLK (1926, S. 1114) gegebenen Abbildung sieht man aber auch schon, daß das Wachstum nach seinem erneuten Beginn bald wieder abnimmt, wenn eine Spitze von nur etwa 4 mm Länge abgeschnitten worden ist. Dies stimmt mit der Tatsache überein, daß eine geköpfte *Avena*-Koleoptile, gleichgültig wie weit sie von der Spitze entfernt dekapitiert wird, doch immer eine geringere Endlänge als eine intakte Koleoptile erreicht. SÖDING (1929) gibt zwar an, daß das nach Dekapitation erneut einsetzende Wachstum ebenso groß werden kann, wie wenn die morphologische Spitze noch anwesend ist. In seinen Versuchen mit grünen, belichteten Pflanzen (siehe S. 493) nimmt aber bereits das Wachstum der intakten Koleoptilen so stark ab (l. c., S. 189), daß es wohl zu verstehen ist, wenn nach z. B. 10 Stunden die dekapitierten Pflanzen ebenso schnell wie die intakten wachsen (l. c., S. 202), nämlich beide sehr wenig.

*Größe der Wachstums-Regeneration nach Dekapitation
in verschiedenen Abständen von der Spitze.*

Bereits STARK (1917) beobachtete, daß von etiolierten Koleoptilen von 50 mm Länge (*Hordeum* und *Avena*) das Wachstum abnimmt, wenn man mehr basal dekapitiert. Dekapitiert man aber z. B. nur 0,5 mm von der Spitze, so tritt lediglich eine kurzdauernde Wachstumsverringerung auf. Jedoch hat STARK den Wachstumsverlauf höchstens 12 Stunden lang gemessen.

SIERP und SEYBOLD (1926, S. 609) machten die gleichen Beobachtungen wie STARK. Auch ZOLLIKOFER (1928, S. 500ff.) erwähnt dasselbe für Paniceen (Anfangslänge etwa 10 mm). Bei diesen Objekten sinkt der Totalzuwachs nicht proportional zur Länge des Koleoptilrestes, sondern erst stark, dann aber bei Zunahme der Länge des dekapitierten Stückes immer weniger.

SÖDING (1929), der mit belichteten Pflanzen arbeitet (siehe oben), variiert in seinen Versuchen die Länge der abgeschnittenen Spitzen sehr wenig. Er sagt daher selbst, daß deshalb der Längenunterschied nicht ausreichend ist, um sichere Folgerungen ziehen zu können.

TSI TSUNG LI (1930) gibt an, daß bei einer Spitzen-Dekapitation von nur 1—2 mm der apikale Teil noch genügend Auxin erzeugen kann, um wieder die ursprüngliche Wachstumsgeschwindigkeit hervorzubringen. Jedoch gibt er nicht an, wie lange diese normale Wachstumsgeschwindigkeit bestehen bleibt. Dekapitiert er über größere Abstände von der Spitze, so findet auch er eine entsprechende Abnahme des regenerierten Wachstums.

Da nun alle die eben genannten Autoren das Wachstum nicht lange genug verfolgt haben, so ist ihnen die starke Abnahme der Endlänge, auch wenn man nur wenig dekapitiert, entgangen. Nur SIERP u. SEYBOLD (1926) geben diesbezügliche Daten (siehe Abb. 47), doch haben sie wiederum nicht den Wachstumsverlauf nach dessen Regeneration verfolgt. DOLK (1926), der dieses wohl getan hat, arbeitete jedoch nur mit Pflanzen, die 4 mm weit von der Spitze dekapitiert waren, wo dann natürlich das Wachstumsmaximum nach der Dekapitation lange nicht den normalen Wachstumsbetrag erreichte.

Es ist also sicher, daß das Wachstum je nach dem Abstände, in dem man von der Spitze aus dekapitiert, wenigstens vorübergehend den normalen Wert erreichen kann, im übrigen aber mehr oder weniger darunter bleibt. STARK (1917) erklärt dieses dadurch, daß er annimmt, daß man durch das Dekapitieren die Hauptwachstumszone entfernt. Nur aus diesem Grunde wächst dann die Pflanze nicht mehr so gut.

Dagegen glauben die anderen Autoren, daß das erneut auftretende Auxinzentrum, das mehr basalwärts gelegen ist, nicht mehr so viel Wuchshormon produziert. Daß das wirklich der Fall ist, hat DU BUY (1933) zeigen können (siehe S. 523), indem er, 5 Stunden nach der Dekapitation, die während 100 Minuten abgegebenen Auxinmengen von in verschiedenem apikalen Abstand dekapitierten Koleoptilstümpfen gemessen hat.

Im übrigen werden wir auf S. 523 genauer sehen, daß sowohl die Erklärung von STARK als auch die der anderen Autoren richtig ist.

Die Geschwindigkeit der Wachstums-Regeneration, abhängig von dem apikalen Abstand, in dem dekapitiert worden ist.

Der einzige, der hierüber Versuche gemacht hat, ist TSI TSUNG LI (1930). Er hat leider die Länge seiner Versuchspflanzen nicht angegeben, so daß man über ihr Alter im Unsicheren ist.

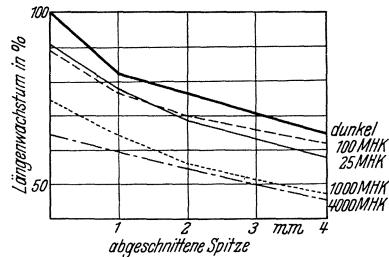


Abb. 47. Endlänge von *Avena*-Koleoptilen, die in verschiedenem apikalen Abstand dekapitiert worden waren, im Dunkeln und bei Beleuchtung, senkrecht von oben mit Glühlampenlicht. (Nach SIERP und SEYBOLD, 1926.)

Bei 1 mm Dekapitation tritt die Regeneration nach 124 Minuten auf.							
" 2 "	"	"	"	"	"	143	" "
" 4 "	"	"	"	"	"	166	" "
" 6 "	"	"	"	"	"	182	" "

β) **Wachstum und Auxintransport.** Da die phototropische Krümmung in engem Zusammenhang mit einem ungleichen Auxintransport steht, so ist es von sehr großem Belang, zu wissen, wie die verschiedenen Faktoren zunächst auf den normalen, beiderseits gleichmäßigen (vgl. S. 376) Auxintransport wirken.

Abhängig von der Transportgeschwindigkeit des Auxins und von der Fähigkeit der Zellen, das zur Verfügung stehende Auxin verbrauchen zu können, erstreckt sich das Wachstum natürlich auf eine kleinere oder größere Entfernung von der Spitze hin aus (DU BUY 1933). In einem gegebenen Augenblick wird sich nun eine Zelle mit Hilfe einer bestimmten Menge Auxin und unter Berücksichtigung bestimmter, später zu besprechender innerer Bedingungen um einen gewissen Betrag vergrößern können. Nur was an zugeführtem Wuchsstoff übrigbleibt, wird ungebraucht von der Zelle durchgelassen werden (basipetale Krümmungsverschiebung!).

Wird nun die Transportgeschwindigkeit des Auxins auf die eine oder andere Weise, z. B. durch das Licht verändert, so bleibt es noch so lange in der Zelle anwesend, bis die eben erwähnten inneren Bedingungen, die den Streckungsprozeß vorher noch limitierten, soweit geändert sind, daß dieselbe Zelle wieder Auxin verbrauchen kann. Die darunter gelegenen Zellen werden dann weniger oder überhaupt keinen Wuchsstoff mehr erhalten und daher nicht wachsen. Auf diese Weise kann eine Belichtung langdauernde Einwirkungen im Gefolge haben.

Hier müssen auch die Versuche erwähnt werden, bei denen man die Pflanzen auf eine gewisse lokalisierte Strecke hin erhitzt hat. Dabei fand bereits FITTING (1907, S. 223), daß der phototropische „Reiz“ nicht mehr fortgeleitet wurde. ZOLLIKOFER (1926) war dgl. in der Lage, die Koleoptile der Paniceen auswachsen und geotropische Krümmungen ausführen zu lassen. Im Normalfall wächst ja bekanntlich bei den Paniceen nur noch das Mesokotyl in den späteren Stadien. Wahrscheinlich bleibt das Auxin in solchen Fällen gezwungenerweise oberhalb der Wunden usw. sitzen und kann nicht mehr weiter basalwärts strömen.

Den Beweis hierfür lieferte DU BUY (1933). *Avena*-Koleoptilzylinder von ≈ 7 mm Länge wurden oben mit einem auxinhaltigen Agarwürfelchen versehen und mit der Basis auf ein auxinfreies Agarblöckchen gesetzt. Darauf wurden die Zylinder gleich weit von ihren Enden in der Mitte auf eine Länge von 2 mm mit einer elektrisch geheizten, gabelförmigen Wärmevorrichtung auf eine Temperatur von ≈ 55 C erhitzt. Die so behandelten Zylinder ließen kein Auxin vom oberen Plättchen nach dem

unteren zu strömen, während das bei Kontrollzylindern ohne Erhitzung wohl der Fall war.

Aus diesen Versuchen sieht man deutlich, was für eine Bedeutung der Auxintransport für das Wachstum der Koleoptile hat (siehe S. 520).

Wir wollen nun im einzelnen erörtern, wie der Auxintransport in der Koleoptile durch die verschiedenen Faktoren beeinflußt wird.

Auxintransport in Abhängigkeit von der Temperatur.

VAN DER WEY (1932), der dem Auxintransport eine längere Arbeit gewidmet hat, unterscheidet dabei zwei Größen:

1. Die absolute Transportintensität ist diejenige Menge Auxin, die jeden Querschnitt der Koleoptile in der Zeiteinheit passiert (l. c., S. 425). Diese Formulierung setzt den idealen Fall voraus, daß kein Auxin während des Transports verbraucht wird. Für den Normalfall, daß wohl Auxinverbrauch während des Transports stattfindet, ist besser zu definieren:

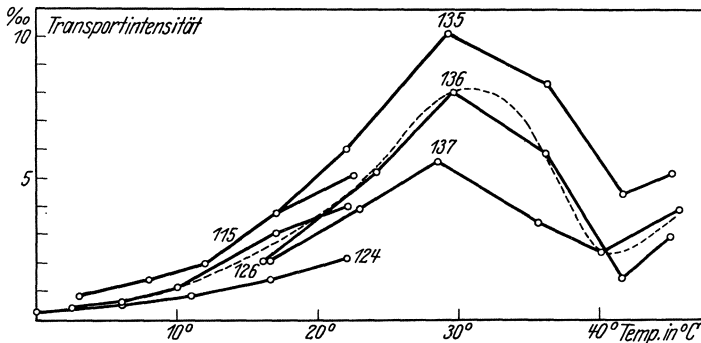


Abb. 48. Auxintransportintensität in Abhängigkeit von der Temperatur bei der *Avena*-Koleoptile. Abszisse: Temperatur; Ordinate: Transportintensität in % Krümmungsgraden; Gestrichelte Kurve: Ideale Mittelwerte für die Transportintensität. (Nach VAN DER WEY, 1932.)

1a. Die absolute Transportintensität ist diejenige Menge Auxin, die einen bestimmten Querschnitt der Koleoptile in der Zeiteinheit passiert.

2. Die Transportgeschwindigkeit ist der vom Auxin pro Zeiteinheit in der Koleoptile zurückgelegte Weg, ausgedrückt in Millimetern.

Die absolute Transportintensität bestimmte VAN DER WEY auf die Weise, daß er senkrecht stehende Koleoptilzylinder von 2 oder 4 mm Länge unten auf ein Agarplättchen setzte, welches keinen Wuchsstoff enthielt. Oben wurde auf die ganze Schnittfläche ein Agarplättchen mit einer vorher bestimmten Auxinkonzentration aufgesetzt. Nach einiger Zeit wurde die Auxinkonzentration, die sich inzwischen im unteren Agarplättchen angesammelt hatte, festgestellt. Die Versuche wurden bei verschiedenen Temperaturen ausgeführt. Abb. 48 (l. c., S. 471) zeigt das Ergebnis in Kurvenform. Man sieht, daß im großen und ganzen diese Kurven ihrer Form nach mit der Auxinproduktionskurve (Abb. 42) übereinstimmen.

Ein Unterschied besteht aber darin, daß VAN DER WEY auch noch bei niederen Temperaturen Auxintransport beobachtete, wo die Auxinproduktion bereits aufgehört hat. Das liegt wohl daran, daß er seine Versuche immer mit relativ hohen Ausgangskonzentrationen von aus Urin bereitetem Auxin (z. B. $1-4 \cdot 10^{-4} \gamma$ bei den der Abb. 48 zugrunde liegenden Versuchen) ausgeführt hat. Bei niedrigeren Temperaturen spielen dann die ja immer vorhandenen Diffusionserscheinungen eine verhältnismäßig bedeutendere Rolle als bei normalen Temperaturen. Darauf weisen auch VAN DER WEYS Versuche über inversen Transport bei 0°C hin (l. c., S. 434, 438, 449).

Die Transportgeschwindigkeit wurde einfach auf die Weise ermittelt, daß der Transport durch Zylinder von 1–4 mm Länge jeweils miteinander verglichen wurde. Bei einer bestimmten Transportintensität ist dann diejenige Auxinmenge, welche nach bestimmter Zeit im unteren Agarwürfelchen (siehe S. 497) anzutreffen ist, proportional der Länge der Koleoptilzylinderchen. Ein 4 mm langes Zylinderchen transportiert z. B. in der gleichen Zeit nur halb so viel wie ein 2 mm langer Zylinder; die Dauer der Zeit, die man warten muß, bis durch den 4 mm langen Zylinder gleich viel Auxin wie durch den 2 mm langen Zylinder geströmt ist, zeigt direkt die Transportgeschwindigkeit für 2 mm Weglänge an¹. Über die Berechtigung, auf diese Art und Weise die Ermittlung der Transportgeschwindigkeit vornehmen zu dürfen, siehe S. 506.

Es wurde im allgemeinen bei 23°C eine Auxintransportgeschwindigkeit von 8–11–15 mm/h (Mittelwert = 10 mm/h) festgestellt (VAN DER WEY 1932, S. 424, 435, 443). Derartige Transportgeschwindigkeiten ergeben sich auch indirekt aus dem Fortschreiten von phototropischen und Wuchsstoff-Krümmungen, wie sie DU BUY-NUERNBERGK (1929a, Fig. 1)

¹ VAN DER WEY (l. c., S. 442) wandte gelegentlich auch das theoretisch am nächsten liegende Verfahren zur Bestimmung der Auxin-Transportgeschwindigkeit an, indem er nach Aufsetzen von Auxinagar auf die obere Schnittfläche eines Koleoptilzylinders feststellte, wie lange es dauerte, bis zuerst im unteren Agarplättchen ein Maximum an Auxin nachgewiesen werden konnte. Im einzelnen wurde der Versuch folgendermaßen durchgeführt: Das obere auxinhaltige Agarplättchen wurde 10 Min. nach dem Aufsetzen wieder weggenommen. Alsdann wurde alle 10–14 Min. das untere, anfangs auxinfreie Agarplättchen entfernt und durch ein neues Plättchen ersetzt. Nachher wurden die verschiedenen unteren Agarplättchen auf ihre Wuchsstoffkonzentration hin untersucht. Es ergab sich, daß nach etwa 50 Min. ein maximaler Auxinwert in dem entsprechenden Agarplättchen nachzuweisen war. VAN DER WEY schloß daraus, daß in dem betreffenden Versuch das Auxin durchschnittlich 45 Min. brauchte, um einen Zylinder von 6 mm Länge zu durchlaufen, also eine Geschwindigkeit von 8 mm pro Stunde hatte.

Infolge des Umstandes, daß das eben erwähnte Maximum wenig ausgesprochen ist, und daß sich die transportierte Gesamtauxinmenge nicht so einfach mit dieser Methode ermitteln läßt, hat VAN DER WEY die Anwendung des zuerst beschriebenen Verfahrens zur Bestimmung der Transportgeschwindigkeit vorgezogen.

und DOLK (1930, Fig. 21 ff.) kinematographisch beobachtet haben. Der Mittelwert ist dann allerdings etwas größer, etwa 13 mm/h, vor allem im oberen Teil der Koleoptile.

Über die Beeinflussung der Transportgeschwindigkeit durch die Temperatur siehe S. 505 ff.

Auxintransport in Abhängigkeit von der Auxinkonzentration.

Auch diese Frage ist von VAN DER WEY (1932) genauer studiert worden. Allgemein unterscheidet er neben der absoluten Transportintensität,

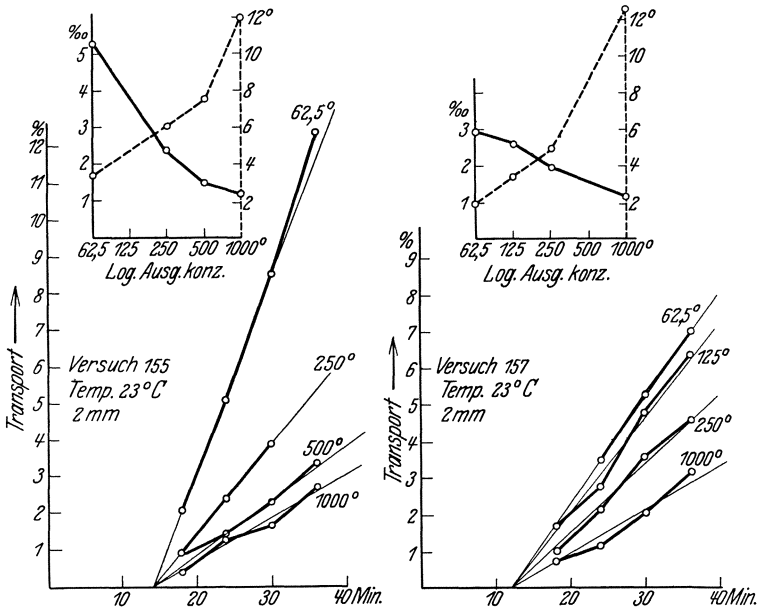


Abb. 49. Verlauf des Wuchsstofftransports in *Avena*-Koleoptilen bei verschiedener Ausgangskonzentration der Auxinlösung (bei den Kurven angegeben). Zylinder = 2 mm lang; Abszisse: Zeit; Ordinate: Transport.

Kleine Abbildungen: Ausgezogen; Abhängigkeit der relativen Transportintensität in % Krümmungsgraden von der Konzentration der Auxinlösung. Gestrichelt: Abhängigkeit der absoluten Transportintensität in ° (gestrichelte Ordinate) von der Auxinkonzentration. (Nach VAN DER WEY, 1932.)

die wir eben besprochen haben, die sogenannte relative Transportintensität. Ihre Definition lautet:

$$\text{Relative Transportintensität} = \frac{\text{Zunahme pro Zeiteinheit der Auxinkonzentration im unteren Agarplättchen}}{\text{Auxin-Ausgangskonzentration im oberen Agarplättchen} = 100 \text{ gesetzt}} \cdot$$

Anders gesagt: Die relative Transportintensität ist der Anstieg der Konzentration im unteren Agarplättchen pro Minute, ausgedrückt in Prozenten der ursprünglichen Ausgangskonzentration (l. c., S. 425).

† Die Gleichung ist an der Hand des auf S. 497 beschriebenen Transportversuches aufgestellt.

Es ergab sich, daß mit Zunahme der Ausgangskonzentration die relative Transportintensität sinkt, während die absolute Transportintensität steigt. Doch gilt dieser Satz nur für verhältnismäßig hohe Ausgangskonzentrationen, wo man sich vorstellen muß, daß dann der „wirksame Querschnitt“ der Transportbahnen für Auxin in der Pflanze bei dem praktisch konstanten Durchmesser der Koleoptile als limitierender Faktor auftritt, bzw. die Transportgeschwindigkeit nicht weiter erhöht werden kann. Wir kommen darauf auf S. 505, 507 zurück.

Abb. 49 (VAN DER WEY 1932, S. 460) gibt zwei Beispiele für die Beziehungen zwischen relativer und absoluter Transportintensität wieder. Aus den großen Kurven ersieht man, daß z. B. bei einer Ausgangskonzentration von 1000^0 ($= 2 \cdot 10^{-3} \gamma$) nach 30 Minuten etwa 1,6—2,1% ins untere Plättchen gewandert sind, d. h. es ist dort eine Konzentration von 16—21⁰ vorhanden. Bei einer Ausgangskonzentration von 250^0 sind nach 30 Minuten etwa 3,6—3,9% unten angelangt, entsprechend einer Konzentration von 13—15,6⁰.

Die kleinen Kurven zeigen die Beziehungen zwischen relativer und absoluter Transportintensität noch genauer. Man sieht, daß die Kurven der absoluten Transportintensität mit steigender Ausgangskonzentration ansteigen, während die Kurven der relativen Transportintensität sinken.

Dieselben Resultate fand VAN DER WEY auch für Transportversuche bei 0° C gültig (siehe im übrigen dazu S. 507).

Auxintransport in Abhängigkeit von dem Alter der Pflanzen.

Je älter die Zellen sind, desto weniger transportieren sie Auxin. Das konnte festgestellt werden (DU BUY 1933), indem 60 mm langen Koleoptilen Zylinderchen von 7 mm Länge entnommen wurden. Mit diesen Zylindern wurde nun ein vergleichender Transportversuch bei konstanter Zeit nach der auf S. 497 beschriebenen Methode vorgenommen.

Es ergab sich, daß die unteren Agarwürfelchen der Basiszylinder sehr wenig Auxin empfangen hatten. Die Würfelchen der Zylinder aus dem mittleren Koleoptilteil hatten ungefähr ebenso viel wie die unteren Würfelchen der Spitzenzylinder bekommen, und das war dann stets beträchtlich mehr als bei dem Versuch mit den Basiszylindern.

Wie sich nun aus den Ausführungen auf S. 518ff. ersehen läßt, sind die Zellen der Spitzenregion von nicht zu alten Pflanzen (60 mm lang) physiologisch noch als jung zu bezeichnen. Aus obigen Versuchen ist daher zu schließen, daß alte Zellen weniger Wuchsstoff transportieren.

VAN DER WEYS (l. c., S. 426ff.) Versuche sind in dieser Beziehung nicht ganz eindeutig. Er machte einerseits Experimente mit 2 mm langen Zylinderchen und *Zea*-Auxin, wo sich für alle Zylinder, sowohl basalen, als auch apikalen Teilen der Koleoptile entnommen, praktisch die gleichen Transportintensitäten ergaben. Außerdem machte er aber auch Versuche mit 3 mm langen Zylindern und Urinauxin von erheblich

größeren Ausgangskonzentrationen als bei seiner ersten Versuchsserie. Diese ergaben aber das gleiche Bild, was oben schon dargestellt war, d. h. die apikalen Zylinder transportieren mehr Auxin als die basalen. Da aber die Menge des im oberen Würfelchen jeweils zurückgebliebenen Auxins in dieser zweiten Versuchsreihe nicht analysiert worden war, kann man nicht mehr ausmachen, ob die basalen Zylinder nicht nur eine geringere Transportfähigkeit, sondern auch einen größeren Verbrauch gehabt haben.

Die Differenzen der beiden Versuche VAN DER WEYS lassen sich im übrigen nur so erklären, daß im zweiten Versuch ältere Pflanzen benutzt worden sind als im ersten.

Polarität des Auxintransportes.

Im allgemeinen kann man sagen, daß der Auxintransport in der Koleoptile nur basalwärts, also polar erfolgt. Die sehr geringen Auxinmengen, die bei passender Versuchsanordnung über den inversen Transport (siehe VAN DER WEY 1932, S. 446) auch einmal apikal wandern können, sind Diffusionserscheinungen zuzuschreiben, die z. B. in den Gefäßbündeln oder dem den Zylindern äußerlich anhaftenden Wasser Platz finden können. In den eigentlichen Parenchymzellen findet jedenfalls kein apikaler Transport statt (vgl. S. 503). Die Polarität des Auxintransportes hat zuerst F. W. WENT (1928) festgestellt. Desgleichen beobachtete auch BEYER (1928), daß die „Reizleitung“ von der Spitze nach der Basis einer Koleoptile nicht vorhanden ist, wenn man zwischen beide einen invers gestellten Koleoptilering einschaltet.

Noch schöner ist der Beweis, den VAN DER WEY (l. c., S. 443 ff.) für die Polarität des Wuchsstofftransportes beigebracht hat. Nach der auf S. 497 beschriebenen Methode wurden dieses Mal nicht die apikalen, sondern die basal gelegenen Agarplättchen mit hohen Auxinkonzentrationen versehen und die Zylinder umgekehrt aufgestellt. Trotzdem kam nie in das Agarplättchen der morphologisch apikalen Schnittfläche Wuchsstoff hinein.

Wurde wie beim normalen Transportversuch (S. 497) apikal eine gewisse Auxinkonzentration aufgesetzt, dem basalen Plättchen aber gleich bei Versuchsbeginn eine viel höhere Konzentration Auxin zugefügt, so erfolgte trotzdem der Auxintransport immer basalwärts, d. h. in diesem Falle vom Ort einer niederen zum Orte einer höheren Konzentration.

Auxintransport bei Narkose und Plasmolyse.

Leider hat VAN DER WEY keine Transportversuche bei Narkose ausgeführt. Wir sind also diesbezüglich auf die älteren Angaben FITTINGS (1907, S. 226) angewiesen, der feststellte, daß sich der phototropische „Reiz“ nicht über solche Zonen der Koleoptile fortpflanzte, die der Einwirkung von Chloroformwasser ausgesetzt waren. In gleicher Richtung

liegen auch die Befunde STARKS (1917, S. 524ff.) über die Einwirkung der Narkose auf die Leitung des „Traumatotropismus“.

Es ist aus diesen Versuchen der indirekte Schluß zu ziehen, daß bei Narkose der Koleoptil-Zellen kein Auxintransport stattfindet. Möglicherweise beruht das darauf, daß unter dem Einfluß der stark oberflächenaktiven Narkotika die negative elektrische Ladung und damit die Quellbarkeit und Permeabilität der Außenschicht des Protoplasmas verringert wird (s. HÖBER 1926, S. 596ff.; BAKHUYZEN 1930, S. 273; vgl. S. 504).

FITTING (l. c.) hat auch einige Versuche über Plasmolyse und „Reizleitung“ angestellt, die hier erwähnt werden müssen. Sie wurden methodisch genau so wie die eben erwähnten Versuche mit Chloroformwasser ausgeführt. Er ließ entweder 18% Rohrzucker (isosmotisch mit 3,5% KNO_3) oder 3,5% Kalisalpete oder 2,03% NaCl (isosmotisch mit 3,5% KNO_3) während $2\frac{1}{2}$ —3 Stunden örtlich auf eine kurze Zone unterhalb der Spitze einwirken. Dann wurde, währenddem der Einfluß der Reagentien nicht unterbrochen wurde, die Koleoptilspitze 6—7 Stunden lang einseitig belichtet und beobachtet, ob sich die phototropische Krümmung auch über die behandelte Zone hinaus basalwärts fortpflanzte. Bei Rohrzucker war das der Fall, bei NaCl und KNO_3 aber nicht.

Interessant ist nun aber, daß die KNO_3 -Lösung, obwohl sie das Basalwärtswandern der Krümmung verhinderte, trotzdem ein, wenn auch schwächeres Weiterwachsen der Koleoptile ermöglichte. Bei diesen Versuchen hing FITTING die Pflanzen direkt zu $\frac{3}{4}$ ihrer Länge in die KNO_3 -Lösung hinein. In einigen Fällen, wenn nämlich die Koleoptilen samt Körnern von den Wurzeln vorher getrennt worden waren, trat anfänglich sogar eine vorübergehende Verkürzung der Pflanzen ein, nachdem sie mit dem KNO_3 in Berührung gebracht worden waren.

Diese Versuche FITTINGS können durch die Annahme erklärt werden, daß der Transport des Auxins nicht völlig durch KNO_3 gehemmt wird, und daß die Wuchsstoffwirkung ebenfalls weitergeht, eine Tatsache, die sich auch aus den Experimenten von HEYN (1931) ergibt (s. S. 512).

Im übrigen wäre es aber sehr erwünscht, wenn die FITTINGSchen Versuche quantitativ genauer mit Hilfe der Auxinanalyse wiederholt würden. Was z. B. den negativen Einfluß des Rohrzuckers betrifft, so ist nicht untersucht worden, ob die Saccharose überhaupt in nennenswertem Maß durch die Kutikula in die Zellen eingedrungen war. Vielleicht hatte daher gar keine Plasmolyse stattgefunden. Doch kann es auch so sein, daß der Rohrzucker die Permeabilität gar nicht ändert, so wie das КОК (1932/1933, S. 119ff.) bei *Drosera*-Tentakeln beobachtet hatte.

Selbst für die Versuche, bei denen eine KNO_3 -Lösung benutzt wurde, steht nicht völlig fest, ob Plasmolyse eingetreten war. FITTING hatte nämlich nicht in Verbindung mit den Versuchen selber, sondern nur getrennt davon an Schnitten beobachtet, daß die Plasmolyse in 2,5 bis 3% iger KNO_3 -Lösung beginnt. Allerdings sind die Zellen für diesen Stoff sehr permeabel, doch zeigt das Plasma gleichzeitig gegen KNO_3

große Widerstandskraft; niemals war ein Absterben während der Versuchsdauer zu beobachten gewesen.

KOK (l. c.) fand, daß KNO_3 die Permeabilität der *Drosera*-Tentakeln herabsetzt. Ob das auch für die *Avena*-Koleoptile gilt, ist fraglich. Die Ergebnisse FITTINGS, daß nur die „phototropische Reizleitung“ sistiert wird, weniger aber das Wachstum, weisen mehr darauf hin, daß KNO_3 die Permeabilität erhöht, so daß das Auxin in der Pflanze mehr diffus verteilt wird, und keine Wuchsstoff-Differenz an Licht- und Schattenseite zustande kommen kann.

Indessen können darüber erst weitere Versuche entscheiden, die auch aus dem Grunde wichtig sind, um mehr Sicherheit über den Weg, auf dem das Auxin in der Pflanze transportiert wird, zu bekommen (siehe den folgenden Absatz).

Mechanismus des Auxintransportes.

Es fragt sich nun, wie die verschiedenen Erscheinungen, welche uns der Auxintransport bietet, am besten zu erklären sind. Dazu untersuchen wir, welche Organe bzw. Zellelemente eigentlich die Transportbahnen für das Auxin sind.

1. Gefäßbündel. F. W. WENT (1932) glaubt, daß der Transport „spezifischer Stoffe“, wozu er die wurzelbildenden Substanzen (S. 378) und den Wuchsstoff rechnet, in den Geleitzellen des Phloems stattfindet. Diese Annahme mag wohl für andere Pflanzenorgane, z. B. den Auxintransport in Grasknoten (vgl. S. 387), richtig sein, sofern sie überhaupt Geleitzellen besitzen (*Pinus* hat z. B. nach MÜNCH 1932, S. 425 keine!). Für den Auxintransport in der Koleoptile trifft sie aber nicht zu. VAN DER WEY (1932, S. 488) konnte nämlich einwandfrei nachweisen, daß weder Xylem noch Phloem samt deren Geleitzellen als Transportweg für Wuchsstoff in Betracht kommen. Setzt man die Auxin-Agarwürfelchen einseitig auf die Breitseite der Koleoptilen auf, wo sich keine Gefäßbündel befinden, so tritt doch eine Krümmung auf. Als Transportweg kommt hier also nur das Parenchymgewebe in Frage.

2. Interzellularen. In den Interzellularen könnte sich der Wuchsstoff nur auf dem Wege der normalen Diffusion verbreiten. Obwohl nun die normale Diffusion wohl stets beim Auxintransport vorhanden ist, so ist die durch sie transportierte Auxinmenge nur so gering, daß sie gegenüber dem auf andere Weise erfolgenden polaren Auxintransport keine Rolle spielt (siehe S. 501 und VAN DER WEY 1932, S. 448, 488). Durch die überdies bei der *Avena*-Koleoptile ziemlich spärlich vorhandenen Interzellularen kann also nur ein sehr geringer Bruchteil des Auxins befördert werden.

3. Vakuolen. KOK (1932/1933, S. 93 ff.) stellte fest, daß bei *Vallisneria*-Blättern und *Drosera*-Tentakeln der nicht polare Transport von Koffein auf dem Wege der Diffusion von Vakuole zu Vakuole erfolgt. Wenn dieser Weg nun auch für den Auxintransport in Frage kommen soll, so wird er jedenfalls sehr wenig leistungsfähig sein, da durch nor-

male Diffusion nur geringe Stoffmengen pro Zeit- und Querschnittseinheit transportiert werden können (vgl. MÜNCH 1930, S. 103).

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß der Auxintransport in der Koleoptile auf dem Wege der Diffusion durch Interzellularen und Vakuolen von keiner besonderen Bedeutung ist.

4. Protoplasmaströmung. F. W. WENT (1928) ist ferner der Ansicht, daß die Protoplasmaströmung den Auxintransport in der Koleoptile bewerkstelligt. Man kann sich vorstellen, daß der Transport innerhalb der Zelle durch Mitwirkung der Protoplasmaströmung stattfindet, während für den Transport von Zelle zu Zelle elektrokapilläre Vorgänge mit polarpermeablen Membranen usw. (vgl. BRAUNER 1930) sorgen.

VAN DER WEY (l. c.) verwirft diese Ansicht, weil die Protoplasmaströmung sehr stark, die Transportgeschwindigkeit des Auxins seiner Ansicht nach aber praktisch nicht von der Temperatur beeinflußt wird. Wie wir nun aber nachher (S. 506) sehen werden, ist der Beweis VAN DER WEYS für die Konstanz der Transportgeschwindigkeit bei verschiedenen Temperaturen unbefriedigend.

Um einwandfrei zeigen zu können, daß die Protoplasmaströmung nichts mit dem Auxintransport zu tun hat, müßten die FITTINGSchen Plasmolyseversuche (S. 502) genauer wiederholt werden. Falls bei dem Versuch mit KNO_3 tatsächlich Plasmolyse eingetreten war, und trotzdem Weiterwachsen der Pflanze erfolgte, so weist das darauf hin, daß die Protoplasmaströmung keinen Einfluß auf den Auxintransport ausübt. Es ist nicht anzunehmen, daß sie noch nach Eintreten der Plasmolyse vor sich geht, zum mindesten würde sie dann wegen der mehr oder weniger großen Trennung zwischen Wandplasma und Tonoplasten nicht mehr in so regelmäßigen Bahnen verlaufen wie bei der nicht plasmolysierten Zelle.

Für den Fall, daß die Protoplasmaströmung doch am Auxintransport beteiligt ist, darf man ihre Wirkung jedenfalls nicht überschätzen. Sie versieht ja nicht den Transport von Zelle zu Zelle, hier aber sind bestimmt die größten Widerstände zu überwinden.

5. Zellwände¹. VAN DER WEY (1932) glaubt, daß das Auxin nur in den Zellwänden und dem an diesen haftenden Plasma transportiert wird. Die treibenden Kräfte dabei sind die schon oben erwähnten elektrokapillären bzw. elektroosmotischen Vorgänge. Argumente dafür sind, daß das Auxin als schwache Säure ein Elektrolyt ist, daß das Protoplasma elektrische Ladungen aufweist (BAKHUYZEN 1930), und daß der Transport polar gerichtet ist.

Die Annahme, daß spezifische Stoffe, wie z. B. Auxin oder die wurzelbildenden Substanzen (s. S. 378) durch elektrische Potentialdifferenzen transportiert werden, ist neuerdings von F. W. WENT (1932) zur Aufstellung einer Polaritätstheorie verwendet worden. F. W. WENT, der zur Stützung seiner Ansicht neben den schon bekannten Literaturangaben auch noch eigene Ver-

¹ Nach VAN DER WEY (1932, S. 489) ist dabei die „ruhende“ Hautschicht des Protoplasmas gewissermaßen auch als Zellwandsubstanz, und zwar „in statu nascendi“ zu betrachten. Diese Ansicht bestätigende Beobachtungen und Literatur sind bei STRUGGER (1932, S. [88]) angeführt.

suche über den polaren Transport gewisser Farbstofflösungen in Pflanzenstengeln anführt, glaubt, daß sich ganz allgemein die verschiedenen Erscheinungen der pflanzlichen Polarität auf Spannungsunterschiede in der Pflanze zurückführen lassen. Der Wurzelpol wäre demnach mehr positiv, der Sproßpol dagegen mehr negativ geladen, so daß also Säuren, die ja infolge Dissoziation freie negative Ionen haben, wie das Auxin, basalwärts wandern. Wenn F. W. WENT dabei an Kataphorese denkt, so scheint uns allerdings dieser Ausdruck hinsichtlich des Auxintransports nicht so treffend zu sein, da es sich doch weniger um den Transport von festen Wuchsstoffteilchen als wahrscheinlich mehr um den Transport von Auxinlösung handelt, der auf dem Wege der Elektroosmose vor sich gehen dürfte.

Man könnte sich dann etwa vorstellen, daß für die Bewegung mehr oder weniger die HELMHOLTZ-PERRINSche Gleichung der Elektroosmose gilt (vgl.

HÖBER 1926, S. 137; „Elektrostatik usw.“ 1929):
$$v = \frac{q \cdot \zeta \cdot E \cdot D}{4\pi \cdot \eta}$$
 (v = in der Zeiteinheit übergeführte Flüssigkeitsmenge; ζ = Potentialsprung an der Grenze der festen Substanz und Flüssigkeit; D = Dielektrizitätskonstante der Flüssigkeit; E = Potentialgefälle [bewirkt im Experiment durch die außen angelegte elektromotorische Kraft]; q = Flüssigkeitsquerschnitt; η = Konstante der inneren Reibung.)

In Verbindung mit dem eben Gesagten wollen wir noch etwas genauer auf die Abhängigkeit der Auxin-Transportgeschwindigkeit von der Temperatur eingehen (vgl. S. 497 ff., 504).

Nach VAN DER WEY (1932, S. 484) ist keine derartige Abhängigkeit vorhanden: die Transportgeschwindigkeit ist bei jeder Temperatur gleich groß. Theoretisch begründet VAN DER WEY seine Ansicht damit, daß die elektrischen Ladungen, die, wie wir oben erörtert haben, den Auxintransport verursachen, bei jeder Temperatur gleich sind. Die Änderung der Transportintensität mit der Temperatur müßte dann dadurch erfolgen, daß der wirksame Querschnitt q der Transportbahnen größer wird. VAN DER WEY (l. c., S. 490) stellt sich das so vor, daß er annimmt, die Micellen der jungen Zellwand seien nicht nur in der Längsrichtung der Zelle, sondern auch in deren Radialrichtung mehr oder weniger gegeneinander beweglich. Es würde sich dann z. B. bei 20° C viel mehr Raum, d. h. mehr gequollenes Plasma zwischen den Micellen befinden als bei 10°. Somit würde dem Auxin bei 20° C auch eine im Querschnitt größere Transportbahn zur Verfügung stehen.

Diese Annahme VAN DER WEYS mag wohl prinzipiell richtig sein, denn wir werden gleich sehen, daß tatsächlich bei dem Transport größerer Auxinkonzentrationen ein limitierender Faktor vorhanden ist, der nur in dem begrenzten Querschnitt q der Transportbahnen gesucht werden kann (vgl. S. 500). Trotzdem beweist sie unseres Erachtens nach keineswegs, daß sich die Transportgeschwindigkeit nicht ändert.

Wird in der HELMHOLTZ-PERRINSchen Gleichung q durch die Temperatur vergrößert, so ist natürlich v auch größer. Nun wird aber nicht nur q , sondern — wahrscheinlich in viel höherem Maße — auch η geändert. Bei höherer Temperatur wird die Viskosität der Kolloide im Plasma und den Zellwänden geringer. Selbst bei gleichen elektrischen Ladungen würde dann aber die Transportgeschwindigkeit vergrößert werden, weil die Reibungswiderstände, ausgedrückt durch η , kleiner sind.

¹ Wir führen diese Gleichung hier hauptsächlich nur deshalb an, weil sie zeigt, welcher Art die Beziehungen zwischen den verschiedenen Faktoren bei elektro-chemischen Vorgängen sind.

Wir sehen also, daß auch unter der Voraussetzung der Gültigkeit der elektrokapillären Transporttheorie keine Notwendigkeit besteht, eine bei allen Temperaturen konstante Transportgeschwindigkeit anzunehmen.

Wie steht es nun mit den experimentellen Beweisen VAN DER WEYS für seine Ansicht?

Die von ihm beschriebene Methode, die Transportgeschwindigkeit zu messen, setzt voraus, daß ein konstantes Konzentrationsgefälle vorhanden ist, indem z. B. am Ende der Diffusionsstrecke das Auxin immer weggeschafft oder umgewandelt wird. Nur in diesem Falle würde sie für die einfache Diffusion gültig sein¹. Für den polaren Transport, wie er in der Koleoptile stattfindet, dürfte sie wohl auch unter anderen Umständen gültig sein, weil ja in diesem Falle das Konzentrationsgefälle durch das Ausmaß der elektrischen Ladungen bedingt ist.

Wenn nun VAN DER WEY glaubt, auf diesem Wege einen Beweis für die Temperatur-Unabhängigkeit der Transportgeschwindigkeit gefunden zu haben, so müssen da folgende Einwände gemacht werden:

1. Sahen wir auf S. 498, daß eine völlig konstante Transportgeschwindigkeit überhaupt nicht vorhanden ist. Diese schwankt vielmehr nach den eigenen Angaben VAN DER WEYS (bestätigt durch die indirekten Befunde von DU BUY-NUERNBERGK (1929a; siehe auch S. 498) und DOLK (1930) in ihren Extremen um beinahe 100%.

2. Ist die Meinung VAN DER WEYS auf seine verschiedenen graphischen Darstellungen von Transportkurven (l. c., S. 471 u. a. O.) begründet, wobei die linearen Kurven ziemlich gleichmäßig in einem idealen Punkt auf der Abszisse zusammenlaufen (siehe als Beispiel Abb. 49). Dieses mag wohl für einige der Kurven gelten, z. B. auch für unser Beispiel Abb. 49. Im allgemeinen zeigen aber doch die experimentellen Daten so große Abweichungen von dem „idealen“ Kurvenverlauf, daß diese unseres Erachtens nach nicht einfach unberücksichtigt gelassen werden dürfen.

3. Ist nicht außer acht zu lassen, daß VAN DER WEY die meisten seiner Temperaturversuche mit Koleoptilzylindern von höchstens 4 mm Länge ausgeführt hat. Bei so kurzen Zylindern lassen sich dann natürlich Unterschiede in der Transportgeschwindigkeit nicht so leicht nachweisen, wie wenn die Zylinder 6, 8 und 10 mm lang gewesen wären.

¹ Bei einfacher Diffusion würde nach MÜNCH (1930, S. 14) für die Geschwindigkeit v , mit der die ersten Spuren des diffundierenden Stoffes in der Zeit t eine bestimmte Strecke zurückgelegt haben, die Gleichung gelten:

$$v = \frac{1}{2} \sqrt{\frac{C}{t}} \quad (C = \text{Konstante}),$$
 d. h. die Geschwindigkeit ist umgekehrt proportional der Wurzel aus der Zeit. Ähnlich würde bei einfacher Diffusion für die transportierte Stoffmenge m nach MÜNCH (l. c., S. 107) die Formel gelten:

$$m = 2c \cdot q \sqrt{\frac{k \cdot t}{\pi}} \quad (k = \text{Diffusionskoeffizient}, \quad q = \text{Querschnitt}, \quad c = \text{Konzentrationsgefälle}).$$
 Die Formel bezieht sich auf den Fall, daß die Diffusion noch im Fortschreiten begriffen ist.

Wenn sich also aus dem eben Gesagten durchaus die Möglichkeit ergibt, daß sich die Transportgeschwindigkeit mit der Temperatur wohl ändert, so ist dieser Satz noch dadurch zu ergänzen, daß wir sagen: Die Transportgeschwindigkeit ändert sich außerdem auch noch innerhalb gewisser Grenzen mit der Konzentration. Dieses gilt sowohl für Temperaturen von 23° C als auch 0° C.

Betrachtet man nämlich bei VAN DER WEY (1932) Abb. 20, Versuch 173 (l. c., S. 462) und Abb. 19 (von uns als Abb. 49, rechte Figur, übernommen) die Kurven der relativen Transportintensität (siehe S. 499) für die Ausgangskonzentrationen 62,5⁰ und 125⁰, so findet man sowohl bei 23° C als auch 0° C, daß beide, für etwas höhere Konzentrationen geltenden Kurven praktisch parallel laufen. Daraus ist aber zu schließen, daß in beiden Fällen die relative Transportintensität die gleiche ist und sich mit der Konzentration nicht ändert. Es ergibt sich also, daß von beiden Auxinkonzentrationen in der Zeiteinheit dieselbe prozentuale Menge Auxin transportiert wird, und zwar beträgt bei 23° C die in 10 Minuten transportierte Auxinmenge 3^{1/2}% der Ausgangskonzentration, bei 0° C in 120 Minuten etwa 2,1%.

Dieses beweist aber auf das Beste, daß bei höherer Konzentration die Transportgeschwindigkeit zunimmt¹, außerdem läßt sich ersehen, daß der Auxintransport prinzipiell bei 0° C auf dieselbe Weise geschieht wie bei 23° C, auch wenn bei 0° die einfache Diffusion vielleicht eine etwas größere Rolle spielt (vgl. S. 498).

Wenn nun bei höheren Konzentrationen die relative Transportintensität sinkt, so gibt es dafür zwei Ursachen:

1. Die Transportgeschwindigkeit kann einen gewissen Betrag nicht übersteigen.
2. Der wirksame Querschnitt der Transportbahnen ist limitierender Faktor.

Es läßt sich nicht entscheiden, ob beide Faktoren gleichzeitig wirksam sind, oder nur einer. Was den zweiten Faktor betrifft, so kann man sich gemäß dem auf S. 505 Gesagten vorstellen, daß von einer gewissen Auxinkonzentration an, die etwa bei 150—200⁰ gesucht werden muß, das Auxin nicht mehr imstande ist, durch Einwirkung auf die Intermicellarsubstanz den Viskositätsfaktor η in der HELMHOLTZ-PERRINSchen Gleichung herabzusetzen (vgl. im folgenden, S. 509ff., Einwirkung des Auxins auf die Plastizität). Infolgedessen kann weder ein radiales Auseinanderweichen der Micellen stattfinden, noch können die Auxinmoleküle ihre Geschwindigkeit vergrößern. Es würden also in diesem Falle eigentlich beide, oben genannten Faktoren gleichzeitig die transportierte Auxinmenge begrenzen.

Alle diese zur Zeit mehr oder weniger hypothetischen Anschauungen würden sich nicht nur auf den Transport in den Zellwänden, sondern überhaupt auf den Transport von Zelle zu Zelle beziehen können. Sie würden also selbst

¹ Kleinere Auxinmengen, für soweit sie auch normalerweise in den Pflanzen auftreten können, werden dagegen praktisch immer dieselbe Geschwindigkeit haben, weil, absolut genommen, die geringen Konzentrationsunterschiede hier von keiner Bedeutung mehr sind.

dann Gültigkeit haben, wenn obendrein die Protoplasmaströmung an dem Auxintransport mitbeteiligt ist. Auch hier wird es sich, wie so oft, wohl nicht um ein Entweder—Oder von zwei Auffassungen handeln, sondern um ein gleichzeitiges, wenn auch graduell unterschiedliches Bestehen der verschiedenen Möglichkeiten.

γ) Wachstum und Auxinverbrauch.

Wirkung des Auxins. Allgemeines.

Die wichtigste Wirkung des Auxins besteht in einer Veränderung der Eigenschaften der Zellwand, in dem Sinne, daß diese dehnbarer wird. Hierüber finden wir die ersten Angaben bei HORREUS DE HAAS (1929). Später stellten HEYN (1931) und SÖDING¹ (1931) über diese Frage genauere Versuche an. HEYN arbeitete mit abgeschnittenen *Avena*-Koleoptilen von etwa 25—30 mm Länge. Die Versuche wurden bei 100% Luftfeuchtigkeit vorgenommen. Die Koleoptilen konnten daher nicht austrocknen, hatten aber doch kein Wasser zur Verfügung, mit dessen Hilfe sie sich hätten verlängern können. Diese Verlängerung mußte unmöglich gemacht werden, weil man sonst nicht hätte untersuchen können, worin die unmittelbare Wirkung des Auxins besteht. Teilweise arbeitete er mit Koleoptilen, die in 50% Glyzerin oder KNO_3 (!) plasmolysiert worden waren (l. c. S. 158, 201).

Durch Biegungsversuche zeigte HEYN (l. c.), daß die bleibende (irreversible), sogenannte plastische Verbiegung einer horizontal liegenden, einseitig mit 0,5—1 g belasteten Koleoptile deutlich zu konstatieren ist bei Pflanzen, welche Auxin zur Verfügung gehabt haben.

SÖDING (1931) kam unabhängig von HEYN zu den gleichen Resultaten, und zwar mit Hilfe einer anderen Methode. Er machte Dehnungs- oder Zugversuche, indem die an einem Ende befestigten und senkrecht hängenden Koleoptilen am anderen Ende mit kleinen Gewichtchen beschwert wurden. Dann wurde ihre Verlängerung unter dem Einfluß der Auxinwirkung mittels Kathetometers bestimmt.

Später haben HEYN u. VAN OVERBEEK (1931) Biegungsversuche mit verbesserter Methodik ausgeführt, wodurch sie die bleibende und die reversible Biegung genauer feststellen konnten. Am besten sieht man das aus der Abb. 50, welche der Abb. 2 der Arbeit von VAN OVERBEEK u. HEYN entspricht.

Bei den Wuchsstoffpflanzen wurde das Auxin bereits 2 Stunden vor Versuchsbeginn aufgesetzt (Konzentration 100%). So konnte man sicher sein, daß alle Zellen genügend mit Auxin versehen waren. Dann fand eine nochmalige Dekapitation statt, um jede Regeneration der Auxinabgabe während des Versuches auszuschließen. Nunmehr wurden alle Koleoptilzylinder von etwa 20 mm Länge horizontal gesetzt und mit Reiterchen von 0,5 g Gewicht am Ende belastet.

¹ Über SÖDINGS (1932) diesbezügliche Befunde bei Infloreszenzstielen vgl. S. 511.

Alsdann zeigten die Pflanzen ohne Auxin:

nach 3 Minuten etwa 7° reversible und etwa 0° irreversible Biegung,
 „ 1½ Stunden „ 9° „ „ „ 7° „ „ „

Die Pflanzen mit Auxin zeigten:

nach 3 Minuten etwa 13° reversible und etwa 0° irreversible Biegung,
 „ 1½ Stunden „ 14° „ „ „ 16° „ „ „

Daß die elastische Biegung sofort nach Aufsetzen der Reiterchen den größten Teil ihres Endwertes erreicht, die irreversible dagegen erst allmählich, ist selbstverständlich. Die Elastizität (reversible Biegung) beruht ja nicht auf einer Verschiebung von Teilchen. Infolgedessen stellt sich der neue Spannungszustand sofort nach der Belastung ein.

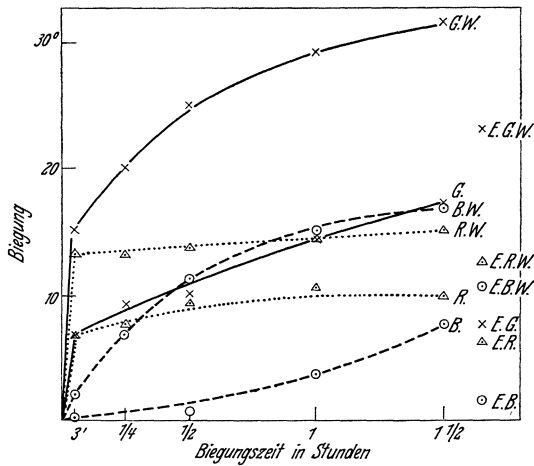


Abb. 50. Einfluß des Auxins auf die Dehnbarkeit von *Avena*-Koleoptilen, beobachtet an der Hand von Biegungsversuchen.

GW =	Kurve der gesamten Biegung von Pflanzen mit Auxin,	} Temperatur = 21° C.
G =	„ „ „ „ „ „ ohne „ „	
BW =	„ „ des bleibenden Teiles der Biegung mit „ „	
B =	„ „ „ „ „ „ ohne „ „	
RW =	„ „ rückgangigen „ „ „ mit „ „	
R =	„ „ „ „ „ „ ohne „ „	

Die rechts mit dem Index E versehenen Daten gelten für eine 3stündige Biegungszeit bei einer Temperatur von 4° C. (Nach HEYN und VAN OVERBEEK, 1931.)

Die Plastizität¹ (irreversible Biegung) dagegen als Ausdruck für die innere Reibung von (eventuell elastischen) Teilchen, die sich aneinander entlang verschieben, äußert sich gerade durch ein langsames Eintreten des neuen Zustandes, d. h. sie ist definiert durch die Größe

¹ Beiläufig sei bemerkt, daß Elastizität und Plastizität zwei physikalisch schwer faßbare Begriffe sind, da sie sich auf die Molekülkomplexe und nicht auf die einzelnen Molekeln beziehen. Um so mehr fällt das ins Gewicht, wenn es sich nicht um einen einheitlichen Stoff handelt, sondern wie bei der Zellwand, wahrscheinlich um Stoffgemische mit verschiedener Einzelstruktur.

Über den Einfluß der verschiedenen Größe der Belastung auf die Biegung liegen noch keine systematischen Versuche vor. SÖDING (1931, S. 133ff.) hat einige Dehnungsversuche angestellt, wobei entspannte (plasmolysierte) Koleoptilen mit Gewichten von $\frac{1}{2}$ —5 g gedehnt wurden. Bei Belastung mit $\frac{1}{2}$ —2 g ist die Dehnung nach dem HOOKEschen Gesetz ungefähr proportional dem belastenden Gewicht, doch ist nach dem auf S. 510 Gesagten anzunehmen, daß dieses nur bei kurz dauernder Dehnung der Fall ist (SÖDING gibt leider bei seinen Versuchen die Zeit nicht an). Dieser Teil der Dehnung ist natürlich nur reversibel.

Gegenüber mit Spitzen versehenen, intakten Koleoptilen fand SÖDING bei etwa $2\frac{1}{2}$ Stunden zuvor dekapitierten Koleoptilen eine etwas höher liegende Elastizitätsgrenze, d. h. die Koleoptilen sind weniger plastisch, da ja die Auxinwirkung mehr oder weniger fehlt, und außerdem die Koleoptilen steifer werden (siehe S. 522)¹.

Überschreitet man die Elastizitätsgrenze, so nimmt die dann irreversible Dehnung mit Zunahme des Gewichtes nicht proportional, sondern weniger zu, z. B. fand SÖDING bei einer Dehnung mit 2 und 5 g eine irreversible Verlängerung von 2,3 : 3,8 = 2 : 3,3. Neuerdings veröffentlichte SÖDING (1932) Versuche, wobei nicht die Dehnung, sondern die Biegung von nicht entspannten Koleoptilen gemessen wurde, und gleichzeitig auch die Zeit berücksichtigt wurde, während deren die Belastung mit den $5\frac{1}{2}$ und 11 mg schweren Reiterchen einwirkte. Diese Experimente bestätigen durchaus das eben Gesagte.

Es ist zu erwarten, daß bei stärkerer Belastung, die etwas länger andauert, die Dehnung nach einer bestimmten Zeit, die von der Größe und Dauer der Belastung abhängt, einen Maximalbetrag erreicht und dann vorläufig nicht weiter zunimmt. Dieser Maximalbetrag dürfte wohl mehr oder weniger mit dem höchsten Punkt zusammenfallen, den die Kurven GW bzw. G in Abb. 50 überhaupt erreichen können. Die Teilchen in der Zellwand sind dann alle „in Serie“ gelagert, eine weitere Dehnung würde die Zellwand, falls nicht inzwischen Intussuszeption stattfindet, zerreißen. Man kann also den Vorgang der Umstellung der Teilchen ebenso wie durch Auxin, so auch durch Vergrößerung des dehnenen Gewichtes (zu vergleichen mit Erhöhung des Turgordruckes) beschleunigen.

Welcher Art der Chemismus der Auxineinwirkung ist, ist vorläufig noch eine offene Frage. So vermutet BAKHUYZEN (1930, S. 274), daß sie mehr physikalischer Natur ist, indem das Auxin die negativen elektrischen Ladungen von Zellwand und anhaftendem Proto-

¹ Ähnliche Befunde machte SÖDING (1932) übrigens bei intakten und geköpften Infloreszenzschäften von *Muscari*, *Cephalaria*, und *Heliopsis*. Nach der Dekapitation sinkt hier die Wanddehnbarkeit und auch die Biegsamkeit parallel mit der Abnahme des Wachstums (vgl. S. 407).

plasma und zugleich damit die Fähigkeit der letzteren, ihre Imbibition durch Aufnahme von Wasser und Salzen zu vergrößern, erhöht. In jedem Falle wird sich wohl der Wuchsstoff sofort mit der Zellwand oder mit der Außenlage des Protoplasmas verbinden, denn bei Zufügen von Auxin zu plasmolysierten Zellen findet gleichfalls eine Erhöhung der Dehnbarkeit statt (HEYN 1931)¹.

Sicherlich verlaufen aber die Prozesse zu schnell, als daß schon während der Auxineinwirkung Apposition oder Intussuszeption von neuem Baumaterial stattfindet² (HEYN 1931; vgl. auch RAWITSCHER 1932, S. 354, 355).

Dem Streit darüber, ob der primäre Vorgang der Auxineinwirkung die elastische oder die plastische Dehnbarkeitserhöhung betrifft (HEYN 1931; RAWITSCHER, l. c.), wird unseres Erachtens der Grund genommen, wenn man so, wie wir es eben (S. 509) getan haben, die Zellwand nicht als strukturelle Einheit, sondern als strukturellen Komplex auffaßt. Die angenommene „Teilchenverschiebung“ (übereinstimmend mit der Micellartheorie) läßt einen qualitativen Unterschied zwischen Wirkung auf Elastizität und Wirkung auf Plastizität nicht zu. Beides sind Vorgänge, die primär eine Einheit bilden und erst sekundär zu einer verschiedenartigen Manifestation kommen, wenn andere Faktoren (Turgor, mechanisch angreifende Kräfte usw.) den Primärprozeß quantitativ mehr oder weniger weit fortschreiten lassen.

Wirkung des Auxins in Abhängigkeit von der Temperatur.

Hierüber haben HEYN u. VAN OVERBEEK (1931) experimentiert. Sie stellten Biegungsversuche bei 21° und 4° C an. Es ergab sich aus diesen, daß sowohl die reversible als auch die irreversible Dehnung durch Auxineinwirkung nicht nur bei 21°, sondern auch bei 4° C auftritt, wenn auch bei letzterer Temperatur in geringerem Maße. Man findet die von ihnen bei 4° C erhaltenen Werte in Abb. 50 ganz rechts, mit dem Buchstaben E bezeichnet, geltend für eine 3stündige Biegezeit.

Alle Biegungswerte bei 4° C sind etwas kleiner, auch die, welche die Elastizität betreffen. Ohne Wuchsstoff ist dann praktisch keine bleibende Biegung vorhanden.

Zu ähnlichen Resultaten war inzwischen auch PRINGSHEIM (1931) gekommen. Dieser arbeitete aber mit Hypokotylen von *Helianthus* und stellte dabei fest, daß Überdehnung³ infolge erhöhten Turgordruckes

¹ Da bei den Versuchen HEYNS die Auxineinwirkung auf die plasmolysierten Zellen 2 Stunden gedauert hat, läßt sich aus seinen Daten nichts Näheres über die Frage entnehmen, ob bei Plasmolyse die Transportgeschwindigkeit des Auxins beeinflußt wird oder nicht (s. S. 502).

² Im strengen Sinne des Wortes wäre freilich schon die Einverleibung des Auxins in die Zellwand eine Art von Intussuszeption.

³ Wir wollen darauf aufmerksam machen, daß eine bleibende Dehnung immer die Folge einer Überdehnung ist. Wie das Wort selbst angibt, darf man von Überdehnung nur sprechen, wenn durch Überschreiten der Elastizitätsgrenze eine bleibende Dehnung erzielt wird.

auch nach 16stündigem Aufenthalt in Eiswasser geschieht, jedoch in viel schwächerem Maße als bei höherer Temperatur.

Wirkung des Auxins in Abhängigkeit von der Konzentration.

VAN OVERBEEK hatte die Freundlichkeit, uns folgende unpublizierte Daten darüber zu überlassen.

Abb. 51 gibt die Biegung von Koleoptilen in Abhängigkeit von der zugeführten Auxinkonzentration wieder. Die Behandlung der Pflanzen (etwa 150 Stück) war dieselbe wie bei den, der Abb. 50 zugrunde liegenden Versuchen (S. 508). Die Belastung war 0,5 g. Die Krümmung wurde 45 Minuten nach der Belastung gemessen. Die Werte der Kontrollen ohne Auxin findet man bei Konzentration 0° auf der Ordinate.

Man sieht, daß bis zu einer Konzentration von etwa 15° beide Arten der Dehnbarkeit linear mit der Zunahme der Auxinkonzentration verlaufen.

VAN OVERBEEK hat nicht untersucht, wie weit bei längerer Beobachtungszeit diese Parallelität noch für größere Konzentrationen gilt. Bei länger dauernder Biegung verschieben sich nämlich entsprechend dem auf S. 510 Gesagten (siehe Abb. 50, Kurve B) auch die Teilchen der Kontrollpflanzen (ohne Auxin), so daß die Unterschiede verwischt werden¹.

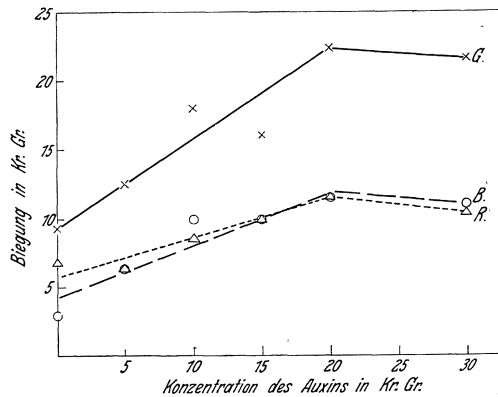


Abb. 51. Einfluß der Auxinkonzentration auf die Dehnbarkeit von *Avena*-Koleoptilen, beobachtet an der Hand von Biegungsversuchen. *GW* = Kurve der gesamten Biegung; *BW* = Kurve des bleibenden Teiles der Biegung; *RW* = Kurve des rückgängigen Teiles der Biegung. (Nach VAN OVERBEEK.)

Verbrauch des Auxins.

Obwohl natürlich das Auxin bei der Wirkung verbraucht wird, so hat doch noch kein Forscher den quantitativen Zusammenhang dabei untersucht. Es wäre z. B. sehr gut möglich, daß die Abnahme der Wirksamkeit bei 4° C mit einer verringerten Aufnahmemöglichkeit des Auxins in den Zellwänden zusammenhängt. Wir werden später sehen, daß diese Frage auch bei der Besprechung des Lichteinflusses eine Rolle spielt.

¹ Der Umstand, daß sich bei sehr hohen Auxinkonzentrationen die Biegungskurven wieder mehr der Abszisse nähern, beruht auf irgendwelchen schädigenden Einflüssen, die hier außer Betracht bleiben können, da solche hohe Konzentrationen doch nicht unter natürlichen Verhältnissen gefunden werden.

Übrigens kann auch das Auxin verschwinden, ohne zu einer Verlängerung der Zellen Anlaß gegeben zu haben (DU BUY 1933). Wenn man nämlich den Auxintransport durch 7 mm lange Zylinder feststellt, die aus der Basis von etwa 60 mm langen Koleoptilen geschnitten sind, von denen man weiß, daß sie nicht mehr wachsen, so muß die Ausgangskonzentration im oberen Würfelchen (vgl. S. 497) mindestens 50° sein, damit im unteren Würfelchen Auxin nachgewiesen werden kann.

Da in diesen Versuchen bei Konzentrationen unter 50° auch im oberen Plättchen das Auxin fast ganz verschwunden war, so ist nur der obige Schluß möglich, daß das Auxin in den Zylinderchen verschwunden ist.

Über den Verbrauch in Koleoptilzylindern gibt VAN DER WEY (1932, S. 438 ff.) an, daß selbst Zylinderchen von nur 2 mm Länge nach 1 Stunde schon mehr als 60% einer mittels Agarplättchen zugefügten Auxinmenge von $6,4^{\circ}$ Konzentration aufgenommen hatten, ohne daß das an der anderen (basalen) Seite der Zylinder angebrachte Agarplättchen irgendeine Vermehrung der dort ursprünglich ebenfalls vorhandenen Konzentration von $6,4^{\circ}$ aufwies. Für diesen Versuch waren Zylinder benutzt worden, die infolge mehrfacher Dekapitation sehr wuchsstoffarm waren und daher eine große Aufnahmekapazität für Wuchsstoff besaßen. Allerdings hat auch VAN DER WEY bei diesen Versuchen nicht festgestellt, ob das Auxin nicht vielleicht für eine Verlängerung der Zylinderchen benutzt worden war.

Man muß also bei Versuchen über Auxineinwirkung oder -transport in Abhängigkeit von z. B. Lichteinfluß, stets die Abnahme der Ausgangskonzentration mitbestimmen. Andernfalls läßt sich der tatsächliche Verbrauch in den Zylindern nicht genau feststellen.

Über den Verbrauch des Auxins in Abhängigkeit von der Temperatur liegen noch keine Versuche vor. Doch wird dieser sicherlich ähnlich verlaufen wie die Wirkung des Auxins in Abhängigkeit von der Temperatur.

Daß bisher allgemein über den Auxinverbrauch so wenig Tatsachen bekannt sind, ist nicht wunderzunehmen, wenn man daran denkt, daß eine Zelle erst dann das Auxin verbrauchen kann, nachdem verschiedene andere Bedingungen erfüllt sind. Dasselbe, was z. B. der Experimentator bei Biegungs- und Belastungsversuchen tut (das Einwirken mechanischer Zugkräfte), geschieht normalerweise auch bei der Pflanze durch Zusammenwirken verschiedener Faktoren. Ebenso wie eine Pflanze, die kein Wasser zur Verfügung hat, sich nicht verlängern kann, es sei denn, daß man sie biegt oder belastet, so wird auch im normalen Fall eine Zelle erst dann von einer erhöhten Dehnbarkeit Gebrauch machen können, wenn die übrigen für die Streckung notwendigen Faktoren anwesend sind (siehe S. 516). Es wird also nur beim Vorhandensein dieser letzteren Faktoren das Auxin wirklich verbraucht. Der Rest des Auxins

wird aber unverbraucht weitergeleitet (VAN DER WEY 1932, S. 440ff.), sofern er nicht, wie auch bei ganz alten Zellen, wie wir oben gerade gehört hatten, verschwindet, ohne daß eine direkte Auswirkung festzustellen ist.

Über diese, außer dem Auxin bei der Zellstreckung notwendigen Faktoren seien im folgenden einige nähere Einzelheiten mitgeteilt.

Auxinverbrauch in Abhängigkeit von dem zur Verfügung stehenden Wasser.

Die vorhandene Wassermenge hat für die Zellstreckung große Bedeutung. Z. B. hat PRIESTLEY (1926) auf das Vorhandensein oder das Fehlen des Wassers (und der in ihm transportierten Nährstoffe) alle Wachstumsverschiedenheiten nach Dekapitation, ein- und zweiseitiger Verwundung usw. zurückführen wollen. (Im zweiten Teil werden wir auf seine Erklärung des Phototropismus näher eingehen.) Wenn nun auch das Austrocknen einen gewissen Einfluß hat, so hat doch die Analyse der letzten Jahre gezeigt, daß der Einfluß des Wassers nicht so umfassend ist. Sehr wohl ist z. B. Wasser nötig zur Zellvergrößerung. Bei Wassermangel bleibt daher letztere aus (HEYN u. VAN OVERBEEK 1931).

DE VRIES (1880, S. 584) demonstrierte das zuerst anschaulich durch das Injizieren von Wasser in verschiedene, sich krümmende Pflanzenorgane. Ähnliche Versuche machte OVERBECK (1926), als er die sogenannten Schnellkrümmungen von Wurzeln studierte, welche zustande kommen, wenn man Wurzeln längere Zeit horizontal legt, jedoch mechanisch das Entstehen der geotropischen Krümmung verhindert. Nach Beseitigung des Widerstandes erfolgt diese dann sehr schnell. Groß wird die Krümmung jedoch nur dann, wenn Wasser zur Verfügung steht. Plasmolysiert man bald nach Beginn der Krümmung, so tritt infolge des dann eintretenden Wassermangels wieder ein sehr beträchtlicher Krümmungsrückgang ein. Setzt man bei einer in Luft unter Wassermangel begonnenen schwachen Schnellkrümmung nach einiger Zeit Wasser zu, so wird die Krümmung sofort viel stärker.

Übrigens beruht auch die Mikropotometermethode von CHODNY (1929, 1930) auf dem Prinzip, daß Wasseraufnahme zum Streckungswachstum nötig ist und mithin auch ein Maß für das Wachstum bilden kann. Doch ist diese Methode mehr originell, als daß sie einen besonderen Fortschritt gegenüber den schon bekannten Wachstumsmeßmethoden bedeutet. Zwar läßt sie die Messung des Wachstums bei Krümmungen zu, doch ist damit noch nicht die Möglichkeit gegeben, das Wachstum einzelner Zonen zu messen, und somit ist eine genauere Analyse des Wachstums mit ihr unmöglich.

Auxinverbrauch in Abhängigkeit von osmotisch wirksamen Stoffen.

Der Faktor „Menge der osmotisch wirksamen Stoffe“ ist von komplexer Natur, und darum ist darüber auch nur wenig bekannt.

Sicher ist es, daß der Einfluß des Auxin nicht darin besteht, daß er die osmotische Wirkung der Zellflüssigkeit erhöht, denn das Zufügen von Auxin zu plasmolysierten Zellen hat doch eine Erhöhung der Dehnbarkeit zum Gefolge (vgl. S. 512).

Andererseits treten z. B. die durch WARNER (1928) gefundenen Unterschiede in dem Gehalt an reduzierenden Zuckern von Unterseite und Oberseite geotropisch sich krümmender Sprosse zu spät auf, als daß sie die Krümmung hätten verursachen können.

Hier müssen wir kurz darauf hinweisen, daß die oft geäußerte Meinung, ohne Turgorerhöhung könne keine Krümmung auftreten, unrichtig ist. Es kann nämlich ein und dieselbe Menge von osmotisch wirksamen Stoffen eine Zelle vergrößern, wenn nur der Widerstand der Zellwand (d. h. der Wanddruck) z. B. durch Zufügen von Auxin kleiner wird. So kann eine Krümmung selbst dann noch zustande kommen, wenn an der konvexen Seite, wo die Zellen länger werden, die Menge der osmotisch wirksamen Stoffe abnimmt, vorausgesetzt, daß nur der Widerstand der betreffenden Zellwände gegen Dehnung in noch größerem Maße abnimmt (siehe Abb. 53).

Auxinverbrauch in Abhängigkeit vom Baumaterial für die Zellwände.

Wir sahen auf S. 508 ff., daß die Auxinwirkung in einer Erhöhung der Zellwanddehnbarkeit besteht. Wenn nun infolge dieser Erhöhung der Dehnbarkeit die Zellwand gestreckt wird, so muß notwendig ein Auffüllen von Zellwandbaumaterial stattfinden, bevor sich die Zelle von neuem vergrößern kann. In diesem Falle wird sich nun der Einfluß der Menge des zur Verfügung stehenden Baumaterials geltend machen¹.

Dieser Einfluß ist stets von sekundärer Art, d. h. er tritt zeitlich nicht primär auf. Wie er sich äußert, ersieht man aus folgenden Versuchen (DU BUY 1933):

Entfernt man von einer Pflanze einige Zeit nach der Keimung das Korn, so wächst die Koleoptile wohl noch, jedoch allmählich schwächer. Nach einiger Zeit hört ihr Wachstum vollständig auf. Der Einfluß des aus dem Endosperm kommenden Nährstoffstromes macht sich dann aber nur so langsam geltend, daß bei einseitiger Unterbrechung desselben durch Einschnitte niemals eine Krümmung der Koleoptile oberhalb des Einschnittes auftritt. Das würde aber wohl der Fall sein, wenn sich der Nährstoffstrom nicht diffus verteilen würde.

Vermehrt man das der Koleoptile zugeführte Baumaterial, so sieht man, daß sich die Koleoptile im Laufe einiger Tage verdickt (siehe Abb. 52). Um das zeigen zu können, dekapitiert man eine ganze Pflanzenserie, entfernt aber nur bei der Versuchskoleoptile das Primärblatt.

¹ Das „Baumaterial“ ist nicht mit dem Faktorenkomplex „Zellstreckungsmaterial“ F. W. WENTS (1928) gleichzusetzen, da WENT unter „ZSM“ alle Faktoren versteht, die das Wachstum bestimmen, mit Ausnahme von Wuchsstoff.

Die für dieses bestimmten Nährstoffe kommen dann anscheinend der Koleoptile zugute, bis nach etwa 8 Tagen ein neues Blatt hervorsproßt. Diese Erscheinung beobachtete auch BERGANN (1930, S. 730).

Daß das Auxin selber nicht das Baumaterial für das Streckungswachstum ist, ergibt sich aus den Versuchen von HEYN u. VAN OVERBEEK (1931). Intussuszeption und Apposition von Baumaterial findet nach den bisherigen Erfahrungen immer langsam und bei niedrigen Temperaturen nur sehr langsam oder überhaupt nicht statt. Dagegen macht sich die Wirkung des Auxins auf die Erhöhung der Dehnbarkeit auch bei 4° C sofort geltend (vgl. S. 512).

Die durch den Einfluß des Auxins ermöglichte Streckung findet so lange statt, wie das für die Volumenvergrößerung osmotisch wirksamen Stoffe und das gerade dieses zulassen. Es verringert sich dabei in den länger werdenden Zellwänden die Menge des Baumaterials pro Flächeneinheit, wovon Abb. 53 eine Vorstellung gibt.

Ist auf diese Weise plötzlich ein Mangel an momentan in der Zellwand vorhandenem Baumaterial und an osmotisch wirksamen Stoffen bzw. an Wasser eingetreten, so wird die Zelle vorläufig daran gehindert, von einem vielleicht noch vorhandenen Überschuß an Auxin Gebrauch zu machen. Nur dieses Surplus wird weiter basalwärts transportiert werden (siehe dazu Abb. 51: die Kurven *RW* und *BW* verlaufen allmählich horizontal). Experimentell konnte dann auch gezeigt werden, daß eine von einer größeren Auxinmenge verursachte Krümmung weiter nach der Basis zu fortgeleitet wird als eine Krümmung, welche mit wenig Auxin erzielt wird (DU BUY 1933).

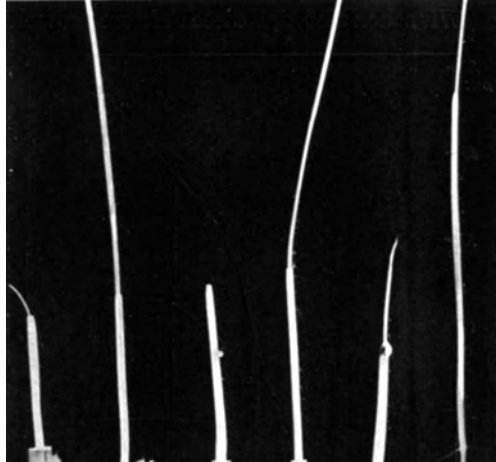


Abb. 52. Dickerwerden von dekapitierten *Avena*-Koleoptilen, deren Primärblatt bei einer Länge von 30 mm entfernt worden war. Die ursprünglich für das Primärblatt bestimmten Zellwand-Baustoffe verursachen die Verdickung. Ganz rechts eine ausgewachsene Kontrollpflanze, zwischen den verdickten Koleoptilen zwei Pflanzen, deren Primärblatt nicht ausgezogen worden war.

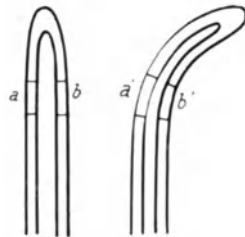


Abb. 53. Schema des Verhaltens der Zellwände bei einer sich krümmenden *Avena*-Koleoptile. Bei *a'* hat sich die Menge des Baumaterials in den Zellwänden pro Flächeneinheit verringert.

Erst wenn wieder genügend Wasser, osmotisch wirksame Stoffe und Baumaterial zur Verfügung stehen, kann der Streckungsprozeß erneut in Gang kommen und neu zugeführtes Auxin wieder verbraucht werden. In Wirklichkeit vollziehen sich natürlich alle diese Vorgänge gleitend.

Wir sehen also, daß diese Faktoren sowohl in den mehr apikalen als auch

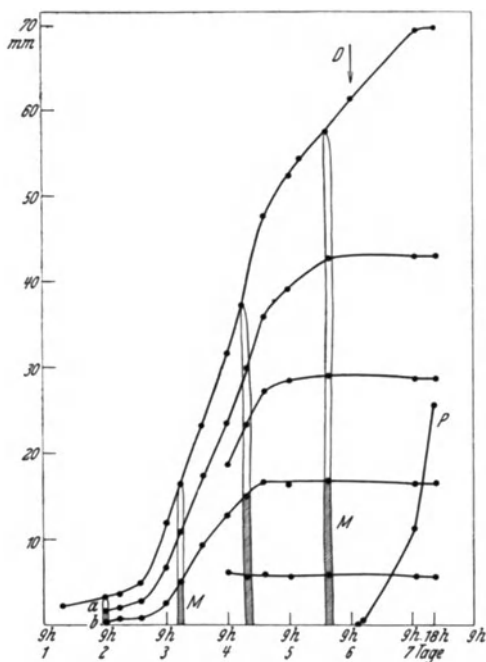


Abb. 54. Gesamt- und zonales Wachstum der *Avena*-Koleoptile. *M* = Mesokotyl (schraffiert); *D* = Zeitpunkt des Durchbruchs des Primärblattes; *P* = Wachstum des Primärblattes nach dem Durchbruch. (Nach du Buy, 1933.)

den basalen Zellen der Koleoptile als das Streckungswachstum limitierende Faktoren auftreten können.

Deutlich wird das auch aus der Betrachtung der Abb. 54. Dort sind die Zonen *a* und *b* am 2. Tage jede 1,5–1,6 mm lang. Am 9. Tage beträgt ihre Länge (die Unterteilung von Zone *b* bleibe unberücksichtigt) etwa je 27 mm. Es haben sich also die anfangs praktisch gleich langen Zellen um denselben Betrag verlängert, als sie ihr Wachstum einstellen.

Die weitere Zergliederung des Faktors Baumaterial wird nun erschwert, weil keine schnell auftretenden Reaktionen bekannt sind, die den jeweiligen, hinsichtlich des Baumaterials

bestehenden Zustand sofort anzeigen können (vgl. S. 516, Fußnote). Für den Phototropismus sind diese Erscheinungen in der Hauptsache für die Erklärung der Summationswirkungen, wie sie z. B. bei lange andauernden phototropischen Krümmungen auftreten können, von Belang.

Das „Älterwerden“ der Koleoptilzellen.

Wir wollen jetzt noch das „Älterwerden“ der Koleoptilzellen kurz besprechen, soweit es die Beziehungen zwischen Auxinwirkung und physiko-chemischer Änderung der Zellwände betrifft¹.

¹ Man nimmt heutzutage allgemein an, daß prinzipiell das Älterwerden von Zellen auf der Anhäufung von nach und nach toxisch wirkenden Stoffwechselprodukten beruht, welche selbst im normalen Ablauf der physiologischen Prozesse nicht vollständig abgeführt werden können.

Das Reaktionsvermögen der Koleoptilen nimmt beim Älterwerden immer mehr ab. Abb. 55 zeigt, wie Pflanzen verschiedenen Alters, stets im gleichen apikalen Abstand dekapitiert und mit derselben Menge Auxin versehen, sich verschieden stark krümmen. Hieraus ergibt sich unter anderem, daß man für die Analyse von Auxinmengen immer gleichalterige Koleoptilen gebrauchen muß, und zwar am besten Pflanzen von 20–30 mm.

Bei älteren, „erwachsenen“ Pflanzen (etwa 60 mm lang) ist nicht nur das allgemeine Reaktionsvermögen auf Auxin geringer, sondern obendrein zeigen auch deren einzelne Zonen in basaler Richtung eine Abnahme der Fähigkeit, auf Auxin zu reagieren (Abb. 56). Das läßt sich dadurch nachweisen, daß man dieselbe Menge Wuchsstoff einseitig auf gleichalterige Pflanzen setzt, die aber in verschiedenem apikalen Abstand dekapitiert worden sind. Die Stümpfe reagieren dann nicht mehr, sobald mehr als etwa 30 mm von der Spitze abgeschnitten sind (DU BUY 1933).

Trotzdem ergibt aber die Analyse, daß das Auxin aus den aufgesetzten Agarblöckchen verschwunden ist, obwohl das nicht so schnell wie bei etwa 30 mm langen Kontrollpflanzen geht (Abbildung. 57; vgl. auch S. 514). Man sieht aus Abb. 57d, welche etwa 24 Stunden später als Abb. 57c aufgenommen ist, daß die kürzesten Stümpfe (ältesten Zellen!) weder gekrümmt noch gewachsen sind. Im Gegensatz dazu hat sich der Stumpf der anfänglich gleich langen „jüngeren“ Kontrolle nicht nur stark gekrümmt bzw. dann wieder gerade gestreckt, sondern ist auch noch gewachsen.

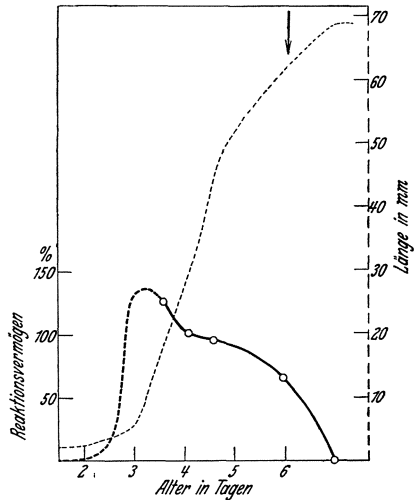


Abb. 55. Das Reaktionsvermögen von verschieden alten, jedoch in gleichem apikalen Abstand dekapitierten *Avena*-Koleoptilen auf gleiche Auxinmengen, bezogen auf 4 Tage alte Pflanzen als Einheit (= 100). Dünn gestrichelte Kurve und rechte Ordinate geben die Länge der Pflanzen an. Der Pfeil bezeichnet den Durchbruch des Primärblattes.

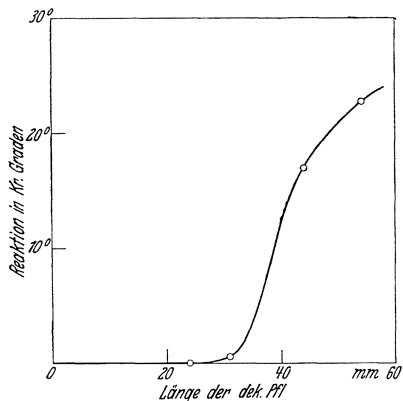
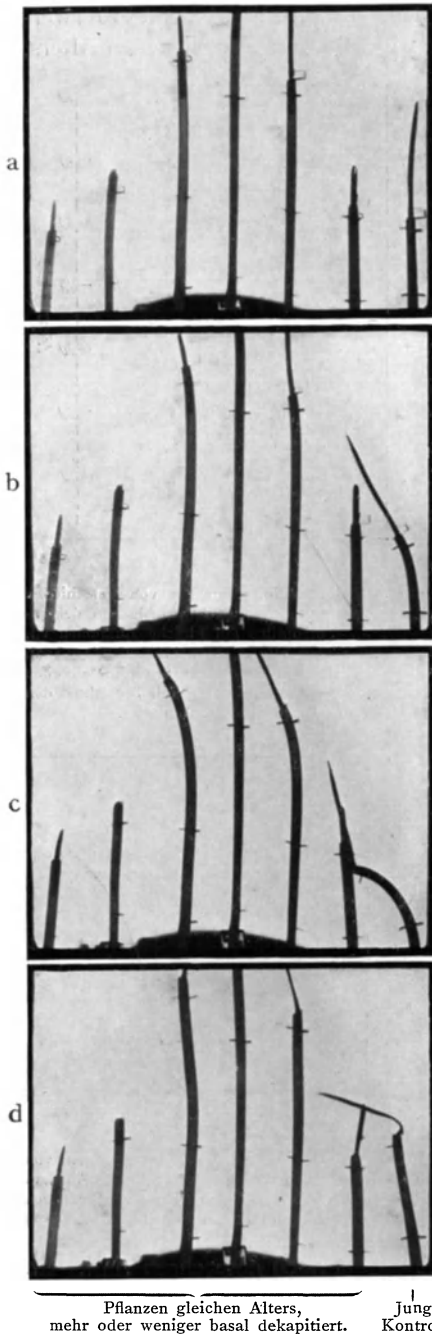


Abb. 56. Das zonale Reaktionsvermögen von 60 mm langen, in verschiedenem apikalen Abstand dekapitierten *Avena*-Koleoptilen nach Aufsetzen gleicher Wuchsstoffmengen. (Nach DU BUY, 1933.)



Pflanzen gleichen Alters, mehr oder weniger basal dekapitiert. Junge Kontrolle

Abb. 57. Reaktionsvermögen von 60 mm langen, in verschiedenem apikalen Abstand dekapitierten *Avena*-Koleoptilen nach Aufsetzen gleicher Auxinmengen. (Bild d 24 Stunden nach Bild c aufgenommen.) Illustration zu der Kurve von Abb. 56.

Daß die apikalen Teile alter Pflanzen (siehe Abb. 57, mittlere drei Stümpfe) am längsten reagieren, ist nicht verwunderlich. Bei Betrachtung der Wachstumsverteilung (siehe Abb. 54) haben wir ja schon gesehen, daß der oberste dritte, noch reaktionsfähige Teil der alten Koleoptile aus der einen apikalen Hälfte der ganz jungen Pflanze entstanden ist. Der mittlere dritte Teil rührt von der anderen Hälfte her. Das untere Drittel (schraffiert: Mesokotyl) stammt von der, bei eben gekeimten Pflanzen als basales, etwas verdicktes Zellknötchen gerade sichtbaren Mesokotylanlage her.

Das Auxin passiert nun die mehr apikalen Zellen am schnellsten (vgl. S. 500). Diese Zellen bekommen erst in den späteren Stadien das Auxin in größerem Maß, weil dann der Transport in den unteren Zonen stark verringert ist. Nunmehr erst, wenn das Auxin nicht mehr richtig weiter wandern kann, können in den apikalen Zellen die anderen, für das Wachstum wichtigen Faktoren (vgl. S. 517) ihre volle Wirkung entfalten.

Aus Abb. 57 kann man übrigens ersehen, wann und wo eine Krümmung fixiert wird. Wir hörten schon auf S. 382, daß die Fixierung erst dann erfolgt, wenn gerade vor dem Augenblick, wo die Zellwände nicht mehr auf Auxin reagieren werden, die eine Seite der Pflanze mehr Wuchsstoff

bekommt als die andere. Dann wird diese Seite noch so viel dehnbare, daß eine Verlängerung auftritt. Abb. 57d zeigt, daß die Koleoptile in der Mitte das Auxin schon verbraucht hatte, bevor diese, eben noch streckungsfähige Zone erreicht wurde: sie ist nach 24 Stunden wieder gerade. Die links und rechts davon stehenden beiden Pflanzen, die etwas weiter dekapitiert worden waren, weisen dagegen fixierte Krümmungen auf (man beachte auch die Kontrollpflanze!).

Aus dem oben Gesagten ist zu verstehen, daß die apikalen Zellen am spätesten ihre Endgröße erreichen und somit am längsten krümmen können. Die Versuche ZOLLIKOFERS (siehe S. 496), welche Koleoptilzellen von Paniceen, die sonst nicht weiter wuchsen, durch Behinderung des Auxintransportes zur Verlängerung brachte, sind auch nur auf diese Weise zu erklären. Sie zeigen deutlich, daß Mangel an Baustoffen im normalen Fall nicht die Beendigung des Koleoptilwachstums bei Paniceen verursacht, denn dieser Faktor hätte sich natürlich auch äußern müssen, als durch den Versuchseingriff die Koleoptilen reichlich mit Wuchsstoff versehen wurden.

In den äußersten Spitzenzellen kann die Turgorkraft, welche bei Erhöhung der Wanddehnbarkeit die Zellen streckt, mehr von dem Imbibitionsdruck des hier reichlicher vorhandenen Plasmas (siehe Abb. 45) geliefert werden und nicht, wie sonst, vorwiegend von der Vakuole. Diese Zellen werden sich daher überhaupt nur sehr wenig strecken können (DU BUY, 1931, S. 285).

Kehren wir nun zu den „älteren“ Basiszellen zurück. Dort haben inzwischen die Zellwände solche Veränderungen erlitten, daß das Auxin nicht mehr auf sie einwirken kann. Man kann sich z. B. vorstellen (vgl. BAKHUYZEN 1930, S. 276), daß sich die Zellwandkolloide infolge Wasseraustritt so verhärtet haben, daß einerseits eine weitere Streckung wegen der zu großen Reibung der Teilchen untereinander nicht mehr möglich ist, und daß andererseits das Auxin überhaupt nicht mehr in die Wände (wohl aber noch in die Zellen, siehe S. 514) eindringen kann. Überdies ist vielleicht das weiterhin herangebrachte Baumaterial nur noch zum Appositionswachstum, das zur Verdickung der Zellwände führt, verwendet worden.

In jedem Falle biegen sich die alten Zellen bei einseitiger Belastung weniger durch, d. h. es hat ihre Elastizität und auch ihre Plastizität gegenüber äußeren Zugkräften abgenommen, die Starrheit aber zugenommen. Mikrochemisch ließ sich bisher die mutmaßlich andersartige Konstitution der älteren Zellwände im Vergleich zu jüngeren noch nicht einwandfrei nachweisen, wahrscheinlich, weil diese Methoden zu wenig quantitativ arbeiten (siehe über die Reaktionen auf Zellulose usw. PRINGSHEIM 1931).

Künstliches Ältermachen der Zellen. Es ist bemerkenswert, daß das „Erwachsenwerden“ oder Älterwerden auch künstlich durch Dekapi-

tation erhalten werden kann. Z. B. krümmen sich 24 Stunden zuvor dekapitierte, nur etwa 30 mm lange, also „junge“ Koleoptilen, welche infolge Regeneration der Auxinabgabe inzwischen nur ± 5 mm gewachsen sind (siehe S. 495), nach erneuter Dekapitation und sofort darauffolgendem einseitigen Aufsetzen von Auxin überhaupt nicht mehr, obwohl das Auxin auch nicht im Würfelchen bleibt. Diese Pflanzen verhalten sich also genau so wie die kurzen Stümpfe der frisch dekapitierten, 60 mm langen, „natürlich gealterten“ Pflanzen (vgl. S. 519).

Man könnte annehmen, daß die Erscheinung des künstlich Älterwerdens folgendermaßen zustande kommt: Während der zeitweiligen Sistierung des Wachstums (nach der ersten Dekapitation) werden die inzwischen herangeführten Baustoffe, welche wegen des Auxinmangels nicht wie beim normalen ununterbrochenen Wachstum zur Verlängerung gebraucht werden, mehr zur Verdickung und Versteifung der Zellwände benutzt. Infolgedessen kann das erst später wieder herangeführte Auxin nicht mehr richtig auf die Wände einwirken. Im Einklang damit werden so behandelte Koleoptilen dann auch merklich steifer (siehe S. 521)¹.

Zusammenfassung über das „Älterwerden“.

Da die „alten“ Zellen wenig Auxin durchlassen (der Auxintransport ist sehr verzögert), so wird die durch die apikalen Zellen noch nicht verbrauchte Auxinmenge weniger schnell basalwärts wandern und vielmehr länger in den Spitzenzellen bleiben. In den apikalen Zellen ist das Auxin dann stets im Übermaß anwesend, und ihr Wachstum wird nur noch durch das ausreichende Vorhandensein der anderen, auf S. 515 ff. besprochenen Faktoren: Baumaterial, Wasser und osmotisch wirksame Substanzen, bestimmt.

Nun sahen wir aber auf S. 490, daß bei stärkerer Auxinkonzentration in der Nähe des Produktionszentrums das Gleichgewicht: Vorstadium \rightleftharpoons Auxin mehr zugunsten des Vorstadiums des Hormons verschoben wird, d. h. die Produktion an Auxin nimmt etwas ab. Dieser Umstand wirkt gleichfalls darauf hin, daß letzten Endes so gut wie kein Auxin mehr die Basis der Koleoptile erreicht (siehe weiter unten).

Andererseits erwähnten wir oben, daß die Zellen, wenn sie umgekehrt kein oder weniger Auxin bekommen, ihr Reaktionsvermögen verlieren, also das „Älterwerden“ seinerseits wiederum beschleunigt wird. Daher wird der Auxintransport noch weiter gehemmt usw.

¹ Die Tatsache, daß das Auxin nur in einem bestimmten Stadium der Entwicklung seine Wirkung ausübt (vgl. S. 511), findet ihre Parallele in den Versuchen von VAN DER LEK (1925, 1931, 1933), der feststellen konnte, daß bei Stecklingen von *Populus canadensis* die Knospen das Auslaufen der Wurzelmeristeme hemmen. Je mehr sich aber der Zeitpunkt des Austreibens nähert, um so mehr schlägt die Hemmung in Beschleunigung um. Auch hier treten bestimmte Erscheinungen nur während bestimmter Entwicklungsstadien auf.

Wir haben also gewissermaßen eine „doppelte Versicherung des Effektes“: 1. reagieren alte Zellen nicht mehr auf das Auxin; 2. nimmt aber auch die Auxinabgabe ab, wenn die alten Zellen völlig erwachsen werden und das Auxin nur noch langsam durchlassen. Dadurch wird dann wieder nicht mehr genug Auxin von der Spitze wegtransportiert. Schließlich sind auch die obersten Zellen mehr oder weniger erwachsen, lassen weniger Auxin durch, so daß die Konzentration in der Spitze noch stärker ansteigen würde, wenn nicht inzwischen die produzierenden Zellen wegen der eben erwähnten Ursachen die Auxinabgabe noch mehr einstellen würden.

Das Streckungswachstum wird also nicht eingestellt, weil kein Auxin mehr anwesend ist, und auch nicht, weil das Reaktionsvermögen und der Auxintransport abnehmen, sondern infolge der Wechselwirkung der drei Faktoren zueinander.

Ähnliche Vorstellungen in bezug auf das Wachstum von *Pinus* findet man bei MÜNCH (1932). Leider ist aber aus seinen Messungen der Volumenzunahme beim Dickenwachstum nicht ersichtlich, ob dessen Beeinflussung auf Zellteilungs- oder Zellstreckungshormonen (S. 378) beruht. Jedenfalls ergibt Zellteilung allein nie Volumenvergrößerung.

Älterwerden und die nach Dekapitation erneut einsetzende Auxinabgabe. Im Zusammenhang mit den eben behandelten Daten müssen wir noch einmal auf die Regenerationsfrage zurückgreifen. STARK (1917), ZOLLIKOFER (1928), SÖDING (1929) und TSI TSUNG LI (1930) haben darauf hingewiesen, daß die Regeneration des Wachstums stattfindet abhängig von dem apikalen Abstand, in dem dekapitiert worden ist (siehe S. 494). Zwei Auffassungen sind hier zunächst möglich:

1. Das neue Auxinzentrum gibt dieselbe Menge Auxin ab, wie eine normale Spitze. Da aber die „Hauptwachstumszone“ fortgenommen ist (STARK l. c.), d. h. die reaktionsfähigsten Zellen, wächst die Pflanze weniger.

2. Das neue Auxinzentrum produziert weniger Wuchsstoff.

Eine dritte Auffassung ist die Kombination von 1. und 2.:

3. Das neue Auxinzentrum produziert weniger Auxin, und das Reaktionsvermögen nimmt nach der Basis zu (d. h. bei den älteren Zellen) ab.

Zu 1. Daß sich das Älterwerden in der Tat durch eine Abnahme der Reaktionsfähigkeit äußert, wissen wir aus den Versuchen von S. 519. Jüngere (etwa 30 mm lange) Pflanzen zeigen das aber weniger deutlich. Erst bei der Regeneration älterer, d. h. längerer Pflanzen spielt daher das verminderte Reaktionsvermögen eine Rolle.

Zu 2. Daß jedoch auch die Auxinmenge, welche nach Dekapitation einige Zeit später wieder abgegeben wird, nach der Basis zu stark abnimmt, ergibt sich aus folgender Tabelle (DU BUY 1933):

Länge der ursprünglichen Pflanzen = \pm 30 mm. Diese in verschiedenem Abstand dekapitiert 5 Stunden, danach zum zweitenmal über \pm 2 mm dekapitiert. Auxinabgabe dieser „regenerierter Spitzen“ während eines Zeit-

raumes von 100 Minuten festgestellt, ausgedrückt in Krümmungsgraden von Reaktionspflanzen:

Kontrollpflanzen	= 30°
3 mm dekapitierte Pflanzen	= 20°
12 mm " "	= 3°
22 mm " "	= 1°

Zu 3. Die eben unter zu 1. und zu 2. angeführten Angaben beweisen deutlich, daß die dritte oben angegebene Auffassung über die Regeneration der Auxinabgabe nach Dekapitation richtig ist.

Man sieht also, daß die Tatsache, daß dekapitierte Koleoptilen nie ihre normale Endlänge erreichen, ebenfalls auf einer gegenseitigen Wechselwirkung von Faktoren beruht.

Zusammenfassende Betrachtung über den Begriff „Streckungswachstum“.

Es scheint uns angebracht zu sein, nach dieser Übersicht über die Faktoren, welche das Streckungswachstum der *Avena*-Koleoptile bestimmen, und die deshalb genauer besprochen werden mußten, weil sie beim Phototropismus vom Lichteinfluß überlagert werden, noch zu untersuchen, inwiefern sich der Begriff „Streckungswachstum“ präziser umschreiben läßt. Auf S. 371 definierten wir:

Wachstum = Zellteilung + irreversible Zellstreckung,

also

Streckungswachstum = irreversible Zellstreckung.

Hinsichtlich der Frage, wie Streckungswachstum zustande kommen kann, verweisen wir am besten auf DE VRIES (1879), der darüber sagt¹:

„Über die Weise, auf welche Krümmungen von wachsenden Pflanzen zustande kommen, bestehen zwei Meinungen, deren jede durch verschiedene Pflanzenphysiologen verteidigt worden ist.

Nach der einen Ansicht sollen die äußeren und inneren Ursachen, welche die Krümmungen zur Folge haben, direkt auf das Wachstum der Zellwände einwirken und dieses an der konvex werdenden Seite beschleunigen, an der anderen Seite dagegen verlangsamen.

Bei der anderen Betrachtungsweise spielt das Wachstum nur eine sekundäre Rolle; ihr gemäß wirken die Krümmungsursachen direkt auf die osmotische Spannung zwischen der Wand und dem Inhalt der Zellen; eine Zunahme dieser Spannung an der konvex werdenden Seite soll die Zellwände hier ausdehnen und dadurch die Krümmung verursachen.“

DE VRIES selbst kommt dann in Hinsicht auf die Weise, wie sich Kollenchym und Xylem der Gefäßbündel verhalten, zu der Entscheidung, daß bei den Wachstumskrümmungen vielzelliger Organe die „Reize direkt auf den Prozeß der Absonderung von osmotisch wirksamen Stoffen in bestimmten Zellen wirken“. Indessen wußte DE VRIES auch schon, daß der Turgor sowohl von der Beschaffenheit des Zellinhaltes

¹ Von uns aus dem Niederländischen übersetzt.

als auch der Wand abhängig war. Die Behauptung, daß DE VRIES nur eine Änderung des Zellinhaltes als Krümmungsursache annimmt, ist daher ganz unrichtig, wie auch schon WIESNER (1881, S. 31) bemerkt. Daß er ferner die Turgorerhöhung nicht als die einzige Ursache des Wachstums ansieht, ergibt sich aus seinen eigenen Einwänden gegen die Auffassung von SACHS. Das Wachstum von Stärkekörnern z. B. würde nicht unter dessen Turgortheorie fallen (l. c., S. 363).

Wir sind nun an der Hand der von uns gegebenen Übersicht imstande, diese verschiedenen Ansichten zu präzisieren:

Eine Zelle vergrößert sich irreversibel:

1. Wenn durch Intussuszeption bzw. Apposition die Zellwandoberfläche vergrößert wird (auch wohl aktives Streckungswachstum genannt).

2. Wenn durch Vermehrung der osmotisch wirksamen Stoffe des Zellinhaltes oder Steigerung des Quellungsdruckes des Protoplasmas (S. 521; BAKHUYZEN 1930) die Zellwand irreversibel (Überdehnung) gedehnt wird.

3. Durch Kombination der Vorgänge 1 und 2, und zwar in dem Sinne, daß die durch den osmotischen Druck oder den Imbibitionsdruck reversibel ausgedehnte Zellwand durch sekundär auftretende, die weitere Dehnung erleichternde Intussuszeption nunmehr irreversibel gestreckt bleibt.

4. Wenn das Auxin die Zellwand dehnbarer gemacht hat (keine Intussuszeption im Sinne der Einlagerung von Baumaterial!), und eine Kraft gegeben ist, welche von dieser erhöhten, irreversiblen Dehnbarkeit Gebrauch macht (*Avena*-Koleoptile). Diese Kraft wird normalerweise der osmotische Druck des Zellinhaltes oder der Imbibitionsdruck des Protoplasmas sein, der indessen dabei nicht zuzunehmen braucht, da ein gleichbleibender oder selbst etwas abnehmender Druck des Zellinhaltes doch zu einer Zellverlängerung führt, wenn der Widerstand der Wände nur geringer ist¹.

Zu den ersten drei, in der Hauptsache bereits 1879 bekannten Auffassungen (die dritte, welche die Kombination von 1 und 2 darstellt, gehört hier auch hin) kommt seitdem also allein die vierte Möglichkeit hinzu, und zwar als ein Bindeglied zwischen den beiden Meinungen: daß die äußeren und inneren Faktoren unmittelbar entweder allein eine Veränderung der Zellwand, oder eine von dem Zellinhalt beeinflussen. Es wird späteren Untersuchungen vorbehalten sein, festzustellen, inwieweit die drei ersten Auffassungen in Wirklichkeit ganz oder teilweise auf die vierte zurückgeführt werden können.

Außerhalb der eben gegebenen Ansichten steht die Meinung von PRINGSHEIM (1931, S. 770): „Will man nicht, daß die Frage (dauernde

¹ Gewisse Gedanken, die man „Vorläufer der Auxintheorie“ nennen könnte, findet man bei SCHWENDENER u. KRABBE (1893/1898, S. 415). Sie sprechen dort von einer „Strukturveränderung“ der Zellwände noch vor Beginn des Wachstums, hervorgerufen z. B. durch Fermente, die das Plasma ausscheidet.

Verlängerung mit oder ohne aktives Wachstum) auf eine willkürliche Auslegung des Wortes ‚Wachstum‘, d. h. auf einen Streit um Definitionen hinausläuft, so wird man am besten von Wachstum nur dann sprechen, wenn neue Teilchen in die Zellwand eingelagert werden.“

Nach PRINGSHEIM soll man also nur bei Intussuszeption von Wachstum reden. Man hätte dann aber den Begriff „Wachstum“ eigentlich gar nicht nötig, da man dann ja doch gleich sofort von „Intussuszeption“ sprechen könnte, wenn man Wachstum meint.

Diese Folgerung zeigt, daß es doch nicht vorteilhaft ist, den Begriff Wachstum einfach über Bord zu werfen. Wie wir eben gesehen hatten, bestehen wenigstens vier verschiedene Möglichkeiten, nach denen Wachstum zustande kommen kann, und vielleicht kommen bei anderen Pflanzenorganen noch weitere hinzu. Das Übereinstimmende in der äußeren Manifestation ist aber stets die irreversible Verlängerung der Zelle oder des Organs, zum Unterschied von einer reversiblen, wie wir sie z. B. bei den Blattgelenken vorfinden.

Der Begriff Wachstum muß also als Begriff höherer Ordnung, der verschiedene Modalitäten unter sich gruppiert, gehandhabt bleiben. Die Definition: „(Streckungs)-Wachstum = irreversible Zellverlängerung“ enthält dann aber sicherlich ein geeignetes Kriterium, einerseits um verschiedene Tatsachen zusammenzufassen, andererseits um die gemeinschaftliche Charakteristik dieser Tatsachen prägnant auszudrücken.

Anhang: Nachweis der wichtigsten Definitionen.

Nachfolgend werden die Seiten angegeben, aus denen zu ersehen ist, in welchem Sinne einige der wichtigsten Begriffe benutzt worden sind. Nur solche Begriffe, die in der Arbeit nicht besonders oder nur unzureichend definiert worden sind, werden hier kurz erläutert.

	Seite
Änderung des phototropischen Reaktionsniveaus: Die Änderung der Größe der Reaktion auf einen konstant bleibenden Lichtimpuls (Stimmungsänderung)	4II
Autonom: durch innere Faktoren bedingt.	
<i>Avena</i> -Einheit (AE)	482
Dehnbarkeit	508, 5II
dorsalkonkave —, dorsalkonvexe Photonastie	45I, 452
Dorsiventralität :	
physiologische = physiko-chemische Dorsiventralität: eine Dorsiventralität, welche sich vorläufig (d. h. nach dem jetzigen Stande der Wissenschaft) nur durch die ungleiche Reaktion der Ober- und Unterseite eines Pflanzenteiles auf äußere Umstände hin kundgibt und daher in physiko-chemisch bedingten Unterschieden im Bau des Organs ihre Ursache finden muß	402

	Seite
morphologische Dorsiventralität: eine Dorsiventralität, welche sich durch den morphologisch bzw. anatomisch ungleichen Bau der Ober- und Unterseite eines Pflanzenteiles kundgibt.	418
Dorsiventralitätsumkehr	444
Elastizität	509
Epinastie: siehe S. 530, 533.	
Exotropismus: siehe Bemerkung auf S. 528	394, 395
Grenzwinkel	479
Hydrotropismus: die Bewegung eines Pflanzenteiles, verursacht und gerichtet durch die Feuchtigkeitsunterschiede an beiden Seiten des Organs	428
Hyponastie: siehe S. 530, 533.	
Inhärent: durch strukturelle Eigenschaften bedingt.	
Kantenphototropismus	445
Koleoptile	372
Lateralgeotropismus	389
Lichtwinkel	423
Nastie	369, 529
Negativer Phototropismus	369
Orthophototropismus	369
Paraheliotropismus	465
Photonastie	369, 370, 419, 452
Phototrophie	471
Phototropismus	368
Plagiophototropismus	369
Plastizität	509
Positiver Phototropismus	369
Profilstellung	465
Reaktionsumkehr: das stellenweise Auftreten einer neuen Reaktionsform neben einer anderen, wobei das Auftreten nur von der Größe der Änderung der äußeren Umstände abhängt, aber unabhängig von dem Laufe der Entwicklung ist. (Beide Reaktionsformen sind zeitlich nicht getrennt, d. h. gleichzeitig kann die eine oder die andere auftreten)	390, 401 ff.
Spitzenstunde	483
Tagesschlaf	370, 465
Torsion (Phototorsion)	406, 413, 415, 454 ff.
Transportgeschwindigkeit	497, 498
Transportintensität, absolute	497
Transportintensität, relative	499
Tropismus	529
Variationsbewegungen	370, 450

	Seite
Wachstum	37I
Streckungswachstum; Längenwachstum	37I
apikales Wachstum	380
basales Wachstum	385, 448
interkalares Wachstum	385, 448
Wechsel des Phototropismus: das stetige Auftreten einer im Laufe der Entwicklung induzierten neuen Reaktionsform statt der ursprünglichen. Beide Reaktionsformen sind zeitlich voneinander getrennt, d. h. erst tritt die eine, dann die andere auf.	388, 40I
Vergleich der Begriffe „Reaktionsumkehr“ und „Wechsel des Phototropismus (Umstimmung)“	40I ff.

Die Begriffe „Stimmungsänderung“ (S. 41I) und „Umstimmung“ (S. 388, 390, 432) werden ihrer tendenziösen Bedeutung wegen (Anthropomorphismus) besser nicht gebraucht. Sie sind in Klammern zu den einschlägigen Definitionen gesetzt worden.

Bei dem Terminus „Exotropismus“ müssen wir darauf aufmerksam machen, daß der Begriff „Tropismus“ als richtendes Moment der Bewegung eine Änderung der äußeren Umstände voraussetzt. Dieses ist aber bei den Wachstumsvorgängen, welche man als „Exotropismen“ bezeichnet, keineswegs der Fall. Das „exotropische“ Wachstum der *Marchantia*-Rhizoiden z. B. beruht vielmehr auf der Änderung innerer Umstände, die ihrerseits durch strukturelle Eigenschaften bzw. Faktoren des allgemeinen Entwicklungsverlaufes bedingt sind (siehe KOSTYTSCHEW-WENT 193I, S. 377). Das Wort „Exotropismus“ ist daher lieber nicht zu verwenden und läßt sich auch bequem vermeiden.

Definition der Begriffe Epinastie und Hyponastie. Über die Begriffe „Epinastie“ und „Hyponastie“ kann man ähnliche Erwägungen anstellen wie über den Terminus „Exotropismus“.

DE VRIES (1872) studierte die beiden Erscheinungen zuerst genauer und kam dabei zu der Entscheidung, daß man ganz allgemein bei der Einteilung der pflanzlichen Bewegungen als Unterscheidungsmerkmal nicht Ursache und Richtung, sondern nur das richtende Moment berücksichtigen müsse. Demgemäß definierte er:

Tropismus = Bewegung, gerichtet durch äußere Umstände,

Nastie = Bewegung, gerichtet durch die innere Struktur (verursacht sowohl durch innere [z. B. Epi- und Hyponastie] als auch äußere Umstände [z. B. Seimonastie]).

Nach dieser Definition würde der Terminus Nastie sowohl inhärente, durch äußere Faktoren nicht beeinflussbare, als auch inhärente, durch äußere Faktoren wohl beeinflussbare Wachstumserscheinungen umfassen. Die Umgrenzung des Begriffs wird aber damit für die Praxis zu unbestimmt und weit, da man dann mit ihm ebensogut auch alle die Wachstumsvorgänge bezeichnen kann, die autonom im normalen Ent-

wicklungsverlauf eintreten, z. B. Blatt- und Blütenentfaltung usw. Derartige Erscheinungen, die sicherlich stets von der inneren Struktur gerichtet werden, werden nun aber im allgemeinen nicht als eigentliche Nastien aufgefaßt, auch wenn man vielleicht dabei auftretende Einzelprozesse (z. B. epinastisches Wachstum, bei der Knospentfaltung vgl. S. 451) mit diesem Namen kennzeichnet.

Es dürfte daher zweckmäßiger sein, wenn man den Begriff „Nastie“ mehr einengt, indem man noch eine neue Charakteristik einführt, die gleichzeitig den Vergleich mit den Tropismen treffender macht. Die Definition lautet dann:

Tropismus = Bewegung, verursacht und gerichtet durch äußere Umstände,

Nastie = Bewegung, verursacht durch äußere Umstände, gerichtet durch die innere Struktur¹.

Diese Definition der pflanzlichen Bewegungen ist heutzutage wohl die am meisten gebräuchliche².

Zurückkommend auf die Epi- und Hyponastie, muß man sich allerdings fragen, ob beide Arten von Wachstumserscheinungen auch vom Gesichtspunkt der zweiten Definition aus noch als echte Nastien anzusehen sind, d. h. ob sie durch äußere Umstände verursacht werden.

Die Beantwortung hängt davon ab, von welchem relativen Gesichtspunkt aus man die Epi- oder Hyponastie betrachten will. Geht man vom Normalfall, d. h. den in der Natur gewöhnlich zu beobachtenden Verhältnissen, aus, so würde man z. B. bei der epinastischen Krümmung der *Papaver*-Knospentiele keine Änderung äußerer Umstände als Ursache der Epinastie bemerken können. Sie tritt hier stets in einem bestimmten Zeitpunkt des Entwicklungsverlaufes auf und verdankt daher inneren Faktoren ihr Entstehen. Streng genommen, läge hier also nach der zweiten Definition keine (Epi)-Nastie vor, und man müßte einen neuen Terminus einführen.

¹ Diese Definition stimmt nicht mit der von PFEFFER (1904, S. 83) gegebenen des Begriffes „Nastie“ überein. Die von PFEFFER hervorgehobene Bedeutung der „diffusen Reize“ für das Zustandekommen einer Nastie bringt nur Unklarheit in das Wesen dieses Begriffes hinein. Ein „diffuser Reiz“ ist doch nur ein ganz besonderer, im strengen Sinn des Wortes „diffus“ nur selten auftretender Spezialfall eines äußeren Umstandes.

² GOEBEL (1924, S. 142, 239 u. a. O.), der mit Recht auf die fundamentale Bedeutung des so häufig vorkommenden asymmetrischen Baues der Pflanzen für Wachstums- und Bewegungsrichtung hinweist, hält ebenso wie DE VRIES die Unterscheidung zwischen autonomen und von außen induzierten Wachstumsvorgängen usw. für unwesentlich. Hiergegen läßt sich prinzipiell durchaus nichts einwenden. Wir ziehen dann auch die andere Einteilung nur aus rein praktischen Erwägungen, die mit dem Gang der experimentellen Analyse zusammenhängen, vor.

Bei vielen Blättern dagegen ist die Epinastie im Normalfall scheinbar nicht vorhanden, sie kommt vielmehr erst am Klinostaten zum Ausdruck, d. h. nach der Änderung eines äußeren Umstandes, in diesem Falle des Angriffspunktes von dem Schwerkraftfeld der Erde. Indessen zeigt die Analyse, daß die Epinastie hier auch im Normalfall besteht, wenngleich nur latent, d. h. sie wird kompensiert durch die Einwirkung von negativem Geotropismus und Phototropismus (vgl. das Folgende sowie FREYTAG 1930, S. 289). Man kann also ebensogut behaupten, daß auch bei den Blättern die Epinastie — genau so wie bei den *Papaver*-Knospenstielen — ohne Änderung äußerer Umstände inhärent vorhanden ist. Geändert werden dann durch den Wechsel in den äußeren Umständen nur die kompensierenden Tropismen bzw. Nastien.

Nach dieser Auffassung, die wegen der größeren Einheitlichkeit den Vorzug verdient, zeichnen sich also alle Epi- und Hyponastien dadurch aus, daß sie inhärente, im Normalfall oftmals nur latent vorhandene Eigenschaften eines Pflanzenorgans sind. Obwohl dann im Sinne der zweiten Definition die Bedingungen des Begriffes „Nastie“ nicht mehr erfüllt sind¹, so sind doch aus praktischen Gründen die bisher gebräuchlichen Bezeichnungen Epi- und Hyponastie beizubehalten. Man benutzt nämlich seit WIESNER (1895) andere Termini, wie z. B. Epi- und Hypotropie nur für solche einseitigen Wachstumserscheinungen, welche das Dickenwachstum, bzw. eine Förderung der Organbildung oder des anatomischen Baues betreffen, wogegen es sich bei den Epi- und Hyponastien ja nur um einseitige Förderung des Längenwachstums handelt (daher auch die DE VRIESsche Bezeichnung „longitudinale Epinastie“; vgl. GOEBEL 1928, S. 301).

Wie man sich nun eine solche, zuweilen nur „latent“ vorkommende physiologische Eigenschaft vorzustellen hat, wird uns sofort klar, wenn wir an die Versuche UYLDERTS (1931, S. 48) über den Wuchsstofftransport in den Stengeln von *Tradescantia* denken (vgl. S. 387). Bekanntlich sind diese Stengel epinastisch, d. h. ein lotrecht aufgestellter Sproß wächst nicht etwa senkrecht weiter, sondern führt vielmehr in den Internodien eine dorsalkonvexe „epinastische“ Bewegung aus, bis die Spitze des Triebes eine Abweichung von etwa 20° (bei *Tradescantia fluminensis*) von der Vertikalen aufweist. Erst jetzt befindet sich der Stengel in Gleichgewichtslage und wächst dann in gerader Richtung (d. h. immer im Winkel von 20° zur Normalen) weiter.

UYLDERT hat nun durch geeignete Wuchsstoff-Transportversuche (siehe Abb. 58) feststellen können, daß das Auxin, welches die Internodien zum Wachsen bringt, in vertikaler Stengelstellung nicht etwa gleichmäßig über den ganzen Stengelquerschnitt hin basalwärts trans-

¹ Im Sinne der DE VRIESschen Definition gibt es natürlich gegen den Gebrauch der Termini Epi- und Hyponastie überhaupt keine Einwände.

portiert wird, sondern vielmehr nur auf der morphologischen Dorsalseite herabströmt. Wird dagegen das Internodium horizontal mit der Ventralseite nach unten gelegt, so kann der Wuchsstoff-Transport auch auf der Ventralseite stattfinden: die geotropische Aufkrümmung tritt infolge verstärkten Wachstums der Ventralseite ein.

Das Wesentliche ist also der Umstand, daß bei dem *Tradescantia*-Internodium der Auxintransport bei senkrechtem Stande vorzugsweise auf der Dorsalseite stattfindet, während z. B. bei der *Avena*-Koleoptile in diesem Fall der Auxintransport ziemlich gleichmäßig über den ganzen Querschnitt erfolgt. Da wir nun aber die in senkrechtem Stande erfolgende Krümmung des Internodiums als Epinastie bezeichnen, so können wir andererseits definieren: Die Bedingung für die Epinastie des *Tradescantia*-Internodiums ist eine strukturelle Eigenschaft, welche bewirkt, daß die Auxintransportintensität auf der Dorsalseite größer ist als auf der Ventralseite.

Es ergibt sich weiterhin aus dieser Definition, daß man nicht von Photoepinastie oder Geopinastie usw. sprechen kann. Wird z. B. das *Tradescantia*-Internodium horizontal, mit der Dorsalseite nach unten gelegt, so wird nicht etwa die Epinastie verstärkt, so daß die geotropische Aufkrümmung schneller erfolgt. Die Epinastie bleibt vielmehr dieselbe, dagegen erfolgt die geotropische Reaktion nur deshalb schneller, weil außer der durch den Geotropismus bewirkten Wuchsstoffverlagerung (siehe DOLK, 1930) auch noch ein durch die Epinastie bedingter zusätzlicher oder — wie man auch sagen kann — erleichterter Transport von Auxin nach der basalen Seite erfolgt. Umgekehrt, wenn die Ventralseite unten liegt, erfolgt die Krümmung nicht etwa schwächer, weil die Epinastie verändert ist, sondern nur deshalb, weil die Transportintensität auf der Ventralseite geringer ist.

Es sei noch darauf hingewiesen, daß die eben gebrachte Erklärung für die Epinastie, die *mutatis mutandis* auch für die Hyponastie gilt, ihrem Wesen nach mit der Ansicht WIESNERS (1880) übereinkommt. WIESNER sagt nämlich, daß die Ausdrücke Epi- bzw. Hyponastie nur in dem Falle Berechtigung haben, wo sie ein von äußeren Faktoren völlig unabhängiges ungleichseitiges Wachstum bezeichnen. Andernfalls müßte man ja bei jedem gewöhnlichen Phototropismus das Vorliegen von Epi- oder Hyponastie annehmen.

Indessen war es WIESNER bei dem damaligen Stande der Physiologie noch nicht möglich, zu erkennen, daß derartige inhärente Eigenschaften oft-

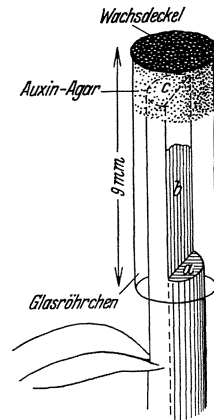


Abb. 58. Untersuchung des die Epinastie verursachenden einseitigen Wuchsstoff-Transports bei *Tradescantia fluminensis*. Das Internodium wird so, wie in der Abbildung zu sehen ist, dekapiert. Die Schnittflächen a und b werden nach oben so weit, wie die Schraffierung reicht, mit Kakao-butter bestrichen. Schnittfläche c und ein Teil von b werden dann mit Auxin-Agar versehen, der also nur in die nicht schraffierte Hälfte des Internodiums eintreten kann. (Nach UVLDERT. 1931.)

mals durch andersartige, von äußeren Faktoren abhängige Wachstumsprozesse überlagert werden. Besonders GOEBEL (1924, S. 144) hebt diesen Fehler der WIESNERSCHEN Betrachtungsweise hervor.

Später wurde die Bedeutung beider Begriffe dadurch unklar, weil man sich an den Ausdruck „Nastie“ klammerte, der ja in der Tat, wie wir oben sahen, eigentlich nicht recht hierhin paßt (sofern von der DE VRIESschen Definition abgesehen wird). So legt z. B. RAWITSCHER (1932, S. 126) zwar auch den Nachdruck auf die Inhärenz der Epi- und Hyponastie, behält aber den Terminus „Nastie“ nur aus dem Grunde bei, weil man sich immerhin vorstellen kann, daß die Epi- und Hyponastie durch „innere Reize“, d. h. besser gesagt, die Änderung innerer Faktoren, verursacht wird. Hiergegen ist nun aber einzuwenden, daß man z. B. bei der Epinastie der *Tradescantia*-Sprosse doch nicht gut von einer Änderung eines inneren Faktors sprechen kann, wenn ganz allgemein das Vermögen, Auxin zu transportieren, oder mit anderen Worten, die Transportintensität, auf der dorsalen Seite größer ist als auf der ventralen. Diese Tatsache besteht ja immer, gleichgültig ob nun wirklich Wuchsstoff transportiert wird oder überhaupt nicht anwesend ist, und ob in Verbindung hiermit Wachstum stattfindet oder nicht. Aus diesem Grunde scheint es uns daher zweckmäßiger zu sein, wenn man bei der Definition der Epi- und Hyponastie die Änderung von inneren Faktoren als deren primäre Ursache lieber ganz außer Betracht läßt und dafür mehr allgemein mit beiden Begriffen einfach eine besondere Struktureigenschaft bezeichnet, eine Auffassung, wie sie auch bereits von GOEBEL (l. c., S. 143) vertreten worden ist.

Unsere obigen Ausführungen über die Definition der Epi- und Hyponastie bedürfen noch einer Ergänzung, die sich auf die Veränderlichkeit dieser Erscheinungen bezieht. Es ist bekannt, daß zahlreiche Eigenschaften eines Pflanzenorgans unter dem ständigen Einfluß bzw. Nichteinfluß äußerer Umstände, insbesondere Licht und Schwerkraft, weitgehenden Änderungen unterliegen (vgl. S. 475 „heterogene Induktion“ NOLLS). Diese Änderungen erstrecken sich auch auf derartige strukturelle Eigenschaften, wie sie Epi- und Hyponastie darstellen. Z. B. verliert ein *Tradescantia*-Sproß bei längerer Kultur im Dunkeln völlig seine Epinastie und verhält sich dann genau so wie ein radiär gebautes Organ. Erst im Licht nimmt er nach und nach wieder dorsiventrale Struktur an und wird dann auch erneut epinastisch. Das epinastische Wachstum ist also keineswegs völlig unveränderlich; es ist in starkem Licht größer als in schwachem (vgl. RAWITSCHER 1932, S. 142), und ist topographisch sogar umkehrbar, wie ZIMMERMANN (1932, S. 648) hat zeigen können, wenn man junge Knospen in Inverslage austreiben und längere Zeit wachsen läßt.

Diese Tatsache bringt eine gewisse Komplikation hinsichtlich der Umgrenzung unserer Begriffe in der Praxis mit sich, die nicht ohne einige Willkür zu lösen ist.

Man könnte sich z. B. darauf festlegen, daß jedes verstärkte Wachstum der Oberseite eines ständig oder nur vorübergehend, morphologisch oder nur physiko-chemisch bedingt, dorsiventralen Organs eine Epinastie bzw. vice versa eine Hyponastie ist. Diese, hauptsächlich von den älteren Autoren angewandte Terminologie hat aber den Nachteil, zu weit gefaßt zu sein.

Sämtliche Phototropismen und Photonastien würden dann von Hypo- und Epinastie begleitet sein, wie ja auch schon WIESNER (s. oben) bemerkt hat.

Einer zweiten Ansicht zufolge, die hauptsächlich von LUNDEGÄRDH (1926; daselbst dessen frühere Arbeiten zitiert) und früher ZIMMERMANN (1927), aber auch von anderen Autoren (vgl. RAWITSCHER l. c., S. 106ff.) vertreten wird, lassen sich fast alle Epi- und Hyponastien auf Geo- und Phototropismus zurückführen. Die beiden Begriffe wären also praktisch überflüssig.

Dieser Einteilungsmodus hat den Nachteil, daß er 1. das Schwergewicht auf die nur mittelbar wirkenden äußeren Faktoren legt und die unmittelbar wirkenden inhärenten Umstände vernachlässigt, 2. diejenigen Epi- und Hyponastien, die autonom im normalen Entwicklungsgang entstehen, nicht mehr umfaßt.

Will man nun nicht auf beide Termini überhaupt verzichten und sie durch geeignete Umschreibungen ersetzen, die allerdings im Sinne der Wuchsstofftheorie anders als die von LUNDEGÄRDH und anderen gebrauchte Terminologie zu lauten hätten, so würde vielleicht folgende Begriffsumgrenzung dem inhärenten und autonomen Charakter der Epi- und Hyponastie am meisten gerecht.

Epinastie und Hyponastie sind solche Erscheinungen des einseitigen Längenwachstums, die sich wenigstens einige Zeit lang, z. B. mindestens 1—2 Tage ohne Einwirkung äußerer Faktoren, wie Licht und Schwerkraft, abspielen können.

Ob im übrigen die Epi- und Hyponastien photo- oder geoinduziert sind, ob sie am Klinostaten oder sonstwie nach und nach abklingen, ob die Dorsiventralitätsebene inhärent festgelegt ist oder nicht, spielt keine Rolle. Demnach kann man z. B. das verstärkte Dorsalwachstum zahlreicher plagiotroper Triebe, auch wenn es am Klinostaten mit der Zeit abklingt, durchaus als Epinastie bezeichnen, da es wenigstens noch einige Zeit nach Ausschaltung oder Kompensation äußerer Faktoren stattfindet. Das verstärkte Wachstum der *Marchantia*-Dorsalseite ist aber keine Epinastie, denn es wird fast unmittelbar nach Aufhören der Lichtwirkung aufgehoben.

Diese Umgrenzung unserer Begriffe ist, wenn auch etwas willkürlich, vom praktischen Standpunkt aus wohl die zweckmäßigste. Schließlich ist ja bei derartigen Begriffsbestimmungen zu bedenken, daß diese kein Selbstzweck sind, sondern lediglich dazu dienen, eine bestimmte, möglichst eindeutige Vorstellung des zur Diskussion stehenden Naturvorganges zu übermitteln.

Literatur.

- BAKHUYZEN, H. L. VAN DE SANDE: The internal causes of growth and differentiation in plants. *Contr. Mar. Biol.* 1930, 271. Stanford U.S.A. (1930).
- BALL, N. G.: Phototropic movements of leaves. The functions of the lamina and the petiole with regard to the perception of the stimulus. *Sci. Proc. roy. Dublin Soc.* 17, 281 (1923).
- BARANETZKI, J. (1): Die kreisförmige Nutation und das Winden der Stengel. *Mém. Acad. imp. Sci. St.-Petersbourg, sér. 7*, 31 (1883).
- (2) Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste der Baum- und Straucharten bedingen. *Flora (Jena)* 89, 138 (1901).
- BARGAGLI-PETRUCCI, G.: Alcune esperienze sul plagiotropismo dei rami di *Hedera Helix*. *Bull. Soc. bot. ital.* 1906, 186. Firenze (1906).

- BARTH, R.: Die geotropischen Wachstumskrümmungen der Knoten. Diss. Leipzig (1894).
- BAY, CH.: On compass plants and twisting of leaves. Bot. Gaz. 19, 251. Madison Wisc. (1894).
- BAYLISS-ELLIOT, J.: *Aleuria repanda* PERS. Trans. brit. Myc. Soc. 12, 166. Cambridge (1927).
- BERGANN, FR.: Untersuchungen über Lichtwachstum, Lichtkrümmung und Lichtabfall bei *Avena sativa* mit Hilfe monochromatischen Lichtes. Planta (Berl.) 10, 666 (1930).
- BERTHOLD, G.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Jb. Bot. 13, 569. Leipzig (1882).
- BEYER, AD.: Untersuchungen über den Traumatotropismus der Pflanzen. Biol. Zbl. 45, 683, 746. Leipzig (1925).
- BISCHOFF, H.: Untersuchungen über den Geotropismus der Rhizoiden. Beih. z. Bot. Zbl. 28 I, 94. Dresden (1912).
- BLAAUW, A. H.: Licht und Wachstum. III. Med. Landbouwhooges. 15, 89. Wageningen (1918).
- BOSE, SIR J. CH.: Plant autographs and their revelations. London (1927).
- BOYSEN-JENSEN, P. (1): Über die Leitung des phototropischen Reizes in der *Avena*-Koleoptile. Ber. dtsh. bot. Ges. 28, 118; 31, 559. Berlin (1910/1913).
(2): La transmission de l'irritation phototropique dans l'*Avena*. Bull. Acad. roy. Sci. et Lett. Danmark (1911).
— (3): Über Wachstumsregulatoren bei Bakterien. Biochem. Z. 236, 205. Berlin (1931).
— (4): Über Bildung eines Wachstumsregulators durch *Aspergillus niger*. Ebenda 239, 243 (1931 a).
— (5): Über die Bildung und biologische Bedeutung des Wachstumsregulators bei *Aspergillus niger*. Ebenda 250, 270 (1932).
- BRAUNER, L. (1): Phototropismus und Lichtturgorreaktion. Ber. dtsh. bot. Ges. 42, 59. Berlin (1924).
— (2): Über die Beziehungen zwischen Reizmenge und Reizerfolg. Jb. Bot. 64, 770. Leipzig (1925).
— (3): Untersuchungen über die Elektrolyt-Permeabilität und Quellung einer leblosen natürlichen Membran. Ebenda 73, 513 (1930).
- BREFELD, O. (1): Über die Bedeutung des Lichtes für die Entwicklung der Pilze. Bot. Ztg 35, 386, 401. Leipzig (1877).
— (2): Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze. Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mykologie 3, 87, 114. Leipzig (1877 a).
— (3): Ebenda 4, 76 (1881).
— (4): Ebenda 8, 275 (1889).
- BUCH, HANS (1): Über den Photo- und Hydrotropismus der Lebermoospflanze. Finska Vetensk. Soc. Förh. 64, Avd. A, Nr 2. Helsingfors (1921).
(2): Über den Phototropismus der Panizeen. Mem. Soc. Fauna et Flora — Fennica 6, 167 (1929/1930). Helsingfors (1930).
- BUCHTIEN, O.: Entwicklungsgeschichte des Prothallium von *Equisetum*. Bibliotheca botanica, H. 8. Stuttgart (1887).
- VAN BURKOM: Het verband tusschen den bladstand en de verdeeling van de groeiselheid over den stengel. Diss. Utrecht (1913).
- DU BUY, H. G.: (1): Über die Bedingungen, welche die Wuchsstoffproduktion beeinflussen. Proc. kon. Akad. Wetensch. Amsterd. 34, 2 (1931).
— (2): Diss. Utrecht (1933).
— u. E. NUERNBERGK (1): Über das Wachstum der Koleoptile und des Mesokotyls von *Avena sativa* unter verschiedenen Außenbedingungen. I. Proc. kon. Akad. Wetensch. Amsterd. 32, 617 (1929).

- DU BUY u. E. NUERNBERGK: (2): Weitere Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum von Koleoptile und Mesokotyl bei *Avena sativa*. II. Ebenda **32**, 808 (1929 a).
- (3): Über das Wachstum der Koleoptile und des Mesokotyls von *Avena sativa* unter verschiedenen Bedingungen. III. Ebenda **33**, 542 (1930).
- CASTLE, E. S.: On „reversal“ of phototropism in *Phycomyces*. Journ. Gen. Physiol. **15**, 487. Baltimore (1932).
- CHOLODNY, N. (1): Über die hormonale Wirkung der Organspitze bei der geotropischen Krümmung. Ber. dtsh. bot. Ges. **42**, 356. Berlin (1924).
- (2): Beitrag zur Analyse der geotropischen Reaktion. Jb. Bot. **65**, 447. Leipzig (1926).
- (3): Wuchshormone und Tropismen bei den Pflanzen. Biol. Zbl. **47**, 604. Leipzig (1927).
- (4): Beiträge zur hormonalen Theorie von Tropismen. Planta (Berl.) **6**, 118 (1928).
- (5): Über das Wachstum des vertikal und horizontal orientierten Stengels in Zusammenhang mit der Frage nach der hormonalen Natur der Tropismen. Ebenda **7**, 702 (1929).
- (6): Mikropotometrische Untersuchungen über das Wachstum und die Tropismen der Koleoptile von *Avena sativa*. Jb. Bot. **73**, 720. Leipzig (1930).
- COLLANDER, R.: Untersuchungen über Thermotropismus der Pflanzen. Öfvers. Finska Vetensk. Soc. Förh. **49**, Avd. A, Nr 11. Helsingfors (1919).
- CORNEHLS, GERT.: Über Orientierungsbewegungen dorsiventraler Blüten. Jb. Bot. **67**, 174. Leipzig (1927).
- CZAJA, A. TH.: Die photometrischen Bewegungen der Blätter von *Aponogeton ulvaceus*. Ber. dtsh. bot. Ges. **48**, 349. Berlin (1930).
- CZAPEK, FR. (1): Über die Richtungsursachen der Seitenwurzeln und einiger anderer plagiotroper Pflanzenteile. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **104** I, 1197. Wien (1895).
- (2): Studien über die Wirkung äußerer Reizkräfte auf die Pflanze. Flora (Jena) **85**, 424 (1898).
- (3): Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jb. Bot. **32**, 175. Leipzig (1898 a).
- DACHNOWSKI, A.: Zur Kenntnis der Entwicklungsphysiologie von *Marchantia polymorpha* L. Ebenda **44**, 254 (1907).
- DARWIN, CH.: The movements and habits of climbing plants. Ausg. London 1906 (1865).
- a. Fr. (1): The power of movements in plants. London (1880).
- (2): Das Bewegungsvermögen der Pflanze. Übersetzt aus dem Englischen von J. V. CARUS. Stuttgart (1881).
- v. DERSCHAU, M.: Einfluß von Kontakt und Zug auf rankende Blattstiele. Diss. Leipzig (1893).
- DOLK, H. E. (1): Concerning the sensibility of decapitated coleoptiles of *Avena sativa* for light and gravitation. Proc. kon. Akad. Wetensch. Amsterd. **29**, 1113 (1926).
- (2): Geotropie en groeistof. Diss. Utrecht (1930). Siehe auch: Über die Wirkung der Schwerkraft auf Koleoptilen von *Avena sativa*. I, II. Proc. kon. Akad. Wetensch. Amsterd. **32**, 40, 1127 (1929).
- (3): The movements of the leaves of the Compass plant *Lactuca Scariola*. Amer. J. Bot. **18**, 195. Brooklyn (1931).
- DOLK, H. E. a. K. V. THIMANN: Studies on the growth hormone of plants. I. Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A. **18**, 30 (1932).
- DÖPP, W.: Untersuchungen über die Entwicklung von Prothallien einheimischer Polypodiaceen. Pflanzenforsch. H. 8. Jena (1927).

- „Elektrostatik in der Biochemie“: Kolloidchem. Beih. **28**, 208. Dresden u. Leipzig (1929).
- ELFVING, F.: Über das Verhalten der Grasknoten am Klinostaten. Öfvers. Finska Vetensk. Soc. Förh. **26**, 107. Helsingfors (1884).
- ENGLER, ARN. (1): Tropismen und excentrisches Dickenwachstum der Bäume. Zürich (1918).
- (2): Heliotropismus und Geotropismus der Bäume usw. Mitt. Schweiz. Ztr.anst. f. d. forstl. Versuchswesen **13**, 225 (1924).
- ERMAN, C. (1): Über Lichtorientierung bei *Iris*-Blättern. Bot. Notiser **1926**, 45. Lund (1926).
- (2): Thermowachstumsreaktionen bei den Koleoptilen von *Avena sativa*. Ber. dtsh. bot. Ges. **44**, 432. Berlin (1926a).
- EULER, H. VON und T. PHILIPSON. (1): Zur Kenntnis der Aktivatoren Z. Hoppe Seylers ZS. physiol. Ch. **195**, 81 (1931).
- (2): Wasserlösliche Wachstumsfaktoren. Biochem. Z. **245**, 418. Berlin (1932).
- EWART, A.: On contact irritability. Ann. Jard. bot. Buitenzorg **15**, 187. Leide (1898).
- FITTING, H.: Die Leitung tropistischer Reize in parallelotropen Pflanzenteilen. Jb. Bot. **44**, 177. Leipzig (1907).
- FLIRY, M.: Zur Wirkung der Endknospe auf die Hypokotylstreckung des Dikotylenkeimlings. Ebenda **77**, 150 (1932).
- FÖRSTER, K. (1): Die Wirkung äußerer Faktoren auf Entwicklung und Gestaltbildung bei *Marchantia polymorpha*. Planta (Berl.) **3**, 325 (1927).
- (2): Die Entwicklung untergetauchter Pflanzen von *Marchantia* unter verschiedenen Außenbedingungen. Ebenda **16**, 332 (1932).
- FRANK, A. B.: Die natürliche wagrechte Richtung von Pflanzenteilen und ihre Abhängigkeit vom Lichte und von der Gravitation. Leipzig (1870).
- FREYTAG, HERB.: Untersuchungen über die Plagiotropie der Blätter von *Tropaeolum majus*. Planta (Berl.) **12**, 267 (1930).
- GARJEANNE, A. J. M. (1): Entwicklungsänderungen bei Lebermoosen. Rec. Trav. bot. néerl. **25 A**, 115. Amsterdam (1928).
- (2): Physiology. Aus: Manual of Bryology, ed. Fr. Verdoorn. 's Gravenhage (1932).
- GEIGER, M.: Studien zum Gaswechsel einer extremen Schattenpflanze (*Aspidistra*) und zur Methodik der Gaswechselversuche. Jb. Bot. **67**, 635. Leipzig (1927).
- GOEBEL, K. (1): Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Ztg **38**, 753. Leipzig (1880).
- (2): Organographie der Pflanzen. III. Teil. Spezielle Organographie der Samenpflanzen. 2. Aufl. Jena (1923).
- (3): Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung. 2. Aufl. Jena (1924).
- (4): Morphologische und biologische Bemerkungen. 32. Induzierte Dorsiventralität bei Flechten. Flora (Jena) **121**, 177 (1927).
- (5): Organographie der Pflanzen. I. Teil. Allgemeine Organographie. 3. Aufl. Jena (1928).
- (6): Über die Einwirkung des Lichtes auf die Flächenentwicklung der Farnprothallien. Rec. Trav. bot. néerl. **25 A**, 122. Amsterdam (1928a).
- (7): Organographie der Pflanzen. II. Teil. Bryophyten/Pteridophyten, 3. Aufl. Jena (1930).
- GORTER, CHR. J. (1): On the occurrence of growth-accelerating and growth-retarding substances. Proc. kon. Akad. Wetensch. Amsterd. **30**, 728 (1927).
- (2): Groeistofproblemen bij wortels. Diss. Utrecht (1932).

- GRADMANN, H. (1): Reizphysiologie der Pflanzen. Jber. Physiol. Berlin (1928).
 — (2): Die Lateralwirkung bei den Windepflanzen. Jb. Bot. 68, 46. Leipzig (1928a).
- V. GUTTENBERG, H. (1): Studien über den Phototropismus der Pflanzen. Beitr. allg. Bot. 2, 139. Berlin (1922).
 — (2): H. WEIDLICH'S Versuche über die Bewegungsmechanik der Variationsgelenke. Planta (Berl.) 6, 790 (1928).
- DE HAAS, R. HORREUS: On the connection between the geotropic curving and elasticity of the cell-wall. Proc. kon. Akad. Wetensch. Amsterd. 32, 371 (1929).
- HABERLANDT, G. (1): Die Perzeption des Lichtreizes durch das Laubblatt. Ber. dtsch. bot. Ges. 22, 105. Berlin (1904).
 — (2): Zur Physiologie der Zellteilung. I. Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. 1913, 318. Berlin (1913).
 — (3): II. Ebenda 1914, 1096 (1914).
 — (4): III, IV. Ebenda 1919, 322, 721 (1919).
 — (5): V. Ebenda 1920, 323 (1920).
 — (6): Zur Entwicklungsphysiologie der Rhizoiden. Ebenda 1914, 384 (1914).
 — (7): Über experimentelle Erzeugung von Adventivembryonen bei *Oenothera Lamarckiana*. Ebenda 1921 (1921).
 — (8): Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. Beitr. allg. Bot. 2, 1. Berlin (1921a).
 — (9): Über Zellteilungshormone und ihre Beziehung zur Wundheilung, Befruchtung, Parthenogenese und Adventivembryonie. Biol. Zbl. 42, 145. Leipzig (1922).
- HENCKEL, A.: Le phototropisme des Mucorini. Bull. Inst. rech. biol. Univ. Perm 5, 307 (1927). (Ref.: Bot. Zbl. 154, 418. Jena).
- HERZOG, TH.: Anatomie der Lebermoose. Handbuch der Pflanzenanatomie 7, I. Berlin (1925).
- HEYN, A. N. J. (1): Der Mechanismus der Zellstreckung. Rec. Trav. bot. néerl. 28, 113. Amsterdam (1931). Siehe auch:
 — (2): On the relation between growth and extensibility of the cell wall. Proc. kon. Akad. Wetensch. Amsterd. 33, 1045 (1930).
 — (3): Further experiments on the mechanism of growth. Ebenda 34, 474 (1931).
 — u. J. v. OVERBEEK: Weiteres Versuchsmaterial zur plastischen und elastischen Dehnbarkeit der Zellmembran. Ebenda 34, 1190 (1931).
- HÖBER, R.: Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig (1926).
- HOFMEISTER, W.: Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig (1867).
- JOST, L.: Pflanzenphysiologie 2. BENECKE-JOST, Pflanzenphysiologie. Jena (1923).
- KARSTEN, G.: Über Kompaßpflanzen. Flora (Jena) 111, 48 (1918).
- KEEBLE, F.: Observations on the Lorantheaceae of Ceylon. Trans. Linnean Soc. Lond. 5, II, 91 (1896).
- KLEBS, G. (1): Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena (1896).
 — (2): Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena (1903).
 — (3): Zur Entwicklungsphysiologie der Farnprothallien. I, II, III. Sitzgsber. Heidelberg. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl. 1916, B. 4; 1917, B 3, B 7 (1916/1917).
- KLEMM, P.: Über *Caulerpa prolifera*. Flora (Jena) 77, 460 (1893).
- KNAPP, E.: Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Fucaceen-Eiern. I. Zur Kenntnis der Polarität der Eier von *Cystosira barbata*. Planta (Berl.) 14, 731 (1931).

- KNY, L.: Das Wachstum des Thallus von *Coleochaeta scutata* in seinen Beziehungen zur Schwerkraft und zum Licht. Ber. dtsh. bot. Ges. 2, 93. Berlin (1884).
- KÖGL, F. u. A. J. HAAGEN-SMIT: Über die Chemie des Wuchsstoffs. Proc. kon. Akad. Wetensch. Amsterd. 34, 1411 (1931).
- KOK, ALI C. (1): Über den Transport körperfremder Stoffe durch parenchymatisches Gewebe. Rec. trav. bot. néerl. 30, 23. Amsterdam (1932/1933).
Siehe auch:
— (2): Über den Einfluß der Plasmarotation auf den Stofftransport. Proc. kon. Akad. Wetensch. Amsterd. 34, 918 (1931).
— (3): Über den Transport von Kaffein und LiNO_3 durch parenchymatisches Gewebe. Ebenda 35, 241 (1932).
- KÖBL, F.: Versuche über den Heliotropismus von Holzgewächsen. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. 118, I, 1295 (1909).
- KOŠANIN, N.: Die Bewegungen der Blüten- und Fruchstiele bei der Gattung *Cyclamen*. Bull. Inst. Bot. Univ. Beograd 1, 260 (1930).
- KOSTYSCHEW, S.: Lehrbuch der Pflanzenphysiologie 1. Berlin (1926).
— WENT: Lehrbuch der Pflanzenphysiologie 2. Berlin (1931).
- KRABBE, G.: Zur Kenntnis der fixen Lichtlage der Laubblätter. Jb. Bot. 20, 256. Leipzig (1889).
- KRAUS, G.: Sitzgsber. naturforsch. Ges. Halle. Bot. Ztg 34, 505. Leipzig (1876).
- KÜNDIG, J.: Untersuchungen über geotropische Krümmungen, S. 26ff. Diss. Zürich (1886).
- LAIBACH, F.: Pollenhormon und Wuchsstoff. Ber. dtsh. bot. Ges. 50, 383. Berlin (1932).
- LANGE, S.: Die Verteilung der Lichtempfindlichkeit in der Spitze der Haferkoleoptile. Jb. Bot. 67, 1. Leipzig (1927).
- LANGER, HELENE: Zur Kenntnis der tropistischen Krümmungen bei Lebermoosrhizoiden. Ber. dtsh. bot. Ges. 37, 262. Berlin (1919).
- LEITGEB, H.: Studien über Entwicklung der Farne. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. 80, I, 201 (1879).
- LEK, H. A. A. VAN DER, (1): Over de wortelvorming van houtige stekken. Diss. Wageningen (1925).
— (2): On the influence of leaves and buds on regeneration processes in woody cuttings. 5th Intern. Bot. Congr. Rep. of Proc. S. 448. Cambridge (1931).
— (3): Sitzungsbericht. Nederl. Kruidkundig Arch. 1933. Amsterdam (1933).
- LIESE, J. (1): Über den Heliotropismus der Assimilationszellen einiger Marchantiaceen. Ber. dtsh. bot. Ges. 37, 293. Berlin (1919).
— (2): Über den Einfluß der Lichtrichtung auf die Orientierung der Assimilationszellen. Beitr. allg. Bot. 2, 323. Berlin (1923).
- LINSBAUER, K. (1): Untersuchungen über die Lichtlage der Laubblätter. I. Orientierende Versuche über das Zustandekommen der Lichtlage monokotyler Blätter. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. 113, I, 35 (1904).
— (2): Fortschritte der pflanzlichen Reizphysiologie. Österr. bot. Z. 78. Wien (1929).
- LUNDEGÅRDH, H. (1): Die Orientierungsbewegungen der Blätter von Buche und Ahorn. Sv. bot. Tidskr. 10, 438. Stockholm (1916).
— (2): Das geotropische Verhalten der Seitensprosse. Lunds Univ. Årskr. N. F. Avd. 2. 14, Nr. 27. Lund-Leipzig (1918).
— (3): Reizphysiologische Probleme. Planta (Berl.) 2, 152 (1926).
— (4): Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. 2. Aufl. Jena (1930).

- MAIGE, A.: Recherches biologiques sur les plantes rampantes. Ann. des Sci. natur., sér. VIII (Bot.) 11, 249. Paris (1900).
- MASSART, J.: Sur l'irritabilité des plantes supérieures. Rec. de l'Inst. bot. Errera 6, 1. Bruxelles (1906). Oder: Mém. couron. etc. Acad. roy. Belgique 62, I (1902).
- MENGE, FR.: Die Entwicklung der Keimpflanzen von *Marchantia polymorpha* L. und *Plagiochasma rupestre* (FÖRSTER) STEPHANI. Flora (Jena) 124, 423 (1930).
- MERJANIAN, A. S.: Über die Dorsiventralität der Weinrebe. Angew. Bot. 12, 470. Berlin (1930).
- MEYLAN, S.: Le Parahéliotropisme. Mém. Soc. Vaud. Sci. nat. 2, Nr 4. Lausanne (1926).
- MIRBEL, M.: Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Marchantia polymorpha*. Mém. Acad. Sci. Inst. France 13, 337. Paris (1835).
- MÖBIUS, M. (1): Über einige an Wasserpflanzen beobachtete Reizerscheinungen. Biol. Zbl. 25, 1. Leipzig (1895).
- (2): Über Bewegungsorgane an Blattstielen. Festschrift SCHWENDENER S. 37. Berlin (1899).
- MOLISCH, H.: Untersuchungen über den Hydrotropismus. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. 88, I, 897 (1883).
- MÖLLER, E.: Zur Analyse der Blattbewegungen von *Coleus*. Planta (Berl.) 7, 72 (1929).
- MOTHES, K.: Morphologische und physiologische Studien an der Cladophoracee *Pithophora*. Ber. deutsch. bot. Ges. 48, [110]. Berlin (1930).
- MÜLLER, N. J. C.: Untersuchungen über die Krümmungen der Pflanzen gegen das Sonnenlicht. Botanische Untersuchungen 1. Heidelberg (1872/1877).
- MÜNCH, E. (1): Die Stoffbewegungen in der Pflanze. Jena (1930).
- (2): Ergänzende Versuche über Stoffbewegung. (Vorl. Mitt.) Ber. deutsch. bot. Ges. 50, 407. Berlin (1932).
- NĚMEC, B. (1): Die Symmetrieverhältnisse und Wachstumsrichtungen einiger Laubmoose. Jb. Bot. 43, 501. Leipzig (1906).
- (2): Die heliotropische Orientation des Thallus von *Peltigera aphthosa* (L.) HOFFM. Bull. internat. Acad. Sci. Bohême 1906 (1906a).
- (3): Einiges über die Dorsiventralität der Fruchtkörper von Pilzen. Stud. plant. physiol. Labor. Charles-Univ. Prag 3, 89 (1925).
- (4): Über den Einfluß der Bakterien auf die Entwicklung des pflanzlichen Kallus. Sitzgsber. K. b. Ges. Wiss. Prag 1929 (1929).
- (5): Bakterielle Wuchsstoffe. Ber. deutsch. bot. Ges. 48, 72. Berlin (1930).
- NIELSEN, NIELS (1): Untersuchungen über Stoffe, die das Wachstum der *Avena-Coleoptile* beschleunigen. Planta (Berl.) 6, 376 (1928).
- (2): Untersuchungen über einen neuen wachstumsregulierenden Stoff: Rhizopin. Jb. Bot. 73, 125. Leipzig (1930).
- (3): Über die Wirkung des Rhizopins auf Wachstum und Gärung der Hefe. Zbl. Bakter. 82, II, 69. Jena (1930a).
- (4): Über Wuchsstoffe der Hefe. Biochem. Z. 237, 244. Berlin (1931).
- (5): The effect of Rhizopin on the production of matter of *Aspergillus niger*. C. r. trav. Labor. Carlsberg 19, Nr 5. Copenhagen (1931a).
- (6): Über das Vorkommen von Wuchsstoff bei *Boletus edulis*. Biochem. Z. 249, 196. Berlin (1932).
- a. VAGN HARTELIUS: The separation of growth promoting substances. C. r. trav. Labor. Carlsberg 19, Nr 8. Copenhagen (1932).
- NIENBURG, W.: (1): Studien zur Biologie der Flechten. I—III. III: Transversalphototropismus bei Flechten. Z. Bot. 11, 1. Jena (1919).

- NIENBURG, W. (2): Die Wirkung des Lichtes auf die Keimung der *Equisetum*-Spore. Ber. dtsh. bot. Ges. **42**, 95. Berlin (1924).
- NOLL, F. (1): Über die normale Stellung zygomorpher Blüten und ihre Orientierungsbewegungen zur Erreichung derselben. Arb. bot. Inst. Würzburg **3**, 189; **3**, 315. Leipzig (1885/1887).
- (2): Über den Einfluß der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphoneen. Ebenda **3**, 466 (1888).
- (3): Über heterogene Induktion. Leipzig (1892).
- (4): Zwei Vorlesungsversuche. II: Ein heliotropischer Versuch. Flora (Jena) **77**, 32 (1893).
- (5): Zur Keimungsphysiologie der Cucurbitaceen. Landw. Jb. **30**, Erg.-Bd. **3**, 145. Berlin 1902 (1901).
- NUERNBERGK, E. (1): Beiträge zur Physiologie des Tagesschlafs der Pflanzen. Bot. Abh. **8**. Jena (1925).
- (2): Untersuchungen über die Lichtverteilung in *Avena*-Koleoptilen und anderen phototropisch reizbaren Pflanzenorganen bei einseitiger Beleuchtung. Ebenda **12**. Jena (1927).
- (3): Physikalische Methoden der pflanzlichen Lichtphysiologie. Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. XI/4, S. 739. Berlin u. Wien (1933).
- u. H. G. DU BUY: Die Analyse von pflanzlichen Wachstumsvorgängen mit kinematographischen Registriermethoden. Ebenda, Abt. XI/4, S. 951 (1933).
- OEHLKERS, FR.: Die postfloralen Krümmungen des Blütenstieles von *Tro-paeolum* und das Problem der Umstimmung. Jb. Bot. **61**, 65. Leipzig (1922).
- OLTMANN, FR. (1): Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. Flora (Jena) **75**, 183 (1892).
- (2): Über positiven und negativen Heliotropismus. Ebenda **83**, 1 (1897).
- OOSTERHUIS, J.: Der Einfluß der Knospen auf das Stengelwachstum von *Asparagus plumosus* und *A. Sprengeri*. Rec. Trav. bot. néerl. **28**, 20. Amsterdam (1931).
- OVERBECK, FR.: Studien über die Mechanik der geotropischen Krümmung und das Wachstum der Keimwurzel von *Vicia faba*. Z. Bot. **18**, 401. Jena (1926).
- PAÁL, A. (1): Über phototropische Reizleitung. Ber. dtsh. bot. Ges. **32**, 499. Berlin (1914).
- (2): Über phototropische Reizleitung. Jb. Bot. **58**, 406. Leipzig (1918).
- PEIRCE, G. J.: A contribution to the physiology of the genus *Cuscuta*. Ann. of Bot. **8**, 52 (1894).
- PFEFFER, W. (1): Studien über Symmetrie und spezifische Wachstumsursachen. Arb. bot. Inst. Würzburg **1**, 77. Leipzig (1871).
- (2): Pflanzenphysiologie **2**. 2. Aufl. Leipzig (1904).
- PHILIPSON, T.: Über den Aktivator Z und seine Stellung zum Zuwachsfaktor der Hefe „Bios“ und den Vitaminen B. Hoppe Seylers ZS. physiol. Ch. **193**, 15 (1930).
- PISEK, A.: Wuchsstoff und Tropismen. Sammelbericht. Österr. bot. Z. **78**, 168. Wien (1929).
- PRANTL, K.: Über den Einfluß des Lichtes auf die Bilateralität der Farnprothallien. Bot. Ztg **37**, 697. Leipzig (1879).
- PREUSS, P.: Die Beziehungen zwischen anatomischem Bau und der physiologischen Funktion der Blattstiele und Gelenkpolster. Diss. Berlin (1885).
- PRIESTLEY, J. H.: Light and growth. III. An interpretation of phototropic growth curvatures. IV. An examination of the phototropic mechanism concerned in the curvature of coleoptiles of the gramineae. New Phytologist **25**, 213. London (1926).

- PRINGSHEIM, E. G. (1): Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin (1912).
 — (2): Untersuchungen über Turgordehnung und Membranbeschaffenheit. Jb. Bot. 74, 749. Leipzig (1931).
 — (3): Lageveränderungen an Blättern nach Symmetriestörungen. Flora (Jena) 126, 61 (1931 a).
- RAWITSCHER, F. (1): Das Nicken der Mohnknospen. Jb. Bot. 67, 737. Leipzig (1927).
 — (2): Bewegungsstudien an *Asparagus plumosus*. Z. Bot. 23, 337. Jena (1930).
 — (3): Der Geotropismus der Pflanzen. Jena (1932).
- RAYDT, G.: Über die Bewegungen ephotometrischer Blätter. Jb. Bot. 64, 731. Leipzig (1925).
- RICHTER, J.: Über Reaktionen der Characeen auf äußere Einflüsse. Flora (Jena) 78, 399 (1894).
- RIMBACH, A.: Das Tiefenwachstum der Rhizome. Fünfstücks Beitr. wiss. Bot. 3, 178. Stuttgart (1899).
- ROSE, M.: La question des tropismes. Paris (1929).
- ROTHERT, W.: Über Heliotropismus. Beitr. Biol. Pflanzen 7, 1. Breslau 1896 (1894).
- SACHS, JULIUS (1): Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile. Arb. bot. Inst. Würzburg 2, 226. Leipzig 1882 (1879).
 — (2): Stoff und Form der Pflanzenorgane. Ebenda 2, 452, 689 (1880/1882).
 — (3): Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, II. Aufl. Leipzig (1887).
 — (4): Über die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blütenbildung. Arb. bot. Inst. Würzburg 3, 372. Leipzig (1887 a).
- SCHANDERL, H.: Ökologische Untersuchungen an sogenannten Kompaßpflanzen. Planta (Berl.) 16, 709 (1932).
- SCHIMPER, A. F. W. (1): Über Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens. Bot. Zbl. 17, 284. Cassel (1884).
 — (2): Die epiphytische Vegetation Amerikas. Botan. Mitt. a. d. Tropen, H. 2, 53. Jena (1888).
- SCHLOSS-WEILL, B.: Über den Einfluß des Lichtes auf einige Wasserpflanzen. Diss. Frankfurt a. M. und Beih. z. Bot. Zbl. 35 I, 1. Dresden (1918).
- SCHMITT, E. M.: Beziehungen zwischen der Befruchtung und den postfloralen Blüten- und Fruchtsielbewegungen bei *Digitalis*, *Althaea* und *Linaria*. Z. Bot. 14, 625. Jena (1922).
- SCHNEIDER, E.: Reizphysiologie der Pflanzen (Übersichtsreferat). Jber. Physiol. 8, 804. Berlin (1929).
- SCHOENAU, K. VON: Zur Verzweigung der Laubmoose. Diss. München und Hedwigia 51, 1. Dresden (1912).
- SCHREITER, R.: Über Heliotropismus der Stengelknoten. Diss. Leipzig (1909).
- SCHWENDENER, S. u. G. KRABBE (1): Untersuchungen über die Orientierungstorsionen der Blätter und Blüten. Abh. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. 1892, I, 1. Berlin (1892). Oder: Ges. Bot. Mitt. 2, 255. Berlin (1898).
 — (2): Über die Beziehungen zwischen dem Maß der Turgordehnung und der Geschwindigkeit der Längenzunahme wachsender Organe. Jb. Bot. 25, 323. Leipzig (1893). Oder: Ges. Bot. Mitt. 2, 374. Berlin (1898).
- SEUBERT, E.: Über Wachstumsregulatoren in der Koleoptile. Z. Bot. 17, 49. Jena (1925).
- SEYBOLD, A. (1): Die pflanzliche Transpiration. Erg. Biol. 5, 29; 6, 559. Berlin (1929/1930).
 — (2): Über die optischen Eigenschaften der Laubblätter. I. Planta (Berl.) 16, 195 (1932).

- SIERP, H.: (1): Die Internodientorsionen der Pflanzen mit dekussierter Blattstellung. Jb. Bot. 55, 343. Leipzig (1915).
 — (2): Neuere Arbeiten über Photo- und Geotropismus. Sammelreferat. Z. Bot. 11, 510. Jena (1919).
 — u. A. SEYBOLD: Untersuchungen über die Lichtempfindlichkeit der Spitze und des Stumpfes in der Koleoptile von *Avena sativa*. Jb. Bot. 65, 592. Leipzig (1926).
- SILBERSCHMIDT, K. (1): Untersuchungen über die Thermowachstumsreaktionen. Ber. dtsh. bot. Ges. 43, 475. Berlin (1925).
 — (2): Untersuchungen über die Abhängigkeit des pflanzlichen Wachstumsverlaufes und der erreichten Endlänge von konstanten Temperaturgraden. Bibliotheca botanica, H. 97. Stuttgart (1928).
- SÖDING, H. (1): Werden von der Spitze der Haferkoleoptile Wuchshormone gebildet? Ber. dtsh. bot. Ges. 41, 396. Berlin (1923).
 — (2): Zur Kenntnis der Wuchshormone in der Haferkoleoptile. Jb. Bot. 64, 587. Leipzig (1925).
 — (3): Über den Einfluß der jungen Infloreszenz auf das Wachstum ihres Schaftes. Ebenda 65, 611 (1926).
 — (4): Weitere Untersuchungen über die Wuchshormone in der Haferkoleoptile. Ebenda 71, 184 (1929).
 — (5): Wachstum und Wanddehnbarkeit bei der Haferkoleoptile. Ebenda 74, 127 (1931).
 — (6): Über das Streckungswachstum der Zellwand. Ber. dtsh. bot. Ges. 50, 117. Berlin (1932).
- STAHL, E. (1): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten. 2. Leipzig (1877).
 — (2): Über den Einfluß von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. Bot. Ztg 38, 409. Leipzig (1880).
 — (3): Über sogenannte Kompaßpflanzen. Jena. Z. Naturwiss. 15, N. F. VIII, S. 381 oder Sonderabdr. Jena (1881).
 — (4): Über einige Geo- und Heliotropismuserscheinungen. Sitzungsbericht. Bot. Zbl. 12, 142. Cassel (1882).
 — (5): Einfluß des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. Ber. dtsh. bot. Ges. 2, 383. Berlin (1884).
 — (6): Einfluß der Beleuchtungsrichtung auf die Teilung der *Equisetum*-Sporen. Ebenda 3, 334. Berlin (1885.)
- STARK, P. (1): Beiträge zur Kenntnis des Traumatotropismus. Jb. Bot. 57, 461. Leipzig (1917).
 — (2): Studien über traumatotrope und haptotrope Reizleitungsvorgänge. Ebenda 60, 67. Leipzig (1921).
- STEPHAN, JOH. (1): Untersuchungen über die Lichtwirkung bestimmter Spektralbezirke und bekannter Strahlungsintensitäten auf die Keimung und das Wachstum einiger Farne und Moose. Planta (Berl.) 5, 381 (1928).
 — (2): Der Einfluß von Lichtqualität und -quantität (einschließlich Ultra-rot) auf das Wachstum der Brutkörper von *Marchantia polymorpha*. Ebenda 6, 510 (1928a).
- STEVENS, F. L.: Nutation in *Bidens* and other genera. Bot. Gaz. 35, 363 Chicago (1903).
- STOLLEY, I.: Über die Ursachen der Bewegungen einiger Blütenstiele (*Cyclamen*, *Narcissus*, *Tussilago Farfara*, *Oxalis*). Jb. Bot. 67, 52. Leipzig (1927).
- STRUGGER, SIEGFR.: Die Beeinflussung des Wachstums und des Geotropismus durch die Wasserstoffionen. (Vorl. Mitt.) Ber. dtsh. bot. Ges. 50, (77). Berlin (1932).

- TETLEY, U. a. J. H. PRIESTLEY: The histology of the coleoptile in relation to its phototropic response. *New Phytologist* **26**, 171. London (1927).
- TOBLER, FR. (1): Biologie der Flechten. Berlin (1925).
- (2): Zur Kenntnis des Phototropismus von *Cladoniapodetien* und verwandten Organen. *Planta* (Berl.) **3**, 169 (1927).
- TROLL, W.: Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Berlin (1928).
- TSI TSUNG LI: The appearance of the new physiological tip of the decapitated coleoptiles of *Avena sativa*. *Proc. kon. Akad. Wetensch. Amsterd.* **33**, 1201 (1930).
- Turesson, G.: The cause of plagiotropy in maritime shore plants. *Lunds Univ. Årsskr., N. F. Avd. 2*, **16**, Nr 2. Lund-Leipzig (1919).
- URSPRUNG, A.: Über die Absorptionskurve des grünen Farbstoffes lebender Blätter. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **36**, 73. Berlin (1918).
- UYLDERT, I. (1): De invloed van groeistoffen uit coleoptielen van *Avena* op den groei van gedecapiteerde bloemstengels van *Bellis perennis*. *Proc. kon. Akad. Wetensch. Amsterd.* **31**, 59 (1927). Siehe auch: The influence of the growth-promoting substances on decapitated flower-stalks of *Bellis perennis*. Ebenda.
- (2): De invloed van groeistof op planten met intercalaire groei. *Diss. Utrecht* (1931).
- VÖCHTING, H. (1): Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn (1882).
- (2): Über die Lichtstellung der Laubblätter. *Bot. Ztg* **46**, 501. Leipzig (1888).
- VOGT, E.: Über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. *Z. Bot.* **7**, 193. Jena (1915).
- VOSS, W.: Neue Versuche über das Winden des Pflanzenstengels. *Bot. Ztg.* **60**, I, 231. Leipzig (1902).
- DE VRIES, HUGO (1): Über einige Ursachen der Richtung bilateral-symmetrischer Pflanzenteile. *Arb. bot. Inst. Würzburg* **1**, 223. Leipzig 1874 (1872).
- (2): *Opera e periodicis collata* **1**. Utrecht 1918 (1879/1880).
- WARNER, TH.: Über den Einfluß der geotropischen Reizung auf den Zucker- und Säuregehalt der Sprosse. *Jb. Bot.* **68**, 431. Leipzig (1928).
- WEHNELT, B.: Untersuchungen über das Wundhormon der Pflanzen. Ebenda **66**, 773 (1927).
- WEIDLICH, H.: Die Bewegungsmechanik der Variationsgelenke. *Bot. Archiv* **28**, 219. Leipzig (1930).
- WEINERT, HANS: Untersuchungen über Wachstum und tropistische Bewegungserscheinungen der Rhizoiden thallöser Lebermoose. *Bot. Ztg* **67**, 201. Leipzig (1909).
- WENT, F. A. F. C. (1): Über Haft- und Nährwurzeln bei Kletterpflanzen und Epiphyten. *Ann. Jard. bot. Buitenzorg* **12**, 1. Leide (1894).
- (2): *Leerboek der algemeene plantkunde*, II. Aufl. Groningen-den Haag (1930).
- (3): Über wurzelbildende Substanzen bei *Bryophyllum calycinum* SALISB. *Z. Bot.* **23**, 19. Jena (1930 a).
- WENT, F. W. (1): On growth-accelerating substances in the coleoptile of *Avena sativa*. *Proc. kon. Akad. Wetensch. Amsterd.* **30**, 10 (1926).
- (2): Wuchsstoff und Wachstum. *Rec. Trav. bot. néerl.* **25**, 1. Amsterdam (1928).
- (3): On a substance, causing rootformation. *Proc. kon. Akad. Wetensch. Amsterd.* **32**, 35 (1929).
- (4): Over de biologie van epiphyten. *Tropische Natuur* **1930**, Nr 1 (1930).
- (5): Eine botanische Polaritätstheorie. *Jb. Bot.* **76**, 528. Leipzig (1932).

- WEY, H. G. VAN DER (1): Die quantitative Arbeitsmethode mit Wuchsstoff. Proc. kon. Akad. Wetensch. Amsterd. **34**, 875 (1931).
- (2): Der Mechanismus des Wuchsstofftransportes. Rec. Trav. bot. néerl. **29**, 379. Amsterdam (1932).
- WIESNER, JUL. (1): Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **39**, 143 (1878); **43**, 1 (1880).
- (2): Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Wien (1881).
- (3): Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **93**, I, 17 (1886).
- (4): Formänderungen von Pflanzen bei Kultur in absolut feuchtem Raume und im Dunkeln. Ber. dtsh. bot. Ges. **9**, 46. Berlin (1891).
- (5): Vergleichende physiologische Studien über die Keimung europäischer und tropischer Arten von *Viscum* und *Loranthus*. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **103**, I, 401 (1894).
- (6): Über Trophien, nebst Bemerkungen über Anisophyllie. Ber. dtsh. bot. Ges. **13**, 481. Berlin (1895).
- (7): Die Stellung der Blüten zum Lichte. Biol. Zbl. **21**, 801. Leipzig (1901).
- (8): Regulierung der Zweigrichtung durch variable Epinastie. Ber. dtsh. bot. Ges. **20**, 231. Berlin (1902).
- (9): Studien über den Einfluß der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **111**, I, 733 (1902 a).
- (10): Der Lichtgenuß der Pflanze. Leipzig (1907).
- (11): Weitere Studien über die Lichtlage der Blätter und über den Lichtgenuß der Pflanzen. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **120**, I, 119 (1911).
- (12): Studien über die Richtung heliotropischer und photometrischer Organe im Vergleiche zur Einfallsrichtung des wirksamen Lichtes. Ebenda **121**, I, 299 (1912).
- WILLSTAETTER, R. u. A. STOLL: Untersuchungen über Chlorophyll. Berlin (1913).
- WINKLER, E.: Krümmungsbewegungen bei *Spirogyra*. Diss. Leipzig (1902).
- ZIMMERMANN, A.: Über die Einwirkung des Lichtes auf den Marchantienthallus. Arb. bot. Inst. Würzburg **2**, 665. Leipzig (1882).
- ZIMMERMANN, W. (1): Untersuchungen über den plagiotropen Wuchs von Ausläufern. Jb. Bot. **63**, 390. Leipzig (1924).
- (2): Die Georeaktionen der Pflanze. Ergebn. d. Biol. **2**, 116. Berlin (1927).
- (3): Beiträge zur Kenntnis der Georeaktionen. III. Der plagiotope Wuchs von *Tradescantia*-Sprossen und anderen morphologisch dorsiventralen Organen. Jb. Bot. **76**, 665. Leipzig (1932).
- ZOLLIKOFER, CL. (1): Über geotropische Krümmungen von Paniceenkoleoptilen bei gehemmter Reizleitung. Planta (Berl.) **2**, 10 (1926).
- (2): Über Dorsiventralitätskrümmungen bei Keimlingen von *Panicum* und *Sorghum* und den Einfluß der Koleoptile auf das Mesokotylwachstum. Rec. Trav. bot. néerl. **25** A, 490. Amsterdam (1928).
- (3): Über Phototonus und Plagiotropie. Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich, Beibl. Nr 15, **73**, 98 (1928 a).
- (4): Untersuchungen zur floralen Bewegung von *Tussilago Farfara*. Z. Bot. **21**, 273. Jena (1929).

Namenverzeichnis.

Kursiv gesetzte Zahlen geben die Seite der ausführlichen *Literaturangabe* wieder.

- Abelsdorff, G. 242, 245, 246, 283.
 Abramson, H. A. 325, 344.
 Acloque, A. 54, 56, 218.
 Adams, L. E. 212.
 Adelong, N. 54, 62, 218.
 Adkin, R. 221.
 Adle, A. H. 237
 Adler, E. 347.
 Adler, F. H. 241.
 v. Aigner-Abafi, L. 129, 134, 221, 233.
 Aitkin, E. H. 77, 120, 197, 221.
 Ala 221.
 Albach, W. 309, 344.
 Albarda, H. 218.
 Allen, W. 234.
 Altum, B. 54, 55, 56, 186, 218, 221.
 Amson, K. 299, 335, 336, 344.
 D'Ancona, U. 316, 343.
 Andres, A. 52, 218.
 Andrewes, H. L. 221.
 Angelucci, A. 242, 243, 244, 245, 248, 279, 283, 284.
 Anker, L. 129, 221.
 Anon, J. D. K. 212, 218.
 Anonym 221, 233, 234.
 Anschütz, W. 221.
 Anselmino, K. J. 303, 318, 344.
 Arcoledo, E. 242, 284.
 Arey, L. B. 241, 242, 243, 244, 247, 248, 249, 250, 252, 253, 278, 280, 284, 288.
 Arndt, W. 143, 234.
 Arnold, L. 339, 351.
 Ascherson 294.
 Asher, L. 327, 344.
 Auel, H. 90, 221.
 Ausserer 53.
 Averin, V. S. 54, 62, 218.
 Ayres, W. C. 282, 284.
 Azov, Z. 218.
 Bach, M. 4, 212.
 Bachmetjew, P. 212.
 Baker, W. A. 104, 224.
 Bakhuyzen, H. L.-van de Sande 205, 504, 511, 521, 525, 533.
 Bales, B. R. 221.
 Ball, E. D. 91, 136, 138, 164, 221.
 Ball, N. G. 449, 533.
 Ball, S. C. 233.
 Ball-Stone 76.
 Bandermann, F. 221.
 Banus, M. B. 319, 349.
 Baranetzki, J. 388, 389, 469, 533.
 Barcroft, J. 329, 345.
 Bard, L. 243, 284.
 Bargagli-Petrucci, G. 405, 533.
 Barlett, J. P. 88, 221.
 Barlund, H. 312, 313, 345.
 Barret, C. G. 76, 96, 128, 221.
 Barret, J. P. 221, 222.
 Bartell, F. E. 345.
 Bartenef 54, 55, 62, 63, 68, 72, 180, 205, 218.
 Barth, R. 534.
 Bates, H. W. 124, 222.
 Bath, W. H. 222.
 Baxter 55, 218.
 Bay, Ch. 464, 543.
 Bayliss, W. M. 305, 345.
 Bayliss-Elliot, J. 534.
 Bayne, A. F. 78, 222.
 Beadle, L. C. 357, 345.
 Bechhold 298, 303, 345.
 Bechstein, L. 132, 233.
 Beck, W. A. 321, 345.
 Becker, G. G. 233.
 Becking, C. B. 304, 345.
 Bedau, K. 263, 268, 269, 271, 289.
 Begemann, H. 330, 340, 350.
 Behr, H. 78, 79, 222.
 Behrens, H. 212.
 Bell-Marley, H. W. 76, 79, 112, 222.
 Belt, T. 78, 123, 148, 222.
 van Bemmelen 4, 50, 54, 55, 57, 58, 71, 88, 110, 123, 135, 218, 222, 345.
 Benner, Z. 140, 234.
 Bennet, G. 81, 222.
 Bennhold, H. 310, 345.
 Bennitt, R. 255, 256, 257, 263, 265, 266, 267, 270, 276, 277, 281, 282, 283, 289.
 Bercio 139, 234.
 Bergann, Fr. 449, 490, 517, 534.
 Berger, W. 322, 345.
 Berlese, A. 212.
 Bernhards, H. 263, 264, 265, 289.
 Bernheim, J. L. 222.
 Berthold, G. 401, 469, 471, 534.
 Bethe, A. 316, 332, 337, 345.
 Beuthan, K. 54, 218.
 Beutler, R. 325, 345.
 Beyer, Ad. 379, 382, 501, 534.
 Bialaszewicz, K. 329, 345.

- Bigelow, S. L. 300, 345.
 Bigney, A. 240, 242, 248, 249, 284.
 Bigwood, E. J. 302, 345.
 Biltz, W. 300, 345.
 Birch-Hirschfeld, A. 280, 284.
 Bischoff, H. 182, 236, 392, 393, 394, 395, 534.
 Bischoff, W. 6, 149.
 Bishopp, F. C. 165, 233.
 Blaauw, A. H. 385, 534.
 Blackmann, V. H. 320, 345.
 Blaha, E. 222.
 Blasius, W. 48, 54, 59, 60, 68, 218.
 Blochmann, F. 237.
 Blüh 335.
 Boas, F. 322, 345.
 Bodenheimer 13.
 Bodkin, G. E. 216.
 Boelman 293.
 Börner, C. 153, 154, 237.
 Bohn, G. 222.
 Boll, F. 240, 241, 242, 284.
 Bonnifay 99, 222.
 Borchardt, W. 339, 345.
 Bowles, J. G. 70, 212.
 Box, H. E. 79, 222.
 Boysen-Jensen, P. 373, 377, 382, 384, 534.
 Bradshaw, G. H. 222.
 Brauner, L. 450, 454, 504, 534.
 Brefeld, O. 396, 397, 398, 534.
 Briggs, C. A. 63, 218.
 Brinkmann, R. 312, 346.
 Brinley, F. J. 315, 346.
 Brodie, T. G. 346.
 Brodie, W. B. 326, 340, 341, 346.
 Bromley, S. W. 222.
 Brooks, M. 314, 316, 318, 319, 346.
 Brown, H. 144, 334.
 Brown, J. J. 52, 218.
 Brügel 322.
 Brühl, H. 346.
 Brummer, K. 319, 346.
 Bruner, L. 13, 216.
 Buch, Hans 422, 423, 424, 426, 431, 436, 437, 534.
 Buchenau, F. 88, 129, 161, 212.
 Bucher, H. 216.
 Buchtiens, O. 392, 534.
 Buckstone, A. W. W. 212, 222.
 Bungenberg de Jong, H. G. 346.
 van Burkom 385, 534.
 Büttner 143.
 Büttner, I. G. 212.
 Büttner, K. 235.
 du Buy, H. G. 358, 376, 477, 479, 483, 484, 488, 490, 492, 495, 496, 498, 500, 506, 513, 517, 519, 521, 523, 534, 535, 540.
 Buytendyk, F. J. J. 334, 346.
 Cahn, A. R. 212.
 Calvert, A. S. 222.
 Calvert, P. P. 222.
 Camerano, L. 140, 222, 235.
 Campbell, F. M. 51, 218.
 Cardinal, A. W. 80, 104, 197, 222.
 Cardon, R. 222.
 Carleton, H. M. 323, 346.
 Carnes, E. K. 142, 235.
 Carrière, J. 255, 289.
 Carter, H. R. 136, 213.
 Castle, E. S. 265, 281, 289, 462, 535.
 Cave, C. J. P. 213.
 Cecil, H. 222.
 Le Cerf 75, 121, 227.
 Chaboz, M. 222.
 Chambers, R. 296, 298, 346.
 Champy, C. 244, 284.
 Chappé 53.
 Cheux, A. 222.
 Chiarini, P. 241, 242, 243, 246, 284.
 Chievitz, J. H. 245, 284.
 Chittenden, F. H. 81, 131, 222.
 Cholodny, N. 376, 377, 515, 535.
 Chonkovic, G. 334, 346.
 Christ 222.
 Chun, C. 272, 289.
 Church, J. G. 351.
 Chyzer, K. 218.
 Claparède, E. 262, 289.
 Clark, A. H. 74, 222.
 Clark, E. L. 346.
 Clark, E. R. 326, 346.
 Clarke, W. D. 81, 222.
 Cleare, L. D. 74, 75, 79, 80, 84, 123, 124, 216, 223.
 Clifford, F. R. S. 155, 237.
 Cobb, P. W. 243, 285.
 Cockerell, C. L. 223.
 Codina, A. 64, 218.
 Cohnheim, O. 337, 338, 339, 340, 341, 346.
 Collander, R. 298, 301, 304, 315, 320, 322, 333, 346, 347, 367, 535.
 Collonette 80, 96.
 Condamy 223.
 Congdon, E. D. 259, 265, 277, 289.
 Cook, A. J. 235.
 Cordeaux, J. 79, 81, 108, 223.
 Corkins, C. L. 13, 31, 34, 216.
 Cornehl, Getr. 417, 535.
 Cornelius, C. 4, 54, 71, 213, 218.
 Corona 240.
 Cotterell, G. S. 144, 235.
 Culter, C. B. 329, 347.
 Cramer, F. 94, 223.
 Criddle, N. 197, 213.
 Crompton 88, 223.
 Crozet-Noyer 223.
 Cruttwell, T. 223.
 Cullis, W. C. 346.
 Cumming, G. 223.
 Czatek, F. 296, 347, 361, 405, 422, 424, 429, 432, 441, 445, 468, 472, 473, 474, 535.
 Czerni, V. 241, 285.

- Dampf, A. 39, 216.
 Dachnowski, A. 423, 424, 431, 432, 535.
 Daniel, J. A. 74, 77, 78, 223.
 Darwin, C. 146, 213, 373, 386, 388, 389, 390, 391, 405, 417, 461, 465, 535.
 Davidson, J. 154, 237.
 Davis, A. R. 333, 349.
 Davis, J. M. 82, 110, 223.
 Davis, S. A. 223.
 Davis, T. 223.
 Day, E. C. 274, 277, 279, 289.
 Dayton, A. B. 337, 338, 340.
 Decharme, M. 223.
 Dejdar, E. 310, 347, 348.
 Demaison, L. 223.
 Demel, K. 54, 218.
 Demoll, R. 260, 263, 266, 268, 270, 271, 273, 274, 275, 276, 281, 282, 289.
 v. Derschau, M. 390, 535.
 Descourtilz, M. T. 56, 213, 218.
 Detering, F. 334, 347.
 Detwiler, S. R. 242, 243, 245, 248, 250, 251, 282, 285, 287.
 Deutschmann, R. 243, 285.
 Deyrolle, M. 235.
 Diena 337, 338, 347.
 Distant, W. L. 223.
 Dittler, R. 241, 242, 280, 285.
 Dobzhansky, Th. 140, 236.
 Döpp, W. 437, 439, 535.
 Dohrn, C. H. 129, 223.
 Dokan, Sh. 353.
 Dolk, H. E. 464, 476, 478, 480, 483, 494, 495, 498, 506, 531, 535.
 Doniselli, C. 278, 285.
 Donnan, F. G. 305, 329, 347.
 Douglas, J. W. 134, 233.
 Dow, R. P. 223.
 Dudgeon, G. C. 87, 223.
 Dunning 233, 235.
 Dürck, H. 235.
 Edwards, W. 223, 231.
 Eimer, Th. 65, 66, 70, 71, 102, 137, 158, 159, 176, 185, 187, 203, 213, 218, 223, 233.
 v. Elissafoff, G. 306, 347.
 Elliot, G. F. S. 213.
 Ellsworth, R. M. L. 353.
 Ellzey, M. G. 223.
 Elton, C. S. 154, 237.
 Eltving, F. 387, 536.
 Embden, G. 319, 347.
 Engelmann, T. W. 242, 279, 280, 281, 285.
 Engler, A. 372, 387, 469, 536.
 Erman, C. 462, 464, 489, 536.
 Escherich, K. 145, 235.
 Essig, E. O. 223.
 v. Euler, H. 482, 536.
 Evershed, J. 118, 119, 161, 172, 201, 202, 223.
 Ewald, A. 243, 247, 285.
 Ewart, A. 390, 536.
 Ewing, T. J. 131, 224.
 Exner, S. 240, 241, 245, 246, 254, 258, 259, 260, 261, 262, 263, 265, 267, 269, 273, 274, 278, 282, 285, 289.
 Fabre 140, 149.
 Fahr, G. 316, 347.
 Fallou, M. J. 139, 224, 235.
 Farnham, G. D. 224.
 Farquharson, C. O. 104, 173, 197, 224.
 Fatio, V. 224.
 Faure, J. C. 13, 39, 216.
 Federley, H. 49, 54, 61, 62, 68, 69, 71, 191, 180, 218.
 Feenstra, F. P. 299, 347.
 Felt, E. P. 152, 155, 156, 166, 168, 169, 170, 213.
 Fenn, W. O. 324, 347.
 Feytuud, J. 161, 224.
 Fick, A. E. 242, 280, 285.
 Ficke, H. 76, 90, 165, 224.
 Fickendey 26.
 Field, N. L. W. 84, 224.
 Filehne, W. 248, 285.
 Filipjev, J. N. 12, 32, 33, 41, 198, 216.
 Fischer, E. 224.
 Fischer, K. 232.
 Fitch 131.
 Fitting, H. 314, 316, 317, 319, 347, 496, 501, 502, 503, 504, 536.
 Fleischmann, W. 326, 342, 347.
 Fletcher, R. K. 223.
 Fletcher, T. B. 81, 91, 213, 224.
 Floerike, K. 218.
 Förster, K. 427, 428, 536.
 Fontaine, M. 54, 56, 57, 218.
 Forel, F. A. 224.
 Fourneau, E. E. 304, 347.
 Fowler, W. W. 213.
 Fraenkel, G. 9, 13, 14, 15, 16, 17, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 28, 35, 36, 38, 42, 188, 206, 216.
 Francois, S. 143, 235.
 Frank, A. B. 419, 420, 421, 424, 429, 457, 458, 459, 468, 473, 536.
 Franz, G. 135, 213.
 v. Frauenfeld, G. 67, 213, 218.
 Freundlich, H. 293, 300, 304, 305, 307, 318, 334, 336, 347.
 Freytag, Herb. 420, 530, 536.

- v. Fricken, W. 138, 235.
 Friedemann, U. 326, 347.
 Friedenthal 339.
 Friedrichs 123, 193.
 v. Frisch, K. 259, 260, 265, 266, 272, 273, 279, 281, 282, 290.
 Fritsch, K. 103, 224.
 Friza, F. 273, 290.
 Frohawk, F. W. 79, 218, 224.
 Fürth 335.
 Fujita, A. 347, 353.
 Fujita, H. 240, 242, 248, 280, 285.
 Gable, C. H. 80, 104, 105, 224.
 Gad, J. 285.
 Gaetke, H. 58, 81, 82, 108, 164, 186, 198, 213.
 Gaglio, G. 242, 285.
 Gal, G. 339, 351.
 Galvagni 219.
 Gamble 276.
 Gann 304.
 Garjean, A. J. M. 396, 434, 436, 437, 536.
 Garmus, A. 332, 347.
 Garten, S. 241, 242, 243, 245, 247, 278, 283, 284, 285.
 Gaschet, M. A. 81, 106, 224.
 Gaukler, H. 54, 60, 218, 224.
 Geiger, M. 464, 536.
 Geissler, R. 55, 219.
 Gellhorn, E. 298, 310, 316, 318, 319, 321, 348.
 van Genderen-Stort, A. G. H. 241, 242, 244, 246, 247, 279, 286.
 Gertz, H. 280, 286.
 Germar, E. F. 55, 219.
 Gerould, N. H. 81, 109, 224.
 Geyer 224.
 Ghiliani, M. 224.
 Ghiliani, V. 52, 219.
 Giard, A. 224.
 Gibbs 294, 296.
 Gibbes, R. L. 84, 224.
 Gibson, W. 137, 233.
 Gicklhorn, J. 297, 310, 331, 332, 335, 348.
 Gildemeister, M. 319, 348.
 Gilles, W. S. 224.
 Gillmer, M. 213.
 Gillot, A. G. M. 75, 78, 110, 123, 225.
 Gilnicki, H. 225.
 Gilson, A. S. jr. 249, 286.
 Gineste, F. 140, 235.
 Girard, M. M. 225.
 Girard, P. 316, 340, 348.
 Godfrey, E. J. 74, 75, 77, 78, 79, 121, 225.
 Goebel, K. 372, 398, 399, 421, 422, 437, 438, 439, 440, 442, 443, 451, 453, 455, 458, 461, 462, 463, 464, 466, 468, 469, 470, 471, 472, 473, 522, 529, 530, 536.
 Gödlin, E. A. 50, 219.
 Goeldi, E. A. 123, 124, 126, 191, 206, 225.
 Goldschmidt, S. 337, 338, 340, 348.
 Goldzieher, M. A. 332, 348.
 Gorter, Chr. 375, 536.
 Gradenigo, G. 242, 248, 286.
 Gradmann, H. 361, 379, 536, 537.
 Graebener, L. 225.
 Grand, G. 236.
 Grandi 149.
 Grapes, G. J. 225.
 Grassé, P. 64, 219.
 Green, E. E. 76, 225.
 Gregerson, J. 304, 345.
 Grenacher 255.
 Grijns, G. 280, 286.
 Grollmann, A. 330, 348.
 Grossbeck, J. A. 109, 225.
 Grund, F. 225.
 Gumilewsky 337, 348.
 Guppy, H. B. 82, 213.
 Guppy, L. 225.
 Gurchot, Ch. 300, 348.
 v. Guttenberg, H. 420, 434, 450, 537.
 György, P. 329, 355.
 Haagen-Smit, A. J. 377, 378, 476, 477, 480, 482, 483, 538.
 de Haan, J. 298, 310, 325, 326, 348.
 Haarer 87.
 de Haas, R. Horreus 508, 537.
 Habermelner, J. 165, 213.
 Haberlandt, G. 378, 449, 470, 537.
 Hadley, C. H. 216.
 Haensch, R. 225.
 Hafner, J. 225.
 Hagen, H. A. 49, 53, 54, 61, 68, 71, 191, 213, 219.
 Haines, F. H. 225.
 Hall, C. G. 219.
 Hall, E. A. 54, 82, 123, 213, 225.
 Hall, J. 225.
 Hallez, P. 235.
 Halliburton, W. D. 340, 346.
 Hallinan 123.
 Hambleton, B. F. 339, 349.
 Hamburger, D. J. 242, 280, 286.
 Hamilton, J. 84, 225.
 Hamlyn-Harris, R. 225.
 Hancock, G. L. R. 79, 113, 225.
 Handlirsch, A. 213.
 Hanschin 65.
 Hannevert 354.
 Hansteen-Craner 297, 319, 348.
 Harkins 294, 296, 348.
 Hartelius, Vagn. 480, 482, 539.
 Hartert 54, 61.
 Harting, J. A. 225.
 Harvey, E. N. 349.
 Hasebrock, K. 225.
 van Hasselt 54, 219.
 Hatschek, E. 294, 349.
 Hauser 294.

- Hawkes, O. A. M. 140, 142, 235.
 Hawkshaw, J. C. 81, 108, 225.
 Hayes, F. R. 337, 349.
 Hayward, K. J. 52, 67, 74, 76, 77, 78, 79, 80, 84, 91, 125, 161, 173, 175, 201, 219, 225.
 Hee, J. H. 226.
 Heese, A. 226.
 Heidenhayn, R. 337, 338, 340, 341, 349.
 v. Heldreich, Th. 144, 235.
 Henckel, A. 396, 537.
 Henrich, C. 154, 237.
 Hensen, V. 251, 288.
 Hérauld 140.
 Hering, M. 226.
 Herland, M. 321, 349.
 Herrick, F. H. 259, 262, 290.
 Herrick, G. W. 13, 226.
 Herrmann, F. 337, 349.
 Herter, C. A. 310, 349.
 Hertz, W. 317, 320, 322, 333, 349.
 v. Herwerden, M. A. 319, 349.
 Herzog, H. 242, 248, 279, 280, 286.
 Herzog, Th. 426, 537.
 Hess, C. 241, 243, 252, 253, 254, 280, 286, 289, 290.
 Hesse, R. 254, 278, 290.
 Hewitson, W. C. 79, 138, 226, 235.
 Heyn, A. N. J. 502, 508, 509, 511, 515, 517, 535.
 Hibbard 333.
 Hicks, J. B. 226.
 Hilbert, R. 143, 235.
 Hill, A. V. 330, 349.
 Hilse, O. 226.
 Hingston 120.
 Hirose, S. 241, 286.
 Hirsch, G. C. 309, 310, 320, 323, 327, 333, 334, 341, 342, 343, 349, 350.
 Hirschberg 318, 320, 322.
 Hirschorn, L. 332, 348.
 Hoagland, D. R. 333, 349.
 Höber, J. 349.
 Höber, R. 293, 296, 297, 301, 309, 312, 314, 315, 316, 319, 320, 322, 323, 328, 334, 349, 537.
 Hobley, C. W. 226.
 Höfler, K. 314, 317, 322, 349, 350.
 Hoffmann, C. C. 13, 216.
 Hoffmann, F. 297, 301, 302, 303, 310, 315, 316, 353.
 Hofmann 352.
 Hofmeister, W. 316, 423, 442, 537.
 Hogben 276.
 Holthaus, K. 209, 210, 213.
 Holland 79.
 Holzgang, C. 226, 233.
 Homann, H. 253, 290.
 v. Homeyer, E. F. 213.
 Hooker, D. 244, 286.
 Hopkins, C. L. 75, 77, 80, 165, 226.
 Hopkins, G. H. E. 226.
 Horn, W. 213.
 Horne, C. 233.
 Hosoya, Y. 278, 286.
 Howard, L. O. 47, 136, 164, 187, 202, 216, 234.
 Howe, R. H. 155, 219, 293.
 Huber, P. 191, 226.
 Hudson, W. H. 51, 52, 219.
 Hungerford, H. B. 151, 187, 237.
 Hunter, W. D. 81, 109, 226.
 Hurd, W. E. 32, 213, 216.
 Hyman, L. H. 342, 350.
 Irwin, M. 320, 350.
 Ischimoto, Y. 325, 350.
 Jablonowski, J. 216.
 Jacobi, W. 322, 350.
 Jakobs, M. H. 350, 298.
 Januschke, H. 241, 245, 246, 278, 285.
 Jause 309.
 Jenner, J. H. A. 213, 216.
 Jergoviç, F. 100, 226.
 Johnas, W. 290.
 Johnson, C. W. 91, 226.
 Johnston, H. B. 39, 41, 198, 217.
 Jones, J. M. 76, 164, 210, 226.
 Jordan, H. J. 309, 317, 323, 330, 340, 341, 350.
 Jordan, K. 226.
 Jordan, R. C. R. 106, 107, 213.
 Jost, L. 367, 372, 455, 465, 537.
 Jurisic, P. J. 350.
 Kagan, M. 325, 350.
 Kapp 226.
 Karsch, F. 54, 56, 81, 219, 226.
 Karsten, G. 464, 537.
 Katter, F. 226.
 Katz, J. 316, 350.
 Kaurek, R. 322, 351.
 Kedrowsky, B. 310, 313, 320, 321, 350.
 Keeble, F. 276, 390, 391, 537.
 Keferstein, A. 54, 56, 58, 214.
 Keferstein, G. A. 214.
 Keilholz 54, 60, 219.
 Keller, R. 304, 314, 320, 332, 334, 335, 336, 340, 350, 351.
 Kellog, V. L. 94, 214.
 Kenrick, G. H. 226.
 Kerry, F. 81, 88, 226.
 Kerry, M. 226.
 Keys 136.
 Kiesel, A. 260, 261, 275, 279, 280, 290.
 King, C. E. 339, 351.
 Kirby, W. 214.

- Kirchhoffer, O. 260, 268, 290.
 Kiricenko, A. 237.
 Kiritchenko, A. 13, 18, 19, 20, 150, 217.
 Kirkpatrik 113, 183.
 Klebs, P. 309, 351, 428, 438, 471, 537.
 Klein, B. M. 18, 41, 198, 217.
 Klein, F. 243, 286.
 Klemm, P. 401, 537.
 Klett 240, 242, 248, 286.
 Klunzinger 66, 187.
 Knab, F. 226.
 Knapp, E. 470, 537.
 Knauer, F. 214.
 Knight, G. W. 197, 226.
 Kny, L. 471, 537.
 Kobelt, W. 150, 214.
 Kochmann, M. 303, 351.
 Kofler, L. 304, 322, 351.
 Kögl, F. 377, 378, 476, 480, 482, 483, 538.
 Köhler, K. 54, 60, 61, 69, 71, 219.
 Köhler, O. 254, 290.
 Kok, Ali, C. 503, 538.
 Kokas, E. v. 339, 351.
 Kölbl, F. 387, 538.
 Köppen, E. T. 54, 55, 219.
 Kolmer, W. 282, 286.
 Kolosov, J. M. 54, 62, 219.
 Komiya, E. 326, 351.
 Konakov, N. 76, 226.
 v. Koronyi, A. 242, 286.
 Korschevsky 6.
 Kosak, M. 317, 351.
 Ko anin, N. 417, 538.
 Kostytschew, S. 364, 385, 482, 538.
 Kraatz, G. 161, 226.
 Krabbe, G. 407, 417, 450, 454, 455, 458, 525, 538.
 Krancher, O. 226.
 Krassinsky, N. 321, 351.
 Kraus, G. 396, 538.
 v. Kraus, F. 226.
 Krause, W. 243, 286.
 Krebs, H. A. 313, 351.
 Krijgsman, B. J. 292, 343, 351.
 Kroetz, Chr. 319, 351.
 Krogh, A. 320, 351.
 Kropp, B. 283, 286.
 Krüger, L. 7, 226.
 Kruyt, H. R. 300, 305, 307, 316, 351.
 Kühne, W. 240, 241, 242, 243, 245, 246, 247, 277, 282, 284, 285, 287.
 Künckel d'Herculeis, J. P. A. 9, 12, 13, 217.
 Kündig, J. 387, 538.
 Kusnezov 141.
 Kusnezov-Ugamskij, N. N. 235.
 v. Kuthy, A. 303, 321, 351.
 Kuwert, A. 54, 61, 71, 219.
 La Baum, W. 9, 13, 18, 19, 23, 24, 25, 26, 27, 29, 34, 43, 217.
 Lacordaire 139.
 Lake, E. W. 233.
 Lam, H. J. 317, 350.
 Lamborn, R. H. 219.
 Lammert 254.
 Lancaster, A. 49, 54, 56, 57, 68, 71, 219.
 Landis, E. M. 320, 351.
 Landwehr, F. 54, 219.
 Lange, S. 492, 538.
 Lange, D. 151, 237.
 Langer, Helene 393, 538.
 Langmuir, J. 293, 296, 351.
 Larsen, O. 237.
 Lasch, F. 318, 322, 351.
 Laurens, H. 242, 245, 287.
 Lean, O. B. 12, 217.
 Leber, W. 331, 351.
 van der Leck, H. A. A. 538.
 Lederer, H. 242, 287.
 van Leeuwen, D. 226.
 Lefèvre, M. 146, 235.
 Lefroy, H. M. 13, 217.
 Lemann, G. 319, 329, 351, 352.
 Leibowitz, J. 342, 352.
 Leicher 329, 352.
 Leitgeb, H. 395, 437, 438, 439, 441, 538.
 v. Lendenfeld, R. 82, 227.
 v. Lengerken 6, 138, 145.
 Lenz, F. 103, 205, 227.
 Lepeschkin, W. W. 298, 312, 319, 352.
 Lepiney, J. de 27, 30, 34, 43, 199, 203, 206, 217.
 Lesser, E. J. 299, 335, 352.
 Leuthardt, F. 299, 303, 319, 335, 336, 352.
 Lewis, G. 235.
 Lewis, R. W. 242, 248, 285.
 Leydig, F. 262, 273, 290.
 Lhermite 304.
 Lichtenstein, J. 64, 129, 219, 227.
 Liese, J. 425, 538.
 Lillie, R. S. 318, 352.
 Linsbauer, K. 361, 418, 419, 420, 445, 451, 452, 462, 463, 538.
 Linstwo 227.
 Linton, G. H. 146, 235.
 Lipschitz, W. 336, 352.
 Lodato, G. 248, 280, 287.
 Loeb, J. 318, 324, 352.
 Löw, F. 237.
 Loos, K. 81, 107, 227.
 Lucas, F. A. 227.
 Lucas, W. J. 54, 57, 63, 64, 219.
 Lucké, B. 318, 352.
 Luckham, A. M. 236.
 Ludford, R. J. 331, 352.
 Luggier, O. 93, 227.
 Luna, E. 244, 287.
 Lundegårdh, H. 451, 454, 456, 460, 461, 468, 469, 533, 538.
 Lutz, F. E. 214.
 Lyell, C. 75, 87, 227, 233.

- Mace, H. 227.
 Mackworth-Praed, C.W. 137, 203, 234.
 Maige, M. A. 473, 474, 538.
 Majima, K. 244, 287.
 Maki, S. 279, 287.
 Malden, H. C. 76, 227.
 Manders, N. 74, 75, 77, 79, 116, 117, 185, 227.
 Manegold, E. 303, 352.
 Mann, P. 79, 227.
 Manuilowa 326.
 Mapleton, C.W. 145, 235.
 Margaria, R. 337, 352.
 Marott, J. P. 74, 227.
 Marshall, G. A. K. 214.
 Maschin, W. N. 54, 220.
 Masing, E. 320, 352.
 Massart, J. 391, 471, 538.
 Mothes, K. 401, 539.
 Mathew, G. F. 82, 107, 227.
 May, E. 74, 79, 227.
 Mayer, A. G. 136.
 McAtee; W. L. 152, 234, 237.
 McClendon, J. F. 321, 352.
 McCutcheon, 318.
 McDougal, D. T. 308, 318, 352.
 McLachlan, R. 54, 56, 64, 65, 68, 219, 227.
 McLean, F. C. 356.
 Meder, O. 165, 227.
 Meesmann, A. 329, 351.
 Meigs, E. B. 298, 352.
 Mellichamp, J. H. 227.
 Mellows, C. 227.
 Menge, Fr. 421, 538.
 Merjanian, A. S. 457, 468, 469, 539.
 Merker, E. 260, 268, 270, 271, 274, 276, 279, 290.
 Merrick, A. D. 265, 277, 289.
 Metzger 90, 227.
 Meunier, K. 146, 235.
 Meyer, H. H. 297, 322, 352.
 Meyerhof, O. 330, 352.
 Meylau, S. 370, 450, 452, 465, 466, 539.
 Michaelis, L. 295, 301, 302, 306, 315, 316, 36, 353.
 Miescher, G. 244, 287.
 Mirbel, M. 421, 539.
 Mitford, E. L. 227.
 Millot 227.
 Mitchell, P. H. 319, 353.
 Miyake, R. 249, 282, 287.
 Miyaki, T. 287.
 Möbius, M. 451, 460, 539.
 Möbius, E. 227.
 Möller, E. 539.
 v. Möllendorff, W. 309, 325, 331, 353.
 Moffat, C. B. 93, 227.
 Mokrzeckij, S. A. 227.
 Molisch, H. 539.
 Moll 261.
 Molyneux, Th. 146, 236.
 Mommsen, H. 303, 353.
 Mond, R. 297, 298, 299, 301, 302, 315, 321, 340, 353.
 Montandon, A. L. 139, 236.
 Moore, F. 227, 329.
 Morano, F. 241, 287.
 Moravek 308, 318.
 Morawitz, P. 335, 354.
 Mordwilko, A. 182, 237.
 Moreau, R. E. 66.
 Moroni 240.
 Morren, M. C. 54, 155, 220.
 Morren, Ch. 237.
 Morris, C. E. 76, 227.
 Moss, B. 228.
 Mossler, A. 259, 260, 261, 265, 266, 267, 272, 282, 290.
 Moulton, J. C. 78, 121, 197, 228.
 Müller, A. 139, 214.
 Müller, G. 228.
 Müller, H. 239, 241, 245, 287.
 Müller, N. J. C. 402, 539.
 Muir 228.
 Mulder, C. 54, 57, 220.
 Munch, E. 503, 506, 539.
 Mundt, A. H. 53, 220.
 Nachmansohn, D. 313, 351, 354.
 Nachtsheim 140, 142, 236.
 Nagel, A. 310, 354.
 Nahmmacher, W. 242, 280, 287.
 Nakamura, B. 249, 287.
 Nathanson 298, 300, 312.
 Neal, J. C. 228.
 Needham, J. K. 236, 330, 354.
 Nemeč, B. 378, 395, 398, 399, 434, 435, 441, 443, 444, 445, 446, 447, 539.
 Nernst 301, 311.
 Netter, H. 314, 317, 354.
 Newton, A. 54, 62, 220.
 Newton-Harvey 315, 316, 321.
 Nielsen, N. 377, 379, 480, 482, 483, 484, 539.
 Nienburg, W. 399, 470, 539.
 Niina, T. 319, 354.
 Nikolski, V. 9, 12, 13, 14, 17, 18, 19, 20, 24, 25, 32, 45, 46, 217.
 Nininger 214.
 Ninni, A. 102, 228.
 Nirenstein, E. 312, 354.
 Nistler, A. 354.
 Noll, F. 401, 417, 470, 539, 540.
 Nonaka, M. 249, 287.
 Nonnenbruch, W. 335, 354.
 Norris, E. H. 237, 303, 321, 354.
 Nowell 113.
 Nowicki, M. 133, 234.
 Nuernbergk 358, 393, 465, 477, 479, 483.

- 484, 498, 506, 534,
535, 540.
- Nurse, C. G. 228.
- Nüsslin, O. 81, 107, 228.
- Oberthür, C. 99, 228.
- Oberthür, R. 228.
- Oehlbers, Fr. 407, 409,
410, 411, 540.
- Ohaus 147.
- Okker-Bloem, M. 324,
341, 354.
- Okuueff, N. 313, 325, 354.
- Oloff, A. S. 74, 75, 228.
- Ollenbach 120.
- Oltmanns, Fr. 432, 464,
473, 474, 540.
- de Ondarza 102, 223.
- Oosterhuis, J. 379, 540.
- Ormerod, E. A. 228.
- Ormiston, W. 74, 75, 76,
78, 79, 80, 228.
- Osborn, R. C. 52, 220.
- Osten-Sacken 228.
- Osterhout, W. J. V. 298,
311, 314, 316, 318,
320, 354.
- Otto, A. 90, 165, 228.
- Ouweleen 325, 354.
- Overbeck, Fr. 515, 540.
- Overbeek, J. van 479,
508, 509, 510, 511,
513, 515, 517, 537.
- Overton, E. 297, 311,
312, 314, 315, 354.
- Ovio, G. 248, 288.
- Paal, A. 373, 374, 375,
540.
- Pabst 106, 129, 228.
- Pagenstecher, A. 228.
- Paine, S. G. 320, 345.
- Palumbo, M. 228.
- Paolucci, L. 228.
- Parker, G. H. 255, 256,
259, 260, 261, 262,
263, 265, 266, 267,
270, 271, 272, 278,
281, 282, 283, 288,
290, 291.
- Parman, D. C. 80, 104,
105, 228.
- Parshley, H. M. 237.
- Patch, E. M. 237.
- Paton, C. J. 67, 220,
228.
- Pax, E. 107, 214.
- Peile, H. D. 76, 228.
- Peirce, C. J. 388, 540.
- Pender, S. 54, 220.
- Pendlebury, W. 201,
228.
- Pérez, J. 228.
- Pergens, E. 241, 247,
279, 288.
- Perkins, E. B. 283, 291.
- Perlzweig, W. A. 353.
- Péterfi, T. 296, 320, 354.
- Petersen, W. 198, 214.
- Pfeffer, W. 300, 354,
361, 365, 366, 393,
396, 421, 432, 456,
457, 468, 529, 540.
- Philippson, M. 304, 354.
- Philipson, T. 482, 536,
540.
- Phillips, W. J. 238.
- Pianese 327.
- Pictet, A. 89, 90, 181,
198, 214, 228.
- Piepers, M. C. 49, 75,
77, 85, 86, 128, 166,
167, 168, 173, 185,
188, 189, 197, 229.
- Piper, C. V. 236.
- Pirrone 280.
- Pisek, A. 361, 540.
- Pitman, C. R. S. 47, 87,
113, 181, 217, 229.
- Plate, L. 253, 291.
- Plateau, F. 143, 236.
- Plaxton, J. W. 76, 229.
- Pliginskij, V. 214.
- Plotnikov, V. J. 39, 217.
- Plowe 296.
- Plumandon 229.
- Pocklington, C. 129, 229.
- Ponder, E. 324, 354.
- Pospelov, V. P. 47, 217.
- Poulton, E. B. 75, 79,
82, 112, 121, 129,
141, 185, 201, 224,
228, 229.
- Powell, H. 229.
- Powell, M. 229.
- Prantls, K. 421, 540.
- Prat, S. 319, 354.
- Prehn, A. 229.
- Prell, H. 64, 71, 160,
203, 214, 220.
- Preuss, P. 460, 540.
- Priestley, J. H. 493,
515, 540, 542.
- Pringsheim, E. G. 388,
391, 396, 449, 451,
455, 473, 511, 521,
525, 540.
- Prior, S. 214.
- Prochnow, O. 214.
- Prowazek, J. 151, 237.
- Pryer, H. 76, 229.
- Pupilli, G. 328, 349.
- Puton, A. 151, 237.
- Puxley 121.
- Radley, P. E. 229.
- Radsma, W. 326, 354.
- Raehlmann, E. 244, 288.
- Ragsdale, G. H. 236.
- Ramsden, W. 294, 355.
- Randolph, V. 229.
- Raspail, X. 139, 236.
- Rast 481.
- Rätzer 165, 214.
- Rawitscher, F. 387, 389,
404, 407, 412, 413,
417, 420, 459, 469,
470, 472, 473, 474,
511, 532, 533, 540,
541.
- Rawitz, B. 240, 251,
252, 289.
- Raydt, G. 449, 541.
- Rebel, H. 229.
- Reeks, H. 229.
- Régimbart, M. 229.
- Reh 130, 132.
- Reid, E. W. 355.
- Reitler, R. 135, 202,
234.
- Reuter, O. M. 230.
- Reutti, C. 106, 230.
- Rhumblers, L. 107, 228,
323, 324, 325, 326,
327, 355.
- Richardson, N. M. 151,
237.
- Richter, I. 401, 541.
- Ricker, M. 94, 163, 230.
- Rifenburgh, S. A. 342,
350.

- Rilley, C. V. 9, 10, 12, 13, 18, 19, 24, 25, 26, 27, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 37, 41, 46, 130, 131, 144, 178, 181, 187, 197, 198, 199, 217, 230, 237.
- Rimbach, A. 472, 541.
- Ripon, Bishop of 230.
- Ris, F. 65, 220.
- Rischer, F. 345.
- Risse, O. 303, 355.
- Ritsemar 54, 220.
- Riveau, Ch. 220.
- Roaf 329.
- de Rocquigny-Adanson, G. 230.
- Rogenhofer, A. 151, 230, 238.
- Rogers, H. 79, 80, 83, 113, 137, 197, 230, 234.
- Rojas, R. T. 230.
- Romanes, G. 145, 236.
- Römer, J. 230.
- Rona, P. 329, 355.
- Root, F. M. 220.
- Rose, M. 541.
- Rosenstadt, B. 266, 291.
- Ross, E. H. 234.
- Rossikov 46.
- Roth, P. 149, 236.
- Rothert 373, 383, 384, 385, 480, 494, 541.
- Roubaud, E. 138, 149, 177, 234, 237.
- Rowland Brown, H. 230.
- Rowley, G. D. 134, 234.
- Rudow 220.
- Ruhland, W. 310, 315, 327, 355.
- Runge 334.
- Sachs, Julius 361, 399, 400, 404, 405, 423, 424, 425, 429, 431, 432, 434, 436, 437, 441, 442, 444, 474, 525, 541.
- Sajo, K. 38, 49, 191, 214, 217.
- Saliternik, H. 135, 234.
- Sander, L. 13, 26, 217.
- Sanderson 121.
- Saunders, A. P. 109, 230.
- Saunders, W. 230.
- Saverner, P. A. 74, 207, 230.
- Schade, H. 335, 338, 355.
- Schaffer, C. 146, 236.
- Schaiter, H. J. 54, 220.
- Schanderl, H. 464, 541.
- Scharrer, E. 249, 280, 288.
- Schaufuss, C. 131, 230.
- Schimper, A. F. W. 391, 541.
- Schlieper, C. 337, 355.
- Schlösser, J. 230.
- Schloss-Weil, B. 451, 541.
- Schmidt, E. 6, 53, 63, 89, 90, 220.
- Schmidt, F. 230.
- Schmidt, W. J. 334, 355.
- Schmitt, E. M. 407, 408, 409, 541.
- Schmitt-Auracher, A. 253, 291.
- Schnabl 54, 220.
- Schneider, E. 361, 541.
- Schneider, G. 65, 220.
- v. Schoenau, K. 471, 541.
- Schomburgh, R. 230.
- Schönfeld, A. 326, 347.
- Schönfelder, S. 313, 315, 355.
- Schreinemakers, F. A. H. 307, 335, 338, 355.
- Schreiter, R. 387, 541.
- Schulte 88, 230.
- Schultze, A. 230.
- Schuster, L. 230.
- Schuster, W. 143, 214, 231.
- Schwarz, A. 135, 147, 214.
- Schwendener, S. 407, 417, 418, 450, 454, 455, 456, 458, 541.
- v. Schweppenburg, G. 76, 231.
- Scott, H. 214, 231, 236.
- Scudder, S. H. 32, 96, 100, 217, 231, 234.
- Seifriz, W. 294, 296, 298, 317, 355.
- Seitz, A. 105, 106, 107, 129, 130, 231.
- deSelys-Longchamps, E. 51, 220.
- Selzer, A. 75, 89, 231.
- Senn, B. 319, 356.
- de Serres, M. 4, 214.
- Service, R. 231.
- Seubert, E. 374, 541.
- Severin, H. H. P. 152, 234.
- Sewall 245, 246.
- Seybold, A. 429, 430, 494, 495, 541.
- Shannon, H. J. 50, 74, 76, 78, 79, 80, 84, 93, 94, 95, 121, 122, 128, 155, 156, 157, 158, 173, 174, 175, 176, 191, 203, 207, 215.
- Sheldon, W. G. 231.
- Shelford, E. 67, 78, 121, 231.
- Shelford, R. 197, 220.
- Shepherd, F. 150, 238, 330, 356.
- Sierp, H. 361, 450, 454, 457, 458, 459, 494, 495, 541.
- Silberschmidt, K. 486, 489, 542.
- Simpson, Geo 150.
- Sivén, V. O. 248, 288.
- Skertchley, S. B. 99, 231.
- Slater, J. W. 231.
- Slevogt, B. 79, 231.
- Slome 276.
- Slyke, D. D. 329, 356.
- Smith 81, 135, 187.
- Smith, D. C. 244, 252, 256, 258, 288.
- Smith, D. T. 288.
- Smith, F. 222.
- Smith, G. 289, 291.
- Smith, J. B. 234.
- Smith, M. 330, 356.
- Smith, W. W. 234.
- Snow, L. M. 147, 236.

- Söding, H. 375, 379, 407, 523.
 v. Someren, G. V. L. 231.
 Sopp, E. J. B. 236.
 South, R. 82, 215, 231.
 Spee 339, 356.
 Spek, J. 316, 318, 356.
 Spence, W. 214, 215, 238.
 Spierer, Ch. 295, 356.
 Spruce, R. 124, 215.
 Spuler 106, 107.
 Stahl, E. 392, 398, 400, 463, 464, 470, 472, 542.
 Stanton, R. E. 319, 353.
 Stark, P. 374, 375, 379, 494, 495, 501, 523, 542.
 Starling, E. H. 339, 356.
 Stary, Z. 307, 335, 356.
 Stauder, H. 165, 231.
 Stephanowska, M. 253, 254, 278, 291.
 Steinheil, E. 236.
 Stephan, J. 81, 106, 129, 231, 392, 427, 428, 438, 440, 542.
 Stevens, F. L. 388, 542.
 Stewart, D. R. 321, 356.
 Stickel, H. 232.
 Stiegler, A. 317, 350.
 Stiles, W. 329, 356.
 Stirling, F. 76, 91, 232.
 Stoll, A. 430, 544.
 Stolley 415, 416, 417.
 Stone, W. E. 91, 221.
 Stoner, D. 231.
 Stowell, E. A. C. 232.
 Straub, J. 329, 330, 356.
 Strauss, E. 255, 291.
 Strobel, P. 196, 236.
 Strugger, Siegr. 504, 525, 542.
 Sugiyama, S. 326, 332, 356.
 Sviridenko 35.
 Symes, G. 137, 234.
 Szczawinska, W. 240, 253, 254, 255, 256, 258, 259, 263, 265, 278, 291.
 v. Szent-Györgi, A. 346.
 v. Szily, A. 244, 288.
 Tait, W. C. 232.
 Takigawa, T. 326, 332, 356.
 Targioni-Tozetti, A. 231.
 Tarnuzzer, C. 65, 220.
 Taschenberg, O. 143, 159, 215, 236.
 Tetley, U. 493, 542.
 Thaxter, R. 93, 232.
 Thienlin, C. 304, 356.
 Thiemann, K. V. 480, 535.
 Thomas, H. S. 232.
 Thomson 294, 296.
 Thorncroft, T. 76, 129, 232.
 Tinker 295, 300, 356.
 Tobler, Fr. 397, 399, 400.
 Tomita 304, 356.
 Trapper, E. 322, 345.
 Traube, J. 295, 297, 302, 304, 313, 314, 356.
 Traube, M. 356.
 Troll, W. 364, 542.
 Tröndle, A. 319, 329, 356.
 Tschachotin 319, 356.
 Tsi Tsung Li 488, 489, 494, 495, 523, 543.
 Turnieliff, R. 325, 327, 356.
 Thwaites, G. H. K. 155, 238.
 Tillyard, R. J. 66, 220.
 Tombin, B. 236.
 Torrey, B. 67, 220.
 Toussaint, P. 232.
 Tower, W. L. 143, 144, 236.
 Townsend, M. T. 234.
 Trautmann, W. 215.
 Trimen, R. 75, 232.
 Trojan, E. 259, 265, 267, 281, 291.
 Trusheim, F. 147, 215.
 Trybom, F. 54, 220.
 Tugwell, B. H. 108, 232.
 Tuke, S. 232.
 Tullock, J. B. G. 67, 78, 220, 232.
 Turner 146.
 Tutt, I. W. 4, 64, 110, 138, 143, 147, 149, 166, 187, 215, 217, 220, 232, 234, 236, 237, 238.
 Ugamsky 141.
 Urano, F. 316, 356.
 Ursprung, A. 543.
 Utzel, H. 77, 79, 202, 232.
 Uvarov, B. P. 5, 6, 8, 9, 11, 12, 18, 26, 31, 36, 37, 38, 40, 44, 45, 46, 47, 172, 184, 185, 193, 217.
 Uyldert, J. 379, 407, 530, 543.
 Varela 216.
 Verzàr, F. 317, 338, 339, 340, 357.
 Vieweg, K. 54, 220.
 Villa, A. 236.
 Villeneuve, J. 234.
 de Vries, H. 309, 361, 419, 435, 457, 510, 524, 525, 530, 543.
 Visser, S. S. 215.
 Vöchting, H. 449, 454, 464, 473, 543.
 Vogt, E. 340, 489, 543.
 Voigt, H. 346.
 Voss, W. 543.
 Vosseler, J. 9, 13, 25, 26, 27, 31, 34, 36, 45, 47, 79, 80, 81, 83, 87, 112, 113, 148, 215, 217, 237.
 Vulquin 304, 347.
 Wagener, W. 54, 220.
 Walch, J. E. J. 139, 152, 236, 238.
 Walden, P. 300, 357.
 Walker, F. 96, 234.
 Walker, J. S. 96, 137, 138, 161, 215.
 Walker, J. J. 232.
 Wall, F. 74, 76, 78, 232.
 Wallace, A. R. 32, 146, 215.
 Wallbach, G. 309, 310, 320, 321, 325, 327, 329, 331, 332, 357.
 Walls, G. L. 241, 288.
 Warburg, O. 316, 357.
 Warnecke, G. 232.
 Warner, Th. 516, 543.

- Waterhaus, G. A. 75, 76, 87, 233.
- Watzadse, G. 312, 357.
- Waymouth-Reid 334, 337, 338, 339, 340, 341.
- Weber, H. 132, 238.
- Weber, F. 317, 322, 350, 357.
- Webster, F. M. 79, 150, 154, 215, 233, 238.
- Weech, A. A. 353.
- Wehnelt, B. 378, 543.
- Weidinger, G. 54, 60, 186, 220.
- Weidlich, H. 450, 543.
- Weinert, H. 392, 393, 394, 395, 428, 543.
- Weissenberg 206.
- Weissenborn, W. 54, 55, 68, 220.
- Weissmantel, W. 129, 233.
- Weixl-Hoffmann, H. 314, 357.
- Wells, P. 319, 352.
- Welsh, J. H. 259, 260, 261, 262, 266, 267, 272, 275, 276, 281, 283, 291.
- v. Wendt, G. 248, 288.
- Went, F. A. F. C. 362, 364, 365, 366, 385, 410, 422, 543.
- Went, F. W. 374, 375, 376, 377, 378, 449, 477, 478, 479, 481, 483, 501, 503, 504, 505, 516, 543.
- Wercklé, C. 110, 123, 233.
- Werner, F. 141, 236.
- Wertheimer, E. 299, 334, 335, 336, 357.
- Wesche-Dart 233.
- Westwood 139, 236.
- Wesenberg-Lund, C. 220.
- Westerkamp, R. F. 346.
- van der Wey, H. G. 476, 477, 478, 483, 488, 490, 497, 498, 499, 500, 501, 503, 504, 505, 506, 507, 510, 514, 543.
- Weyhenbergh, H. 234.
- Wheeler, W. M. 148, 204, 237.
- Wickwar, O. S. 185, 233.
- Wiechmann, E. 320, 357.
- Wieringa, K. T. 314, 316, 357.
- Wiesner, J. 361, 364, 365, 370, 371, 373, 385, 386, 388, 389, 390, 391, 392, 396, 397, 398, 401, 402, 403, 405, 407, 413, 419, 421, 447, 448, 451, 452, 454, 455, 456, 457, 458, 459, 460, 461, 462, 463, 464, 466, 467, 468, 471, 473, 510, 530, 531, 532, 543, 544.
- Wilkinson, C. 233.
- Wille, J. 150, 238.
- Willet, J. E. 84, 233.
- William, H. H. 233.
- Williams, C. D. 4, 5, 6, 8, 54, 61, 66, 67, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 78, 79, 80ff., 91, 92, 94, 97, 98, 99, 100, 101, 103, 106, 107, 110, 111ff., 118, 119, 120ff., 137, 157, 161, 168, 169, 171, 172, 178, 185, 186, 191, 194, 198, 200, 201, 202, 204, 215, 216, 220, 234.
- Williams, J. W. 242, 287.
- Willier, B. H. 342, 350.
- Willingen, O. 316.
- Willstätter, R. 430, 544.
- Wilson, J. W. 319, 353.
- Winkler, E. 401, 544.
- Winterstein, H. 318, 320, 322, 357.
- White, F. B. 215, 233.
- Whitehouse, S. W. 326, 357.
- Wolcott, G. N. 76, 109, 233.
- Wolf, H. T. 52, 221.
- Wolley, J. 140, 236.
- Wood 210.
- Wood-Jones, F. 65, 66, 174, 221.
- Wowski, S. 357.
- Wu, H. 356.
- Wunder, W. 241, 244, 245, 246, 247, 250, 278, 288.
- Wünsch, R. 233.
- Wygodtschikoff 326, 357.
- Wyman, L. C. 241, 248, 288.
- Xambeu 233.**
- Yamaka, G. 320, 354.
- Ylppö, A. 329, 357.
- Yukimura 304.
- Zacher, F. 12, 32, 217.
- Zimmer, C. 271, 291.
- Zimmermann, A. 421, 532, 533, 544.
- Zollikofer, Cl. 407, 413, 417, 494, 496, 521, 523, 544.
- Zwölfer, W. 149, 177, 203, 238.

Sachverzeichnis.

Die *kursiv* gesetzten Zahlen beziehen sich auf die Seitenzahlen
von *Abbildungen*.

- | | | |
|---|---|---|
| <p>Abies 456, 468.
— pectinata 448.
Abramis 241, 245, 246,
247, 248, 280.
Absidia ramosa 377.
Acacia 454, 461, 464,
465.
Acalypha 378.
Acer 387, 468.
— campestre 456.
— plantanoides 451,
456, 460, 469.
Acerina 241, 245.
Acheae melicerta 210.
Acherontia atropos 105,
106, 209.
Achselknospe 371.
Acrididae 9, 12.
Acridiinae 13.
Acriopsis javanica 391.
Adalia bipunctata 140,
143.
Adiantum 438.
Adoxa moschatellina
472, 475, 476.
Absorptionsaffinität
331.
Absorptionskräfte 242.
Absorptionsprozeß 324,
325, 332.
Absorptionstheorie
313f.
Absorptionsverdrän-
gung 329.
Absorptionsverhältnisse
324.
Adrenalin 248, 249, 321.
Aedes 135, 187.
— cantator 136.
— niger 136.
— quaylei 136.
— sollicitans 136.
— squamiger 136.
Aeschna 49, 62, 191, 253.</p> | <p>Aeschna bonariensis 51,
198.
— erimita 52.
— grandis 51, 63.
— heros 53.
— juncea 63.
— mixta 51, 64.
Aeschnidae 50ff.
Aesculus 387.
Äther 248, 377, 480.
Äthylalkohol 301.
Äthylazetat 301.
Agaricus 397.
Agarpanthus 463.
Agarwürfelchen-Me-
thode 374, 375, 476,
477ff.
Aggregationsinstinkt
21, 41, 42, 188, 190f.
Agrion 253, 254.
Agrostemma Githago
384.
Agrotis 260.
— lathonia 112.
— ypsilon 111, 112,
163, 194, 208, 210,
211.
Alabama argillacea 109,
110, 122, 164, 169,
211.
Albino 242, 244, 278.
Albizzia moluccana 467.
Albumin 294.
Aldehyd 311.
Alemonoid-Granula 244.
Aleuria repanda 397.
Algen 326, 396.
Alizarin 300.
Alkalisalze 314, 318.
Alkohol 311, 377.
Alligator mississippien-
sis 242, 245.
Allium cepa 462.
— porrum 462.</p> | <p>Allium sativum 392.
— Schoenoprasum 461,
462.
— ursinum 455.
Amaryllidaceae 463.
Amaryllis 451, 463.
Amblystoma 242.
Ameise 148, 184.
Ameisenstraßen 148.
Ameiurus 241, 247, 248,
249, 250, 280.
— nebulosus 250.
Amicia cygzmmeris 465,
466.
Amikronen 294, 295.
Aminosäure 303, 311,
315, 334, 339.
Ammoniak 312.
Ammophila hirsuta 149.
Amorpha californica
450.
— fruticosa 466.
Ampelopsis quinque-
folia 390.
Amphibien 242, 243.
Amphibienerthrozyten
296.
Amphimallus solittialis
146.
Amynthia maerula 123.
Anacrogynae 436.
Anax guttatus 66.
— junius 52, 156, 210.
— parthenope 66.
— strenuus 210.
Andronymus naeander
112, 113, 185.
Androsaemum officinale
458.
Anemia phyllitidis 440.
Anemotaxis 204.
Aneura 426, 440.
— latifrons 422, 436.
— multifida 436.</p> |
|---|---|---|

- Angiospermen 447, 448.
 Angraecum distichum 461.
 Anguilla 241.
 Anionen 301, 302.
 Anisodactylus binotatus 139.
 Anisophyllie 469.
 Anisopteren 209.
 Anoecia corni 154.
 Anoma molesta 148.
 Anopheles 202.
 — elutus 135, 177, 212.
 Anopheleswanderungen 135, 136, 137.
 Antheridien 437.
 Anthoceros 437.
 Antithamion cruciatum 401, 469, 471.
 Aphiden 6, 153, 169f., 171, 179, 203.
 Aphis avenae 154.
 — nymphaeae 154.
 — padi 154.
 — perricae 155.
 Aphodius 147.
 — inquinatus 146.
 Aphotometrisch 448, 460, 466, 467.
 Aphrophora spumaria 152.
 Apis 148, 182.
 — dorsata 148.
 — melifica adamsoni 149.
 Aplopappus rubiginosus 464.
 Apothecien 399, 400.
 Apothecienstiele 397.
 Apothecienträger 399.
 Appias 118.
 — albina darada 114, 121.
 — drusilla 124.
 — paulina 114.
 Arachis 482.
 Araucaria 448, 461.
 — imbricata 466.
 Archegonien 437, 441.
 Army Worm 130, 131, 211.
 Arthropoden 240, 255, 269, 275, 278, 280, 282.
 Asclepias 96.
 Asparagus plumosus 469.
 Aspergillus maximus 397.
 — niger 377, 482.
 Aspidistra 467.
 Aspidium filix mas 440.
 Assimilation 366.
 Astacus 263, 265, 271, 274, 317.
 — fluviatilis 264.
 Athalia centifolia 149.
 Atropa belladonna 468.
 Atropin 321.
 Auxin 378, 379, 380, 382, 383, 407, 433, 449, 450.
 Auxinabgabe von Avena-Koleoptile 488, 490ff.
 Auxintheorie 363, 371f, 476f., 478.
 Auxintransport 449, 496, 497, 501, 530f.
 Auxinverbrauch 508ff.
 Avena 494ff.
 Avena-Koleoptile 363, 373, 377, 379, 407, 433, 434, 435, 476, 477, 478, 495, 497, 499, 509, 513, 517, 518, 519, 520.
 Avena-Koleoptile-wachstum 486, 488, 492, 493.
 Avena-Testpflanzen 380, 381.
 Avena-Wuchsstoff 378.
 Averrhoa bilimbi 466.
 Azetamid 301.
 Azeton 301, 377.
 Badamia exclamationis 121.
 Baeomyces 400.
 Balantium antarcticum 438.
 Barbus 241.
 Bariumion 318.
 Basilarchia disippus 156.
 Basische Farbstoffe 312.
 Baumwollmotte 164.
 Baumwollpflanzen 164.
 Baumwollschädling 211.
 Begonia discolor 449.
 — maculata 425.
 — scandens 391.
 Belenois 83, 114.
 — javateunia 87, 121.
 — mesentina 86, 87, 112, 181, 202, 208.
 — — Eiablage 185.
 — severina 86, 112, 113.
 — — Eiablage 185.
 Bellis perennis 379.
 Bibio marci 135, 165.
 Bibionidae 134.
 Bideus frondosa 388.
 Bienen 184.
 Bignonia capreolata 390.
 Blatta germanica 47.
 Blattrollkrankheit 152.
 Blausäure 315.
 Blicca 241, 245.
 Blissus leucopterus 150.
 Blutkapillare 320.
 Blutzellenmembran 315.
 Bocksdorn 471.
 Boletus edulis 377.
 Bombycidae 129.
 Borkenkäfer 145.
 Borkenkäferfraß 145.
 Borsäure 312.
 Botrichium Lunaria 464.
 Boussingaultia baselloides 389.
 Brachycaudus helichrysi 154.
 — pruni 154.
 Brachycera 137.
 Branchipus 258.
 Brassica 388, 391.
 — napus 379, 384.
 Brodiaea congesta 384.
 Bromion 316.
 Blutknospennrhizoid 393.
 Bryophyllum calycinum 378.
 Bryopsis 401, 470.
 Bryum argentaeum 395.
 — capillare 395.
 Bupalus piniarius 107, 268.
 Buxbaumia 471.
 Buxus 456.

- Calcium 298, 299.
 Calciumchlorid 302, 318.
 Calciumion 318, 326, 328, 342, 343.
 Calliphora erythrocephala 156.
 Calliptamus italicus 11, 13, 18, 19, 20, 30, 38, 41, 198.
 Callusbildung 378.
 Calopteryx 51, 253, 254. — virgo 50.
 Calopedes ethlius 123, 209.
 Calosoma 146. — inquisitor 139, 164. — sycophanta 138, 182.
 Calycanthus floridus 462, 467.
 Calypogeia fissa 436. — Neesiana 436. — Calystegia 455.
 Cambarus 263, 265, 274, 276, 277, 279, 281.
 Campanula rapunculoides 458. — trachelium 458.
 Cancer 265, 281.
 Cantharidae 139.
 Cantharis 260.
 Capparis 88.
 Capsella 452, 453. — bursa pastoris 451.
 Carabidae 138, 147.
 Carabus vulgaris 139.
 Carassius 241, 248.
 Carcinides 265, 281.
 Cardamina partensis 379.
 Carica Papaya 378.
 Carotinstruktur 482.
 Carpinus 468.
 Castanea vesca 467.
 Catocala 260.
 Catopsilia 118, 173. — arganthe 123, 124. — crocale 85, 112, 114, 121, 202, 208. — florella 83, 86, 87, 112, 113, 114, 186, 201, 202, 208. — philea 124. — pomona 85, 121, 208.
 Catopsilia pyranthe 85, 114, 121, 185, 208. — sennae 84, 91, 122, 123, 124, 125, 208, 209, 210. — statira 84, 123, 124.
 Caulerpa 401, 440, 470.
 Celeria pervertilio 106.
 Celerio euphorbiae 106. — galii 106. — hippophaes 106. — lineatus 105. — livornica 106, 164.
 Celithemis elisa 156.
 Centrosema 465.
 Cephalaria 379, 511. — tatarica 379.
 Cephalopoden 240.
 Cephalozia bicuspidata 437.
 Ceratitis capitata 7.
 Ceratophyllum 451.
 Ceratopteris 441. — thalictroides 438, 439.
 Cereus pterogonus 471. — testudo 471.
 Cetonia 263.
 Chaerocampa celeria 209.
 Chamäleon 242.
 Chara 333, 401.
 Charaeas graminis 131, 180, 211.
 Chelopus 241. — gattatus 242. — insculptus 242.
 Chemotropismus 374.
 Chironomidae 135, 169, 184.
 Chladophoraceen 401.
 Chlorion 316.
 Chloroform 323, 324, 326.
 Chlorophyll 367.
 Chlorophytum comosum 391.
 Chloroplast 368.
 Cholesterin 296, 297, 298, 304.
 Chondrilla juncea 464.
 Chromatoforen 239, 240, 283.
 Chrysanthemum leucanthemum 379.
 Chrysemys 251. — pieta 242.
 Chrysochroa ocellata 146.
 Chrysomela americana 142, 144.
 Chrysomelidae 138, 143, 147.
 Cicadina 152.
 Cicindela 260, 268.
 Cimex lectularius 208.
 Circaea luletiana 472.
 Cirrochroa bajadeta 121, 197. — emalea 121.
 Cladina 399.
 Cladonia gracilis 399. — pyxidata 399.
 Cladoniaceen 400.
 Cladiceps microcephala 396. — purpurea 396.
 Climacium dendroides 471.
 Clivia 463.
 Cobitis 241.
 Coca acheronta 123.
 Coccinella punctata 140. — transversoguttata 141.
 Coccinellidae 6, 138, 140, 143, 147, 165, 177, 190, 202.
 Cochliomya macellaria 156.
 Codiaeum Wendlandi 460.
 Coelaenomenodera elaides 145.
 Coleochaete scutata 471.
 Coleopteren 5, 6, 8, 164, 170, 186.
 Coleus 384, 469. — hybridus 460.
 Colias edusa 111, 163, 209. — fieldi 91, 121. — hyale 112, 160, 209. — palaeno 160. — philodice 156.
 Colosoma bonariensis 139.
 Colymbetes 260.

- Commelinaceen 279, 287.
 Complexaugen 258ff.
 Conocephalus nitidulus 47.
 Convolvulus 457.
 — arvensis 455, 456.
 — sepium 455.
 Coprinus 398.
 — fimetarius 397.
 — niveus 397.
 — stercoreatus 397.
 Cordulia aenea 63.
 Coregonus 241.
 Corixa 263, 268.
 — assimilis 151.
 — fabricii 151.
 — falleni 151.
 — geoffroyi 151.
 — hiroglyphica 151.
 Corixidae 151.
 Cormophyten 396.
 Cornus 458.
 — mas 468.
 Coronilla emeroides 466.
 Cotton-warm-moth 109.
 Crenis boisduvali 112.
 Crocothemis erythraea 66.
 Cruciferen 388, 391.
 Crustaceen 254, 255, 276.
 Cucurbita 468, 474.
 — pepo 405.
 Culiciden 136, 187, 202.
 Cupri-Ionen 295.
 Cuscuta 388.
 Cuticula 262.
 Cyanol 319.
 Cyclamen coum 417.
 — europeum 417.
 — persicum 417.
 Cymbidium 391.
 Cyprinus 241.
 Cystosira barbata 470.
 Cytisus 387.

 Dahlia variabilis 384.
 Danais berenice 209.
 — chrysipus 91, 121, 209.
 — dorippus 86.
 — erippus 125.
 — gilippus 125.

 Danais limniace 202.
 — plexippus 84, 92ff, 95, 112, 122, 126, 128, 129, 156, 157, 158, 162, 163, 166, 169, 173, 174, 175, 178, 190, 209, 210.
 — — Frühlingsflug 94, 95.
 — — Herbstwanderung 93.
 — — Wanderflüge 92.
 — — Winterquartiere 93.
 Darmepithelzellen 297.
 Darmzellen 331.
 Darmzotten 320, 339, 340, 341.
 Debis portlandica 209.
 Deilephila euphorbiae 181.
 — nerii 105, 106.
 Deiopeia euphorbia 130.
 Deipoeia livornica 112.
 — pulchella 111, 128.
 Delias aglaia 121.
 — pyramus 121.
 Derbesia marina 401.
 Desmodium triquetrum 466.
 Deutzia 458.
 Diadema bolina 170.
 Dialysehülse 330.
 Diaphototropische Bewegung 370.
 Diastase 375.
 Diastaseagar 379.
 Dicranum 396.
 — scoparium 446, 447, 448.
 Diervilla 458.
 Diffusionspotential 307.
 Diffusionsgesetz 337.
 Digitalis 417.
 Dihydrosäure 481.
 Dicotyledon 379.
 Dicotylen 448, 451.
 Dicotylenkeimling 363, 394, 433.
 Dilachnus piceae 154.
 Dilophus vulgaris 134, 135, 165.
 Dione vanillae 209, 210.
 Dioscorea batatas 389.
 Dioscoria sinuata 389.
 Dipteren 5, 6, 8, 132, 156, 164, 170, 182, 186.
 Disaccharide 311.
 Disonycha quinquevitata 144, 206.
 Dociostaurus maroccanus 9, 11, 12, 13, 18, 19, 23ff.
 Donnan-Gleichgewicht 305ff., 328ff.
 Dorsiventralität 399ff., 438ff.
 — der Farnprothallien 439.
 Dorylus micricans 148.
 Dracophyllum 461.
 Dromia 263, 265.
 Drosera 502, 503.
 Dyticus 260.

 Eccremocarpus scaber 390.
 Echeveria glauca 461.
 Echinodermeneier 321.
 Eciton 148.
 Ectocarpus humilis 401.
 Eisensalz 341.
 Eiweiß 302, 323.
 Eiweißpermeation 321.
 Eiweißsolen 394.
 Elasmobranchier 244.
 Eledone 251, 252.
 Elektrolyte 302, 315, 316, 317, 321.
 Elektrolytlösung 306.
 Elektro-Osmose 306, 307, 335, 340, 341.
 Endocarpon 400.
 — pusillum 398.
 Entophenus 241.
 Epeira diadema 253.
 Ephemeriden 184.
 Ephydriidae 137.
 Epiaeschna heros 156.
 Epicotyl 384.
 Epilobium Hectori 473.
 Epinastie 307, 405, 410, 412, 417, 419, 420, 432, 451, 452, 453, 461, 469, 528, 530, 532.

- Epithel des Retina Pigments 243.
 Equisetum 392, 470.
 Erdalkalisalz 314.
 Eremias 242, 251.
 Erica 461.
 Eristalis silvaticus 158.
 — stenax 160.
 — tenax 156.
 Eristalislarven 159.
 Ernys 242.
 Erodium cicutarium 473.
 Erysimum Perofskianum 393.
 Erythrid 311.
 Erythrocyten 296, 299, 315, 318, 323, 325, 326, 329.
 Erythrocytenmembran 298.
 Esox 241.
 Ester 304, 481.
 Eucalyptus 464.
 Eumeriden 177.
 Einica monima 123.
 Euphotometrisch 460, 467.
 Euploea core 120.
 — — asela 114.
 — — coreta montana 114.
 — — Kollari sintrala 114.
 — montana 202.
 Euproctis chrysorrhoea 253.
 Eurchinchinum striatum 395, 446, 447.
 Eurygaster integriceps 149, 150, 162, 177, 178, 182, 203, 212.
 Eurymus philidice 209.
 Eutettix tennola 152, 212.
 — — Brutplätze 152.
 Evonymus japonicus 463.
 — radicans 456.
 Exotropismus 528.
 Exstirpation von Milz bei Ovarien 327.
- Facetten-Augen 254.
 Faeces 378.
 Fagus 469.
 — sivatica 461.
 Farbstoffspeicherung 331.
 Farnprothallien 394, 428, 437, 440.
 Fegatella 392, 399, 434, 435, 444, 445.
 — conica 422, 434, 435.
 Feldheuschrecken 12.
 Feldmaus 243, 251.
 Ferrozyan-Kupfermembran 295, 301, 367.
 Fettmembran 304.
 Fettsäure 304, 331, 341, 481, 482.
 Ficksche Gesetz 305.
 Ficus carica 467.
 — repens 471.
 — stipulata 391, 405.
 Fische 241, 243.
 Fissidens 396, 399, 432, 441 ff., 472, 474.
 — adiantoides 442, 443.
 — decipiens 443, 445.
 — taxifolius 442, 443.
 Flechten 398.
 Flechtenthallus 400.
 Fledermaus 251.
 Fliegen 158 ff., 160, 203.
 Fliegenlarven 46.
 Formolgelatinemembran 301.
 Forsythia suspenda 458.
 Fraxinus 469.
 Frosch 243, 244, 280.
 Froschhaut 319, 335, 340.
 Froschmuskel 319.
 Frullania 436.
 Fuchsia 450, 454, 469.
 Fucus 470.
 Funaria 440, 471.
 — hygrometrica 396, 441, 442.
 Fundulus 241, 247, 248, 280, 283.
 Fuscin 244.
- Galanthus 453.
 — nivalis 451.
- Galeopsis bifida 451.
 — Tetrahit 451.
 Galerucella capreae 164.
 — lineola 147.
 Galium purpureum 384.
 Gallus domestica 243.
 Galtea 263, 265.
 Gammarus 255, 258, 265, 270.
 — annulatus 256.
 — ornatus 256.
 Gasterosteus 241, 280.
 Gastropacha quercifolia 107.
 Gastropoden 252.
 Gecko 242, 251.
 Gel 295.
 Gelzustand 294.
 Gelatine 302.
 Gelatinemembran 304.
 Genista 464.
 — sagittalis 464.
 Gentiana asclepiadea 458.
 Geotaxis 20, 27.
 — negative 22.
 Geotorsion 406 ff., 414, 454, 456.
 Geotropismus 374, 376, 400, 420, 432, 445 ff., 468.
 Geotrupes 260.
 Geotrupus silvaticus 146.
 — stercorarius 146.
 Gerste 378.
 Getreidewanze 149, 150, 177.
 Gladiolus 462.
 Glechoma 456.
 — hederacea 473, 474.
 Globin 298.
 Glossina morsitans 138, 177.
 Glukose 301, 307, 331, 334.
 Glykogen 331.
 Glykokoll 307.
 Glycerin 301, 311, 323, 482.
 Gobio 241.
 Goldfussia anisophylla 468, 469.

- Goldfussia glomerata 461, 469.
 — (Strobilanthes) glomerata 468.
 Gomphocerus sibiricus 11.
 Gonidien 400.
 Gonopteryx 270.
 — rhani 268.
 Gramineen 372, 387.
 — -Koleoptil 377, 378, 379, 380, 386.
 Grammatophyllum 391.
 Grapha interrogationis 156.
 Grascule 211.
 Guanin 244, 245, 246, 247, 250, 275.
 Gymnogramme chryso-
 phylla 441.
 Gymnospermen 448.

 Hakea gibbosa 461.
 — pectinata 461.
 Halogenkohlenwasser-
 stoff 311.
 Halticinae 144.
 Haphozia lanceolata 436.
 Haptogenmembran 294, 296, 298.
 Harn 278.
 Harnstoff 301.
 Harpalus 147.
 Hedera 404, 422, 468, 471, 474.
 — helix 391, 404, 405.
 Heerwurm 129, 131, 132 ff.
 Hefezellen 314.
 Helenium autumnale 379.
 Helianthus 388, 451, 512.
 — annuus 381, 382.
 — -Hypokotyl, Wachstumsverteilung 381.
 Heliophila 183.
 — unipuncta 129, 130 ff., 132, 211.
 Heliopsis 511.
 — laevis 379.
 Heliotropische Erscheinung 361.
 Heliotropismus 361 ff., 370, 420.
 Helix 252, 341.
 — pomatia 330.
 Helmholtz-Perrinsche Gleichung 505, 507.
 Hemianax ephippiger 52, 67.
 Hemicordulia tau 66.
 Hemiptera 149.
 Hemipteren 170, 186.
 Hepaticae 392, 437, 440.
 Herminiera 465.
 Herse convulvuli 105, 106.
 Heuschrecken 164, 167, 170, 178, 179, 187, 190.
 Heuschreckenwande-
 rung 131, 172, 173 ff.
 — Einfluß des Windes 199.
 — Ursachen und Gründe 44.
 — Verhalten der Im-
 gines am Tage 35.
 — Zugrichtung 33, 206.
 Hexose 311.
 Hibernia defoliaria 186.
 Hibiscus Trionum 464.
 Hieracium 388.
 Himantophyllum 463.
 Hipericum 456.
 Hippodamia convergens 142.
 — lecontei 141.
 Hippotion celerio 105, 106.
 — osirii 105.
 Hochzeitsflüge 184.
 Hofmeistersche Reihen 316.
 Holothuria 340.
 Homarus 265, 281.
 Homoptera 152.
 Hordeum 494.
 Hormone 248, 249, 327, 362, 378, 407, 449.
 Hühnerei 329.
 Humulus lupulus 455.
 Hund 243.
 Hyacinthus candicans 462.
 — orientalis 391, 462.
 Hyalopterus pruni 154.
 Hydra 325.
 Hydrocorisae 150.
 Hydrophile Sole 294.
 Hydrophilus 260.
 Hydrotropismus 423, 428, 431, 432, 436.
 Hydroxyl 481.
 Hymenomyceten 397.
 Hymenopteren 7, 8, 182.
 Hypericaceen 457.
 Hypericum calycinum 458.
 — moserianum 458.
 Hypokotyl 381, 382, 385, 390.
 Hypolimnas bolina 118, 207, 209.
 — missippus 209, 210.
 Hyponastie 419, 420, 432, 451, 452, 453, 528, 530, 532.

 Idothea 276.
 Ilythea spilota 137.
 Imitationsinstinkt 41, 43, 188, 191, 192.
 Impatiens 451.
 Insektenleichen 164.
 Insulin 321, 327, 332.
 Intermedien 456.
 Internodien 379.
 Ionen 294, 296, 306, 315, 328.
 Ionenadsorption 302.
 Ipomoea coerulea 388.
 — purpurata 389.
 — purpurea 388, 389, 455.
 — sibirica 388, 389.
 Ips typhographicus 212.
 — typhographus 145.
 Iris 461, 473.
 — germanica 464.
 — spaldia 462.
 — pseudacorus 464.
 Irispigment 259.
 Isoamylalkohol 301.
 Isobutylalkohol 301.
 Isopropylalkohol 301.
 Isotonie 338.

- Jassidae 152.
 Juglans 387.
 Jungermanniales 422,
 434, 436.
 Junonia coenia 156.
Käfer 182.
 Käferwanderung 173.
 Kalium 299, 301, 308.
 Kaliumbromid 333.
 Kaliumchlorid 339.
 Kaliumion 316, 318,
 326.
 Kambium 372.
 Kapuzinerkresse's. Tro-
 peolum.
 Kationen 301, 302, 315.
 Katze 244.
 Kerria japonica 458.
 Keton 311.
 Kieferneule 107.
 Kiefernspanner 107.
 Kleidermotte s. *Tineola*
biselliella.
 Klinostatenachse 473.
 Koagulation 294, 296.
 Koazervat 298.
 Kochsalz 307, 334, 340.
 Koffein 303.
 Kohäsionskraft 324,
 325, 342.
 Kohlendioxid 312, 315.
 Kokain 248.
 Kokosfett 481.
 Koleoptile 372 ff.
 Kollodium 301, 303.
 Kollodiummembran
 300, 302, 304.
 Kolloide 330, 331.
 Kolloidelektrolyte 329.
 Koloradokäfer 182, 202.
 Kompaßpflanzen 463 ff.
 Konidienträger 397.
 Konzentrationsdiffe-
 renz 305, 330 ff.
 Kristalloide 329.
 Krokodil 245, 246.
 Kupferglucke 107.
 Laburum 458.
 Lacerta 242.
 Lactuca saligna 464.
 — *scariola* 463.
 — *virosa* 463.
Lampides boeticus 112,
 118, 163, 207, 209.
Lampyrus 260.
Laphygma frugiperda
 131.
 Larvenwanderung der
 Heuschrecken 126.
Lasiocampa 260.
Lasioplicus pyrastris
 137.
Lasius 148.
Lateralgeotropismus
 389.
 Latexflüssigkeit 294.
Lathyrus odoratus 390.
 Laubmoos 395, 441, 442,
 471, 472.
Laurocerasus 462.
Lebermoos 392, 396,
 421, 433.
 Leberzelle 331.
 Leguminosen 464, 467.
 Leguminosenblättchen
 370.
Lejunia serpyllifolia
 436.
Leontodon 288.
Lepidium 388.
 — *latifolium* 89.
 — *sativum* 384, 403.
 — — Wachstumsver-
 teilung, Wurzel 381.
 Lepidopteren 156, 164,
 209.
Lepidozia reptans 436.
 — *setacea* 436.
Leptinotarsa decem-
lineata 143 ff., 164,
 212.
Leptobryum pyriforme
 395.
Leptotes bicolor 461.
Leucania unipuncta
 209.
Leucaspius 241.
Leuciscus 241, 247.
Leucorhina pectoralis
 83.
 — *rubicunda* 63.
 Leucozyten 323, 325,
 326.
 Lezithin 296, 297, 298,
 304.
 Libellen 5, 6, 50, 159,
 161, 164, 170, 180,
 190.
 — Eiablageplätze 187.
 — Massenschlüpfer
 159.
 Libellenwanderung 5,
 48, 49, 50, 173.
 — Beziehung der Flug-
 richtung zum Winde
 71.
 — Einfluß des Windes
 200.
 — verschiedener Arten
 in Ägypten, Argen-
 tinien, Belutschis-
 stan, britisch Gui-
 ana, britisch Hon-
 duras, China, Nord-
 amerika, Nordsudan
 Ostafrika, Ostasia-
 tische Meere, Sara-
 wak 66, 67.
 — Temperatur 194.
Libellula depressa 53,
 56, 58, 63.
 — — Wanderzüge
 53 ff.
 — *flaveola* 49, 191.
 — *pulchella* 156.
 — *quadrimaculata* 49,
 51, 53, 56 ff., 167,
 180, 186, 190, 191,
 194, 195, 198, 205,
 207.
 — — Wanderzüge 54,
 55, 56, 63, 68, 70.
 — *scotica* 159.
 — *semifasciata* 156.
 Libellulidae 50.
 Libellulinae 50.
Libinia 265, 281.
Libythea bachmanni
 104, 122, 126, 185,
 197.
 — *labdaca* 104, 114,
 173, 197.
 — *laius* 112.
 Lichtalgen 423.
Ligustrum europeum
 458.
 — *vulgare* 456, 471.
Limax 252.
Linaria 416, 417, 474.

- Linaria cimbalaria* 408, 409, 432, 473.
Linum usitatissimum 367, 384.
Linyphia triangularis 253.
Lipochrin 244.
Lipoide 296, 297, 298, 299, 325.
 Lipoidlöslichkeit 311.
 Lipoidmembran 304.
 Lipoidtheorie 311, 312, 313 ff.
Lithiumion 301, 316, 318, 326.
Lochmea 197.
 — *capreae* 145.
 — *saturalis* 147, 164.
Locusta danica 39.
 — *migratoria* 9, 11, 12, 14, 17, 18, 19, 20, 24, 29, 30, 32, 39, 41, 46, 168, 198.
Locustana pardalina 11, 13, 79.
 Locustide 47.
Loligo 252.
Lonicera 458.
 — *brachypodia* 388.
Lophocoela heterophylla 436.
Lophospermum scandens 390.
Lophozia barbata 436.
 — *bicrenata* 437.
 — *Bindsteadii* 437.
 — *gracilis* 437.
 — *longideus* 437.
 — *ventricosa* 437.
Loranthus 390, 391.
 — *loniceroides* 390.
 — *neelgherrensis* 390.
Lota 241.
Lucioperca 241, 244, 245, 247.
 — *sandra* 246.
Lunularia 392, 434, 470.
 — *cruciata* 425.
Lycium barbatum 463, 471.
Lycosa hortensis 253.
Lymantria dispar 7, 129, 181.
Lymantria monacha 107, 211.
Lyophile Kolloide 297.
Lytotrope Reihen 318.
Lysimachia 473, 474.
Lysimachia nummularia 432, 456, 473.
Macrobrachium 260, 267, 275, 276, 281.
Macroductylus subspinosus 146.
Macroglossa 105.
 — *stellatarum* 105, 107, 112.
Macrosiphum dirhodum 154.
 — *granarium* 154.
Magnesiumion 318.
Magnesiumsulphat 298.
 Maikäfer 146.
Maja 263, 265, 267.
Malacosoma neustria 107.
Malva neglecta 464.
 — *verticillata* 464.
 Malvaceen 449, 454, 464.
 Mannit 30 ff.
 Mantide 47.
Marchantia 372, 392, 393, 394, 395, 398, 400, 440, 444, 445, 452, 470, 533.
 — *polymorpha* 404, 421, 422, 423, 424, 425, 426, 427, 428, 429, 431, 432, 433, 434, 435, 436.
 Marchantiaceen 392, 396, 425, 431, 436.
Marsilia 447.
 — *quadrifolia* 466.
 Massenwanderung der Insekten (Heuschrecken, Libellen, Schmetterlinge) 162.
 Melanin 244, 245, 246, 247, 250, 256, 267, 278.
Melanoplus atlanis 11, 13, 34, 40.
 — *mexicanus* 13.
 — *spretus* 9, 10, 11, 13, 18, 19, 24, 25, 26, 27, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 39, 41, 166, 187, 198, 199.
Melanostoma mellinum 160.
Melitea athalia 268.
Melithreptus 159.
 — *lavendulae* 158.
Melilotus alba 388.
Melolontha 260.
 — *hippocastani* 146.
 — *melolontha* 146, 212, Membrandiffusion 305.
 Membranlipoide 313.
 Membranmodell 293.
 Membranpotentiale 307.
Menispermum dahuricum 389.
Mensch 244.
 Menscherythrozyten 296.
 Meristem 371, 382.
Mesokotyl 382, 520.
Mespilus japonica 462, 467.
 Metanitrophenol 304.
 Methylalkohol 301.
Metzgeria 422, 426, 440.
 — *furkata* 436.
 Michaelissche Kolloidmembran 315.
Microgaster glomatus 90.
 Migration 153.
 Milben 46.
 Milzkulturen 332.
 Milzzellen 331.
Mimosa invisa 466.
Misgurnus 241.
 Mizellen 295, 303, 304, 329.
Mnium hornum 395.
 Mollusken 240.
 Monarch-Schmetterling 290.
 Monokotyledon 386, 448.
 Monokotylen 419, 451, 452, 462, 463.
 Monosaccharide 317.
Monstera 391.
 Moos 392.
 Mosaiktheorie 298.
 Motte 254, 279.
Mucor mucedo 396.

- Mucoraceen 377.
 Mücken 202.
Musca domestica 138, 208.
 Muscari 511.
 Muscidae 138.
Mutisia elematis 390.
 Mycelium 396.
 Mycetophilidae 132.
 Myeloidgranula 244.
 Myofibrillen 262.
Myriophyllum 451.
 Myrtaceen 461.
Myzus crataegi 154.
 — *hippohaes* 154.

Narcissus 417.
 Narkose 322, 501.
 Nastie 369, 530ff.
 Natrium 299, 308.
 Natriumion 301, 316, 318.
 Natriumsulfat 339.
Necturus 242, 248.
Nematoceras 132.
Nematocerca 202.
Nemophile noctuella 103, 111, 112, 129, 164, 209, 210.
 Neoarktis 111.
Neptunia 465.
Nesogonia blackburni 209.
 Netzwerkfluß 126.
 Neurohumoralien 283.
 Nica 259, 265.
 Nichtelektrolyte 302.
 Niederschlagsmembran 294.
 Nierenepithel 331.
 Nierentubuli 333.
 Nitella 333, 401.
 Nitrationen 316.
Noctua Ewingii 131.
Nomadacris septemfasciata 11, 13, 40.
Notonecta 263, 268, 269, 271.
 — *glauca* 150.
 — *irrorata* 151, 187.
 Notonectidae 150.
Nuphar luteum 473.
 Nyktinastische Bewegung 370.

Ocellen 253, 254.
 Odonata 48, 156.
 Oedipodinae 12.
 Öl 294.
Olea europaea 467.
 Oligophotometrisch 460.
 Ommatidia von *Astacus fluviatilis* 264.
 Ommatidium 255, 258, 259, 274, 281.
 — des Auges von *Gammarus* 256.
 — von *Palaemonetes* 260.
Onoclea struthopteris 437, 439.
Onthophagus 147.
Opalina 320, 322.
Ophomus calceatus 139.
 — *cupripennis* 139.
 — *gravi* 139.
 — *Harpalus griseus* 139.
Ophyra leucostoma 166.
 Orthopteren 47.
 Orthotrope Bewegung 369.
 Osmose, negative 307.
 Osmotischer Druck 305.
Osmunda 441, 470.
 — *regalis* 439, 440.
 Osmundaceen 439.
 Overtonsche Theorie 312.
Oxalis tetraphylla 415, 416.
 Oxygen 248.

Pachydiplax longipennis 156.
Pachytilus 12.
Pagurus 263, 265, 267.
 Palaearktis 111.
Palaemon 259, 260, 261, 265, 266, 267, 272, 274, 281, 282.
Palaemonetes 259, 262, 265, 267, 272, 275, 277, 278, 281, 282, 283.
 — *vulgaris* 260.
Palinurus 263, 265.
 Palisadenzellen 425.
 Paniceen 496.

Panolis griseovariegata 107.
 Panphotometrisch 460, 464, 467.
Pantala flavescens 65, 66, 67, 163, 205, 207, 210.
 Pantopon 332.
Papaver 410, 412, 413, 415, 416, 458, 530.
 — *atlantica* 413.
Papilio 114, 116, 274.
 — *cresphontes* 209.
 — *crino* 114.
 — *demoleus* 114.
 — *hector* 114.
 — *machaon* 268.
 — *polytes* 114.
Paraheliotropismus 464, 465.
 Parallelotrope Bewegung 369.
Pararge megera 268.
Parmelia physodes 399.
Patanga succineta 11, 13.
Pavetta pulcherrima 462.
Pelecus 245.
Pellia 392, 426, 428,
 — *epiphylla* 396, 436.
Pellionia 468.
Peltigera aptose 399.
 — *canina* 399.
 Pepsin 375.
 Peptisation 324.
 Pepton 332, 334, 340.
Perca 241.
Pergesa elpenor 107.
 Perithezien 396.
 Permeabilität 367.
 — von lebenden Membranen 309.
 — — Membrandurchlässigkeit 317.
 — — und nichtlebenden Membranen 293ff., 299ff.
 — — — Diffusion durch die Membranen 299.
 — — — Druckdifferenz 336ff.

- Permeabilität von lebenden und nichtlebenden Membranen, Konzentrationsdifferenz 331ff.
 — — — Potentialdifferenz 330ff.
 — — — Ursachen 305.
 Permeabilitätsänderung 321.
 Permeabilitätsproblem 293.
 Permeabilitätsversuche 297.
 Permeation durch die Darmwand, Ursachen 337.
 — — intakte Membran 311.
 — — temporär deformierte Membran 323.
 — — — Ursachen 342ff.
 — — Membranporen 313.
 — Ursachen 328.
 Permeationsgeschwindigkeit 301.
 Peroxyd 480.
 Pezizaceen 397.
 Peziza Fucheliana 397.
 Pflanzensauger 152.
 Phaedon 147.
 Phagozytose 323, 324, 325, 327, 328, 342.
 Pharus 455.
 Phaseolus 367, 454, 466, 472.
 — multiflorus 450.
 — vulgaris 430.
 Phenol 304.
 Philadelphus 458.
 — coronarius 469.
 Philodendron Imbe 391.
 Phlyctaenodes sticticalis 131, 181, 211.
 Phormia regina 156, 165.
 Phosphatide 298.
 Photoepinastie 298, 419.
 Photomenotaxis 21.
 Photometrisch 460.
 Photomorphosen 402.
 Photonastie 370, 452, 453, 474.
 Phototaxie 368.
 Phototaxis 160, 206, 470.
 — negative 22.
 — positive 20, 21.
 Phototorsion 406ff., 415.
 Phototrophie 471.
 Phototropische Krümmung 384.
 Phototropismus der Pflanzen 361ff.
 — — bei Blütenstengeln 388.
 — — bei Grasknoten 387ff.
 — — bei Internodien 387ff.
 — — bei Keimlingen 386.
 — — bei Lichenes 398.
 — — negativer 385ff.
 — — — bei ausgewachsenen Organen 387ff.
 — — bei Pilzen 396.
 — — positiver 385ff.
 — — bei Ranken 389.
 — — bei Rhizoiden 392.
 — — bei Stämmchen von Laubmoos 396.
 — — Wechselphototropismus 401ff.
 — — bei Windepflanzen 388.
 — — bei Wurzeln 390.
 — und Wachstum der Pflanzen, Analyse 476ff.
 — — Ausbildung der Polarität 470.
 — — heterogene Induktion 475.
 — — Lichtlage der Laubblätter 459.
 — — Methode der Messung 484ff., Tab. 489.
 — — Nachweis der wichtigsten Definitionen 526ff.
 Phototropismus der Pflanzen, Tagesschlaf 464ff.
 — — Torsionen 454.
 — — Transversalphototropismus 449.
 Phoxinus 241, 280.
 Phronima 258.
 Phycomyces 402, 403, 446, 485.
 — Blakesleeanus 396.
 — nitens 396.
 Phycomyces-Sporangio-phoren 363.
 Phyllaxis fagi 154.
 Phyllotreta nemorum 147.
 — undulata 147, 164.
 Phytophaga tristis 146.
 Phyloxera vastatrix 153.
 Phyraneiden 184.
 Phytohormone 378.
 Picea 387.
 Pieris boeticus 91.
 — brassicae 88, 89, 90, 91, 111, 112, 121, 126, 129, 161, 162, 163, 181, 208, 209, 211, 268.
 — — -Massenwanderung 165.
 — — -Wanderflüge 89.
 — drusilla 123.
 — monuste 91, 122, 123, 125, 208.
 — napi 112, 268.
 — occidentalis 158.
 — rapae 7, 91, 112, 156, 160, 209.
 — — -Massenwanderung 165.
 Piesma quadrata 150.
 Pigmentwanderung 240ff.
 Pilea 468.
 Pilobolus crystallinus 396.
 Pilobolussporangiophoren 363.
 Pilokarpin 321.
 Pinus 448, 461, 468.
 Piper Betle 391.
 Pisa 260, 265.

- Pisum sativum* 390, 393.
Pithecolobium Saman 467.
Pithophora 401.
Plagiochila asplenoides 392.
 — var. *minor* 437.
 Plagiophototropische Bewegungen 369.
 Plagiophototropismus 398, 399, 424, 442, 445.
 Plagiotrope Sprossen 468.
 Plagiotropismus 475.
 Plagozytose 343.
Planaria 342.
Planorbis 252.
Plantago lanceolata 451.
 — *mayor* 451.
 — *media* 451.
 Plasmodesmen 309.
 Plasmolyse 501, 502, 509.
 Plasmolytische Methode 309.
Platychirus albimanus 160.
Pleurochisma tricrenatum 436.
 — *trilobatum* 436.
Plusia 260.
 — *chaleites* 210.
 — *gamma* 99, 103, 108, 111, 128, 163, 164, 209, 211, 271.
Plumula 372, 380.
Plutella cruciferarum 211.
Polenia rudis 160.
Polygonum aviculare 473.
 — *Convolvulus* 388, 389.
 Polymerisation 294 ff.
Polyommatus boeticus 121.
 Polypodiaceen 439.
Polypodium vulgare 440.
Polyporus squamosus 398.
Polyspilota aeruginosa 47.
Pontia daplidice 112, 163.
Porthesia 260, 270.
Portunus 260, 265, 267.
 Potentialdifferenz 306 f, 330 f.
Potentilla reptans 473.
Pothos aurea 391.
 — *scandens* 391.
Precis lavinia 125, 209.
 — *villida* 209.
Preissia commutata 434.
Primula elatior 451.
Prodenia eridana 131.
Protein 294, 296, 299, 325.
Prothallien 392, 440, 441.
Protonema 441, 442.
Protoparce convulvuli 106.
 Protozoen 323, 326.
 Prozessionsspinner 129.
Prunus Laurocerasus 467, 469.
 Pteridophyteen 447.
Pteris longifolia 438.
Pterotichus 147.
Ptilidium ciliare 437.
Pyrameis antiopa 209.
 — *atalanta* 112, 156, 160, 209.
 — *cardui* 97, 105, 108, 111, 112, 122, 128, 129, 161, 163, 164, 166, 167, 169, 171, 175, 176, 185, 189, 191, 194, 205, 207, 209, 210.
 — Brutplätze 99.
 — Flugrichtung 101.
 — Massenschlüpfen 99.
 — Wanderungen 98.
 — Zugstraße 102.
 — *carye* 210.
 — *huntera* 156, 210.
Pyrausta nubilalis 166.
 Pyrominfarbstoff 301.
Radula complanata 436.
Rana 341.
 — *esculenta* 246.
Ranatra linearis 150.
Ranunculus 451.
 Reblaus 153.
 Redoxpotential 336.
 Reizauslösung 361.
 Reizbegriff 361, 365, 366, 368.
 Reizerscheinung 365.
 Reizketten 361.
 Reizlehre 361.
 Reizleitung 361, 373, 383, 407, 449, 502.
 Retikulo-Endothelialzelle 331.
 Retina von *Ameiurus nebulosus* 250.
 — von *Lucioperca sandra* 246.
 — von *Rana esculenta* 246.
 — von *Sepia* 251.
 — von *Sepia officinalis* 252.
 Retinapigment, Bewegung 239 ff.
 — bei Vertebraten 241 f.
 — Funktion 277.
 — Wanderung 245 f.
 — bei Arthropoda 253.
 — im Forellenauge Tab. 269.
 — Lichteinfluß 278.
 — bei Mollusken 251.
 — bei *Palaemonetes* Tab. 266, 272.
 — bei *Gammarus locusta* Tab. 257.
 — Temperatur- und andere Reize 247.
 Retinula 262.
Rhabdom 255, 265, 266, 268, 269, 270, 275, 281.
Rheotaxis 204.
Rhinanthus alpinus 471.
 Rhizoid 392, 398 ff., 428, 437, 440, 441, 470.
 Rhizome 472 ff.
 Rhizopin 377, 379, 483.

- Rhizopus 377.
 Rhizotrogus aestivus 146.
 Rhodamin 301, 302, 303.
 Rhodaminmembran 315.
 Rhodeus 241.
 Rhodotypus kerrioides 458.
 Rhopalocera 209.
 Rhopalosiphon graminum 154.
 — ribis 154.
 Rhynchoten 5, 6, 8, 182, 212.
 Riccia 392, 434.
 — glauca 436.
 Ringelspinner 107.
 Rizinöl 304.
 Robinia pseudoacacia 450, 465, 466, 467.
 Rohrzucker 502.
 Rosenstar 159.
 Rossia 252.
 Rubiaceen 462.
 Rubidiumion 301.
 Rubus caesius 473.
 Rübenblattwanze 150.
 Rübenzünsler 131, 211.
 Rumex 451.
 Ruscus 464.
- Saccharomyces 377, 382.
 Sacchorese 334.
 Säurefarbstoff 320.
 Salix babylonica 455.
 — fragilis 455.
 Salmo 241.
 Santonin 248.
 Saponin 303.
 Saturnia spini 129.
 Sauerstoffmangel 336.
 Sauerstoffzehrung 334.
 Scaeloporos 251.
 Scaergus 252.
 Scapania 437.
 Scarabaeidae 128, 145, 147.
 Sceloporos undulatus 242.
 — — Zeitdauer 257.
- Schabe 47, 228.
 Schellack 323.
 Schistocera americana 39.
 — paranensis 11, 13, 30, 32, 39, 46, 168, 172.
 — gregaria 9, 11, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 20, 21, 22, 23, 24, 25ff., 35ff., 163, 167, 168, 188, 194, 197, 198, 202, 206, 208.
 — — Dauerbrutstätten 41.
 Schistostega 441ff., 474.
 — osmundacea 442.
 Schizopoden 255.
 Schlempe 306, 378.
 Schlupfwespen 161.
 Schmetterlinge 170, 181, 187, 190, 254, 279.
 Schmetterlingsraupen 129.
 Schmetterlingswanderung 72, 111ff., 166, 173.
 — in Amerika 122.
 — auf Ceylon 114, Tab. 115 und 116.
 — Einfluß d. Temperatur 196.
 — Einfluß des Windes 200.
 — Flugbahn eines wandernden Schmetterlings 128.
 — im malayischen und australischen Gebiet 121.
 — Schematische Darstellung 201.
 — in Südindien 116, Tab. 117.
 — im tropischen Westafrika 114.
 — Zusammenstellung der Höhe Tab. 127.
- Schwarmphänomene bei Ameisen 190.
 — bei Chironomiden 190.
 — bei Ephemeriden 190.
- Schwarmphänomene bei Phryganeiden 190.
 — bei Termiten 190.
 Schwarzwurz 388.
 Schwefelwasserstoff 315.
 Sciara 132.
 Screw-worm-flies 166.
 Scrofulariacee 471.
 Scorpaena 241.
 Scyllarus 265.
 Scyllium 261.
 Scyllurus 263.
 Sedum acre 461.
 Seismonostie 528.
 Selaginella 468.
 Sempervivum tectorum 453.
 Sepia 251.
 — officinalis 252.
 Sepiola 251.
 Serum 329.
 Sicyonia 259, 265.
 Silphium laciniatum 464.
 Simuliidae 134.
 Simulium 160.
 — comlumbacense 134.
 Sinapsis alba 386. 391.
 Siphoneen 440.
 Smilax aspera 390.
 Soja 454.
 Solitärphase 189.
 Somatochlora metallica 63.
 Sonnenblume 388.
 Sordaria decipiens 396.
 — fimiseda 390.
 Sparmannia 449.
 Sphaerophorea menthastri 160.
 Sphingidae 99, 105, 107, 109, 111, 130, 163, 164, 167, 189.
 Sphinx 282.
 — convulvuli 209.
 — ligustri 106.
 Spidae 145.
 Spilosoma 260.
 Spiraea 458.
 Spirogyra 319.
 Sporangienträger 396.
 Sporogonien 471.

- Spring Grain-Aphis 154.
 Squalius 241.
 Squilla 263, 265, 267.
 Stachys silvatica 473.
 Staphylokokken 325.
 Stechmücken 169.
 Steinpilz 377.
 Stenolophus irridicolor 146.
 Sticta pulmonaria 399.
 Stigeoclonium 471.
 Streckungswachstum 524.
 Strobilanthes s. Goldfussia.
 Strömungspotential 308.
 Strontiumion 318.
 Strychnin 248.
 Submikronen 294, 295.
 Submukosa 339.
 Subpermanente Region 12.
 Süßwasserprotozoen 317.
 Sulfogruppen 300.
 Sympetrum 50, 63, 161, 163.
 — danae 65, 168.
 — flaveolum 62, 64.
 — fonscolumbii 63.
 — meridionale 51, 64, 65, 160.
 — rudicundulum 156.
 — sanguineum 64.
 — scoticum 70.
 — striolatum 64, 65.
 Syringa vulgaris 458, 462.
 Syrphiden 70, 137, 203.
 Syrphus auricollis 137.
 — balteatus 137, 160.
 — ribesii 154.
 — vitripennis 137.
 Tabanidae 137.
 Tagesschlaf 465.
 Tagesschlabewegung 363, 370.
 Talorchestia 266, 267, 273, 282.
 — longicornis 257.
 Tapetum 244ff.
 Taraxacum 451.
- Taraxacum officinale 464.
 Taxus 456.
 Tecoma radicans 405.
 Teleastier 245.
 Temporäre Region 12.
 Terias lisa 167, 171, 205, 209.
 — senegalensis 112, 185, 202.
 — senegallus 113.
 Termiten 7, 184.
 Testudo marina 242.
 Tetraneura ulmi 154.
 Thalangium opilio 253.
 Thallus 392, 398, 421ff., 434, 471.
 Thallusrhizoid 394, 395.
 Thecla melinus 156.
 — rubi 268.
 Thelephora terrestre 398.
 Thermotaxis, negative 22.
 — positive 20, 21.
 Thermowachstumsreaktion 489.
 Thinidium 471.
 Thio-uraeum 311.
 Thixotropie 320.
 Tholymis tillarga 66.
 Thyreoidin 327, 332.
 Thyroxin 321.
 Tilia 468, 469.
 Timetes chiron 123.
 — coresia 123.
 — marcella 123.
 Tinca 241.
 Tineola biselliella 208.
 Tadaropsis 252.
 Tolmica Menziesii 466.
 Torpedo 242.
 Torsion 454ff.
 Toxoptera 154.
 Tradescantia 379, 385, 387, 453, 489.
 — fluminensis 387, 530, 531, 532.
 Tragopogon 388.
 Tramea lacerata 56, 210.
 — rosenbergii 66.
 Transpiration 366.
 Transversale Bewegung 370.
- Transversalphototropismus 398, 418ff.
 Traumatotrope Einwirkung 374.
 Treiberameisen 7.
 Triauxin 481.
 Trientalis europaea 472.
 Trifolium 466.
 Triton 242.
 Tropaeulum 404, 416, 417, 474.
 — majus 405, 406, 409, 410, 412, 413, 417, 449.
 — minus 384.
 Tropinota 263.
 Trutta 241.
 Truxalinae 12.
 Trypanblau 332.
 Tsetsefliege 177.
 Tugorkrümmung 370, 449.
 Tussilago farfara 413, 414, 417, 418.
- Überflüge 210.
 Ulmus 469.
 Ultrafiltertheorie 315.
 Urania fulgens 110, 123, 126.
 — — Flugzeit 111.
 — leilus 110, 123, 124, 125.
 Urethan 248, 311, 322.
 Ureum 311.
 Urinauxin 500.
 Urinwuchsstoff 378.
 Urmeristem 371, 372.
 Urodelen 242, 243.
 Urtica 469.
 — divica 384, 458.
 Uvarovsche Phasentheorie 37ff., 181, 188.
- Vallisneria 503.
 Valonia 316, 333.
 Vanessa 270.
 — antiopa 112, 156, 163.
 — callifornica 165.
 — cashmirensis 91, 121.
 — levana 268.
 — io 268.

- Vanessa polichloros 268.
 — urticae 112, 160, 268.
 Vanda teres 461.
 Vanilla planifolia 390,
 391.
 Vaucheria 401.
 Vegetationspunkt 371.
 Viburnum lantana 462.
 Vicia 472.
 — sativa 383, 384.
 — — Wachstumsver-
 teilung 381.
 Vinca 456.
 — major 473.
 Viola odorata 417.
 — tricolor 388, 417,
 418.
 Viscum 461.
 — album 390.
 Vitalfärbung 318 ff., 327,
 331, 332.
 Vitalfärbungsmethode
 309, 310.
 Vitamin A 482.
 Vitis 457, 468.
 — vinifera 390.

 Wachstumskrümmung
 370.
 Wachstumsregulator
 377.
 Wanderheuschrecken
 8 ff.
 — besondere Instinkte
 41.
 — Massenentwicklung
 197.
 — Wandergebiete 11.
 — s. Schistocera gre-
 garia.
 Wanderheuschrecken-
 brutplätze 10.
 Wanderinstinkt 41, 44,
 188, 192.
 Wanderphase 189.
 Wanderung der Aphiden
 153.
 — von Hymenopteren
 147.
 — des Irispigments im
 Forellenaugen 261.
 — der Insekten 1 ff.
 — — Abendansamm-
 lungen 19.

 Wanderung der Insek-
 ten, Brutplätze 30.
 — — Einfluß von
 Licht, Wind und
 Schwerkraft 28.
 — — Einfluß der Tem-
 peratur 193 ff.
 — — Erscheinen und
 Vorkommen 9.
 — — Flugrouten von
 Schmetterlingen, Li-
 bellen, Schwalben
 158.
 — — Fortpflanzung
 174 f.
 — — Gemischte Wan-
 derung 161.
 — — Insektenflug über
 das Meer 164.
 — — Insektenleichen
 im Spülsaum 164.
 — — Jahreszeitliche
 Wanderung 174.
 — — von Käfern 138.
 — — klimatische Be-
 dingungen 193.
 — — Lebensgewohn-
 heit der wandernden
 Larven 14.
 — — Markierungsver-
 suche 165.
 — — Massenans-
 schwemmung von
 Käfern an Küsten
 147.
 — — Massenfunde von
 Käfern auf Bergen
 147.
 — — Morgenansamm-
 lungen 18.
 — — nach dem Süden
 in U. S. A. 157.
 — — Nahrungsmangel
 174, 179 ff.
 — — Raupen 129.
 — — Reaktion bei
 Mittagshitze 19.
 — — Suche nach Ei-
 ablageplätzen 186.
 — — Verbreitung
 durch Luftströmun-
 gen 168.
 — — Vorkommen auf
 hoher See 146.

 Wanderung der Insek-
 ten, Vorkommen im
 Hochgebirge, Glet-
 schern 165.
 — — Wandernde Lar-
 ven 13 ff.
 — der Libellen 48, 176.
 — des Retinapigments
 s. Retinapigment.
 — von Rhynchoten 149.
 — der Schmetterlinge
 72 ff.
 — — Aufzählen der
 Arten Tab. 74—82.
 Wanzen 149.
 — Starrezustand 149.
 Wasserstoffsperoxyd
 312.
 Wasserwanzen 150.
 Went-Cholodny-Wuchs-
 stofftheorie 377,
 476 ff.
 Wespen 184.
 Wirbeltierdarm 337.
 Wistaria sinensis 388,
 450, 466.
 Wolfsmilch 130.
 Wuchshormone 377.
 Wuchsstoff 476 ff., 479,
 482.
 Wuchsstoffgehalt 378.
 Wuchsstoffkrümmun-
 gen 479.
 Wuchsstofftheorie 363,
 420.

 Xanthoria 399.
 Xenopus 276.
 Xylaria Hypoxylon 396.

 Zea 472.
 — Auxin 500.
 — Mays 377.
 — — Auxin 483.
 — — koleoptile 480,
 488.
 Zerebrospinalflüssigkeit
 329.
 Zikaden 152.
 Zusammenschartrieb
 190.
 Zucker 314, 317.
 Zyankali 336.
 Zygotera 209, 210.

Inhalt der Bände I—IX.

I. Namenverzeichnis.

	Band	Seite
Bachmann, F. (Leipzig). Das Saftsteigen der Pflanzen . . .	I	343—379
Balss, H. (München). Wanderungen bei Decapoden (Crustaceen)	6	305—326
Biedermann, W. (Jena). Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. I. <i>Die Histophysiologie der typischen Hautgewebe</i> . II. <i>Die Hautfärbung der Fische, Amphibien, Reptilien</i>	I	I—342
— Histochemie der quergestreiften Muskelfasern	2	416—504
— Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. III a: <i>Stützende und schützende Integumentalorgane niederer Wirbeltiere (Hautskelette)</i> , III b: <i>Das Federkleid der Vögel</i>	3	354—541
— IV. <i>Das Haarkleid der Säugetiere</i>	4	360—680
— V. <i>Die Hautsekretion</i>	6	426—558
Boresch, K. (Tetschen-Liebwerd). Über Ertragsgesetze bei Pflanzen	4	130—204
Brauner, L. (Jena). Die Blaauwsche Theorie des Phototropismus.	2	95—115
Brücke, E. Th. (Innsbruck). Vergleichende Physiologie des Erregungsvorganges	6	327—425
Buchner, P. (Breslau). Ergebnisse der Symbioseforschung I. <i>Die Übertragungseinrichtungen</i>	4	I—129
du Buy, H. G. und E. Nuernbergk (Utrecht). Phototropismus und Wachstum der Pflanzen I.	9	358—544
Feinschmidt, O. und D. Ferdmann (Charkow). Der Winterschlaf	8	I—75
Ferdmann, D. und O. Feinschmidt (Charkow). Der Winterschlaf	8	I—75
Fraenkel, Gottfried (Frankfurt a. M.). Die Wanderung der Insekten	9	I—238
Gicklhorn, J. (Prag). Elektive Vitalfärbungen. Probleme, Ziele, Ergebnisse, aktuelle Fragen und Bemerkungen zu den Methoden	7	549—685
Goldschmidt, R. (Berlin-Dahlem). Die zytotischen sexuellen Zwischenstufen und die Theorie der Geschlechtsbestimmung	2	554—683
Gradmann, H. (Erlangen). Das Winden und Ranken der Pflanzen	5	168—218
Hilzheimer, M. (Berlin). Die Wanderungen der Säugetiere	5	219—289
Jacobs, M. H. (Philadelphia). The Permeability of the Erythrocyte	7	I—55
— W. (München). Der Golgische Binnenapparat. Ergebnisse und Probleme	2	357—415
Kaho, H. (Tartu [Dorpat]). Das Verhalten der Pflanzenzelle gegen Salze	I	380—406
Katz, D. (Rostock). Sozialpsychologie der Vögel.	I	447—478
Kiesel, A. (Moskau). Der Harnstoff im Haushalt der Pflanze und seine Beziehung zum Eiweiß	2	257—310
Klein, Bruno M. (Wien). Das Ciliensystem in seiner Bedeutung für Locomotion, Koordination und Formenbildung mit besonderer Rücksicht der Ciliaten	8	76—179

	Band	Seite
Kolbe, R. W. (Berlin-Dahlem). Grundlinien einer allgemeinen Ökologie der Diatomeen	8	221—348
Krijgsman, B. J. (Buitenzorg, Java). Neuere Ansichten über die Permeabilität von nichtlebenden und lebenden Membranen	9	292—357
Mangold, O. (Berlin-Dahlem). Das Determinationsproblem. I. <i>Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Seitenlinie unter spezieller Berücksichtigung der Amphibien</i>	3	152—227
— II. <i>Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere in der Entwicklung</i>	5	290—404
— III. <i>Das Wirbeltierauge in der Entwicklung und Regeneration</i>	7	193—403
Nuernbergk, E. und H. G. du Buy (Utrecht). Phototropismus und Wachstum der Pflanzen I.	9	358—544
Parker, G. H. (Cambridge [Mass.], U. S. A.) The Movements of the Retinal Pigment.	9	239—291
Prianischnikow, D. N. (Moskau). Ammoniak, Nitrate und Nitrite als Stickstoffquellen für höhere Pflanzen	1	407—446
Schaede, R. (Breslau). Die Kolloidchemie des pflanzlichen Zellkernes in der Ruhe und in der Teilung	5	1—28
Scheuring, L. (München). Die Wanderungen der Fische. I. — Die Wanderungen der Fische. II.	5	405—691
Schratz, E. (Berlin-Dahlem). Die „Manoiloff-Reaktion“. Ihre chemische und physiologische Begründung	6	4—304
Seybold, A. (Köln a. Rh.). Die pflanzliche Transpiration. I. — Die pflanzliche Transpiration. II.	3	228—264
Singer, L. (München). Vergleichende Betrachtung der pathologischen Anatomie und Physiologie des Zentralnervensystems	5	29—165
Skramlik, E. v. (Freiburg i. B.). Die Milz. Mit besonderer Berücksichtigung des vergleichenden Standpunktes	6	559—731
Stark, P. (Breslau). Das Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Lichte neuerer Erfahrungen	7	56—117
Stern, C. (Berlin-Dahlem). Fortschritte der Chromosomentheorie der Vererbung	2	505—553
Stockler, O. (Bremerhaven). Das Halophytenproblem.	2	1—94
Wachs, H. (Rostock). Die Wanderungen der Vögel	4	205—359
Weiss, P. (Wien). Erregungsspezifität und Erregungsresonanz. Grundzüge einer Theorie der motorischen Nerventätigkeit auf Grund spezifischer Zuordnung („Abstimmung“) zwischen zentraler und peripherer Erregungsform. (Nach experimentellen Ergebnissen)	3	265—353
Wettstein, F. v. (Göttingen). Die Erscheinung der Heteroploidie, besonders im Pflanzenreich	1	479—637
Wetzel, K. (Leipzig). Die chemischen Vorgänge beim biologischen Kohlehydratabbau. I. <i>Die einleitenden Prozesse der biologischen Zuckerspaltung</i>	3	1—151
Winkler, K. (Breslau). Vergleichende Pathologie der Geschwülste	2	311—356
Winterstein, H. (Breslau). Wilhelm Biedermann †	7	404—548
Wunder, W. (Breslau). Brutpflege und Nestbau bei Fischen — Nestbau und Brutpflege bei Amphibien	5	692—796
Zimmermann, W. (Tübingen). Die Georeaktionen der Pflanze	6	1—3
	7	118—192
	8	180—220
	2	116—256

II. Sachverzeichnis.

	Band	Seite
Ammoniak, Nitrate und Nitrite als Stickstoffquellen für höhere Pflanzen. (D. N. PRJANISCHNIKOW, Moskau)	1	407—446
Amphibien, Determinationsproblem. Das Nervensystem und die Sinnesorgane. (O. MANGOLD, Berlin-Dahlem).	3	152—227
Amphibien, Nestbau und Brutpflege. (W. WUNDER, Breslau)	8	180—220
Biedermann, W. (H. WINTERSTEIN, Breslau)	6	1—3
Blaauwsche Theorie des Phototropismus. (L. BRAUNER, Jena)	2	95—115
Brutpflege und Nestbau der Fische. (W. WUNDER, Breslau).	7	118—192
Brutpflege und Nestbau bei Amphibien. (W. WUNDER, Breslau)	8	180—220
Ciliaten, Das Ciliensystem in seiner Bedeutung für Locomotion und Koordination und Formenbildung mit besonderer Berücksichtigung der . . . (BRUNO M. KLEIN, Wien)	8	76—179
Ciliensystem, in seiner Bedeutung für Locomotion und Koordination und Formbildung mit besonderer Berücksichtigung der Ciliaten. (BRUNO M. KLEIN, Wien)	8	76—179
Chemische Vorgänge beim biologischen Kohlehydratabbau. I. Teil. Die einleitenden Prozesse der biologischen Zuckerspaltung. (K. WETZEL, Leipzig)	7	404—548
Chromosomentheorie der Vererbung. (C. STERN, Berlin-Dahlem)	4	205—359
Crustaceen, Wanderungen bei Decapoden. (H. BALSS, München)	6	305—326
Decapoden, Wanderungen (Crustaceen). (H. BALSS, München)	6	305—326
Determinationsproblem. I. Nervensystem und Sinnesorgane der Seitenlinie unter spezieller Berücksichtigung der Amphibien. (O. MANGOLD, Berlin-Dahlem)	3	152—227
— II. Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere in der Entwicklung. (O. MANGOLD, Berlin-Dahlem).	5	290—404
— III. Das Wirbeltierauge in der Entwicklung und Regeneration. (O. MANGOLD, Berlin-Dahlem)	7	193—403
Diatomeen, Grundlinien einer allgemeinen Ökologie. (R. W. KOLBE, Berlin-Dahlem)	8	221—348
Elektive Vitalfärbungen. (J. GICKLHORN, Prag)	7	549—685
Ergebnisse der Symbioseforschung. Übertragungseinrichtungen. (P. BUCHNER, Breslau)	4	1—129
Erregungsvorgang, vergleichende Physiologie. (E. TH. BRÜCKE, Innsbruck)	6	327—425
Erregungsspezifität und Erregungsresonanz. Grundzüge einer Theorie der motorischen Nerventätigkeit auf Grund spezifischer Zuordnung zwischen zentraler und peripherer Erregungsform. (P. WEISS, Wien)	3	1—151
Erscheinung der Heteroploidie, besonders im Pflanzenreich. (F. v. WETTSTEIN, Göttingen)	2	311—356
Ertragsgesetze bei Pflanzen. (K. BORESCH, Tetschen-Liebwerd)	4	130—204
Erythrocyte, The Permeability of. (M. H. JACOBS, Philadelphia)	7	1—55
Extremitäten der Wirbeltiere, Determinationsproblem. (O. MANGOLD, Berlin-Dahlem)	5	290—404
Fische, Brutpflege und Nestbau. (W. WUNDER, Breslau)	7	118—192
— die Wanderungen. I. Teil. (L. SCHEURING, München)	5	405—691
— 2. Teil	6	4—304
Fortschritt der Chromosomentheorie der Vererbung. (C. STERN, Berlin-Dahlem).	4	205—359

	Band	Seite
Georeaktionen der Pflanzen. (W. ZIMMERMANN, Tübingen)	2	116—256
Geschlechtsbestimmung, Theorie und die zygotischen sexuellen Zwischenstufen. (R. GOLDSCHMIDT, Berlin-Dahlem)	2	554—683
Geschwülste, vergleichende Pathologie. (K. WINKLER, Breslau)	5	692—796
Golgischer Binnenapparat, Ergebnisse und Probleme. (W. JACOBS, München)	2	357—415
Grundlinien einer allgemeinen Ökologie der Diatomeen. (R. W. KOLBE, Berlin-Dahlem)	8	221—348
Halophytenproblem. (O. STOCKER, Bremerhaven)	3	265—353
Harnstoff im Haushalt der Pflanze und seine Beziehung zum Eiweiß. (A. KIESEL, Moskau)	2	257—310
Heteroploidie, Erscheinungen, besonders im Pflanzenreich. (F. v. WETTSTEIN, Göttingen)	2	311—356
Histochemie der quergestreiften Muskelfasern. (W. BIEDERMANN, Jena)	2	416—504
Insekten, Die Wanderung der. (GOTTFRIED FRAENKEL, Frankfurt a. M.)	9	1—238
Integument der Wirbeltiere, vergleichende Physiologie. (W. BIEDERMANN, Jena)	1	1—342
— Fortsetzung	3	354—541
— Fortsetzung	4	361—680
— Fortsetzung. Hautsekretion	6	427—558
Kolloidchemie des pflanzlichen Zellkerns in der Ruhe und in der Teilung. (R. SCHAEDE, Breslau)	5	1—28
Manoiloff-Reaktion, ihre chemische und physiologische Begründung. (E. SCHRATZ, Berlin-Dahlem)	3	228—264
Membranen, Neuere Ansichten über die Permeabilität von nichtlebenden und lebenden. (B. J. KRIJGSMAN, Buitenzorg, Java)	9	292—357
Milz, mit besonderer Berücksichtigung des vergleichenden Standpunktes. (E. v. SKRAMLIK, Freiburg i. Br.)	2	505—553
Movements of the Retinal Pigment. (G. H. PARKER, Cambridge [Mass.], U. S. A.)	9	239—291
Muskelfasern, Histologie der quergestreiften. (W. BIEDERMANN, Jena)	2	416—505
Nervensystem und Sinnesorgane, Determinationsproblem. (O. MANGOLD, Berlin-Dahlem)	3	152—227
Nestbau und Brutpflege bei Amphibien. (W. WUNDER, Breslau)	8	180—220
Neuere Ansichten über die Permeabilität von nichtlebenden und lebenden Membranen. (B. J. KRIJGSMAN, Buitenzorg, Java)	9	292—357
Nitrate und Nitrite, Ammoniak als Stickstoffquelle für höhere Pflanzen. (D. N. PRIANISCHNIKOW, Moskau).	1	407—446
Ökologie, Grundlinien einer allgemeinen, . . . der Diatomeen. (R. W. KOLBE, Berlin-Dahlem).	8	221—348
Pathologie, vergleichende, der Geschwülste. (W. WINKLER, Breslau)	5	692—796
Permeabilität von nichtlebenden und lebenden Membranen. (B. J. KRIJGSMAN, Buitenzorg, Java)	9	292—357
Permeability of the Erythrocyte. (M. H. JACOBS, Philadelphia)	7	1—55

	Band	Seite
Pflanzen, Ammoniak, Nitrate und Nitrite als Stickstoffquellen. (D. N. PRIANISCHNIKOW, Moskau)	I	407—446
— Ertragsgesetze. (K. BORESCH, Tetschen-Liebwerd)	4	130—204
Pflanzenreich, die Erscheinungen der Heteroploidie. (F. v. WETT- STEIN, Göttingen)	2	311—356
Pflanze, Georeaktion. (W. ZIMMERMANN, Tübingen)	2	116—256
— der Harnstoff im Haushalt der Pflanzen und seine Be- ziehung zum Eiweiß. (A. KIESEL, Moskau).	2	257—310
Pflanzen, Phototropismus und Wachstum. I. (H. G. du BUY und E. NUERNBERGK, Utrecht)	9	358—544
Pflanzen, das Winden und Ranken. (H. GRADMANN, Erlangen)	5	166—218
— Reizleitungsproblem. (P. STARK, Breslau)	2	1—94
— Saftsteigen. (F. BACHMANN, Leipzig)	I	343—379
Pflanzliche Transpiration. I. Teil. (A. SEYBOLD, Köln a. Rh.)	5	29—165
— II. Teil.	6	559—731
Pflanzlicher Zellkern, die Kolloidchemie. (R. SCHAEDE, Breslau)	5	1—28
Pflanzenzelle, das Verhalten gegen Salze. (H. KAHO, Tartu [Dorpat])	I	380—406
Phototropismus, die Blaauwsche Theorie. (L. BRAUNER, Jena)	2	95—115
Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. I. (H. G. du BUY und E. NUERNBERGK, Utrecht)	9	358—544
Physiologie, vergleichende, des Erregungsvorganges. (E. TH. BRÜCKE, Innsbruck)	6	327—425
— vergleichende, des Integuments der Wirbeltiere. (W. BIEDER- MANN, Jena)	I	1—342
— Fortsetzung	3	354—541
— Fortsetzung	4	361—680
— Fortsetzung. Hautsekretion.	6	427—558
Ranken und Winden der Pflanzen. (H. GRADMANN, Erlangen)	5	168—218
Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Lichte neuerer Er- fahrungen. (P. STARK, Breslau)	2	1—94
Retinal Pigment, The Movements of (G. H. PARKER, Cam- bridge [Mass.], U. S. A.)	9	239—291
Saftsteigen der Pflanzen. (F. BACHMANN, Leipzig)	I	343—379
Salze, das Verhalten der Pflanze gegen. (H. KAHO, Tartu [Dorpat])	I	380—406
Säugetiere, ihre Wanderungen. (M. HILZHEIMER, Berlin)	5	219—289
Sozialpsychologie der Vögel. (D. KATZ, Rostock)	I	447—478
Symbioseforschung, Übertragungseinrichtungen. (P. BUCHNER, Breslau)	4	1—129
Theorie der motorischen Nerventätigkeit. Erregungsspezifität und Erregungsresonanz. (P. WEISS, Wien)	3	1—151
Transpiration, pflanzliche. I. Teil. (A. SEYBOLD, Köln a. Rh.)	5	29—165
— II. Teil.	6	559—731
Übertragungseinrichtungen, Ergebnisse der Symbioseforschung. (P. BUCHNER, Breslau)	4	1—129
Vergleichende Pathologie der Geschwülste. (K. WINKLER, Breslau)	5	692—796
— Betrachtung der pathologischen Anatomie und Physiologie des Zentralnervensystems. (L. SINGER, München).	7	56—117
— Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. (W. BIEDER- MANN, Jena)	I	1—342

	Band	Seite
Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. (W. BIEDERMANN, Jena). Fortsetzung	3	354—541
— —	4	361—680
— — Hautsekretion	6	427—558
— Physiologie des Erregungsvorganges. (E. TH. BRÜCKE, Innsbruck)	6	327—426
Verhalten der Pflanzenzelle gegen Salze. (H. KAHO, Tartu [Dorpat])	1	380—406
Vitalfärbungen, elective. (J. GICKLHORN, Prag)	7	549—685
Vögel, Sozialpsychologie. (D. KATZ, Rostock)	1	447—478
Wachstum und Phototropismus der Pflanzen. I. (H. G. du BUY und E. NUERNBERGK, Utrecht)	9	358—544
Wanderungen der Fische. I. Teil. (L. SCHEURING, München)	5	405—691
— — — II. Teil.	6	4—304
— der Vögel. (H. WACHS, Rostock)	1	479—637
Wanderung bei Decapoden (Crustaceen). (H. BALSS, München)	6	307—326
— der Säugetiere. (M. HILZHEIMER, Berlin)	5	219—289
Wanderungen der Insekten. (GOTTFRIED FRAENKEL, Frank- furt a. M.)	9	1—238
Winden und Ranken der Pflanzen. (H. GRADMANN, Erlangen)	5	168—218
Winterschlaf, Der . . . (D. FERDMANN und O. FEINSCHMIDT, Charkow)	8	1—75
Wirbeltiere, paarige Extremitäten. Determinationsproblem. (O. MANGOLD, Berlin-Dahlem)	5	290—404
Wirbeltiere, Vergleichende Physiologie des Integuments. (W. BIEDERMANN, Jena)	1	1—342
— Fortsetzung	3	354—541
— Fortsetzung.	4	361—680
— Fortsetzung. Hautsekretion	6	427—558
Wirbeltierauge in der Entwicklung und Regeneration. Deter- minationsproblem. (O. MANGOLD, Berlin-Dahlem)	7	193—403
Zellkern, pflanzlicher, die Kolloidchemie. (R. SCHAEDE, Breslau)	5	1—29
Zentralnervensystem, vergleichende Betrachtung der patho- logischen Anatomie und Physiologie. (L. SINGER, München)	7	56—117
Zuckerspaltung, die einleitenden Prozesse der biologischen. Kohlehydratabbau. (K. WETZEL, Leipzig)	7	404—548
Zygotische sexuelle Zwischenstufen und die Theorie der Ge- schlechtsbestimmung. (R. GOLDSCHMIDT, Berlin-Dahlem)	2	554—683