

# ERGEBNISSE DER BIOLOGIE

HERAUSGEGEBEN

VON

**K. v. FRISCH · R. GOLDSCHMIDT**

MÜNCHEN

BERLIN-DAHLEM

**W. RUHLAND · H. WINTERSTEIN**

LEIPZIG

BRESLAU

REDIGIERT VON

**H. WINTERSTEIN**

BRESLAU

ACHTER BAND

MIT 88 ABBILDUNGEN



BERLIN  
VERLAG VON JULIUS SPRINGER  
1932

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

COPYRIGHT 1932 BY JULIUS SPRINGER IN BERLIN.

ISBN-13: 978-3-642-89204-2 e-ISBN-13: 978-3-642-91060-9  
DOI: 10.1007/978-3-642-91060-9

# Inhaltsverzeichnis.

	Seite
<b>Der Winterschlaf.</b> Von Dr. D. FERDMANN und Dr. O. FEINSCHMIDT, Charkow.	
I. Einleitung . . . . .	I
II. Allgemeiner Zustand der Tiere während des Winterschlafes . . . . .	2
a) Körpertemperatur . . . . .	2
b) Änderungen im Gewicht der Tiere . . . . .	6
c) Atmung und Blutkreislauf . . . . .	10
III. Stoffwechselforgänge während des Winterschlafes . . . . .	11
a) Gaswechsel . . . . .	11
b) Über die Möglichkeit einer Umwandlung von Fett in Kohlehydrat . . . . .	16
c) Kohlehydratumsatz . . . . .	22
d) Stickstoffumsatz . . . . .	28
e) Energieumsatz . . . . .	34
IV. Veränderungen in den Geweben und Organen . . . . .	35
a) Muskeln . . . . .	35
b) Herzmuskel . . . . .	45
c) Nervensystem . . . . .	49
d) Blut . . . . .	53
e) Endokrine Drüsen . . . . .	55
V. Stoffwechselforgänge während des Erwachens . . . . .	63
Literatur . . . . .	70

## **Das Ciliensystem in seiner Bedeutung für Lokomotion, Koordination und Formbildung mit besonderer Berücksichtigung der Ciliaten.** Von Dr. BRUNO M. KLEIN, Wien. (Mit 28 Abbildungen.)

I. Lokomotion . . . . .	76
a) Allgemeines . . . . .	76
b) Der Wimperapparat . . . . .	79
1. Die Cilie . . . . .	79
2. Das Basalkorn . . . . .	89
3. Die Wimperwurzel . . . . .	94
Anhang. Verschiedene Formen. Derivate und Aggregate der Cilie	101
Die Ciliatur, die verschiedenen Formen des Wimperkleides .	103
c) Die Funktion der Cilie . . . . .	104
1. Die Cilie als motorisches Organoid, als Effektor . . . . .	104
2. Die Cilie als sensibles Organoid, als Rezeptor . . . . .	111
II. Koordination . . . . .	113
a) Art der Koordination . . . . .	113
b) Mechanismus der Koordination . . . . .	122
III. Das koordinierende System . . . . .	133
a) Historisches über reizleitende Strukturen bei Ciliaten . . . . .	133
b) Das Silberliniensystem: Darstellung und morphologische Verhältnisse . . . . .	134
c) Das Silberliniensystem als koordinierendes bzw. nervöses System	148

	Seite
IV. Formbildung: Das Silberliniensystem und die Formbildung . . . . .	153
V. Zusammenhänge und Vergleiche . . . . .	165
a) Das Verhältnis des Silberliniensystems zum „neuromotor apparatus“ . . . . .	165
b) Das nervöse System der Protozoen und das Nervensystem der Metazoen . . . . .	168
c) Silberliniensystem und Interzellulärsubstanz . . . . .	171
Literatur . . . . .	171

**Nestbau und Brutpflege bei Amphibien.** Von Professor Dr. W. WUNDER, Breslau. (Mit 49 Abbildungen.)

Allgemeine Betrachtungen . . . . .	180
A. Nestbau bei Amphibien . . . . .	183
1. Nester im Wasser . . . . .	183
a) Nester unter Steinen . . . . .	184
b) Nester aus Schlamm . . . . .	184
c) Schaumnester im Wasser . . . . .	186
d) Nester in kleinen austrocknenden Wasseransammlungen . . . . .	188
2. Nester außerhalb des Wassers . . . . .	188
a) Grubennest in feuchter Erde . . . . .	188
b) Eiablage in Kuchenform an Felsen . . . . .	191
c) Nester an Pflanzenblättern . . . . .	192
d) Ablauf der Entwicklung bei Amphibien außerhalb des Wassers ohne Kaulquappenstadium und ohne elterliche Brutpflege . . . . .	199
B. Brutpflege bei Amphibien . . . . .	201
1. Bewachen der Eier und Jungen durch die Elterntiere . . . . .	201
2. Brutpflege auf dem elterlichen Körper . . . . .	203
a) Umhertragen der Eier an den Hinterbeinen . . . . .	203
b) Umhertragen der Eier auf der Bauchseite des Frosches . . . . .	205
c) Gelegentliches Umhertragen von Kaulquappen auf dem Rücken . . . . .	205
d) Längeres Umhertragen von Eiern und Larven auf dem Rücken . . . . .	206
e) Entwicklung der Eier im Brutbeutel auf dem Rücken . . . . .	209
f) Entwicklung der Eier in Waben auf dem Rücken . . . . .	211
g) Entwicklung der Eier in der Schallblase des Männchens . . . . .	213
3. Lebendig gebärende Amphibien . . . . .	215
Schluß . . . . .	216
Literatur . . . . .	217

**Grundlinien einer allgemeinen Ökologie der Diatorneen.** Von Dr. R. W. KOLBE, Berlin-Dahlem. (Mit 11 Abbildungen.)

Einleitung . . . . .	222
A. Die Biotope . . . . .	223
I. Das Salzwasser . . . . .	224
1. Das Meer . . . . .	224
2. Das Brackwasser . . . . .	226
3. Das Solwasser . . . . .	227
II. Das Süßwasser . . . . .	229
1. Seen und Weiher . . . . .	229
2. Flüsse . . . . .	232
3. Bäche . . . . .	233
4. Quellen . . . . .	234
5. Moore . . . . .	235
6. Thermalgewässer . . . . .	238
7. Abwässer . . . . .	240
8. Ephemere Gewässer . . . . .	242



	Seite
III. Standorte außerhalb des Wassers . . . . .	245
1. Aerisch-aquatische Standorte (amphibische Diatomeen) . . . . .	248
a) Hygropetrische Standorte . . . . .	248
b) Höhlen und Halbhöhlen . . . . .	249
c) Schnee und Eis . . . . .	251
d) Gezeitenzone, Brandungs- und Spritzzone . . . . .	254
2. Aerische Standorte (atmosphärische Diatomeen) . . . . .	258
a) Erde (edaphische Diatomeen) . . . . .	258
b) Felsen (endolithische Diatomeen) . . . . .	260
c) Moose (bryophytische Diatomeen) . . . . .	261
d) Blätter (epiphyllische Diatomeen) . . . . .	263
B. Analyse der ökologischen Faktoren . . . . .	264
1. NaCl-Gehalt . . . . .	264
2. Kieselsäure . . . . .	273
3. Aktuelle Reaktion . . . . .	276
4. Calcium . . . . .	277
5. Stickstoff und Phosphor . . . . .	280
6. Eisen . . . . .	283
7. Organische Stoffe . . . . .	284
8. Giftstoffe . . . . .	287
9. Schwefelwasserstoff . . . . .	289
10. Sauerstoff . . . . .	291
11. Kohlensäure . . . . .	293
12. Licht . . . . .	294
13. Temperatur . . . . .	297
14. Trockenheit . . . . .	301
15. Wind . . . . .	302
C. Morphologische und biologische Anpassungen an die Umwelt . . . . .	304
I. Das Plankton . . . . .	304
II. Das Neuston . . . . .	312
III. Das Benthos . . . . .	314
1. Freilebende Grundformen . . . . .	316
2. Farblose (und blaue) Diatomeen . . . . .	317
3. Epiphyten . . . . .	319
4. Saprophytismus, Symbiose und Parasitismus . . . . .	321
D. Allgemeine Bemerkungen zur Biologie, Ökologie und Soziologie der Diatomeen . . . . .	323
1. Periodizität . . . . .	323
2. Massenentwicklungen . . . . .	326
3. Wanderungen . . . . .	328
4. Sukzessionen . . . . .	332
5. Kosmopoliten, Ubiquisten, Endemismen, Relikte . . . . .	335
6. Assoziationen . . . . .	337
Literatur . . . . .	338
<b>Namenverzeichnis . . . . .</b>	<b>349</b>
<b>Sachverzeichnis . . . . .</b>	<b>355</b>
<b>Inhalt der Bände I—VIII . . . . .</b>	<b>367</b>

# Der Winterschlaf.

Von D. FERDMANN und O. FEINSCHMIDT, Charkow.

## Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung . . . . .	1
II. Allgemeiner Zustand der Tiere während des Winterschlafes . . . . .	2
a) Körpertemperatur . . . . .	2
b) Änderungen im Gewicht . . . . .	6
c) Atmung und Blutkreislauf . . . . .	10
III. Stoffwechselfvorgänge während des Winterschlafes . . . . .	11
a) Gaswechsel . . . . .	11
b) Über die Möglichkeit einer Umwandlung von Fett in Kohlehydrat . . . . .	16
c) Kohlehydratumsatz . . . . .	22
d) Stickstoffumsatz . . . . .	28
e) Energieumsatz . . . . .	34
IV. Änderungen in den Geweben und Organen . . . . .	35
a) Muskeln . . . . .	35
b) Herzmuskel . . . . .	45
c) Nervensystem . . . . .	49
d) Blut . . . . .	53
e) Endokrine Drüsen . . . . .	55
V. Stoffwechselfvorgänge während des Erwachens der Tiere . . . . .	63
Literatur . . . . .	70

## I. Einleitung.

Der Winterschlaf muß als eine der merkwürdigsten Äußerungen der Anpassungsfähigkeit der Tiere an das Milieu betrachtet werden, die sich im Laufe vieler 1000 Jahre ausgebildet hat.

Im Winterschlafzustande verbleiben die Tiere lange Zeit (einige Monate) fast bewegungslos, nehmen keine Nahrung zu sich, es ist ein Zustand tiefster Ruhe, aus dem sie dann allmählich wieder zum gewöhnlichen Leben zurückkehren.

In Gegenden mit kaltem und mäßigem Klima tritt diese Erscheinung in der Herbst- und Winterperiode auf, daher die Bezeichnung Winterschlaf. Jedoch ist in heißen Gegenden bei Tieren auch ein ähnlicher Zustand bekannt, und zwar ist er hier an die Sommerperiode gebunden.

Schon seit langem haben Forscher dieser interessanten Erscheinung ihre Aufmerksamkeit gewidmet. Dies ist auch begreiflich, wenn man die große biologische Bedeutung des Winterschlafes in Betracht zieht.

Außerdem erscheint uns der Winterschlaf, den man sozusagen als ein „Experiment der Natur“, das eine große Menge von Tieren umfaßt, betrachten kann, auch deshalb von großem Interesse, weil in diesem

Zustände beim Tiere unter natürlichen Bedingungen alle physiologischen Funktionen dermaßen verlangsamt sind, wie man es wohl kaum künstlich erzielen kann. Daher kann, unserer Meinung nach, das Erforschen der biochemischen Vorgänge, welche während des Winterschlafes im Organismus des Tieres verlaufen, zur Klärung der Rolle einzelner Substanzen und der Bedeutung bestimmter Prozesse für die Lebenstätigkeit beitragen.

In dieser Hinsicht sind die Vorgänge, die während des Erwachens der Tiere aus dem Schlafzustand auftreten, ebenfalls äußerst interessant.

Aus der großen Gruppe von Tieren (Avertebrata, Amphibien, Reptilien, Fische, einige Säugetiere), bei denen periodisch in der oder jener Weise eine Herabsetzung der Lebensfunktionen auftritt, bezeichnen wir als Winterschläfer die Gruppe der winterschlafhaltenden Säugetiere, bei denen diese Vorgänge besonders ausgesprochen sind.

## II. Allgemeiner Zustand der Tiere während des Winterschlafes.

### a) Körpertemperatur.

Die Winterschläfer sind durch eine unvollkommene Thermoregulation gekennzeichnet. Unter den Begriff Thermoregulation wird die Gesamtheit der Vorgänge (chemischen und physikalischen) bezeichnet, welche die Körpertemperatur eines Tieres auf einem in sehr engen Grenzen schwankenden Niveau erhalten, das relativ unabhängig von der Außentemperatur und von den Änderungen der Wärmebildung im Organismus ist.

Bei Warmblütern oder homoithermen Tieren ist die Körpertemperatur annähernd konstant und von der Außentemperatur unabhängig.

Kaltblüter oder poikilotherme Tiere sind nicht imstande, ihre Körpertemperatur zu regulieren. Die Körpertemperatur dieser Tiere hängt gänzlich von der Außentemperatur ab.

Außer homoithemer und poikilothermer Tiere gibt es noch eine große Gruppe von Säugetieren, welche als heterotherm bezeichnet werden. Diese Tiere stehen ihrer Thermoregulation nach wohl in der Mitte zwischen homoi- und poikilothermen Tieren. Unter unseren Klimabedingungen verfallen die heterothermen Tiere im Herbst in einen Winterschlaf. Im wachen Zustand sind diese Tiere Warmblüter, während des Winterschlafes dagegen ist ihre Körpertemperatur niedrig und hängt im hohen Maße von der Außentemperatur ab. Es muß jedoch hervorgehoben werden, daß auch im wachen Zustand die Körpertemperatur heterothermer Tiere nicht so konstant ist wie bei den Säugetieren, welche zu der homoithermen Gruppe gehören. Als Regel ist die Körpertemperatur von heterothermen Tieren niedriger als diejenige von homoithermen Tieren. Ferner ist die Körpertemperatur von Winterschläfern, auch in

vollständig wachem Zustande, bestimmten Schwankungen ausgesetzt. Nach BARKOW<sup>1</sup> schwankt die Körpertemperatur eines wachen Igels von 25—35°. MANGILI, der Temperaturmessungen anstellte, indem er das Thermometer durch einen Bauchschnitt einführte, konnte feststellen, daß die Körpertemperatur eines wachen Igels im Mai 31,2° C, im Juli 33,7° C betrug. Nach SAISSY (zit. nach MERZBACHER) war die Körpertemperatur einer wachen Fledermaus 31°, als die Außentemperatur 22° betrug. Die normale Körpertemperatur einer wachen Haselmaus ist nach BERTHOLD 30° C. MANGILI hat im Sommer ein waches Murmeltier getötet, welches im Garten untergebracht war. Die Körpertemperatur des Tieres, im Bauche gemessen, war 36°.

Die unten angeführte Tabelle ermöglicht es, die Körpertemperatur einiger homoithermen Tiere mit derjenigen von wachen heterothermen Tieren zu vergleichen.

Homoitherme Säugetiere	in Grad	Heterotherme Tiere	in Grad
Kaninchen . . . . .	39,2—39,6	Igel . . . . .	25—35
Katze . . . . .	38,8—39,0	Fledermaus . . . . .	31
Hund . . . . .	38,3—39,0	Haselmaus . . . . .	30
Pferd . . . . .	37,6—37,8	Murmeltier. . . . .	36
Schwein . . . . .	39,0		

Während des Winterschlafes ist, wie gesagt, die Körpertemperatur heterothermer Tiere von der Außentemperatur abhängig. VALENTIN hat folgende Temperaturänderungen bei einem winterschlafhaltenden Murmeltier beobachtet.

Außentemperatur:	Körpertemperatur des Murmeltieres:
10,5° C	10,6° C
6,2° C	6,4° C
5,5° C	5,9° C
10,8° C	12,1° C
8,25° C.	8,25° C.

Nach DUBOIS betrug bei vier Murmeltieren während des Winterschlafes (im Februar) bei 4° Außentemperatur die Körpertemperatur:

I. Murmeltier	4,6° C
II. „	4,6° C
III. „	4,8° C
IV. „	4,8° C.

Auch BRUMAN, der auf thermoelektrischem Wege die Körpertemperatur im Winterschlaf befindlicher Siebenschläfer gemessen hat, konnte eine derartige Abhängigkeit der Körpertemperatur von der Umgebung bestätigen.

Doch kann die Körpertemperatur eines Tieres während des Winterschlafes durch Verminderung der Außentemperatur nur bis zu einem gewissen Grade herabgesetzt werden. Unter einer gewissen Grenze kann

niedrige Temperatur als Reiz dienen, der ein Tier aus dem Schlafzustand weckt. Die niedrige Temperatur, die das Erwachen eines Winterschläfers verursacht, bezeichnet PFLÜGER als Minimaltemperatur. Seiner Ansicht nach ist die Minimaltemperatur für verschiedene Tiere nicht dieselbe. Und zwar ist sie für Murmeltiere  $4^{\circ}$  R, für Fledermäuse  $3,5^{\circ}$ , für Haselmäuse  $2,3^{\circ}$  und für Igel  $2,5^{\circ}$ .

Jedoch stimmen diese Daten nicht mit den Daten anderer Forscher überein, welche auch bei niedrigeren Temperaturen, manchmal sogar unter  $0^{\circ}$ , den Winterschlaf von Tieren beobachtet haben. MERZBACHER hat beobachtet, daß Fledermäuse bei einer Temperatur unter  $0^{\circ}$  im Winterschlafzustand waren; als sie in einen warmen Raum gebracht wurden, erwachten sie normal. Daß Fledermäuse auch bei so niedriger Temperatur im Winterschlafzustand sein können, gehört zu den biologischen Eigentümlichkeiten dieser Tierart und daraus kann man keine Schlüsse über den Winterschlaf anderer Tiere ziehen. Die Fledermäuse verbringen ihren Winterschlaf in der Natur unter anderen Bedingungen als die übrigen Winterschläfer. Sie sind im Winter vor der Kälte weniger geschützt als die Tiere, welche ihren Winterschlaf in Höhlen in der Erde verbringen. VALENTIN (2) nimmt an, daß der Winterschlaf bei Temperaturen unter  $0^{\circ}$  gestört wird. PFLÜGER und andere Forscher sind der Ansicht, daß in der Natur niedrige Temperatur (unter einer bestimmten Grenze) das Tier weckt und es veranlaßt, sich tiefer einzugraben. Wenn dies dem Tier nicht gelingt, so kämpft es mit Hilfe energischer Bewegungen gegen die Kälte und nützt auch die in seiner Höhle vorhandenen Nahrungsvorräte aus. In der Gefangenschaft ist ein Tier durch plötzliche Temperaturänderung (Verminderung oder Steigerung) leicht aus dem Schlafzustand zu bringen.

Neuerdings hat WYSS mit Hilfe thermoelektrischer Messungen die Abhängigkeit der Körpertemperatur des Siebenschläfers von der Außentemperatur im wachen Zustande, während des Einschlafens, im Zustande tiefen Winterschlafes und beim Erwachen untersucht und dabei die Größe und den Verlauf der Wärmeproduktion bestimmt. Seine Untersuchungen ergaben, daß die Wärmeproduktion des wachen Siebenschläfers erheblichen Schwankungen unterworfen ist und bei Körperruhe die Tendenz hat abzusinken. Bei Eintritt des Winterschlafes erreicht die Temperatur des Tieres schon in etwa 12 Stunden diejenige der Umgebung. Während des Winterschlafes folgt bei Temperaturen über  $0^{\circ}$  die Körpertemperatur des Siebenschläfers allen Schwankungen der Außentemperatur. Bei Temperaturen unter  $0^{\circ}$  tritt beim schlafenden Tier eine besondere Temperaturregulierung ein, die seine Körpertemperatur während einer längeren Kälteperiode auf weniger als  $+ 1^{\circ}$  konstant halten kann. Beim Erwachen des Tieres, welches 2—3 Stunden währte, steigt die Wärmeproduktion auf etwa das Dreifache derjenigen des Wachzustandes.

Auf Grund seiner Untersuchungen zieht O. WYSS den Schluß: „Als

wesentlich wird hervorgehoben, daß es sich beim Winterschlaf nicht um ein Versagen der Temperaturregulierung handelt, sondern vielmehr um eine neue Regulierung auf eine Minimaltemperatur.“

Wie gesagt, verfallen die heterothermen Tiere unter den Bedingungen des gemäßigten Klimas im Herbst dem Winterschlaf. Jedoch kann die Thermoregulation der heterothermen Tiere nicht allein durch niedrige Außentemperatur beeinträchtigt werden. So verfallen in Gegenden mit heißem Klima heterotherme Tiere in der heißesten Jahreszeit in einen Schlafzustand, der dem Winterschlaf unserer heterothermen Tiere gleicht. Beobachtungen über Winterschläfer, die in Gefangenschaft gehalten wurden, haben erwiesen, daß das Auftreten des Winterschlafes nicht immer mit der Außentemperatur zusammenhängt. FOREL, zit. nach MERZBACHER, hat zwei Siebenschläfer beobachtet, die den ganzen Winter in wachem Zustande verbrachten, im Mai fielen sie in Winterschlaf und schiefen trotz der hohen Außentemperatur bis August. Ihre Körpertemperatur war 20—22°. Die Atmung war verlangsamt. Die Prüfung verschiedener Reflexe ergab, daß das Nervensystem der Tiere in einem für die Schlafperiode typischen Zustande war.

MANGILI beschreibt einen Fall, daß ein Siebenschläfer im Juni bei 15—16° eingeschlafen war. Im Schlafzustande verharrte das Tier bis Mitte Juli und nahm dabei die ganze Zeit keine Nahrung zu sich.

BERTHOLD ließ Haselmäuse den ganzen Winter in einem Zimmer bei 16°, dabei wurden die Tiere nicht wach. Gleiches beobachtete MERZBACHER an Fledermäusen. Wir haben beobachtet, daß Zieselmäuse im September 1930 bei 17° einschliefen. Andererseits sind zwei unserer Zieselmäuse im Winter überhaupt nicht eingeschlafen, obwohl die Temperatur im Vivarium 4—12° C war. VALENTIN, HORVATH, QUINCKE haben im Sommer Murmeltiere beobachtet, die schlaftrunken waren. VALENTIN hat diesen Zustand als Sommerschlaf bezeichnet. Wahrscheinlich ist der Einfluß der Außentemperatur nur eines der Momente, welche die Thermoregulation heterothermer Tiere beeinträchtigen können. Das den heterothermen Tieren eigene Vermögen dem Winterschlaf zu verfallen, muß als äußerst komplizierte biologische Erscheinung betrachtet werden, welche sich bei diesen Tieren im Laufe vieler 1000 Jahre entwickelt hat. Der Winterschlaf dieser Tiere ist also phylogenetisch eine alte Erscheinung.

Man kann mit Sicherheit annehmen, daß diese Erscheinung des Winterschlafes mit einem bestimmten Zustand des Organismus des heterothermen Tieres zusammenhängt. Untersuchungen über den Winterschlaf der Tiere können einen Schlüssel zu dieser biologischen Erscheinung geben.

Auch bei homoithermen Tieren kann unter verschiedenen Einwirkungen die Thermoregulation beeinträchtigt werden. Mit Hilfe von Chloralhydratinjektion läßt sich bei homoithermen Tieren eine Tem-

peraturverminderung und Schlaftrunkenheit hervorrufen. HORVATH (2) gelang es, in Abkühlungsversuchen die Körpertemperatur homoithermer Tiere künstlich herabzusetzen. Diese künstlichen Störungen der Thermoregulation bei homoithermen Tieren haben aber wenig mit dem Winterschlaf heterothermer Tiere gemein.

Der Winterschlaf heterothermer Tiere ist eine physiologische Erscheinung mit einem für sie typischen Stoffwechsel.

### b) Änderungen im Gewicht während des Winterschlafes.

Während der Schlafperiode nimmt das Tier keine Nahrung zu sich. Den Winterschlaf kann man daher als einen Zustand langdauernden physiologischen Hungerns betrachten. Der Gewichtsverlust ist während des Winterschlafes geringer als bei gewöhnlichem Hungern. MANGILI z. B. hat festgestellt, daß in 3 Monaten Winterschlafes ein Tier 12—14% seines Gewichtes verliert. VALENTIN (3) hat den Einfluß der Winterschlafdauer auf den Gewichtsverlust der Murmeltiere ausführlich untersucht.

Seine Daten sind in der folgenden Tabelle wiedergegeben.

Murmeltier Nr.	Anfangs- gewicht g	Tage des Winter- schlafes	Gewichtsverlust			
			Gesamt g	pro Tag g	Gesamt %	pro Tag %
1	3274,0	40	638,5	15,96	19,5	0,49
2	1083,1	40	89,5	2,24	8,3	0,21
3	944,4	70	211,2	3,02	22,4	0,32
4	1322,0	134	242,5	1,81	18,3	0,14
5	1235,2	134	287,9	2,15	23,3	0,17
6	669,3	146	229,3	1,57	34,3	0,23
7	1006,5	169	409,5	2,42	40,6	0,24

Wie aus der Tabelle ersichtlich ist, ist der Gewichtsverlust bei Nr. 6 und 7 am größten (34,3 und 40,6%).

Diese Tiere waren lange Zeit im Schlafzustande; im Laufe dieser Zeit sind sie öfters erwacht, wodurch wahrscheinlich der hohe Gewichtsverlust bedingt wurde. Bei den übrigen Tieren schwankt der Gewichtsverlust von 8,3—23,3%. Der Gewichtsverlust pro Tag beträgt in Prozent des Anfangsgewichtes 0,14—0,49%.

Nach Befunden MAURELS übt die Außentemperatur einen Einfluß auf den Gewichtsverlust während des Winterschlafes aus. Bei Temperaturerhöhung auf 3,1° C (von 11,5—14,6°) wird der tägliche Gewichtsverlust von 0,38 g bis auf 0,81 g pro Kilogramm Körpergewicht erhöht. Wie ist der Einfluß der Außentemperatur auf den Gewichtsverlust des Tieres zu erklären? Es ist möglich, daß er davon abhängt, daß bei höheren Temperaturen die Tiefe des Schlafes vermindert und dies seinerseits mit einer Erhöhung des Stoffwechsels im Organismus verknüpft ist. DUBOIS (1) nimmt an, daß der größere Gewichtsverlust bei höheren Temperaturen damit zusammenhängt, daß das Tier öfter wach wird.

Unsere Beobachtungen über winterschlafhaltende Zieselmäuse haben

erwiesen, daß der Gewichtsverlust des Tieres während der ganzen Schlafperiode engstens davon abhängt wie häufig das Tier erwacht. Der Hauptgewichtsverlust fällt auf die Stunden und Tage des Erwachens.

Besonders charakteristisch ist die Intensität des Gewichtsverlustes während des Winterschlafes im Vergleich mit derjenigen während eines gewöhnlichen Hungerns.

Nach den Befunden von HARI verliert eine Fledermaus während des Winterschlafes täglich 0,08% ihres Anfangsgewichtes, während bei gewöhnlichem Hungern ihr täglicher Gewichtsverlust 2,6—3,3% erreicht. VALENTIN hat den Gewichtsverlust winterschlafhaltender Tiere mit demjenigen von hungernden Amphibien und Reptilien verglichen und ihn ebenso gering gefunden wie bei diesen. In beiden Fällen sind sichtbar die Stoffwechselforgänge im Organismus beträchtlich verlangsamt.

VALENTIN (I, 4) und seine Mitarbeiter haben den Einfluß der Dauer des Winterschlafes auf den Gewichtsverlust einzelner Gewebe und Organe des Murmeltieres untersucht. Ihre Befunde sind in folgenden zwei Tabellen wiedergegeben.

Organe	Prozentuale Zusammensetzung des erlittenen Gesamtverlustes		
	nach 44 Tagen Winterschlaf	nach 168 Tagen Winterschlaf	
Fett . . . . .	3,19	16,28	In 44 Tagen des Winterschlafes hat das Tier 8,3% seines Anfangsgewichtes verloren. 3,2% des Gesamtverlustes fallen auf den Fettschwund.
Muskulatur . . . . .	—	7,63	
Knochen . . . . .	1,79	1,95	
Fell (Haut) . . . . .	0,46	5,57	
Winterschlagdrüse . . . . .	0,35	0,88	
Magen . . . . .	0,27	0,86	
Leber . . . . .	0,24	1,88	
Atmungsorgane . . . . .	0,04	0,44	
Speicheldrüsen . . . . .	0,02	0,02	
Nebennierenapparat . . . . .	0,018	0,02	
Harnblase . . . . .	0,09	—	
Milz . . . . .	—	0,1	
Herz . . . . .	—	0,16	
Gehirn . . . . .	0,07	—	
Rückenmark . . . . .	0,01	—	

Relativer Gesamtverlust der verschiedenen Organe.

Organe	Nach 44 Tagen Winterschlaf	Nach 163 Tagen Winterschlaf	Organe	Nach 44 Tagen Winterschlaf	Nach 163 Tagen Winterschlaf
	%	%		%	%
Fett . . . . .	19,5	99,31	Speicheldrüsen . . . . .	13,13	15,010
Muskulatur . . . . .	—	30,30	Nebennierenapparat . . . . .	39,13	45,65
Knochen . . . . .	—	11,69	Milz . . . . .	9,78	18,87
Fell (Haut) . . . . .	—	35,31	Herz . . . . .	—	27,48
Winterschlagdrüse . . . . .	27,05	68,78	Gehirn . . . . .	7,07	—
Magen . . . . .	14,57	47,05	Rückenmark . . . . .	4,76	—
Leber . . . . .	7,57	58,74			
Atmungsorgane . . . . .	4,14	44,56			



Aus den Tabellen ist ersichtlich, daß während des Winterschlafes das Gewicht aller Organe, aller Gewebe, im größeren oder geringeren Maße abnimmt. Zum Ende der Schlafperiode schwindet das Fett fast gänzlich. In bedeutendem Maße nimmt das Gewicht der Muskulatur, der Haut, der Winterschlagdrüse, der Leber, des Verdauungsapparates und der Atmungsorgane ab. In geringerem Maße wird das Gewicht der Nervensubstanz beeinträchtigt.

Die beträchtlichen Gewichtsverluste der Muskulatur und anderer Gewebe werden wahrscheinlich in bedeutendem Maße durch den Wasserverlust des Organismus verursacht. Das Tier verliert während des Winterschlafes Wasser (als Harn, ferner beim Atmen), Organe und Gewebe werden ärmer an Wasser. Der Wasserverlust der Muskulatur ist sehr beträchtlich. Die Ergebnisse unserer Untersuchungen über die Trockensubstanz der Muskeln von Zieselmäusen während des Winterschlafes und im wachen Zustand sind in folgender Tabelle wiedergegeben.

Datum	Zustand der Zieselmaus	Trockensubstanz des Muskels %	Datum	Zustand der Zieselmaus	Trockensubstanz des Muskels %
9. XI. 29	Tiefer Schlaf	30,47	21. I. 30	Tiefer Schlaf	31,05
25. II. 30	„ „	31,02	4. IV. 30	wach	24,78
15. I. 30	„ „	28,01	7. IV. 30	„	25,33
18. I. 30	„ „	30,02	13. IV. 30	„	25,54

Wie aus der Tabelle hervorgeht, ist der Trockensubstanzgehalt der Muskeln von Zieselmäusen und Murmeltieren während des Winterschlafes bedeutend höher als im wachen Zustande.

Wenn man den Gewichtsverlust einzelner Organe und Gewebe des Murmeltieres während seines Winterschlafes mit denjenigen von anderen Tieren (Tauben, Hunde und andere) während des Hungerns vergleicht, so treten verschiedene Eigenheiten hervor, durch die sich das Hungern während des Winterschlafes vom gewöhnlichen Hungern unterscheidet. Der Gewichtsverlust verläuft allmählich und lange nicht so schnell wie bei gewöhnlichem Hungern. Nach VALENTIN (3) und DUBOIS verliert ein Murmeltier in 160 Tagen Winterschlaf soviel an Gewicht wie gewöhnliche Nagetiere in 12 Tagen Hungerns. Dieser Unterschied tritt noch mehr hervor, wenn man in Betracht zieht, daß der Hauptanteil des Gewichtsverlustes bei winterschlafhaltenden Tieren auf die Zeit des Erwachens fällt. DUBOIS nimmt an, daß in seinen Versuchen das Murmeltier alle 3—4 Wochen erwachte, die Gesamtzeit während der es wach war, betrug ungefähr 2 Stunden.

Was den Gewichtsverlust einzelner Gewebe betrifft, so ist der tägliche Gewichtsverlust der Muskulatur bei der hungernden Taube 40mal, derjenige des Fettes 11mal größer als bei einem winterschlafhaltenden Murmeltier.

GROEBBELS hat den Einfluß der Schlafperiode auf das Wachstum junger Igel untersucht. Vor der Schlafperiode hatte das Gewicht eines jungen Igels in 78 Tagen um 104% zugenommen. Während des Winterschlafes hörte das Wachstum auf, und der Gewichtsverlust betrug 19%. Ein erwachsener Igel verlor in der Schlafperiode 23% seines Anfangsgewichtes. Nach dem Erwachen nahm das Gewicht des jungen Igels in 16 Tagen um 42% zu, während dasjenige des erwachsenen Igels in 20 Tagen nur um 28% zunahm.

In 8—9 Tagen Hungerns verloren wache Igel etwa 20% ihres Gewichtes, also ungefähr ebensoviel wie während der ganzen Schlafperiode. Es ist bemerkenswert, daß nach den Befunden von GRÖBBELS der Gewichtsverlust besonders beträchtlich in Hungerversuchen ist, die an Tieren sogleich nach der Schlafperiode angestellt werden. Unter diesen Bedingungen betrug der Gewichtsverlust schon nach 2 Tagen Hungern 10%.

Zu den Eigentümlichkeiten der Gewichtsänderungen während des Winterschlafes muß noch eine Erscheinung, die zuerst von BARKOW beobachtet wurde, gerechnet werden. Dieser konnte feststellen, daß während des Winterschlafes von Zeit zu Zeit eine geringe Gewichtszunahme stattfindet. Diese interessante Erscheinung wurde von vielen Forschern nachgeprüft und es wurden verschiedene Meinungen über ihre Ursachen geäußert.

VALENTIN hat während der Schlafperiode ein Murmeltier 98mal gewogen, dabei konnte er in 64 Fällen einen Gewichtsverlust, in 19 Fällen eine Gewichtszunahme, in 15 keine Änderungen im Gewicht feststellen. POLIMANTI hat gleichartige Untersuchungen an drei Murmeltieren ausgeführt. Die Ergebnisse seiner Untersuchungen sind in der folgenden Tabelle wiedergegeben.

Veränderungen des Körpergewichtes.

Murmeltier Nr.	Zunahme	Stationäres Verhalten	Abnahme
1	15	15	71
2	9	16	74
3	12	4	59

Eine Gewichtszunahme in der Schlafperiode haben auch VOIT, DUBOIS und PEMBREY beobachtet. NAGAI, der seine Untersuchungen an einem Siebenschläfer ausführte, konnte im Laufe eines Monats keine Gewichtszunahme feststellen.

VALENTIN (3) und VOIT nehmen an, daß die während des Winterschlafes auftretende Gewichtszunahme (sie erreicht 0,5 g) auf die hygroskopischen Eigenschaften des Felles der Tiere zurückzuführen ist. Jedoch erweisen die Untersuchungen von POLIMANTI, daß eine Gewichtszunahme während des Winterschlafes unter verschiedenen Feuchtigkeitsbedingungen auf-

tritt, daher kann die Gewichtszunahme nicht durch die hygroskopischen Eigenschaften des Felles erklärt werden. PEMBREY hat Tiere in einer wasserfreien Respirationskammer untergebracht, trotzdem könnte er während des Winterschlafes eine Gewichtszunahme beobachten. DUBOIS hat festgestellt, daß die Gewichtszunahme in verhältnismäßig kurzen Zeiträumen auftritt, während die atmosphärischen Bedingungen unverändert bleiben.

Die Gewichtszunahme tritt bei tiefem Winterschlaf auf. Wahrscheinlich hängt sie von bestimmten inneren Faktoren ab. Eine Reihe Forscher bringen diese Gewichtszunahme mit einer anderen Erscheinung des Winterschlafes — dem äußerst niedrigen R.Q. in Zusammenhang. Ihrer Meinung nach ist der niedrige R.Q. durch eine chemische Bindung von Sauerstoff im Organismus des winterschlafhaltenden Tieres verursacht. Dabei geht ihrer Meinung nach eine Umwandlung von Fett in Kohlehydrat vor sich. Als Folge dieser chemischen Bindung des eingeatmeten Sauerstoffs tritt von Zeit zu Zeit eine Gewichtszunahme auf.

Die Vorgänge, die mit dem niedrigen R.Q. verknüpft sind, werden ausführlicher im Kapitel über den Gaswechsel erörtert.

### c) Atmung und Blutkreislauf.

Während des Winterschlafes ist die Atmung des Tieres äußerst verlangsamt. HORVATH (1) hat bei einer winterschlafhaltenden Zieselmaus nur eine Atmung auf einige Minuten beobachtet. Im gewöhnlichen Zustande atmet eine Zieselmaus 60—140mal pro Minute. Die Einatmung währt beim winterschlafhaltenden Tier viel länger als die Ausatmung. PEMBREY (2) und BAUGERS haben verschiedene Atmungstypen bei winterschlafhaltenden Murmeltieren beobachtet und dabei einen Zusammenhang mit der Körpertemperatur festgestellt.

Während des Winterschlafes kann ein Tier lange Zeit ohne Sauerstoff auskommen. SPALLANZANI, zitiert nach MERZBACHER, war der erste, der den Einfluß langdauernden Sauerstoffmangels auf den Organismus winterschlafhaltender Murmeltiere und Fledermäuse untersuchte. Seinen Befunden nach übt ein 4stündiger Aufenthalt in CO<sub>2</sub>-Atmosphäre keinen Einfluß auf den Zustand eines winterschlafhaltenden Murmeltieres aus.

SPALLANZANI brachte zwei Fledermäuse, die bei 9° schliefen, für 2 Stunden in Stickstoffatmosphäre; als sie hierauf in einen warmen Raum gebracht wurden, erwachten die Tiere auf normale Weise.

BARKOW hielt einen winterschlafhaltenden Igel 1/2 Stunde unter Wasser ohne Schaden für seinen Organismus. In neuerer Zeit konnte KOENIGCK feststellen, daß winterschlafhaltende Fledermäuse nach 2stündigem Aufenthalt in sauerstofffreier Atmosphäre am Leben blieben. Ein Aufenthalt der Tiere in reiner Wasserstoffatmosphäre, der 2 Stunden 15 Minuten währte, blieb ohne Einfluß auf ihren Zustand.

Während des Winterschlafes ist auch die Blutzirkulation äußerst verlangsamt. Nach VALENTIN (5) schlägt das Herz eines winterschlafhaltenden Tieres jede 3.—4. Minute einmal, manchmal noch seltener. Beim winterschlafhaltenden Murmeltier währt der Blutumlauf 3 bis 4 Minuten. Beim Kaninchen währt er 7—8 Sekunden. In Zusammenhang mit der Verlangsamung der Herztätigkeit ist der Blutdruck bei winterschlafhaltenden Tieren äußerst vermindert. Bei winterschlafhaltenden Murmeltieren betrug der Blutdruck in der Carotis nach VALENTIN (6) 70 bis 72, in einem Falle sogar nur 16 mm Hg. Einen ähnlichen Blutdruck hat DUBOIS in der Schenkelarterie beobachtet.

BUCHANAN hat bei Fledermäusen, welche einschliefen, 72 Pulsschläge pro Minute beobachtet, während die Pulsfrequenz bei wachen Fledermäusen 600—900 pro Minute betrug.

In neuerer Zeit haben ENDRES, MATTHEWS, TAYLOR und DALE die Kontraktionen des isolierten Herzens winterschlafhaltender Murmeltiere untersucht. Das Herz wurde mit einer Ringer-Lockelösung durchströmt. Dabei wurde der Zusammenhang zwischen der Temperatur des Herzens und seiner Kontraktionsfrequenz erforscht. Es erwies sich, daß regelmäßige Kontraktionen nur in den bei 15,3—28,3° ausgeführten Durchströmungsversuchen auftraten. In diesem Temperaturintervall nahm die Herzkontraktionsfrequenz mit der Temperatur zu. Besonders steil war der Anstieg der Kontraktionsfrequenz bei einer Erhöhung der Temperatur von 13—18°, bei weiterer Temperaturerhöhung (bis 28°) stieg die Kontraktionsfrequenz des Herzens gleichmäßiger an. Unter 15° trat eine Tendenz zu der Hemmung der Herztätigkeit auf, Temperaturen über 28° verursachten Herzblock und völligen Stillstand der Herztätigkeit.

Während des Winterschlafes unterscheidet sich, dank dem äußerst herabgesetzten Gaswechsel, das arterielle Blut nur wenig vom venösen. Der Gehalt des Blutes an Gasen ist bei winterschlafhaltenden Tieren überhaupt sehr verändert.

### III. Stoffwechsel während des Winterschlafes.

#### a) Gaswechsel.

Untersuchungen über den Gaswechsel von Winterschläfern haben schon seit langem den äußerst interessanten Befund ergeben, daß während der Schlafperiode der respiratorische Quotient sehr niedrig ist. Dies wurde zuerst von REGNAULT u. REISET festgestellt; sie beobachteten beim Murmeltier während des Winterschlafes einen R.Q. = 0,399. Eine Reihe anderer Forscher konnten diesen Befund bestätigen, doch muß darauf hingewiesen werden, daß bei verschiedenen Tieren, von verschiedenen Autoren R.Q. gefunden worden sind, die höher oder niedriger als 0,399 sind:

	Tierart	R.Q.
REGNAULT u. REISET. . .	Murmeltiere	0,399
VALENTIN . . . . .	„	0,44 (durchschnittlich)
VOIT . . . . .	„	0,33
PEMBREY . . . . .	„	0,54
NAGAI . . . . .	„	0,61
PEMBREY . . . . .	Haselmaus	0,226—0,601
NAGAI . . . . .	Siebenschläfer	0,57—0,68
NAGAI . . . . .	Igel	0,61—0,65
SCHENK. . . . .	„	0,41—0,65

Diese Daten weisen zweifellos darauf hin, daß während des Winterschlafes der R.Q. niedriger ist als er unter gewöhnlichen Bedingungen sogar dann wäre, wenn nur Fett oxydiert würde (0,71). Die großen Unterschiede in den von verschiedenen Forschern gefundenen R.Q.-Werten sind wohl teilweise auf Unvollkommenheiten der von ihnen angewandten Methoden zurückzuführen, teilweise darauf, daß der Zustand des Tieres (die Tiefe des Schlafes) während der Untersuchung nicht immer genügend berücksichtigt wurde. Während der Schlafperiode ist, wie bekannt, die Tiefe des Schlafes nicht immer die gleiche. Außerdem kann der Schlafzustand des Tieres auch während der Untersuchung beeinträchtigt werden, da das Tier beunruhigt wird (durch Entnahme aus dem Käfig, Unterbringen im Apparat usw.). NAGAI hat 1904—1909 eine Reihe sorgfältiger Untersuchungen über den Gaswechsel winterschlafhaltender Tiere angestellt, um die von anderen Forschern erhaltenen Daten endgültig zu prüfen. Seine Befunde sind in der folgenden Tabelle wiedergegeben.

Durchschnittliche Respirationsgröße des Murmeltiers bei  
verschiedenen Zuständen.

Zustand des Murmeltiers	Mittlere Werte von			Mittlere Höhe der Körpertemperatur in Grad C
	CO <sub>2</sub> pro kg und Stunde in cm	CO <sub>2</sub> pro kg und Stunde in cm <sup>3</sup>	$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$	
Tiefer Schlaf. .	30,5	18,7	0,61	10
Leiser Schlaf .	77,3	50,0	0,64	13,5
Schlaftrunken .	258,0	199,8	0,77	24,4
Wach . . . . .	605,5	486,9	0,804	36,5

Aus der Tabelle ist ersichtlich, daß die Größe des R.Q. von der Tiefe des Schlafzustandes abhängig ist. Andererseits besteht ein enger Zusammenhang zwischen der Tiefe des Winterschlafes des Tieres und seiner Körpertemperatur — je tiefer der Schlaf, um so niedriger die Körpertemperatur. Was den Sauerstoffverbrauch pro Kilogramm und Stunde betrifft, so ist er ebenfalls von der Tiefe des Schlafzustandes abhängig, und zwar ist er bei tiefem Schlaf am geringsten. Dies ist auch aus folgender Tabelle von NAGAI ersichtlich:

Zustand des Tieres	Verhältniswert von O <sub>2</sub>	Verhältniswert von CO <sub>2</sub>	Rektaltemperatur in Grad C
Tiefer Schlaf . . . . .	1	1	10
Leiser Schlaf . . . . .	2,5	2,7	13,5
Schlaftrunken . . . . .	8,1	10,7	24,4
Wach . . . . .	21,4	26,0	36,5

NAGAI hat seine Untersuchungen an zwei Murmeltieren ausgeführt. Eines dieser Murmeltiere war fast die ganze Zeit im Zustande eines tiefen Schlafes, das zweite dagegen erwachte öfters, der Schlafzustand war nicht tief. An diesen zwei Objekten gelang es ihm, wie aus der Tabelle hervorgeht, festzustellen, daß im tiefen Schlafzustande die Tiere 21,4mal weniger O<sub>2</sub> verbrauchen als im wachen Zustande. Es muß darauf hingewiesen werden, daß unter der Benennung „tiefer Schlaf“ nicht immer derselbe Schlafzustand der Tiere verstanden wird. In diesem Falle hat NAGAI als „tiefen Schlaf“ den Zustand seiner Tiere bezeichnet, bei welchen ihre Rektaltemperatur 10° betrug. Wie bekannt, kann der Winterschlaf der Murmeltiere auch bei einer Außentemperatur von 5 bis 6° verlaufen, dabei ist ihre Körpertemperatur der Außentemperatur nahe oder sogar gleich.

Unter diesen Bedingungen ist der Schlafzustand tiefer als in den Versuchen von NAGAI. Wenn man den Zusammenhang in Betracht zieht, der zwischen der Gaswechselintensität, dem R.Q. und der nach der Körpertemperatur beurteilten Tiefe des Schlafzustandes besteht, so kann man vermuten, daß während eines tieferen Winterschlafes, als derjenige den NAGAI als „tiefer Schlaf“ bezeichnet, der Gaswechsel noch weniger intensiv, der R.Q. noch niedriger ist. Dies ist wahrscheinlich in den Versuchen von VALENTIN der Fall gewesen. Die Befunde VALENTINS über den Zusammenhang zwischen dem Zustand des Tieres und der Gaswechselintensität sind in folgender Tabelle wiedergegeben.

Vergleich der durchschnittlichen Respirationsgröße des Murmeltieres bei verschiedenen Zuständen.

Zustand des Murmeltieres	Verhältniswert von O <sub>2</sub>	Verhältniswert von CO <sub>2</sub>
Tiefer Schlaf . . . . .	1,0	1,0
Ruhiger Schlaf . . . . .	2,0	2,3
Leiser Schlaf . . . . .	6,1	8,7
Schlaftrunken . . . . .	24,2	39,2
Wach . . . . .	41,0	74,7

In den Versuchen VALENTINS haben die Murmeltiere im Zustande tiefen Schlafes 4mal weniger O<sub>2</sub> verbraucht als im wachen Zustande (in den Versuchen von NAGAI 21,4mal weniger). Während NAGAI drei Zustände des Winterschlafes unterscheidet (tiefer Schlaf, leiser Schlaf, schlaftrunken), gibt VALENTIN vier Zustände an (tiefer Schlaf, ruhiger Schlaf, leiser Schlaf, schlaftrunken). Als „tiefen Schlaf“ bezeichnen

NAGAI und VALENTIN wahrscheinlich ihrer Tiefe nach verschiedene Schlafzustände. Der niedrige R.Q. (0,44), den VALENTIN beobachtet hat, ist daher sichtbar dadurch bedingt, daß seine Murmeltiere in einem Zustande tieferen Schlafes waren als diejenigen von NAGAI.

Obwohl dem Gaswechsel während des Winterschlafes viele Untersuchungen gewidmet sind, ist dies Gebiet noch lange nicht geklärt. Die Befunde verschiedener Forscher unterscheiden sich derartig, daß es schwierig ist zu entscheiden, in welchem Maße der R.Q. bei verschiedenen Winterschläfern in Wirklichkeit vermindert ist, ob der R.Q. während der ganzen Schlafperiode der gleiche ist, wieviel Tage ein Tier im Zustande tiefen Schlafes mit sehr niedrigem R.Q. verbringt, wieviel Tage im Zustande weniger tiefen Schlafes mit höheren R.Q., wieviel Mal es erwacht. Die Schlafperiode hat bei verschiedenen Tieren verschiedene Dauer. Murmeltiere schlafen unter Laboratoriumsbedingungen 5 bis 6 Monate. Im Laufe dieser Zeit erwachen sie periodisch für einige Stunden, manchmal sogar für einige Tage, oft sind sie nur schlaftrunken, ferner sind sie zeitweise im Zustande tiefen, zeitweise im Zustande weniger tiefen Schlafes. In allen diesen Zuständen müssen Gaswechselintensität und R.Q. sich ändern, daher können nur Untersuchungen, die die ganze Schlafperiode umfassen, eine richtige Vorstellung über den Gaswechsel und den R.Q. während des Winterschlafes ergeben.

Bei derartigen Untersuchungen muß natürlich mit der biologischen Eigenart der Tiere gerechnet werden. Der Winterschlaf verläuft in der Natur bei verschiedenen Tieren unter verschiedenen Bedingungen. Fledermäuse verbringen z. B. den Winterschlaf auf Böden, Baumhöhlungen usw. Als Insektenfresser haben sie lange Zeit keine Möglichkeit sich zu ernähren, während der ganzen Schlafperiode bleiben sie ohne Nahrung. Zieselmäuse, Murmeltiere, Hamster und andere verbringen den Winterschlaf in Höhlen, wo sie Nahrungsvorräte haben. Es ist möglich, daß sie beim Erwachen Nahrung zu sich nehmen. Unsere Beobachtungen über das Verhalten von Zieselmäusen und Murmeltieren während der Schlafperiode (unter Laboratoriumsbedingungen) führen uns zu dem Schluß, daß die Tiere in den Stunden (manchmal auch Tagen), in denen sie wach sind, zuweilen sehr aktiv sind und nicht immer der Nahrung entsagen.

Ferner ist wahrscheinlich bei verschiedenen Tieren die Fettablagerung und der allgemeine Zustand der Tiere zur Zeit, in welcher sie in Winterschlaf verfallen, verschieden; dies kann auch einen bestimmenden Einfluß auf den gesamten Stoffwechsel und folglich auch auf den Gaswechsel während des Winterschlafes ausüben.

Es ist möglich, daß der Unterschied in den Werten des R.Q. von Haselmäusen 0,226—0,601 (PEMBREY) und Siebenschläfern 0,57—0,68 (NAGAI) auf die biologischen Eigentümlichkeiten dieser Tiere zurückzuführen ist.

Es ist von Interesse, daß NAGAI aus seinen Untersuchungen über den Gaswechsel von Murmeltieren und Siebenschläfern den Schluß zieht, daß während der Schlafperiode der Gaswechsel bei kleineren Tieren (Siebenschläfer) intensiver verläuft als bei größeren (Murmeltiere). Dieser Befund weist wiederum darauf hin, daß die biologischen Eigenheiten der Tiere sich in bestimmter Weise während der Schlafperiode sowie beim Erwachen offenbaren.

Es ist von Interesse, daß nach den Befunden von FLEISCHMANN, welcher die Gewebsatmung *in vitro* nach WARBURG untersuchte, kein Unterschied zwischen der Atmungsintensität der Gewebe von winterschlafenden und wachen Tieren besteht.

Während des Winterschlafes hört die Lebenstätigkeit des Tieres nicht auf, sie ist nur sehr verlangsamt. Der Stoffwechsel ist während der Schlafperiode quantitativ, sowie auch qualitativ verändert. Dies geht schon genügend klar aus den Gaswechseluntersuchungen hervor. Es ist, wie erwähnt, zweifellos, daß während des Winterschlafes der R.Q. sogar niedriger ist als bei der Oxydation von Fett (0,71). Dies weist darauf hin, daß der eingeatmete Sauerstoff im Organismus auf irgendeine Weise festgehalten wird. REGNAULT u. REISET haben die Vermutung geäußert, daß der Sauerstoff sich im Organismus anhäuft. Dies erklärt ihrer Meinung nach auch ihren Befund, daß bei tiefem Schläfe das Gewicht der Tiere von Zeit zu Zeit etwas zunimmt.

Wenn man mit dieser Annahme von REGNAULT u. REISET rechnet, so entsteht die Frage, ob die Anhäufung von Sauerstoff im Organismus während des Winterschlafes mit seinem Verbrauch beim Erwachen verbunden ist. Es ist bekannt, daß beim Erwachen des Tieres (dies wiederholt sich periodisch) es sich schnell erwärmt. HENRIQUES hat darüber Untersuchungen an Igelu ausgeführt, um festzustellen, ob der während der Schlafperiode angehäufte Sauerstoff beim Erwachen verbraucht wird, ob er dabei an den mit Wärmeentwicklung verlaufenden Prozessen teilnimmt.

Die Untersuchungen wurden in folgender Weise angestellt. Es wurde der Gaswechsel des schlafenden Igels während des Erwachens untersucht. Die Körpertemperatur des Igels war bei Beginn des Versuches 6,5° C. Das Erwachen dauerte 2 Stunden 50 Minuten und während dieser Zeit stieg die Temperatur bis auf 31,7° C an. Die Menge des eingeatmeten Sauerstoffs von Anfang bis zu Beendigung des Erwachens betrug 2,213 Liter. HENRIQUES nimmt an, daß dabei im Organismus eine Oxydation von Fett vor sich geht; wenn dies der Fall ist, so muß eine Wärmeentwicklung von 10,4 Cal stattfinden. Nach dem Erwachen wurde das Tier sogleich getötet und in einen Eiskalorimeter gelegt, um die Wärmemenge, die am Ende des Erwachens vorhanden war, zu bestimmen. Aus dem Gewicht des Tieres und dem spezifischen Wärmefaktor des Körpers (0,83) wurde die Wärmemenge zu Beginn des Erwachens berechnet ( $0,83 \cdot 660 \cdot 6,5 = 3,561$  cal).



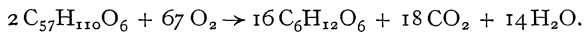
Die im Kalorimeter gemessene Wärmemenge betrug 13,412 Cal. Daraus ist ersichtlich, daß während des Erwachens des Igels, das mit einer Temperaturerhöhung von 6,5° bis auf 31,7° einherging, 13,412 — 3,561 Cal = 9,851 Cal gebildet wurden.

Auf Kosten des eingeatmeten O<sub>2</sub> konnten 10,4 Cal gebildet werden. Die Wärmebildung betrug 9,851 Cal, also ungefähr ebensoviel. Diese Untersuchungen weisen darauf hin, daß die beträchtliche Temperaturerhöhung während des Erwachens der Tiere, nicht mit einem Verbrauch von im Zustande tiefen Schlafes angehäuften Sauerstoff einhergeht.

Wie kann man dann den niedrigen R.Q. während des Winterschlafes erklären? Was für Prozesse verlaufen im Organismus des schlafenden Tieres, die mit einer Bindung von Sauerstoff verbunden sind?

### b) Über die Möglichkeit einer Umwandlung von Fett in Kohlehydrat.

PEMBREY (1a), der den niedrigen R.Q. während des Winterschlafes von Haselmäusen beobachtet hat, hat die Vermutung geäußert, daß während des Winterschlafes eine Umwandlung von Fett in Kohlehydrate stattfindet. Nach der Hypothese von CHAUVEAU und VOIT ist der Chemismus dieser Umwandlung der folgende:



Wenn nur dieser Prozeß stattfindet, muß der R.Q.  $\frac{18 CO_2}{67 O_2} = 0,268$  betragen. Wie schon gesagt, hat PEMBREY bei schlafenden Haselmäusen einen R.Q. beobachtet, der von 0,226—0,601 schwankte.

NAGAI hat die Annahme PEMBREYS einer Kritik unterworfen. Aus den von PEMBREY für die Haselmaus festgestellten Werten des Sauerstoffverbrauchs folgert er, daß eine Umwandlung von Fett in Kohlehydrate nicht möglich sei. PEMBREY hat in einem Fall beobachtet, daß in 1/2 Stunde 0,0016 g CO<sub>2</sub> ausgeschieden wurden, in einem anderen Fall 0,0007 g. Der R.Q. war im ersten Fall 0,247, im zweiten 0,220. Wenn man annimmt, daß die Haselmaus die ganze Zeit in einem Zustande tiefen Schlafes war und jede 1/2 Stunde 0,0016 g CO<sub>2</sub> ausschied, so ist aus der oben angeführten Formel zu berechnen, daß diese Menge CO<sub>2</sub> etwa 0,0036 g Fett entsprach. NAGAI berechnet daraus weiter, daß im Organismus der Haselmaus pro Tag Winterschlaf 0,1728 g Fett verschwinden mußte, unter Bildung von 0,314 g Glykogen. Wenn man das Gewicht der Haselmaus (23,197 g) in Betracht zieht und annimmt, daß der Fettgehalt im Organismus der Haselmaus am Beginn der Schlafperiode 20% betrug, so müßte die gesamte Fettmenge (4,63 g) im Laufe eines Monats in Kohlehydrate verwandelt, also 8,35 g Glykogen gebildet werden, was selbstverständlich nicht denkbar ist.

NAGAI zieht daraus den Schluß, daß die Befunde von PEMBREY die Möglichkeit einer Umwandlung von Fett in Kohlehydrat nicht bestätigen. NAGAI weist auch darauf hin, daß der von PEMBREY gefundene

R.Q. 0,247—0,226 niedriger ist als derjenige der einer Umwandlung von Fett in Kohlehydrat entspricht (0,268). Der von PEMBREY für diese Haselmaus gefundene niedrige R.Q. rührt nach der Meinung NAGAI von methodischen Fehlern her.

Es ist sehr möglich, daß PEMBREY bei seinen Untersuchungen methodische Fehler begangen hat, jedoch scheint uns die Kritik, welcher NAGAI, die Annahme PEMBREYS, daß während des Winterschlafes eine Umwandlung von Fett in Kohlehydrat stattfindet, unterwirft, nicht genügend begründet. PEMBREY hat bei einer schlafenden Haselmaus respiratische Quotienten gefunden, die zwischen 0,226 und 0,601 schwankten. NAGAI geht in seinen Ausführungen von dem minimalen R.Q. aus. Ferner nimmt er an, daß die Haselmaus im Laufe eines Monats die ganze Zeit im Zustande tiefen Schlafes verharrte, daß der R.Q. die ganze Zeit sehr niedrig war, und daß die Intensität des Gaswechsels auf demselben niedrigen Niveau blieb. Praktisch ist dies kaum möglich. Das Tier wird von Zeit zu Zeit wach, im Laufe des Monats ist es einige Zeit in einem Zustande weniger tiefen Schlafes oder schlaftrunken. Im wachen und schlaftrunkenen Zustande ändert sich sein Gaswechsel, die Glykogenvorräte können in bedeutendem Maße verbraucht werden.

Ferner geht NAGAI bei seinen Ausführungen von der Voraussetzung aus, daß im Organismus der schlafenden Haselmaus nur *ein* Prozeß verläuft: die Umwandlung von Fett in Kohlehydrat. Andere Stoffwechselprozesse verlaufen also während des Winterschlafes nicht. Es ist überflüssig, die absolute Unhaltbarkeit dieser Voraussetzung NAGAI näher darzulegen.

PEMBREY (3) hat bei Murmeltieren während des tiefen Schlafes einen R.Q. 0,54 gefunden, NAGAI bei schlafenden Murmeltieren 0,54—0,70 (durchschnittlich 0,61). Andere Forscher haben R.Q. gleich 0,6 und niedriger gefunden. Es würde uns objektiv erscheinen bei Erörterung die Möglichkeit der Umwandlung von Fett in Kohlehydrat, von den von vielen Forschern beobachteten R.Q. 0,5—0,6 auszugehen. Ein derartiger R.Q. weist zweifellos darauf hin, daß im Organismus des schlafenden Tieres eine chemische Bindung von Sauerstoff stattfindet, die vielleicht mit einer Bildung von Kohlehydrat zusammenhängt. Es scheint uns sichergestellt zu sein, daß während des Winterschlafes im Organismus des Tieres eine Bildung von Glykogen aus anderen Substanzen vor sich geht. Schon die Versuche von CLAUDE BERNARD haben erwiesen, daß im Organismus der schlafenden Murmeltiere eine beträchtliche Menge Glykogen erhalten bleibt, beim Erwachen des Tieres schwindet das Glykogen schnell. Man könnte diesen Befund CLAUDE BERNARDS nur mit gewisser Vorsicht verwerten, da er ihn an einer sehr geringen Zahl von Tieren erhalten hat, jedoch bestätigen analoge Untersuchungen anderer Autoren die Daten CLAUDE BERNARDS.

Die Befunde von DUBOIS (1) über den Glykogengehalt der Leber von Murmeltieren sind in der folgenden Tabelle wiedergegeben.

Tage des Winterschlafes	Glykogen in 100 g Leber	
	Schlafendes Tier g	Erwachendes Tier g
4	6,05	0,2
7	8,88	0,0
9	8,65	—
10	10,32	0,0

Ähnliche Daten haben Untersuchungen von WEINLAND u. RIEHL ergeben:

	Gewicht des Murmeltiers g	Glykogen g	Glykogen pro kg
Vor dem Erwachen . . .	2520,7	9,03	3,58
Nach dem Erwachen . .	2515,7	4,775	1,89
Unterschied . . . . .	— 5,0	— 4,225	— 1,69

Aus den Daten WEINLANDS u. RIEHLS geht hervor, daß beim Erwachen des Tieres etwa die Hälfte des im Organismus vorhandenen Glykogens verschwindet. Ferner haben die Untersuchungen dieser Autoren erwiesen, daß der Glykogengehalt im Organismus von Winterschläfern in der Periode vom März bis Dezember annähernd konstant bleibt. Dies ist um so merkwürdiger, als die Tiere während der Schlafperiode wiederholt erwachen und das Erwachen, wie gesagt, mit einem beträchtlichen Glykogenzerfall einhergeht, trotzdem ist am Ende der Schlafperiode der Glykogengehalt der Leber und der Muskeln beträchtlich.

Während des Winterschlafes findet also eine chemische Bindung von Sauerstoff und eine Bildung von Glykogen statt. Außerdem ist bekannt, daß während des Winterschlafes die Fettvorräte allmählich schwinden. Diese Befunde erlauben es anzunehmen, daß im Organismus von Winterschläfern während der Schlafperiode eine Bildung von Kohlehydraten aus Fett vor sich gehen kann.

Im Zusammenhang mit der oben erwähnten Annahme ist es von Interesse die Frage zu erörtern, was für Ansichten über die Möglichkeit einer Umwandlung von Fett in Kohlehydrat zur Zeit bestehen, ob ein derartiger Prozeß vom biochemischen Standpunkt aus denkbar ist, ob in der Natur eine derartige Umwandlung bekannt ist, und ob es möglich ist auf experimentellem Wege eine Bildung von Kohlehydrat aus Fett im tierischen Organismus zu beweisen.

Daß im tierischen Organismus eine Umwandlung von Kohlehydrat in Fett stattfindet, ist unstreitbar. Eine Reihe von Befunden auf dem Gebiete der Tierzucht, wo Kohlehydrate zum Mästen von Tieren verwendet werden, weisen darauf hin, wie verbreitet diese Erscheinung ist. Es ist natürlich, daß die Frage sich erhebt, ob dieser Vorgang, Bildung

von Fett aus Kohlehydrat, ein reversibler ist (Kohlehydrat  $\rightleftharpoons$  Fett). Darüber bestehen verschiedene Ansichten. Einige Physiologen nehmen an, daß im tierischen Organismus beständig eine Umwandlung von Fett in Kohlehydrat vor sich geht, daß Kohlehydrat die einzige Substanz ist, deren Abbau Energie für die Muskeltätigkeit liefert (MACLEOD, GEELMUYDEN). Andere wiederum nehmen an, daß das Freiwerden der potenziellen Energie des Fettes nicht mit seiner Umwandlung in Kohlehydrat verknüpft ist (LUSK), daß die Fette im Organismus bis zu ihren Endprodukten oxydiert werden, und die dabei freiwerdende Energie unmittelbar für die Muskeltätigkeit verwertet werden kann.

Wenn es möglich wäre zu beweisen, daß die Muskeltätigkeit ausschließlich mit einer Umwandlung von Kohlehydrat verknüpft ist, so könnte man durch mathematische Berechnungen erweisen, daß Kohlehydrat im Organismus aus Fett gebildet werden muß. Der Organismus des Tieres besteht etwa zu 40% aus Muskeln, also muß schon in der Ruhe ein beträchtlicher Teil des gesamten Stoffwechselvorganges auf die Muskeln entfallen. Während der Muskeltätigkeit verläuft der Stoffwechsel sehr intensiv, und in diesem Fall muß auf den Stoffwechsel der Muskel ein noch größerer Teil des gesamten Stoffwechsels entfallen.

Im vorigen Jahrhundert, noch lange bevor die wichtige Rolle der Kohlehydrate für die Muskeltätigkeit experimentell bewiesen wurde, hat CHAUVEAU als erster die Meinung geäußert, daß die Kohlehydrate die einzige Energiequelle für die Muskulararbeit seien. Während der Muskeltätigkeit verschwinden Kohlehydrate sowie auch Fett, dabei ist das Fett in kalorischer Beziehung den Kohlehydraten nicht äquivalent. Nach der Meinung CHAUVEAUs geht etwa 30% der gesamten Energie in Wärme über und wird für die Muskulararbeit nicht verwertet. Bei der Arbeit von Tieren (auf nüchternen Magen oder auch nach Fütterung mit Fett) beträgt der respiratorische Quotient 0,95, nach Beendigung der Muskeltätigkeit dagegen, in der Ruhe, fällt der R.Q. bis auf 0,74 bis 0,67. CHAUVEAU schließt aus diesen Befunden, daß unmittelbar während der Arbeit Kohlehydrate oxydiert werden, nach der Arbeit dagegen eine Umwandlung von Fett in Kohlehydrat abläuft.

Untersuchungen von HEINEMAN, FRENTZEL u. REACH aus dem ZUNTZschen Laboratorium, die zur Nachprüfung der Befunde von CHAUVEAU unternommen wurden, haben erwiesen, daß Fette als Energiequelle für die Muskeltätigkeit dienen können, ohne sichtbare Energieverluste. Untersuchungen aus neuerer Zeit von ANDERSON u. LUSK, KROGH u. LINDHARD widersprechen ebenfalls den Befunden von CHAUVEAU. MACLEOD ist gleich CHAUVEAU der Ansicht, daß Kohlehydrate die einzige Energiequelle für die Muskeltätigkeit sind und daß Fett im Organismus in Kohlehydrat umgewandelt wird. Nach der Meinung, MACLEODs findet diese Umwandlung wahrscheinlich in der Leber statt. Als Ausgangspunkt für die Ansicht MACLEODs (2) dienen die Unter-

suchungen von MEYERHOF u. HILL, nach denen die Muskeltätigkeit mit einer Umwandlung von Kohlehydraten verknüpft ist. Wie bekannt, sollte nach der MEYERHOF-HILLSchen Theorie während der Muskelkontraktion ein Glykogenzerfall zu Milchsäure vor sich gehen. Die Bildung von Milchsäure aus Glykogen ist eine exothermische Reaktion, die Energie, die dabei frei wird, wird für die Muskelarbeit verwertet. Ein Teil ( $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{6}$ ) der gebildeten Milchsäure wird dann oxydiert, der Rest wieder zu Glykogen synthetisiert. Zu dieser Resynthese von Glykogen aus Milchsäure wird die Energie verwertet, die bei der Oxydation von Milchsäure frei wird. Die Muskelarbeit ist also nach MEYERHOF u. HILL mit einer Oxydation von Kohlehydraten verknüpft. Von dieser Ansicht ausgehend nimmt MACLEOD (2) an, daß während der Muskelarbeit im Organismus nur Kohlehydrate oxydiert werden, die Fette können für die Muskeltätigkeit nur nach ihrer Umwandlung in Kohlehydrate verwertet werden.

Die Forschungsergebnisse der Biochemie der Muskeltätigkeit in den letzten Jahren haben diese MEYERHOF-HILLSche Theorie nicht bestätigt. Es wurden neue Substanzen entdeckt, die Bedeutung für die Muskeltätigkeit haben. Man ist jetzt nicht mehr berechtigt, die Kohlehydrate als einzige Energiequelle für die Muskeltätigkeit anzusehen (Näheres siehe Kap. IV, a).

Ohne die energetische Rolle des Kohlehydratabbaues für die Muskeltätigkeit zu bestreiten, muß zur Zeit angenommen werden, daß der Vorgang der Milchsäurebildung aus Glykogen nicht der Hauptvorgang der Muskeltätigkeit ist, sondern ein Begleitvorgang. Ferner werden, wie MEYERHOF festgestellt hat, nur 15—20% der gebildeten Milchsäure oxydiert, während 80—85% wieder in Glykogen verwandelt werden. Schon a priori könnte man annehmen, daß diese Resynthese von Glykogen aus Milchsäure nicht unbedingt nur auf Kosten der bei der Oxydation von Milchsäure freiwerdenden Energie verlaufen muß, sondern daß die dazu notwendige Energie auch durch eine Oxydation von Nichtkohlehydraten geliefert werden kann. Es ist wahr, daß bei an isolierten Muskeln unter gewöhnlichen Bedingungen angestellten Versuchen in der oxydativen Phase der Muskelkontraktion nur eine Oxydation von Kohlehydraten nachweisbar ist (R.Q. = 1). Jedoch kann man die am isolierten Muskel beobachteten Vorgänge nicht ohne weiteres einfach auf den Stoffwechsel im Organismus übertragen. Außerdem kann, wie neuere Untersuchungen MEYERHOFs (3) erwiesen haben, bei der Tätigkeit eines kohlehydratarmen isolierten Muskels eine Resynthese von Glykogen aus Milchsäure auf Kosten der Oxydation von Nichtkohlehydraten verlaufen, dabei beträgt der R.Q. ungefähr 0,7.

Die gegenwärtigen Kenntnisse über den Chemismus der Muskelkontraktion berechtigen also nicht zu der Annahme, daß Kohlehydrate die einzige Energiequelle für die Muskeltätigkeit sind und daß die

Energie, die bei der Oxydation anderer Substanzen (darunter auch von Fetten) frei wird, nicht unmittelbar an den Vorgängen der Muskel-tätigkeit teilnehmen kann. Damit ist der Ausgangspunkt MACLEODs für seine Ansicht über die obligatorische Umwandlung von Fett in Kohlehydrat unhaltbar.

Es sind Versuche unternommen worden, die Möglichkeit einer Umwandlung von Fett in Kohlehydrat auf experimentellem Wege zu be- weisen. Es ist bekannt, daß bei bestimmten Störungen des Stoffwechsels der Organismus Kohlehydrate nicht verwerten kann. In diesen Fällen tritt eine Ausscheidung von Zucker im Harn auf. MINKOWSKI hat vor- geschlagen, in diesen Fällen das Verhältnis Menge ausgeschiedenen Zuckers — Dextrose (D) — zum ausgeschiedenen Stickstoff (N) zu ver- werten. Das Verhältnis D/N gibt einen Anhaltspunkt für die Quelle des im Harn ausgeschiedenen Zuckers. Beim experimentellen Diabetes der Tiere oder beim menschlichen Diabetes ist die Ausscheidung vom Zucker im Harn eng mit der Menge der Kohlehydrate der Nahrung verknüpft. Wenn man von der Menge des im Harn ausgeschiedenen Zuckers, dem Zucker, der aus den Kohlehydraten der Nahrung oder des Organismus gebildet werden konnte, subtrahiert, so wird der Rest, der augenblicklich aus anderen Substanzen entstanden sein muß, Extrazucker genannt. Der Quotient D/N ermöglicht es zu entscheiden, ob der Extrazucker aus Eiweißkörpern oder aus nicht Stickstoff enthaltenden Substanzen ge- bildet wurde. In dieser Hinsicht wurde im Laboratorium von MACLEOD eine Reihe von Untersuchungen angestellt. Bei Hunden wurde das Pankreas exstirpiert. Nach der Operation erhielten die Tiere einige Wochen lang gute Nahrung und Insulin. Dann wurden die Tiere ohne Nahrung und Insulin gelassen, wodurch Diabetes hervorgerufen wurde. Bei dieser Versuchsanordnung betrug nach 3—5 Tagen Hungern der Glykogengehalt der Leber etwa 3%, derjenige der Muskeln 0,45%. CHAIKOFF u. WEBER (in MACLEODs Laboratorium) fanden in den ersten Hungertagen bei pankreastomierten Hunden einen Quotienten D/N = 4,5 bis 6,4. Nach Injektion von Adrenalin stieg bei einem solchen Hunde die Ausscheidung von Zucker bedeutend an (Extrazucker), D/N be- trug 13,4. Am Tage nach der Injektion war das Verhältnis D/N wieder niedrig, und zwar 5,6. Wenn man die Menge der Kohlehydrate, die im Organismus des Hundes vorhanden sein konnten, berücksichtigt, ferner aus dem ausgeschiedenen N die Menge der Kohlehydrate, die aus Eiweiß gebildet werden konnten, berechnet und die Summe dieser Kohlenhydrate von der Gesamtmenge des mit dem Harn ausgeschiedenen Zuckers subtrahiert, so wird ersichtlich, daß noch eine beträchtliche Menge Zucker (Extrazucker) übrigbleibt, welche wahrscheinlich aus Fett gebildet worden ist. CHAIKOFF u. WEBER kommen so zu der Schlußfolgerung, daß im Organismus des Hundes eine Bildung von Kohlehydraten nicht nur auf Kosten der Glycerin-

komponente des Fettes, sondern auch auf Kosten der Fettsäuren stattgefunden hat.

Einige Hinweise darauf, daß eine Bildung von Glykogen aus Fett in der Leber möglich ist, geben die Untersuchungen WERTHEIMERS. WERTHEIMER rief bei Tieren durch Phloridzininjektion die Bildung einer Fettleber hervor; nach Insulininjektion schwand diese sogleich. Er nimmt an, daß hier eine Bildung von Glykogen aus Fett stattfindet. Doch schließt diese Versuchsanordnung WERTHEIMERS nicht die Möglichkeit einer anderen Erklärung der Glykogenbildung in der Leber bei Fettschwund aus. Es ist möglich, daß Glykogen aus anderen mit dem Blut in die Leber transportierten Substanzen gebildet wurde.

Es ist nicht leicht eine Bildung von Glykogen aus Fett im Organismus experimentell zu beweisen. Es ist möglich, daß dies damit zusammenhängt, daß unter gewöhnlichen Bedingungen dieser Vorgang nicht sehr verbreitet ist, und es darum schwierig ist ihn aus der gesamten Kette der Stoffwechselforgänge des Organismus zu isolieren. Vielleicht kann die Erforschung der intermediären Etappen, die auftreten müssen, wenn eine derartige Umwandlung von Fett in Kohlehydrat möglich ist, zur Klärung dieses wichtigen Gebietes des Stoffwechsels beitragen.

Wie steht es also mit der Frage, ob während des Winterschlafes im Organismus eine Umwandlung von Fett in Kohlehydrat vor sich geht. Wie gesagt, findet während des Winterschlafes eine Bildung von Glykogen statt. Als Quelle für dieses Glykogen kommt Eiweiß oder Fett in Betracht. Was das Eiweiß betrifft, so schließen die Befunde über den Stickstoffmetabolismus der winterschlafenden Murmeltiere (NAGAI) die Möglichkeit einer Umwandlung von Eiweiß in Kohlehydrat aus. Es bleibt als einzige Quelle das Fett. Der niedrige R.Q. während des Winterschlafes erlaubt es anzunehmen, daß dabei im Organismus eine Umwandlung der sauerstoffarmen Fettsäuren in sauerstoffreiche Kohlehydrate stattfindet. Doch ist die Möglichkeit einer derartigen Umwandlung von Fett in Kohlehydrat bis jetzt noch nicht bewiesen. Es sind mithin weitere Untersuchungen notwendig, um diese Frage endgültig zu klären.

### c) Kohlehydratumsatz.

Während des Winterschlafes sind Muskeln und Leber der Tiere reich an Glykogen, beim Erwachen des Tieres dagegen schwindet das Glykogen. Dies ist schon seit langem durch die Untersuchungen von CLAUDE BERNARD, DUBOIS, ferner WEINLAND u. RIEHL festgestellt (siehe auch Kap. III, b).

Wie ist dieser Befund zu erklären, daß während der Schlafperiode, obwohl das Tier keine Nahrung zu sich nimmt, sein Glykogengehalt fast unverändert bleibt und erst beim Erwachen schnell abnimmt? Es ist

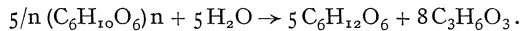
anzunehmen, daß beim winterschlafhaltenden Tier der Glykogenzerfall verlangsamt oder durch andere Prozesse blockiert ist.

Welche Etappe des Glykogenzerfalls ist während des Winterschlafes beeinträchtigt?

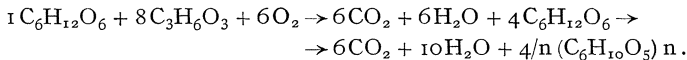
Wie bekannt, verläuft der Zerfall des Glykogens durch eine Reihe Zwischenstufen. Vorerst zerfällt das Glykogen in Glykose. Die aus Muskelglykogen entstandene oder aus Leberglykogen gebildete und mit dem Blute in den Muskel transportierte Glykose verwandelt sich im Muskelgewebe in eine aktive Glykoseform. Als Intermediärprodukt entsteht dabei ein Ester von Hexose und Phosphorsäure-Hexosemonophosphorsäure (EMBDEN). Die aktivierte Glykose wird ferner unter Bildung einiger Zwischenstufen zu Milchsäure abgebaut. Dieser Prozeß verläuft auch anaerob; anoxydative Phase des Kohlehydratumsatzes nach MEYERHOF. In der oxydativen Phase wird ein Teil der gebildeten Milchsäure oder direkt Hexose wiederum unter Bildung von intermediären Produkten zu  $\text{CO}_2$  und  $\text{H}_2\text{O}$  oxydiert. Die Milchsäure wird dabei durch Resynthese von Glykogen beseitigt.

Schematisch gibt MEYERHOF (2) diesen Vorgang auf folgende Weise wieder:

1. Anoxydative Phase



2. Oxydative Phase.



Wenn keine Nahrung aufgenommen wird, schwinden die Glykogenvorräte sehr schnell. Beim winterschlafhaltenden Tier bleibt dagegen, wie gesagt, der Glykogengehalt fast unverändert. Es wurde die Vermutung geäußert, daß dies entweder dadurch verursacht ist, daß das Glykogen beim winterschlafhaltenden Tier in einer besonderen Form vorhanden ist, die fermentativ nicht abgebaut werden kann oder daß sich die fermentativen Eigenschaften des Muskelgewebes ändern, so daß kein fermentativer Zerfall des Glykogens eintritt. Um der Klärung dieser Frage näher zu kommen, haben wir verschiedene Untersuchungen angestellt. Vorerst haben wir untersucht, ob im Muskelgewebe von winterschlafhaltenden Tieren die fermentative Fähigkeit erhalten bleibt, Glykose aus Glykogen zu bilden, ob also die erste Etappe des Glykogenumsatzes während des Winterschlafes im Muskelgewebe ablaufen kann. Zu diesem Zweck haben wir Versuche mit Muskelbreiautolyse in Gegenwart von NaF ausgeführt.

Wie die Untersuchungen von EMBDEN und seinen Mitarbeitern erwiesen haben, schwindet während der Autolyse von Muskelsaft oder Muskelbrei in Gegenwart von NaF ein gewisser Teil der O-Phosphor-



säure. Dieser Schwund wird noch erheblicher, wenn bei schwach alkalischer Reaktion (2%ige  $\text{NaHCO}_3$ -Lösung) außer Fluoranionen noch ein Polysaccharid (Glykogen oder Stärke) zugesetzt wird. Dabei wird, nach EMBDEN u. ZIMMERMANN, im Muskelsaft eine Hexosediphosphorsäure gebildet, die mit der HARDEN-YOUNGSchen Hexosephosphorsäure der Gärung identisch ist. Gleiche Ergebnisse erhielten auch PRYDE und WALTER.

Während der Autolyse von Muskelbrei in einer Lösung von  $\text{NaF} + \text{NaHCO}_3 + \text{Stärke}$  schwindet nach FERDMANN nicht nur ein Teil der O-Phosphorsäure, sondern auch Pyrophosphat. Dabei wird eine stabile Phosphorverbindung gebildet, welche nur schwach  $\text{K}_3\text{Fe}(\text{CN})_6$  reduziert. Diese Verbindung ist, wie die Untersuchung ihrer Hydrolysegeschwindigkeit und Reduktionsfähigkeit erwies, mit dem HARDEN-YOUNGSchen Ester nicht identisch. LOHMANN (4) hat den Ester, der bei derartiger Muskelbreiautolyse gebildet wird, isoliert und bewiesen, daß er eine Hexosediphosphorsäure ist, die sich jedoch ihren Eigenschaften nach beträchtlich von der HARDEN-YOUNGSchen unterscheidet.

In unseren Untersuchungen gingen wir von folgenden Voraussetzungen aus: 1. Wie bekannt, bleibt in Gegenwart von Fluoranionen während der Muskelbreiautolyse die Milchsäurebildung aus, das Vermögen Hexose aus Glykogen zu bilden wird jedoch nicht beeinträchtigt. Die unter diesen Bedingungen gebildete Hexose wird jedenfalls größtenteils an Phosphorsäure gebunden, und demgemäß kann man nach der Phosphorilierungsintensität bis zu einem gewissen Grade die Größe des Glykogenzerfalls beurteilen. 2. Wenn unsere Untersuchungen ergeben würden, daß bei der Autolyse des Muskelbreies von winterschlafhaltenden Tieren in einer Lösung von  $\text{NaF} + \text{NaHCO}_3$  ohne Kohlehydratzusatz eine derartige Phosphorilierung unter Bildung von Hexosediphosphorsäure vor sich geht, wie es für den Muskelbrei von anderen Tieren bekannt ist (FERDMANN, LOHMANN), so kann als einzige Quelle für die Hexose, aus der die Hexosediphosphorsäure gebildet wird, dabei nur das Muskelglykogen dienen. Daraus wäre zu folgern, daß, wenigstens unter Autolysebedingungen, in den Muskeln eines winterschlafhaltenden Tieres ein fermentativer Zerfall des Glykogens unter Bildung von Hexose stattfinden kann.

Wir haben unsere Untersuchungen am Muskelbrei von Murmeltieren ausgeführt, und zwar wurde ein Teil der Murmeltiere im Zustande tiefen Schlafes untersucht, ein anderer (Kontrolltiere) erst längere Zeit nachdem sie im Frühling erwacht waren und sich gut erholt hatten. Nach Dekapitierung des Tieres wurden die Muskeln schnell entnommen und auf einer kühl gehaltenen Glasplatte mit der Schere zerkleinert.

Ein Teil des Muskelbreies wurde in eine Lösung von  $m/10 \text{ NaF} + 2\% \text{ NaHCO}_3$  versenkt, eine andere Portion in eine Lösung von  $m/10 \text{ NaF} + 2\% \text{ NaHCO}_3 + 0,4\% \text{ Stärke}$ . Diese Portionen wurden 2 Stunden bei

Zimmertemperatur stehen gelassen, dann wurde die Autolyse durch Zugabe von Trichloressigsäurelösung abgebrochen. Außerdem wurde eine Portion direkt in eine Trichloressigsäurelösung versenkt (Kontrollportion).

Unsere Versuche (FERDMANN u. FEINSCHMIDT, 3) haben ergeben, daß während der Autolyse des Muskelbreies von im Schlafzustande getöteten Murmeltieren in einer Lösung von  $m/10$  NaF + 2%  $\text{NaHCO}_3$  eine starke Phosphorilierung stattfindet, die sogar viel beträchtlicher ist als in den am Muskelbrei von Kontrolltieren angestellten Versuchen. Während bei letzteren unter diesen Autolysebedingungen ein Schwund von 43—49 mg% P der  $\text{O-H}_3\text{PO}_4$  und des Pyrophosphats beobachtet wurde, konnte bei winterschlafhaltenden Murmeltieren ein Schwund von 83 bis 91 mg% P festgestellt werden.

Den Ester, der dabei gebildet wird, haben wir nicht identifiziert, jedoch ist, wie unsere Untersuchungen erwiesen haben, der Charakter der Kurven der Abspaltung von Phosphorsäure im eiweißfreien Filtrat während der Hydrolyse in  $n$  HCl bei  $100^\circ$ , bei winterschlafhaltenden und wachen Murmeltieren gleichartig und entspricht dem unter gleichen Bedingungen an anderen Tieren beobachteten. Daraus ist man bis zu einem gewissen Grade berechtigt zu schließen, daß während der Muskelbreiautolyse bei winterschlafhaltenden und Kontrolltieren der gleiche Ester gebildet wird, der wahrscheinlich mit der Hexosediphosphorsäure, die LOHMANN unter gleichen Bedingungen im Muskelbrei anderer Tiere erhalten hat, identisch ist.

Wenn dies zutrifft, so weist die intensive Phosphorilierung, die wir in unseren Versuchen festgestellt haben, auf eine beträchtliche Hexosebildung hin und dementsprechend auf einen beträchtlichen Glykogenzerfall. Der Umfang dieser Hexosebildung ist aus dem Phosphorschwund zu errechnen. Wenn man annimmt, daß nur Hexosediphosphorsäure gebildet wird und daß nur soviel Hexose aus Glykogen gespalten wurde, wie an Phosphorsäure gebunden ist, so betrug in unseren Versuchen die Hexosebildung im Muskelbrei winterschlafender Murmeltiere 240 bis 261 mg% (62 mg P entsprechen 180 mg Hexose). Dies ist eine beträchtliche Menge. Unsere Untersuchungen haben folglich erwiesen, daß, wenigstens unter diesen Versuchsbedingungen, das Muskelglykogen fermentativ bis Hexose abgebaut wird. Diese Etappe des Glykogenumsatzes ist also nicht beeinträchtigt.

Auf die Vorgänge im ganzen Organismus kann man aus derartigen Versuchen selbstverständlich nur mit großer Zurückhaltung schließen.

Unsere Versuche, in denen zum Muskelbrei außer NaF +  $\text{NaHCO}_3$  noch Stärke als Hexosebildner zugegeben wurde, ergaben, daß bei winterschlafhaltenden Murmeltieren die Hexosebildung in Gegenwart von Stärke im geringen Maße vermindert war. Und zwar betrug der Phos-

phorschwund 64—89 mg % anstatt 83—91 mg % in den vorhin besprochenen Versuchen. Dies steht im Gegensatz zu den an anderen Tieren und an den Kontrollmurmeltieren erhaltenen Befunden, aus denen hervorgeht, daß Stärkezugabe eine beträchtliche Hexosebildung hervorruft.

Es ist schwierig zu entscheiden, wodurch dieser Unterschied im Verhalten des Muskelbreies von winterschlafenden Murmeltieren bedingt ist.

Wir haben ferner untersucht, ob bei winterschlafenden Tieren Änderungen im Gehalt der Muskeln an Hexosemonophosphorsäure auftreten. EMBDEN hat schon vor langem die Meinung geäußert, daß der Hexosephosphorsäure für die anaerobe Kohlehydratspaltung im Muskel dieselbe Bedeutung zukommt wie bei der alkoholischen Gärung. Zuerst wurde angenommen, daß im Muskel der HARDEN-YOUNGSche Ester vorhanden ist; EMBDEN u. ZIMMERMANN haben bei Zusatz von Glykogen und Fluorid zu Muskelpreßsaft eine Bildung dieses Esters beobachtet. Jedoch konnte aus frischen Muskeln keine Hexosediphosphorsäure isoliert werden, dagegen haben EMBDEN u. ZIMMERMANN eine Hexosemonophosphorsäure aus Muskeln erhalten. Auf Grund seiner an kohlehydratfreiem, enzymhaltigem Wasserextrakt des Muskels angestellten Versuchen äußert MEYERHOF (2) die Ansicht, daß der aus Muskeln isolierte Monoester nicht das Intermediärprodukt des Glykogenzerfalls ist (dieses ist sehr labil), sondern seine Stabilisierungsform, die dem Zerfall entgangen ist.

Bei winterschlafhaltenden Zieselmäusen haben wir einen niedrigeren Gehalt der Muskeln an Hexosemonophosphorsäure gefunden als bei wachen Tieren. Einige unserer Befunde sind in der folgenden Tabelle wiedergegeben; sie zeigen, daß der Gehalt bei winterschlafhaltenden Tieren im Mittel nur 45% desjenigen bei wachen Tieren beträgt.

Datum	Nr. des Versuchstieres	Zustand	Hexose der Hexosemonophosphorsäure in % der Trockensubstanz
9. XII. 29	16	Tiefer Schlaf	0,162
16. XII. 29	11	„ „	0,180
15. I. 30	8	„ „	0,146
18. I. 30	18	„ „	0,162
4. IV. 30	21	Einige Wochen nach dem Erwachen, völlig erholt	0,425
7. IV. 30	14		0,430
18. IV. 30	4		0,442

Entsprechende Änderungen wurden auch an Murmeltieren festgestellt, obwohl der Unterschied zwischen dem Hexosemonophosphorsäuregehalt der Muskeln von winterschlafhaltenden und Kontrollmurmeltieren hier weniger ausgesprochen ist (im Winterschlaf im Mittel 65% desjenigen im Wachzustande).

Datum	Nr. des Versuchs- tieres	Zustand des Murmeltieres	Hexose der Hexose- monophosphorsaure vH der Trocken- substanz
13. II. 31	4	Tiefer Schlaf	0,270
19. II. 31	10	„ „	0,240
3. III. 31	13	„ „	0,250
10. III. 31	1	„ „	0,208
19. IV. 31	3	Wach	0,368
23. IV. 31	5	„	0,415
4. IV. 31	6	„	0,380

Auf Änderungen im Kohlehydratumsatz weist auch die Verminderung des Blutzuckergehaltes hin, die bei winterschlafhaltenden Tieren auftritt. DUBOIS (1) war der erste, der diese Erscheinung beobachtete. Nach seinen 1894 angestellten Untersuchungen schwindet während des Winterschlafes von Murmeltieren der Blutzucker vollständig.

In unseren an Zieselmäusen und Murmeltieren angestellten Versuchen konnten wir keinen vollständigen Schwund des Blutzuckers feststellen, doch war der Blutzuckergehalt bei winterschlafenden Tieren bedeutend niedriger als bei den wachen. Unsere an Zieselmäusen erhaltenen Befunde sind aus der folgenden Tabelle zu ersehen.

Datum	Nr. der Zieselmaus	Zustand des Tieres	Blutzucker in %
9. XII. 29	16	Tiefer Schlaf	0,036
14. XII. 29	11	„ „	0,034
25. XII. 29	25	„ „	0,060
15. I. 30	8	„ „	0,036
18. I. 31	18	„ „	0,089
21. I. 31	3	„ „	0,048
4. III. 31	15	„ „	0,039
10. XI. 31	31	} Nicht sehr tiefer Schlaf, schliefen nur einige Tage	0,094
12. IX. 31	32		0,068
26. IX. 31	33		0,100
30. IX. 31	34		0,086
4. IV. 31	21	Wach	0,209
7. IV. 31	14	„	0,145
13. IV. 31	4	„	0,130

DISCHE, FLEISCHMANN und TREVANI äußern auf Grund ihrer Untersuchungen die Ansicht, daß bei Zieselmäusen während des Winterschlafes nur eine geringfügige Hypoglykämie auftritt, wie die folgende Tabelle zeigt.

Zustand der Zieselmaus	Blutzucker in %	Zustand der Zieselmaus	Blutzucker in %
Wach	0,139	Winterschlaf	0,104
„	0,152	„	0,127

Ihr Befund ist sehr wahrscheinlich dadurch bedingt, daß in ihren Versuchen der Schlafzustand der Zieselmause nicht sehr tief war. Denn

aus unseren Versuchen geht hervor, daß die Hypoglykämie bei sehr tiefem Schlaf beträchtlicher ist als bei weniger tiefem.

Auch bei Murmeltieren haben wir während des Winterschlafes eine beträchtliche Hypoglykämie festgestellt.

Datum	Nr.	Zustand des Murmeltieres	Blutzucker in %
13. II. 31	4	Winterschlaf	0,067
19. II. 31	10	„	0,075
24. II. 31	9	„	0,044
10. III. 31	1	„	0,047
19. IV. 31	3	Wach	0,115
23. IV. 31	5	„	0,157
4. V. 31	7	„	0,143

Zu ähnlichen Ergebnissen sind ENDRES und Mitarbeiter gekommen, und zwar betrug in deren Versuchen der Blutzuckergehalt bei winterschlafhaltenden Murmeltieren 0,071—0,096%, bei wachen dagegen 0,136 bis 0,161%.

Der Befund von DUBOIS, daß im Blut von winterschlafhaltenden Murmeltieren kein Zucker vorhanden ist, konnte also nicht bestätigt werden. Er ist wahrscheinlich dadurch bedingt, daß DUBOIS über keine genügend exakte Methode zur Zuckerbestimmung verfügte.

Es treten also während des Winterschlafes eine Reihe wichtiger Änderungen im Kohlehydratumsatz auf. Unsere Untersuchungen ermöglichen es jedoch nicht genau zu differenzieren, welche Etappe des Kohlehydratumsatzes beeinträchtigt ist.

#### d) Stickstoffumsatz.

Ausscheidung von Stickstoffsubstanzen mit dem Harn.

Der Erforschung des Stickstoffumsatzes von Winterschläfern sind nur wenige Untersuchungen gewidmet. In der Mitte des vorigen Jahrhunderts hat VALENTIN, im Anfang dieses Jahrhunderts NAGAI diesbezügliche Forschungen unternommen. Die Untersuchungen VALENTINS sind nicht systematisch und umfassen nur einen Teil des gesamten Stickstoffumsatzes. Er hat nur die Ausscheidung des Harnstoffes untersucht; dabei wurde dieser in Gewichtsprozenten bestimmt, daher kann man auf Grund der Befunde VALENTINS nicht urteilen, welcher Teil des Gesamtstickstoffs des Harns auf den Harnstoff entfällt. Die Untersuchungen von NAGAI über den Stickstoffumsatz von winterschlafhaltenden Tieren sind systematischer. Von der Voraussetzung ausgehend, daß die niedrige Körpertemperatur der Tiere während ihres Winterschlafes nicht ohne Einfluß auf den Zerfall der Eiweißkörper sein kann, hat NAGAI die Ausscheidung von Stickstoffsubstanzen im Harn von Murmeltieren untersucht. Die Bestimmung der Stickstoffsubstanzen wurde nach der Methode von PFAUNDLER ausgeführt. Diese Methode ermöglicht es nicht, den Gehalt einzelner Stickstoffsubstanzen im Harn zu bestimmen, sie

ergibt nur den Stickstoff bestimmter Gruppen von Stickstoffverbindungen, und zwar von folgenden vier Fraktionen:

$n_1$  Ammoniakfraktion (Gesamt-N von 1.  $\text{NH}_3$ , 2. Karbaminsäure, 3. ein Teil des N der Harnsäure, der Purinbasen, des Kreatinins, des Harnmukoids und 4. der Eiweißkörper).

$n_2$  Diaminosäurefraktion (1. Gesamt-N der Diamine und der Diaminosäuren und 2. Stickstoffrest der oben unter 4 genannten Substanzen).

$f_1$  Harnstofffraktion (Gesamt-N von Harnstoff, Allantoin, Oxalursäure, ein Teil des N von Kreatin).

$f_2$  Aminosäurefraktion (Gesamt-N der Aminosäuren und ihrer Derivate.)

NAGAI hat diese Fraktionen der Stickstoffsubstanzen im Harn von zwei Murmeltieren untersucht, und zwar während des Winterschlafes, im normalen Zustande und während des Hungerns.

Durchschnittliche Prozente der verschiedenen Stickstofffraktionen im Harn der Murmeltiere.

Stickstofffraktion	Winterschlaf %	Normal %	Hunger %
$n_1$ Ammoniakfraktion . . . .	2,92	8,66	4,30
$n_2$ Diaminosäurefraktion . . .	13,87	11,72	11,55
$f_1$ Harnstofffraktion . . . .	17,60	60,04	64,70
$f_2$ Aminosäurefraktion . . . .	65,60	19,06	19,45

Wenn man die Daten für Normalzustand und Hungern vergleicht, so ist ersichtlich, daß ein Unterschied in der Ausscheidung der Ammoniak- und der Harnstofffraktion besteht, und zwar ist im Hungerzustande die Ausscheidung der  $\text{NH}_3$ -Fraktion vermindert, die Ausscheidung der Harnstofffraktion dagegen in entsprechender Weise erhöht. Die übrigen zwei Fraktionen bleiben praktisch unverändert.

Ein ganz anderes Bild ergibt der Vergleich der Ausscheidung dieser Substanzen im Harn von Murmeltieren im Winterschlaf- und im Normalzustand. Während des Winterschlafes ist die Ausscheidung der Stickstoffsubstanzen der Aminosäurefraktion ( $f_2$ ) sehr stark erhöht. Gleichzeitig ist die Ausscheidung der Harnstofffraktion ( $f_1$ ) und der Ammoniakfraktion ( $n_1$ ) äußerst vermindert. Die Ausscheidung großer Mengen von Aminosäuren, bei geringer Ausscheidung von Harnstoff und Ammoniak weist darauf hin, daß während des Winterschlafes die Prozesse der Desaminierung von Aminosäuren beeinträchtigt sind. Da die Desaminierung von Aminosäuren im Organismus hauptsächlich auf oxydativem Wege verläuft, ist die erhöhte Ausscheidung von Aminosäuren wahrscheinlich auf eine Verminderung der oxydativen Prozesse im Organismus der Tiere während des Winterschlafes zurückzuführen.

Die Ausscheidung des Gesamtstickstoffs ist während des Winterschlafes bedeutend vermindert. Nach NAGAI beträgt die Stickstoffaus-

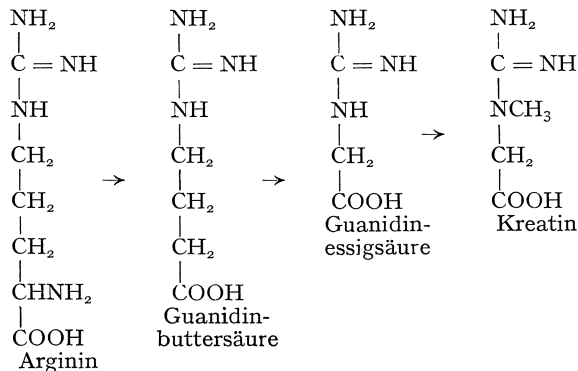
scheidung beim Murmeltier während des Winterschlafes pro Tag und Kilogramm Körpergewicht 0,0255 g, während sie während des Hungerns bei demselben Murmeltier 0,12 g erreicht. Es wird also während des Winterschlafes ungefähr fünfmal weniger N als während des Hungerns ausgeschieden.

Wie erwähnt, hat NAGAI die quantitative Ausscheidung einzelner Stickstoffsubstanzen mit dem Harn nicht untersucht; trotzdem gelang es ihm mit Hilfe der PFAUNDLERSchen Methode, eine Reihe äußerst wichtiger Änderungen in der Ausscheidung einzelner Fraktionen von Stickstoffverbindungen festzustellen. Es ist zweifellos, daß eine gründliche Untersuchung der chemischen Bestandteile des Harns während des Winterschlafes die Möglichkeit ergeben kann, tiefer in den Gesamtverlauf des Stoffwechsels einzudringen und zur Klärung des äußerst interessanten physiologischen Zustandes des Tieres während des Winterschlafes beizutragen.

Um den Stickstoffumsatz genauer und gründlicher zu erforschen, haben wir Untersuchungen über die Stickstoffsubstanzen der Muskeln an Zieselmäusen und Murmeltieren angestellt.

Wir haben den Gehalt der Muskeln an Kreatin, Reststickstoff und Gesamtstickstoff bei Zieselmäusen während des Winterschlafes, sogleich nach künstlich hervorgerufenem Erwachen und bei im Frühling normal erwachten Zieselmäusen, ferner bei winterschlafhaltenden und wachen Murmeltieren untersucht (FERDMANN u. FEINSCHMIDT, 3).

*Kreatin.* Kreatin — Methylguanidinessigsäure — gehört zu den chemischen Bestandteilen der Muskeln. Es wurde 1834 von SCHEVREUIL im Muskelsaft entdeckt. Über seine Herkunft sind verschiedene Vorstellungen geäußert worden. Am besten begründet ist die Annahme, daß Kreatin in Muskeln aus der Aminosäure Arginin entsteht. In Übereinstimmung mit den gegenwärtigen Ansichten über die Desaminierung von Aminosäuren und ihre weitere Spaltung im Organismus ist anzunehmen, daß die Bildung von Kreatin aus Arginin über eine Reihe von Zwischenstufen verläuft:



Wie bekannt, kann Arginin im Organismus auch auf anderem Wege umgesetzt werden. Und zwar ruft Arginase seine hydrolytische Spaltung in Harnstoff und Ornithin hervor. In diesem Falle kann es selbstverständlich nicht als Muttersubstanz für Kreatin dienen. Es ist jedoch hervorzuheben, daß ein derartiger Zerfall des Arginins in Harnstoff und Ornithin in den Muskeln wahrscheinlich nicht stattfindet, da nach Befunden DAKINS in Muskeln keine Arginase vorhanden ist.

Das oben angeführte Schema, welches die Bildung von Kreatin aus Arginin darstellt, ist nicht genügend experimentell bewiesen. In Autolyseversuchen, in denen zum Muskel Arginin, Guanidinbuttersäure und Guanidinessigsäure zugegeben wurde, nahm die Kreatinmenge nur im geringen Maße zu. Fütterung mit Arginin verursacht nicht regelmäßig eine erhöhte Ausscheidung von Kreatin oder Kreatinin im Harn (JAFFÉ, LIEBEN u. LÁSZLO, ROSE u. COOK). In Zusammenhang damit hat THOMAS die Ansicht geäußert, daß Kreatin im Organismus nicht aus freiem Arginin, sondern aus dem Arginin, das im Eiweißmolekül enthalten ist, gebildet wird. Wie dem auch sei, es kann die Frage, ob Kreatin nur aus Arginin gebildet wird, noch nicht als entschieden angesehen werden.

Zugunsten der Ansicht, daß Kreatin aus Arginin gebildet wird, ist auch der Befund KUTSCHERS verwertet worden, daß Muskeln von wirbellosen Tieren eine beträchtliche Menge Arginin enthalten. In den Muskeln dieser Tiere ist kein Kreatin vorhanden. Auf Grund dessen, daß die oxydativen Prozesse in den Muskeln wirbelloser Tiere viel langsamer als in Muskeln von Wirbeltieren verlaufen, wurde die Annahme geäußert, daß die Abwesenheit von Kreatin in den ersteren bei Vorhandensein von Arginin dadurch bedingt ist, daß letzteres in diesen Muskeln nicht oxydiert wird. Die Rolle des Arginins in den Muskeln von wirbellosten Tieren blieb bis in die letzte Zeit ungeklärt, und auch über die Rolle des Kreatins in den Muskeln von Wirbeltieren war nur weniger bekannt.

In Zusammenhang mit der Entdeckung der Kreatinphosphorsäure in den Muskeln von Wirbeltieren und der Erkenntnis der Rolle, die sie im Chemismus der Muskeltätigkeit spielt, hat MEYERHOF Untersuchungen darüber angestellt, ob Arginin in den Muskeln wirbelloser Tiere (ebenso, wie Kreatin in Muskeln von Wirbeltieren) an Phosphorsäure gebunden ist (als Argininphosphorsäure), und wenn dies der Fall ist, ob diese Verbindung eine Rolle bei der Muskeltätigkeit spielt. Die Untersuchungen MEYERHOFs (1) haben erwiesen, daß in Muskeln verschiedener Klassen wirbelloser Tiere Argininphosphorsäure vorhanden ist, und daß ihre Rolle jener der Kreatinphosphorsäure in den Muskeln von Wirbeltieren entspricht. Dies kann in gewissem Maße als biologische Begründung der Annahme angesehen werden, daß ein Zusammenhang zwischen Arginin und Kreatin besteht und daß Kreatin aus Arginin gebildet werden kann.

Es gibt auch andere Ansichten über die Quelle der Kreatinbildung. RIESSER weist auf die Möglichkeit hin, daß Kreatin aus Betain und



Harnstoff gebildet wird, ABDERHALDEN und seine Mitarbeiter konnten eine Bildung von Kreatin bei Zusatz von Cholin und Arginin zu einem Gemisch von Muskel- und Leberbrei feststellen. Es ist möglich, daß im Organismus Kreatin nicht nur aus einer Quelle, sondern aus verschiedenen Quellen entsteht.

*Kreatingehalt der Muskeln während des Winterschlafes.* Unter den Untersuchungen, die der Erforschung des Kreatinstoffwechsels gewidmet sind, nehmen Arbeiten über die Rolle und Bedeutung des Kreatins bei der Muskeltätigkeit eine hervorragende Stelle ein.

Bis in die letzte Zeit war die Meinung verbreitet, daß die Bildung von Kreatin in den Muskeln mit der Muskeltätigkeit zusammenhängt. Es ist hervorzuheben, daß die Befunde experimenteller Untersuchungen nicht immer zugunsten dieser Meinung sprachen. So z. B. fanden MELLANBY, PALLADIN u. FERDMANN bei langdauernder tetanischer Muskelkontraktion keine Erhöhung des Kreatingehaltes.

Der Ansicht von PEKELHARING u. v. HOOGENHUYZE, daß die Kreatinbildung im Muskel mit seiner tonischen Tätigkeit zusammenhängt, widersprechen Untersuchungen von RIESSER und seinen Mitarbeitern.

Die Frage, ob Kreatin in der Dynamik der Muskelkontraktion eine Rolle spielt, oder ob es als Endprodukt des Stickstoffwechsels des Muskelgewebes anzusehen ist, wurde größtenteils durch die Untersuchungen von FISKE u. SUBBAROW und von EGGLETON geklärt. Zur Zeit ist die Rolle des an Phosphorsäure gebundenen Teils des Muskelkreatins genügend erforscht, was jedoch das an Phosphorsäure nicht gebundene Kreatin betrifft, so ist über seine Bedeutung für die Muskeltätigkeit fast gar nichts bekannt. Dies veranlaßte uns, parallel mit den Untersuchungen über den Einfluß des Winterschlafes auf den Kreatinphosphorsäuregehalt der Muskeln (siehe Kap. IV, a) auch den Gesamtkreatingehalt der Muskeln während der Schlafperiode zu untersuchen.

Untersuchungen über den Einfluß des Winterschlafes auf den Gesamtkreatingehalt der Muskeln sind außerdem im folgenden Zusammenhang von Interesse. Wie bekannt, ist die Kreatinbildung im Muskel mit dem endogenen Eiweißstoffwechsel verbunden. Wenn der Zerfall von Muskeleiweiß erhöht ist, so ist als Regel der Kreatingehalt der Muskeln erhöht. So haben zahlreiche Untersuchungen über den Einfluß des Hungerns auf den Kreatinstoffwechsel erwiesen, daß während des Hungerns der Kreatingehalt der Muskeln vermehrt ist.

Ein winterschlafhaltendes Tier nimmt keine Nahrung zu sich, es hungert also. Doch dies ist ein eigentümliches Hungern, denn die Vorräte werden dabei außerordentlich sparsam verbraucht.

Es schien uns daher von Interesse zu erforschen, welchen Einfluß dieses eigentümliche Hungern im Winterschlaf auf den Kreatingehalt der Muskeln ausübt, wie also der endogene Eiweißumsatz der Muskeln während des Winterschlafes verläuft.

Die Ergebnisse unserer an Zieselmäusen angestellten Untersuchungen sind in der folgenden Tabelle wiedergegeben.

Stickstoffhaltige Substanzen der Muskeln von Zieselmäusen  
(in % der Trockensubstanz).

Datum	Kreatin	N des Kreatins	Rest-N	Rest-N—N des Kreatins	Gesamt-N	Bemerkungen
9. XII. 29	1,05	0,336	0,651	0,315	11,40	In tiefem Schlaf- zustande getötet
25. XII. 29	1,29	0,413	0,742	0,329	11,80	
15. I. 30	1,40	0,448	0,714	0,266	12,90	
18. I. 30	1,26	0,404	0,693	0,289	12,10	
21. I. 30	1,21	0,388	0,755	0,367	13,60	
4. III. 30	1,18	0,379	0,669	0,210	11,90	
4. IV. 30	1,82	0,584	1,242	0,658	12,82	Kontroll- tiere (Wach)
7. IV. 30	1,75	0,553	1,270	0,717	12,70	
13. IV. 30	1,93	0,618	1,261	0,643	12,76	

Wie ersichtlich, ist während des Winterschlafes von Zieselmäusen der Kreatingehalt ihrer Muskeln bedeutend herabgesetzt. Bei den Zieselmäusen, die während einer langen Periode in tiefem Schlafzustande waren, betrug der Kreatingehalt der Muskeln 1,05—1,40% der Trockensubstanz, bei den Kontrolltieren dagegen 1,75—1,94%. Während des Winterschlafes beträgt also der Kreatingehalt der Muskeln nur 67% des Gehaltes in den Muskeln der Kontrolltiere.

Bei Murmeltieren gelang es uns nicht, gleichartige Befunde zu erhalten, vielmehr bleibt während des Winterschlafes von Murmeltieren der Kreatingehalt der Muskeln fast unverändert.

*Reststickstoff und Gesamtstickstoffgehalt der Muskeln während des Winterschlafes.* Bei Zieselmäusen ist, wie aus der Tabelle ersichtlich, während des Winterschlafes der Reststickstoffgehalt der Muskeln bedeutend herabgesetzt. Bei langdauerndem Schlafzustande fanden wir in den Muskeln 0,651—0,755% Reststickstoff, bei Kontrolltieren 1,25—1,28%. Der Reststickstoffgehalt der Muskeln schlafender Zieselmäuse betrug 55% des Gehaltes in den Muskeln der Kontrolltiere, bei unveränderter Menge des Gesamt-N.

Diese Herabsetzung des Reststickstoffgehaltes der Muskeln während des Winterschlafes kann nicht gänzlich durch die von uns unter diesen Bedingungen beobachtete Abnahme des Kreatin-Stickstoffgehaltes, der bekanntlich einen beträchtlichen Teil des Reststickstoffes ausmacht, erklärt werden.

Wenn man von der Gesamtmenge des Reststickstoffes den Stickstoff des Kreatins abzieht, so erhält man die Gesamtstickstoffmenge aller übrigen, nicht eiweißartigen, Stickstoff enthaltenden Substanzen des Muskels (Karnosin, Karnitin, Purine, Aminosäuren usw.). Aus den Tabellen ist ersichtlich, daß während des Winterschlafes von Zieselmäusen der Gehalt der Summe dieser Stickstoffsubstanzen in den Muskeln beträchtlich herabgesetzt ist, auf 0,210—0,329% (Stickstoff der Reststickstoff-

fraktion ohne Kreatinstickstoff) gegen 0,629—0,709% bei den Kontrolltieren. Der Stickstoffgehalt dieser Substanzen beträgt bei schlafenden Zieselmäusen 43% des Gehaltes in den Muskeln der Kontrolltiere.

Unsere Untersuchungen ermöglichen es selbstverständlich nicht, zu sagen, auf Kosten welcher von diesen Stickstoffsubstanzen der Reststickstoffgehalt während des Winterschlafes herabgesetzt ist. Jedenfalls weist diese Verminderung darauf hin, daß während des Winterschlafes von Zieselmäusen der Stickstoffumsatz der Muskeln herabgesetzt ist. Die Verminderung des Gehaltes der Muskeln an Stickstoffsubstanzen geht während des Winterschlafes allmählich vor sich.

Bei Murmeltieren bleibt während des Winterschlafes der Reststickstoffgehalt der Muskeln unverändert.

Die Ursache für den von uns beobachteten verschiedenen Einfluß, den der Winterschlaf auf die Stickstoffsubstanzen der Muskeln bei Zieselmäusen und bei Murmeltieren ausübt, ist wahrscheinlich auf biologische Unterschiede des Verhaltens dieser Tiere zurückzuführen.

Was den Gesamtstickstoffgehalt der Muskeln betrifft, so bleibt er, wie unsere Untersuchungen erwiesen haben, während des Winterschlafes bei Zieselmäusen und Murmeltieren unverändert.

#### e) Energieumsatz.

NAGAI<sup>1</sup> entwirft auf Grund seiner Untersuchungen über den Gaswechsel von Murmeltieren ein annäherndes Bild des Gesamtenergieumsatzes während des Winterschlafes. Er geht dabei von seinen Befunden aus, daß das Murmeltier

1. im Zustande tiefen Schlafes durchschnittlich pro Kilogramm und Stunde 0,03677 g CO<sub>2</sub> abgibt,
2. im schlaftrunkenen Zustande pro Kilogramm und Stunde 0,3929 g CO<sub>2</sub> „
3. im wachen Zustande pro Kilogramm und Stunde 0,9574 g CO<sub>2</sub> „

In den Versuchen von NAGAI währte der Winterschlaf des Murmeltieres 120 Tage. Während dieser 120 Tage war das Murmeltier fast 2 volle Tage im wachen, 12 Tage im schlaftrunkenen und die übrigen 106 Tage im Zustande tiefen Schlafes.

Daraus berechnet NAGAI die CO<sub>2</sub>Abgabe während der ganzen Schlafperiode.

Die Gesamtmenge CO<sub>2</sub> pro Kilogramm betrug während:

$$\begin{aligned} 106 \text{ Tagen tiefen Schlafes} &= 0,03677 \text{ g} \times 24 \times 106 = 93,5424 \text{ g} \\ 12 \text{ „ Schlaftrunkenheit} &= 0,3929 \text{ g} \times 24 \times 12 = 113,1552 \text{ g} \\ 1 \text{ „ Wachsein} &= 0,9574 \text{ g} \times 24 \times 2 = 45,9552 \text{ g.} \end{aligned}$$

Gesamtmenge CO<sub>2</sub> pro Kilogramm in 120 Tagen der Schlafperiode = 252,6528 g,  
Pro Kilogramm und Tag der Schlafperiode betrug die CO<sub>2</sub>-Abgabe  
 $252,6528 : 120 = 1,2054 \text{ g} = 0,5742 \text{ g C.}$

Die Untersuchungen über den Stickstoffumsatz, welche NAGAI an demselben Murmeltier ausführte, wie den Gaswechselversuch, erwiesen, daß

<sup>1</sup> NAGAI, a. a. O.

während der Schlafperiode täglich pro Kilogramm Körpergewicht 0,0255 g N mit dem Harn ausgeschieden wurden. Diese Stickstoffmenge entspricht 0,15937 g Eiweiß ( $0,0255 \times 6,25$ ). Eine solche Menge Eiweiß enthält 0,0836 g C. Dementsprechend entfällt von der pro Kilogramm Körpergewicht und pro Tag als  $\text{CO}_2$  ausgeschiedenen Menge C 0,0836 g auf Kosten des oxydierten Eiweißes und 0,4906 g auf Kosten des oxydierten Fettes, was 0,641 g Fett entspricht.

Bekanntlich werden bei völliger Oxydation des Fettes pro Gramm Fett 9,3 Cal gebildet, bei der Oxydation von Eiweiß im Organismus bis zu seinen Endprodukten pro Gramm 4,1 Cal.

Daraus kann man berechnen, wieviel Energie pro Kilogramm und Tag in der Winterschlafperiode gebildet wurde:

1. Auf Kosten der Oxydation von Eiweiß . . . . .	0,15937	$\times 4,1 =$	0,6534	Cal
2. " " " " " " Fett . . . . .	0,641	$\times 9,3 =$	5,9613	"
			<u>6,6147</u>	Cal.

Also von der gesamten Energiemenge wurden 9,9% auf Kosten der Oxydation von Eiweiß und 90,1% auf Kosten der Oxydation von Fett gewonnen<sup>1</sup>.

Diese Berechnung ist nur annähernd richtig. Es ist uns nicht bekannt, ob im Organismus des Tieres während des Winterschlafes die Oxydation von Fett völlig bis zu den Endprodukten  $\text{CO}_2$  und  $\text{H}_2\text{O}$  verläuft. Was das Eiweiß betrifft, so ist bekannt, daß der Harn winterschlafhaltender Murmeltiere eine erhöhte Menge von Aminosäuren enthält, bei geringer Harnstoffausscheidung; dies aber weist darauf hin, daß eine Berechnung der auf Kosten der Oxydation von Eiweiß gebildeten  $\text{CO}_2$  auf Grund der Stickstoffausscheidung viel höhere Daten gibt, als der Wirklichkeit entspricht. Das heißt, daß auf die Oxydation von Eiweiß nicht 9,9% der gesamten Energiemenge entfällt, sondern beträchtlich weniger. Ferner muß in Betracht gezogen werden, daß während der 2 Tage, in denen das Tier wach war, außer Eiweiß und Fett, Kohlehydrat oxydiert wurde (R.Q. = 0,85—0,95).

## IV. Veränderungen in den Geweben und Organen.

### a) Muskeln.

Untersuchungen VALENTINS (10, 11, 13) haben erwiesen, daß während des Winterschlafes bei Murmeltieren der physiologische Zustand der Muskeln bedeutend verändert ist, und zwar geht die Kontraktion und die Erschlaffung der Muskeln sehr langsam vor sich; um einen Muskel tetanus hervorzurufen, genügt es, den Muskel nur wenige Male nacheinander zu reizen. Beim schlafenden Tier dauert nach DUBOIS und PATRIZI die

<sup>1</sup> Während des Winterschlafes wird Kohlehydrat gar nicht oder nur im geringen Maße oxydiert.

Muskelkontraktion und Erschlaffung dreimal so lange wie beim Kontrolltier. Auch die Latenzperiode ist während des Winterschlafes verlängert (CHAPMAN)

Bei gleicher Reizung und Belastung bilden Muskeln von Tieren, die sich im Winterschlaf befinden, weniger Wärme als die Muskeln der Kontrolltiere, und die Arbeitsfähigkeit ist herabgesetzt.

Nach neuen Untersuchungen von WACHHOLDER u. v. LEDEBUR über Azetylcholin Kontraktionen geben bei winterschlafenden Igel und Hamstern die meisten Muskeln wesentlich stärkere Kontraktionen und schon von wesentlich schwächeren Azetylcholin Konzentrationen an als bei wachen Tieren.

Es finden also während des Winterschlafes tiefgehende Veränderungen im funktionellen Zustande der Muskeln statt. Sind diese Veränderungen nicht auch mit solchen der chemischen Zusammensetzung verknüpft, besonders im Gehalt des Muskels an Substanzen, die eine bestimmte Rolle in der Muskeldynamik spielen?

Die chemische Dynamik der Muskeln, d. h. die chemischen Prozesse, die während der Muskeltätigkeit vor sich gehen, sind schon seit langem Gegenstand des Interesses der Forscher. Ihr sind viele Untersuchungen gewidmet. Die Ansichten über die Rolle dieser oder jener Substanzen für die Muskeltätigkeit hat sich im Laufe der Zeit geändert. Es gab eine Periode, in der man annahm, daß die Muskeltätigkeit ausschließlich an den Zerfall von Stickstoffsubstanzen gebunden sei (LIEBIG). Später wurde dem Kohlehydratstoffwechsel eine ausschließliche Bedeutung für die Muskeltätigkeit zugesprochen. Auf Grund der Untersuchungen von MEYERHOF u. EMBDEN konnte ein Schema aufgestellt werden, das, wie es schien, die chemische Dynamik des Muskels genügend exakt wiedergab.

Heute aber kann es auf Grund der neuen Untersuchungen nicht mehr befriedigen. Es wurden neue Substanzen im Muskel entdeckt, die nachweislich eine Rolle bei der Muskeltätigkeit spielen. Dadurch wird natürlich die Frage bedeutend kompliziert. Man ist gezwungen, den Phosphorverbindungen des Muskels eine immer größere Bedeutung zuzusprechen. Gleichzeitig tritt jene der Stickstoffsubstanzen wieder mehr hervor. Doch ist die Rolle der einzelnen Substanzen für die Muskeltätigkeit noch nicht geklärt. Die Erforschung der chemischen Prozesse, die während des Winterschlafes in den Muskeln auftreten, könnte unserer Meinung nach zur Klärung dieser Fragen beitragen.

*Kreatinphosphorsäuregehalt der Muskeln während des Winterschlafes.* Unter den Phosphorverbindungen der Muskeln ist die Bedeutung der Kreatinphosphorsäure am meisten erforscht und geklärt. In der verhältnismäßig kurzen Zeit, die seit der Entdeckung dieser Substanz in den Muskeln durch FISKE u. SUBBAROW und EGGLETON veronnen ist, sind zahlreiche Untersuchungen ausgeführt worden, welche die wichtige Rolle der Kreatinphosphorsäure bei der Muskeltätigkeit erweisen. Schon aus

den ersten Untersuchungen geht hervor, daß während der Muskelkontraktion die Kreatinphosphorsäure in Kreatin und Phosphorsäure zerfällt. Dieser Zerfall geht nach MEYERHOF und SURANYI mit einer beträchtlichen Energieentwicklung einher.

Im normalen Muskel wird nur ein Teil der während der Muskeltätigkeit entwickelten Energie auf Kosten des Zerfalls von Kreatinphosphorsäure gebildet. Von großer energetischer Bedeutung ist dabei die Bildung von Milchsäure aus Glykogen. Der Kreatinphosphorsäurezerfall ist nach NACHMANSOHN (1) der vom Muskel ausgeführten Arbeit nicht proportional. Während der ersten Kontraktionen verläuft der Zerfall schnell, dann wird er langsamer. Daher ist auch kein Parallelismus zwischen Kreatinphosphorsäurezerfall und der Milchsäurebildung, welche letztere der vom Muskel ausgeführten Arbeit proportional verläuft, vorhanden.

Nach den Befunden von LUNDGAARD kann der Muskel unter gewissen künstlichen Bedingungen, wenn die Milchsäurebildung durch Vergiftung mit Monojod- oder Monobromessigsäure gehemmt ist, ausschließlich oder beinahe ausschließlich auf Kosten des Zerfalls von Kreatinphosphorsäure arbeiten. Dabei wird eine gleiche Menge Energie befreit, wie im normalen Muskel, in dem Milchsäure gebildet wird. Es ist wahrscheinlich, daß während der Kontraktion eines normalen Muskels zuerst der Kreatinphosphorsäurezerfall vor sich geht. Die Milchsäurebildung tritt später ein, und auf Kosten der während der Milchsäurebildung freiwerdenden Energie kann die Resynthese von Kreatinphosphorsäure verlaufen.

Eine Reihe experimenteller Befunde weist auf den Zusammenhang zwischen Kreatinphosphorsäure und den funktionellen Eigenschaften der Muskeln hin.

So wurde z. B. erwiesen, daß Muskeln, die sich funktionell unterscheiden, einen verschiedenen Kreatinphosphorsäuregehalt haben; die weißen Muskeln, die, wie bekannt, eine größere Kontraktionsgeschwindigkeit haben, sind reicher an Kreatinphosphorsäure als rote Muskeln, deren Kontraktion langsamer verläuft (FERDMANN u. FEINSCHMIDT [1]). Nach NACHMANSOHN (2), der den Einfluß von verschiedenen, die Muskel-erregbarkeit erhöhenden oder herabsetzenden pharmakologischen Substanzen erforscht hat, geht bei gleicher Spannungsgröße der Kreatinphosphorsäurezerfall mit der durch die *Chronaxie* nach LAPICQUE gemessenen Erregbarkeit parallel. Ferner wurde erwiesen (FERDMANN u. FEINSCHMIDT [2]), daß in Muskeln, deren Leistungsfähigkeit durch Training erhöht wurde, der Kreatinphosphorsäuregehalt höher ist als in untrainierten Muskeln. Die Kreatinphosphorsäure ist also von großer Bedeutung für die Muskeltätigkeit.

Während des Winterschlafes ist, wie erwähnt, bei den Tieren die Erregbarkeit, die Kontraktionsgeschwindigkeit und die Leistungsfähigkeit der Muskeln herabgesetzt. Es war von Interesse, zu erforschen, ob im

Zusammenhang damit Änderungen im Kreatinphosphorsäuregehalt der Muskeln eintreten. Auf Grund der oben angeführten Befunde war es im vorhinein zu erwarten, daß unter diesen Bedingungen der Kreatinphosphorsäuregehalt der Muskeln herabgesetzt sein werde.

Die Ergebnisse unserer Untersuchungen über die Phosphorverbindungen der Muskeln von Zieselmäusen sind in der folgenden Tabelle wiedergegeben.

Phosphorverbindungen der Muskeln winterschlafhaltender Zieselmäuse (in % der Trockensubstanz).

Datum	P der O-Phosphorsäure	P der Kreatinphosphorsäure	Summe der Ortho- und Kreatinphosphorsäure	P der Pyrophosphorsäure	P der Hexosemonophosphorsäure	Gesamtlöslicher P	Gesamt-P	In Säure nicht löslicher P	Bemerkungen
1	2	3	3	5	6	7	8	9	
25. XII. 29	0,216	0,103	0,319	0,081	0,034	0,645	0,800	0,155	Nach langdauerndem Schlaf in tiefem Schlafzustande getötet
15. I. 30	0,293	0,043	0,336	0,064	0,025	0,614	1,000	0,386	
18. I. 30	0,250	0,070	0,320	0,076	0,028	0,542	0,893	0,350	
21. I. 30	0,170	0,080	0,250	0,074	0,023	0,500	0,933	0,433	
4. III. 30	0,250	0,070	0,320	0,116	0,038	0,720	0,950	0,230	Schlafen nur wenige Tage
10. IX. 30	0,193	0,039	0,232	0,129	0,041	0,516	0,836	0,320	
12. IX. 30	0,227	0,081	0,308	0,113	0,035	0,592	0,930	0,338	
26. IX. 30	0,252	0,041	0,293	0,093	0,048	0,678	0,933	0,255	
30. IX. 30	0,190	0,037	0,227	0,080	0,041	0,563	0,840	0,277	2—3 Wochen nach dem Erwachen getötet
4. IV. 30	0,201	0,150	0,356	0,105	0,072	1,030	1,335	0,305	
7. IV. 30	0,178	0,150	0,328	0,114	0,073	0,800	1,250	0,450	
18. IV. 30	0,200	0,157	0,357	0,145	0,075	0,892	1,260	0,368	Im Frühling gefangen und bald darauf getötet
7. V. 30	0,151	0,151	0,302	0,123	—	0,851	1,150	0,299	
7. V. 30	0,217	0,134	0,351	0,083	—	0,788	1,144	0,356	
7. V. 30	0,189	0,126	0,315	0,118	—	0,849	1,160	0,311	

Wenn man den Kreatinphosphorsäuregehalt der Muskeln von winterschlafhaltenden Zieselmäusen mit demjenigen von Kontrolltieren vergleicht, so ist zu ersehen, daß der erstere während des Winterschlafes in der Tat herabgesetzt ist. So haben wir in Muskeln von Kontrolltieren 0,126—0,157% P der Kreatinphosphorsäure gefunden, bei schlafenden Zieselmäusen dagegen nur 0,037—0,103%. Bei Tieren, die nur wenige Tage im Schlafzustand verbracht hatten, war der Kreatinphosphorsäuregehalt der Muskeln ebenso niedrig, wie nach langdauerndem Winterschlaf. Daraus ist zu schließen, daß die Veränderungen im Kreatinphosphorsäuregehalt der Muskeln beim Einschlafen der Tiere plötzlich eintreten.

Während des Winterschlafes betrug bei Zieselmäusen der Kreatinphosphorsäuregehalt der Muskeln durchschnittlich nur 43% des in den Muskeln der Kontrolltiere gefundenen.

Unsere Befunde über die Phosphorverbindungen der Muskeln von Murmeltieren sind in der folgenden Tabelle angeführt.

Phosphorverbindungen der Muskeln von Murmeltieren  
 (in % der Trockensubstanz).

Datum	P der Kreatinphosphorsäure	P der $H_3PO_4$	Summe der $H_3PO_4$ und der Kreatinphosphorsäure (2 + 3)	P der Pyrophosphorsäure	P der Hexosemonophosphorsäure	Gesamtlöslicher P	Gesamt-P	In Säure nicht löslicher P (8—7)	Bemerkungen
1	2	3	4	5	6	7	8	9	
13. II. 31	0,105	0,156	0,261	0,119	0,047	0,567	0,863	0,269	Winterschlafhaltende Murmeltiere
19. II. 31	0,109	0,230	0,339	0,105	0,040	0,594	0,781	0,187	
24. II. 31	0,088	0,215	0,303	0,087	0,061	0,669	0,822	0,822	
3. III. 31	0,095	0,215	0,310	0,095	0,042	0,584	0,798	0,798	
10. III. 31	0,071	0,232	0,303	0,086	0,036	0,655	0,820	0,820	
19. IV. 31	0,166	0,250	0,416	0,158	0,063	0,879	1,091	0,212	
23. IV. 31	0,154	0,218	0,372	0,163	0,070	0,822	1,093	0,271	Kontrolltiere (wach)
4. V. 31	0,183	0,140	0,323	0,108	0,065	0,881	1,007	0,126	
16. V. 31	0,182	0,226	0,408	0,165	—	0,817	1,090	0,273	

Bei Murmeltieren ist, wie aus der Tabelle hervorgeht, der Kreatinphosphorsäuregehalt der Muskeln während des Winterschlafes gleichfalls bedeutend herabgesetzt.

Und zwar betrug der Kreatinphosphorsäuregehalt der schlafenden Tiere 0,071—0,109% (als P berechnet) statt 0,154—0,183% P bei den Kontrolltieren. Durchschnittlich waren in den Muskeln von schlafenden Tieren 54% der bei den Kontrolltieren festgestellten Kreatinphosphorsäuremenge vorhanden.

*O-Phosphorsäuregehalt der Muskeln.* Während des Winterschlafes ist bei Zieselmäusen der O-Phosphorsäuregehalt der Muskeln erhöht (siehe Tabelle), im Durchschnitt auf 120% des im Wachzustand vorhandenen. Da die Summe des Phosphors der Ortho- und Kreatinphosphorsäure dabei beinahe unverändert bleibt, so ist diese Erhöhung der O-Phosphorsäuremenge, wenn nicht gänzlich, so doch im wesentlichen auf den Kreatinphosphorsäurezerfall zurückzuführen.

Bei Murmeltieren traten während des Winterschlafes keine Änderungen im O-Phosphorsäuregehalt der Muskeln auf.

*Hexosemonophosphorsäuregehalt der Muskeln.* Wie bekannt, gehört Hexosemonophosphorsäure zu den normalen Bestandteilen der querstreiften Muskeln. In neuester Zeit wurden reduzierende Phosphorverbindungen (zu denen die Hexosemonophosphorsäure gehört) in glatten Muskeln und in verschiedenen Organen und Geweben entdeckt (FEIN-SCHMIDT). Obwohl die Identität dieser Verbindungen mit der Hexosemonophosphorsäure der Muskeln bis jetzt nicht bewiesen ist, kann man doch die Richtigkeit der von EMBDEN geäußerten Ansicht bezweifeln, daß diese Substanz für die Willkürmuskeln spezifisch ist.

Der Hexosemonophosphorsäure wird jetzt auch keine energetische Bedeutung zugeschrieben. Auf Grund seiner Untersuchungen äußert LOHMANN (5) Zweifel, ob die Hexosemonophosphorsäure — das Lacta-



zidogen — wirklich der unmittelbare Bildner der Milchsäure während der Muskeltätigkeit ist. Anscheinend ist sie nur eine intermediäre Substanz, über welche die Bildung von Milchsäure aus Glykogen verläuft.

Wie aus der Tabelle ersichtlich, ist sogar schon bei kurzdauerndem Winterschlaf von Zieselmäusen der Hexosemonophosphorsäuregehalt der Muskeln bedeutend herabgesetzt. In Muskeln schlafender Zieselmäuse haben wir 0,023—0,043% P der Hexosemonophosphorsäure gefunden, bei Kontrolltieren 0,072—0,075% P. Durchschnittlich beträgt in der Schlafperiode der Hexosemonophosphorsäuregehalt der Muskeln 45% des Gehaltes dieser Substanz bei Kontrolltieren. In gleicher Weise ist auch bei schlafenden Murmeltieren der Hexosemonophosphorsäuregehalt der Muskeln vermindert. Er betrug hier 0,033—0,061% P bei schlafenden Tieren und 0,063—0,070% P bei Kontrolltieren.

*Pyrophosphatgehalt der Muskeln.* Die Pyrophosphorsäure wurde in Muskeln 1928 von LOHMANN (1) entdeckt. Nach neuesten Befunden, die gleichzeitig und voneinander unabhängig von LOHMANN (3) und von FISKE erhalten wurden, ist ein beträchtlicher Teil der in den Muskeln vorhandenen Pyrophosphorsäure, vielleicht sogar die ganze Pyrophosphorsäure an Adenylsäure, gebunden als Adenylpyrophosphorsäure.

Es gibt bis jetzt noch keine Methode, die es ermöglichen würde, in kleinen Muskelportionen gesondert gebundene und ungebundene Pyrophosphorsäure zu bestimmen, deswegen können wir nur ihre Gesamtmenge feststellen.

Untersuchungen von EMBDEN und PARNAS und deren Mitarbeitern haben erwiesen, daß während der Muskelkontraktionen eine Desaminierung von Adenylpyrophosphorsäure unter Bildung von Inosinpyrophosphorsäure vor sich geht, bei der Restitution dagegen eine Reaminierung der letzteren stattfindet. Aber außer der Ammoniakabspaltung kann auch eine Pyrophosphatabspaltung auftreten. So wird während der Hydrolyse eines Muskelextraktes in n/HCl-Lösung bei 100° in 7 Minuten die ganze vorhandene Pyrophosphorsäure abgespalten, gleichzeitig zerfällt sie in O-Phosphorsäure (darauf basiert die Methodik zur Bestimmung von Pyrophosphorsäure). Eine derartige O-Phosphorsäureabspaltung aus Adenylpyrophosphat geht nach LOHMANN während der Muskelstarre, nach FERDMANN während der Muskelautolyse und bei starker Muskeltätigkeit vor sich.

Wenn die Bedeutung der bei der Muskeltätigkeit auftretenden Desaminierungen des Adenylpyrophosphates bis zu einem gewissen Grade geklärt erscheint, so kann man dies nicht von der Rolle des Pyrophosphates behaupten.

Unsere Untersuchungen über den Pyrophosphatgehalt der Muskeln von Zieselmäusen (siehe Tabelle S. 38) haben ergeben, daß während des Winterschlafes der Gehalt an dieser Substanz herabgesetzt ist, und zwar betrug er bei den Kontrolltieren 0,083—0,145 mg% P, bei den im Zu-

stande tiefen Schlafes untersuchten 0,064—0,081 mg% P. Daraus ist zu schließen, daß wohl auch der Adenylpyrophosphatgehalt der Muskeln während des Winterschlafes vermindert ist. Bei Zieselmäusen, die nur kurze Zeit im Winterschlafzustand verbracht hatten, war der Pyrophosphatgehalt der Muskeln normal oder nur im geringen Maße herabgesetzt; die Verminderung des Pyrophosphatgehaltes der Muskeln tritt also während des Winterschlafes nicht auf einmal, sondern allmählich ein.

Bei langdauerndem Winterschlaf betrug die Pyrophosphatmenge in den Muskeln von Zieselmäusen durchschnittlich 65% der bei den Kontrolltieren gefundenen Menge. Aus den in der Tabelle (siehe S. 39) wiedergegebenen Daten geht hervor, daß auch bei Murmeltieren während des Winterschlafes der Pyrophosphatgehalt der Muskeln vermindert ist (0,086—0,119% P bei schlafenden; 0,108—0,165% P bei Kontrolltieren). Durchschnittlich beträgt bei schlafenden Murmeltieren der Pyrophosphatgehalt 66% der bei Kontrolltieren gefundenen.

*Säurelöslicher Phosphor.* Wie bekannt, gehören zur Fraktion „säurelöslicher Phosphor“ O-Phosphorsäure, Kreatinphosphorsäure, Adenylpyrophosphorsäure, Hexosemonophosphorsäure und noch unbekanntes Phosphorverbindungen. Aus der Tabelle (siehe S. 38) ist ersichtlich, daß während des Winterschlafes, schon von den ersten Tagen an, die Menge des säurelöslichen Phosphors in den Muskeln von Zieselmäusen bedeutend vermindert ist. Und zwar haben wir in Muskeln schlafender Zieselmause 0,446—0,720% P dieser Fraktion gefunden, bei Kontrolltieren dagegen 0,788—1,030% P. Die Menge des säurelöslichen Phosphors beträgt bei schlafenden Zieselmäusen durchschnittlich 66% der bei Kontrolltieren gefundenen Menge.

Bei Murmeltieren ist der Gehalt dieser Fraktion in den Muskeln während des Winterschlafes auch bedeutend herabgesetzt, und zwar betrug er in unseren Versuchen bei schlafenden Murmeltieren 0,567—0,727% P, bei Kontrolltieren 0,817—0,881. Durchschnittlich ergibt dies bei schlafenden Murmeltieren 74% der bei Kontrolltieren gefundenen Menge. Die Verminderung der Menge des säurelöslichen Phosphors in den Muskeln von schlafenden Zieselmäusen und Murmeltieren ist, wie aus unseren Befunden ersichtlich, nicht nur auf Veränderungen im Gehalte von Hexosemonophosphorsäure und Pyrophosphat (bei Murmeltieren auch der Summe von Ortho- und Kreatinphosphorsäure) zurückzuführen. Außer diesen Substanzen ist noch der Gehalt an anderen, jetzt noch unbekanntes Phosphorverbindungen dieser Fraktion während des Winterschlafes vermindert.

Um zu erforschen, ob nicht auch qualitative Veränderungen in den Phosphorverbindungen der Muskeln von winterschlafhaltenden Tieren auftreten, haben wir die Geschwindigkeit der hydrolytischen Abspaltung von  $H_3PO_4$  aus den säurelöslichen Phosphorverbindungen durch n/HCl bei 100° (nach LOHMANN) im eiweißfreien Filtrat der Muskeln von schla-

fenden und von Kontrollmurmeltieren untersucht. Bekanntlich sind die Spaltungskurven für die einzelnen Verbindungen typisch und ermöglichen es daher bis zu einem gewissen Grade über das Vorhandensein entsprechender Verbindungen zu urteilen.

Die Ergebnisse unserer diesbezüglichen Untersuchungen sind in der folgenden Tabelle wiedergegeben.

$H_3PO_4$ -Abspaltung bei der Hydrolyse des eiweißfreien Muskel-extraktes von Murmeltieren in  $n/HCl$  bei  $100^\circ$ .

Datum	P der O-Phosphorsäure	P-Gehalt nach Hydrolyse in $HCl$ bei $100^\circ$					Ges.-Säurelöslicher P in %	Bemerkungen
		7'	30'	60'	120'	180'		
13.II.31	0,074	0,110	0,113	0,115	0,122	0,126	0,152	} Winterschlafhaltende Murmeltiere
19.II.31	0,083	0,119	0,123	0,130	0,138	0,143	0,180	
20.III.31	0,084	0,121	0,125	0,145	0,150	0,159	0,199	
19.IV.31	0,080	0,116	0,133	0,133	0,137	0,142	0,200	} wache
23.IV.31	0,091	0,126	0,132	0,142	0,142	0,150	0,202	

Die Untersuchungen ergaben, daß die Spaltungskurven im eiweißfreien Filtrat der Muskeln von winterschlafhaltenden Murmeltieren und von Kontrolltieren gleichartig verlaufen. Dies berechtigt uns einigermaßen zu der Schlußfolgerung, daß während des Winterschlafes wahrscheinlich keine qualitativen Veränderungen in den Phosphorverbindungen der Muskeln von Murmeltieren stattfinden. Jedoch ist selbstverständlich diese Frage dadurch nicht endgültig geklärt.

*Gesamtphosphor.* Bei winterschlafhaltenden Zieselmäusen beträgt der Gesamtphosphorgehalt der Muskeln 0,781—1,090% P, bei Kontrolltieren 1,144—1,335% P (Tabelle, S. 38). Durchschnittlich ergibt dies für die schlafenden Zieselmäuse 69% der bei den Kontrolltieren gefundenen Gesamtphosphormenge.

Bei winterschlafhaltenden Murmeltieren ist der Gesamtphosphorgehalt der Muskeln im Vergleich zu dem der Kontrolltiere gleichfalls herabgesetzt (0,781—0,932% P bzw. 1,007—1,093%). Dies ergibt bei schlafenden Murmeltieren durchschnittlich 77% der bei Kontrolltieren gefundenen Menge.

*In Säure nichtlöslicher Phosphor.* Der Gehalt der Fraktion der in Säure nichtlöslichen Phosphorverbindungen, die nach SORG hauptsächlich aus Phosphatiden besteht, bleibt, wie aus unseren Befunden hervorgeht, während des Winterschlafes in den Muskeln von Zieselmäusen und Murmeltieren unverändert.

*Stickstoffsubstanzen der Muskeln.* Wir haben ferner bei winterschlafhaltenden Zieselmäusen eine Reihe von Veränderungen in dem Gehalt der Muskeln an Stickstoffsubstanzen festgestellt. Und zwar ist, wie unsere Untersuchungen ergeben haben, während des Winterschlafes der Kreatingehalt der Muskeln beträchtlich niedriger als bei wachen Tieren

(1,05—1,40% der Trockensubstanz bzw. 1,75—1,94%). Gleichzeitig ist auch der Reststickstoffgehalt der Muskeln vermindert, und zwar in stärkerem Maße als der Abnahme des Kreatingehaltes entspricht. Folglich ist auch der Gehalt an anderen Stickstoffsubstanzen dieser Fraktion herabgesetzt.

Bei Murmeltieren konnten solche Veränderungen im Gehalt der Muskeln an Stickstoffsubstanzen nicht festgestellt werden. (Näheres siehe Kap. III, d).

*Muskelautolyse.* Es schien uns von Interesse, zu erforschen, ob während des Winterschlafes auch Änderungen in den fermentativen Vorgängen auftreten, denn, wie bekannt, hängt die Ausnutzung der chemischen Bestandteile des Muskels in bedeutendem Maße vom normalen Ablauf der fermentativen Prozesse ab.

Um über die fermentative Fähigkeit des Muskelgewebes urteilen zu können, haben wir bestimmte fermentative Prozesse bei verschiedenartiger Autolyse des Muskelbreies untersucht.

Unsere Untersuchungen haben wir am Muskelbrei von Murmeltieren ausgeführt. Ein Teil der Tiere wurde in tiefem Schlafzustande getötet, die übrigen Kontrolltiere erst längere Zeit (etwa 3 Wochen), nachdem sie im Frühling erwacht waren und sich gut erholt hatten.

Wie die Untersuchungen EMBDENS erwiesen haben, findet während der Muskelbreiautolyse in Gegenwart von Fluoranionen eine beträchtliche Phosphorilierung statt. Die Phosphorilierungsintensität hängt von dem Zustand der Muskeln ab. So sind nach EMBDEN während des Alterns des Muskelgewebes die Phosphorilierungsvorgänge unter den angeführten Bedingungen verlangsamt. Ferner üben Training und Ermüdung der Muskeln einen gewissen Einfluß auf die Phosphorilierungsintensität bei Muskelbreiautolyse aus. Die Phosphorilierung ist ein fermentativer Vorgang. Aus ihrer Intensität unter diesen Bedingungen kann man auf die fermentativen Eigenschaften des Muskelgewebes bei verschiedenen funktionellen Zuständen schließen.

Unsere Untersuchungen über Muskelbreiautolyse in Gegenwart von Fluoranionen ergaben, daß bei 2stündiger Autolyse von Muskelbrei der im Winterschlafzustande getöteten Murmeltiere in einer Lösung von  $n/10$  NaF—2%  $\text{NaHCO}_3$  ein beträchtlicher Schwund von O-Phosphorsäure und Pyrophosphorsäure statt, der sogar beträchtlicher ist als bei wachen Tieren. In den gleichen Autolyseversuchen, jedoch mit Stärkezusatz, ist die Phosphorilierung im Muskelbrei winterschlafhaltender und wacher Tiere fast gleichwertig. Dabei ergab sich, daß im Muskelbrei winterschlafhaltender Tiere in den Versuchen mit Stärkezusatz eine geringere Phosphorilierung stattfindet als ohne Stärkezusatz. Dies steht in Widerspruch zu den bei wachen Murmeltieren und anderen Versuchstieren erhaltenen Befunden.

Während der Autolyse von Muskelbrei in Wasser geht eine An-

häufung von O-Phosphorsäure vor sich, die mit dem Zerfall organischer Phosphorverbindungen zusammenhängt (EMBDEN). Es schien uns von Interesse, zu untersuchen, ob dieser Prozeß auch bei Autolyse von Muskelbrei von im Winterschlafzustande getöteten Murmeltieren stattfindet. Wir fanden, daß der Zerfall organischer Phosphorverbindungen unter diesen Versuchsbedingungen im Muskelbrei schlafender Tiere in geringem Maße vor sich geht als im Muskelbrei von Kontrolltieren. So wächst der O-Phosphorsäuregehalt im autolysierten Muskelbrei von schlafenden Tieren um 25—28 mg% P, im Muskelbrei von Kontrolltieren dagegen um 49—52 mg% an. Es ist möglich, daß dieser Unterschied mit dem bedeutend niedrigeren Gehalt der Muskeln winterschlafhaltender Murmeltiere an organischen Phosphorverbindungen zusammenhängt.

Bei Muskelbreiautolyse in Natriumlaktatlösung findet ein Schwund von O-Phosphorsäure (EMBDEN, FERDMANN) und Pyrophosphorsäure (FERDMANN) statt. Dabei bildet sich eine schwer hydrolysierbare Phosphorverbindung. Um die fermentativen Eigenschaften des Muskelgewebes der sich im Winterschlafzustande befindenden Tiere zu prüfen, haben wir entsprechende Versuche am Muskelbrei von Murmeltieren angestellt: Bei 2stündiger Autolyse in  $n/2$  Natriumlaktatlösung im Muskelbrei schlafender Tiere nimmt der O-Phosphorsäure- und Pyrophosphorsäuregehalt ab. Die auf Kosten dieses Phosphors gebildete organische Phosphorverbindung zerfällt während der Hydrolyse in  $n/HCl$  bei  $100^{\circ}$  nur in geringem Maße. Dies entspricht den Versuchsergebnissen an Muskelbrei von normalen Kaninchen und Tauben, der in  $n/2$  Laktatlösung autolysiert wurde. Bei Kontrolltieren ergaben entsprechende Versuche nur in einem Falle einen, jedoch geringen P-Schwund (9 mg%).

Als Ausgangspunkt unserer Untersuchungen haben uns, wie erwähnt, die schon vor vielen Jahren von VALENTIN (10), PATRIZI und anderen Autoren erhaltenen Befunde gedient, aus denen hervorgeht, daß bei winterschlafhaltenden Tieren die Verkürzung und Erschlaffung der Muskeln sehr langsam vor sich geht. Unserer Meinung nach mußte eine derartige Herabsetzung der Muskelfunktion mit bestimmten Veränderungen in der chemischen Zusammensetzung der Muskeln zusammenhängen. Unsere Untersuchungen haben auch wirklich ergeben, daß in den Muskeln von winterschlafhaltenden Tieren der Gehalt an einer Reihe von Substanzen, die für die Muskeltätigkeit von Bedeutung sind, vermindert ist. Kann man jedoch die während des Winterschlafes auftretenden Veränderungen im funktionellen Zustande der Muskeln ausschließlich auf diese von uns festgestellte Verminderung ihres Gehaltes an Kreatinphosphorsäure, Pyrophosphat, Hexosemonophosphorsäure und Gesamtphosphor zurückführen? Hängen sie nicht auch mit Veränderungen der fermentativen Eigenschaften des Muskelgewebes zusammen? Spielt dabei nicht auch die niedrige Körpertemperatur der winterschlafhaltenden Tiere eine gewisse Rolle?

Unsere Untersuchungen über den Einfluß des Winterschlafes auf die fermentativen Eigenschaften des Muskelgewebes haben durch die Autolyseversuche erwiesen, daß beim winterschlafhaltenden Murmeltier gewisse Veränderungen der fermentativen Eigenschaften des Muskelgewebes auftreten.

Bekanntlich hängt die Erregbarkeit des Muskels bis zu einem gewissen Grade von der Temperatur ab. Nach NACHMANSOHN (2) geht die Verminderung der Erregbarkeit des Froschgastrocnemius, die bei niedriger Temperatur auftritt, mit einer Verlangsamung des Kreatinphosphorsäurezerfalls einher. Man kann jedoch die außerordentliche Herabsetzung der Muskeleregbarkeit beim winterschlafhaltenden Tier nicht ausschließlich durch die Herabsetzung seiner Körpertemperatur erklären.

So hat z. B. GAYDA (zit. nach MORGULIS), der den Einfluß der Temperatur auf die Kontraktionen des isolierten Gastrocnemius des winterschlafhaltenden Igels verfolgte, folgenden Zusammenhang zwischen Temperatur und Latenzzeit beobachtet:

Temperatur	Latenzzeit
0° C	0,120''
15° C	0,018''
30° C	0,0088''
35° C	0,0085''

Wenn man in Betracht zieht, daß die Latenzzeit für den Gastrocnemius des Frosches bei 15° C = 0,0065 Sekunden, bei 30° = 0,0033 Sekunden gefunden wurde, so ist ersichtlich, daß unter gleichen Temperaturbedingungen die Latenzzeit für Muskeln von winterschlafhaltenden Warmblütern beträchtlich länger ist als bei Kaltblütern beobachtet wurde.

Die während des Winterschlafes auftretende Herabsetzung der Muskelfunktionen ist also mit einer Verminderung des Gehaltes der Muskeln an Tätigkeitssubstanzen und mit Veränderungen der fermentativen Eigenschaften des Muskelgewebes verbunden. Dabei übt die niedrige Körpertemperatur zweifellos auch einen gewissen Einfluß aus.

#### b) Chemische Bestandteile des Herzmuskels.

Die Herztätigkeit ist während des Winterschlafes äußerst verlangsamt. In Zusammenhang mit dieser Verminderung der Arbeitsfähigkeit des Herzmuskels war es von Interesse zu erforschen, welche Veränderungen in seinen chemischen Bestandteilen während des Winterschlafes auftreten.

Der Chemismus der Herztätigkeit ist noch wenig erforscht. In letzter Zeit sind eine Reihe Untersuchungen ausgeführt worden, welche zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des Herzmuskels beigetragen haben. So haben Untersuchungen von FERDMANN u. FEINSCHMIDT (1) erwiesen, daß im Herzmuskel Kreatinphosphorsäure vorhanden ist. Nach MARTINO ist die Kreatinphosphorsäure im Herzmuskel nicht gleichmäßig

verteilt, — Ventrikel und Apex sind reicher an dieser Substanz. Der Kreatinphosphorsäuregehalt des Herzmuskels ist im Vergleich zu demjenigen der willkürlichen Muskeln gering. Weitere Untersuchungen haben als chemische Bestandteile des Herzmuskels Pyrophosphat (LOHMANN), reduzierende Phosphorsäureverbindungen (FEINSCHMIDT) und Adenylsäure (POHLE) erwiesen. Der Herzmuskel ist reich an Phosphatiden. Nach SORG besteht die Fraktion des säurelöslichen Phosphors des Herzmuskels ausschließlich aus Phosphatiden.

Jedoch bleibt die Bedeutung der einzelnen Substanzen für die Tätigkeit des Herzmuskels noch ungeklärt. Unserer Ansicht nach können Versuche über Veränderungen in den chemischen Bestandteilen des Herzmuskels von Winterschläfern während der Schlafperiode, in der, wie gesagt, die Herztätigkeit bedeutend herabgesetzt ist, zur Klärung der Frage über die Bedeutung der einzelnen Substanzen für die Herztätigkeit beitragen.

*Phosphorverbindungen des Herzmuskels während des Winterschlafes. Zieselmäuse.* Die Ergebnisse unserer Versuche über den Einfluß des Winterschlafes auf die chemischen Bestandteile des Herzmuskels sind zum Teil in der folgenden Tabelle wiedergegeben.

Chemische Bestandteile des Herzmuskels von Zieselmäusen.

Datum	Zustand der Zieselmaus	Summe der P der $H_3PO_4$ und der Kreatinphosphorsäure in % der frischen Substanz	Säurelöslicher Phosphor	Gesamtposphor
15. I. 30	Tiefer Schlaf	0,048	0,118	0,275
18. I. 30	„ „	0,048	0,105	0,286
21. I. 30	„ „	0,047	0,118	0,285
4. III. 30	„ „	0,050	0,129	0,268
4. IV. 30	Wach	0,115	0,181	0,345
7. IV. 30	„	0,094	0,160	0,329
13. IV. 30	„	0,104	0,160	0,312

Wie aus der Tabelle zu ersehen ist, ist während des Winterschlafes der O-Phosphorsäuregehalt (Summe der präformierten und der aus Kreatinphosphorsäure abgespaltenen  $H_3PO_4$ ) bedeutend herabgesetzt. Bei im Winterschlafzustande getöteten Zieselmäusen wurde im Herzmuskel 0,047—0,079% P, bei Kontrolltieren dagegen 0,094—0,115% P gefunden. Durchschnittlich<sup>1</sup> beträgt der Phosphorsäuregehalt des Herzmuskels von schlafenden Zieselmäusen nur 51% desjenigen der Kontrolltiere.

Der Gehalt des Herzmuskels an säurelöslichem Phosphor ist während des Winterschlafes der Zieselmaus niedriger als beim wachen Tier, und zwar fanden wir bei schlafenden Tieren 0,105—0,129% P dieser Fraktion anstatt 0,158—0,181% P bei Kontrolltieren, das ist im ersteren Falle 70% des zweiten Durchschnittswertes.

<sup>1</sup> Die Durchschnittswerte sind aus allen ausgeführten Versuchen berechnet.

Wir haben die einzelnen Verbindungen, aus denen die Fraktion des säurelöslichen Phosphors besteht, nicht bestimmt. Wenn man aber vom Gesamtgehalt dieser Fraktion den Phosphor der präformierten Ortho- und der Kreatinphosphorsäure abzieht, so kann man noch eine Fraktion erhalten. Diese Fraktion, welche aus dem Phosphor des Adenylpyrophosphats, der Hexosemonophosphorsäure und anderer, jetzt noch unbekannter Phosphorverbindungen besteht, bleibt während des Winterschlafes unverändert.

In der Schlafperiode ist also der Gehalt des Herzmuskels an säurelöslichem Phosphor ausschließlich auf Kosten des Gehalts an O-Phosphorsäure und Kreatinphosphorsäure herabgesetzt. Wenn man in Betracht zieht, daß der Kreatinphosphorsäuregehalt des Herzmuskels überhaupt sehr niedrig ist, so ist es klar, daß hier die Hauptverminderung auf den O-Phosphorsäuregehalt entfällt.

Der Gesamtphosphorgehalt des Herzmuskels ist bei schlafenden Tieren niedriger als bei Kontrolltieren (0,236—0,286% P bzw. 0,312 bis 0,345% P), das ist im Durchschnitt im ersteren Falle 80% des Normalwertes.

Was die Fraktion der in Säure nicht löslichen Phosphorverbindungen betrifft, die durch Subtraktion des säurelöslichen Phosphors vom Gesamtphosphor ermittelt wird, so bleibt, wie ersichtlich, ihr Gehalt im Herzmuskel während des Winterschlafes unverändert.

Die Ergebnisse der an Murmeltieren angestellten Untersuchungen sind in der folgenden Tabelle wiedergegeben.

#### Chemische Bestandteile des Herzmuskels von Murmeltieren.

Datum	Zustand des Murmeltieres	Trocken-Substanz in %	P der O-H <sub>3</sub> PO <sub>4</sub> — P der Kreatinphosphorsäure	P der Pyrophosphorsäure	P der Hexosemonophosphorsäure	Säurelöslicher P	Gesamt-P	In Säure nicht löslicher P
13. II. 31	Tiefer Schlaf	22,45	0,048	0,012	—	0,096	0,261	0,165
3. III. 31	„ „	24,90	0,052	0,016	0,094	0,116	0,270	0,154
10. III. 31	„ „	24,56	0,051	0,013	0,083	0,116	0,280	0,164
19. IV. 31	Wach	21,58	0,073	0,014	0,068	0,160	0,317	0,157
23. IV. 31	„	22,27	0,088	0,011	0,078	0,150	0,337	0,187
4. V. 31	„	21,78	0,078	0,014	0,071	0,166	0,260	0,094

Wie aus der Tabelle hervorgeht, ist, wie wir es auch für Zieselmäuse festgestellt haben, während des Winterschlafes der Gehalt des Herzmuskels an P der präformierten Phosphorsäure und der Kreatinphosphorsäure bedeutend herabgesetzt (im Durchschnitt auf 56% desjenigen der wachen Tiere). Beträchtlich niedriger ist während des Winterschlafes im Herzmuskel der Murmeltiere auch der Gehalt an säurelöslichem Phosphor (im Durchschnitt 66%). Diese Verminderung des Gehaltes an säurelöslichem Phosphor ist etwa zu 62% durch die Verminderung des O-Phosphorsäuregehaltes bedingt. Außerdem findet noch eine Herabsetzung



des Gehaltes des Herzmuskels an anderen Phosphorverbindungen dieser Fraktion statt, jedoch bleibt, wie aus der Tabelle ersichtlich ist, der Gehalt an Phosphorsäure und reduzierenden Phosphorverbindungen dabei unverändert. Der Gesamtphosphorgehalt des Herzmuskels ist während der Schlafperiode bei den Murmeltieren, sowie auch bei den Zieselmäusen, vermindert (im Durchschnitt auf 82%).

Was die *Stickstoffverbindungen des Herzmuskels* betrifft, so bleiben, wie unsere Untersuchungen ergeben haben, Gesamt- und Reststickstoffgehalt des Herzmuskels während des Winterschlafes unverändert.

*Autolyseversuche.* Unsere Untersuchungen über die chemischen Vorgänge, die in den Muskeln winterschlafhaltender Tiere verlaufen, haben ergeben, daß der eigentümliche funktionelle Zustand der Muskeln während des Winterschlafes nicht nur mit Veränderungen der chemischen Bestandteile, sondern auch mit solchen der fermentativen Eigenschaften des Muskelgewebes verknüpft ist (FERDMANN u. FEINSCHMIDT, 3).

Es war von Interesse zu untersuchen, ob der eigentümliche funktionelle Zustand des Herzens bei winterschlafhaltenden Tieren nicht gleichfalls mit Veränderungen der fermentativen Eigenschaften des Herzmuskels zusammenhängt. Zu diesem Zwecke haben wir Autolyseversuche mit Herzmuskelbrei von Murmeltieren in einer Lösung von  $m/10$  NaF + 0,4% Stärke + 2%  $\text{NaHCO}_3$  angestellt.

Der Herzmuskel wurde möglichst schnell auf einer kaltgehaltenen Glasplatte mit der Schere zerkleinert. Dann wurden je 3 g des Muskelbreies in vorgewogene Erlenmeyerkölbchen versenkt, von denen eines 15 ccm einer Lösung von  $m/10$  NaF + 2%  $\text{NaHCO}_3$  + 0,4% Stärke enthielt, das zweite 30 ccm einer 5%igen Trichloressigsäurelösung in 1% HCl (Kontrollportion). Die Autolyse währte 2 Stunden bei Zimmertemperatur. Dann wurden 15 ccm einer 10%igen Trichloressigsäurelösung in 2% HCl zugegeben.

Einige unserer Versuche sind in der folgenden Tabelle wiedergegeben.

Datum	Versuchsanordnung	P der O-Phosphorsäure in %	P des Pyrophosphats in %	P des $\text{H}_3\text{PO}_4$ -P des Pyrophosphats in %	Säurelöslicher P in %	
13. II. 31	1. Kontrolle. Herzmuskelbrei sofort in $\text{CCl}_3\text{COOH}$ geworfen	0,048	0,012	0,060	0,096	} Winterschlafhaltende Murmeltiere
	2. Herzmuskelbrei in $m/10$ NaF + 2% $\text{NaHCO}_3$ — 0,4% Stärke 2 St. autolytisch	0,028	0,003	0,0031	0,090	
24. II. 31	Kontrolleportion autolytisch	0,043	0,015	0,058	0,0111	} Wache Murmeltiere
19. IV. 31	Kontrolleportion autolytisch	0,033	0,002	0,035	0,0115	
	Kontrolleportion autolytisch	0,073	0,014	0,087	0,160	
23. IV. 31	Kontrolleportion autolytisch	0,062	0,014	0,076	—	
	Kontrolleportion autolytisch	0,088	0,007	0,095	0,150	
		0,080	0,001	0,081	—	

Es ist ersichtlich, daß unter den gegebenen Versuchsbedingungen im Herzmuskelbrei von schlafenden und von Kontrolltieren, so wie es auch für die willkürlichen Muskeln bekannt ist, ein Schwund von O-Phosphorsäure und Pyrophosphorsäure stattfindet. Dabei ist bei den schlafenden Tieren dieser Schwund sogar beträchtlicher als bei den Kontrolltieren. Bei schlafenden Murmeltieren konnten wir während der Herzmuskelautolyse einen Schwund von 17—29 mg% P der Summe von Ortho- und Pyrophosphorsäure beobachten, bei den Kontrolltieren dagegen nur einen solchen von 8—14 mg%.

### c) Nervensystem.

Der Zustand des Nervensystems der Winterschläfer während der Schlafperiode unterscheidet sich wesentlich von demjenigen wacher Tiere und ist überhaupt mit dem physiologischen Zustand des Nervensystems anderer Warmblüter nicht vergleichbar.

Die Erregbarkeit des peripheren Nervensystems ist bei winterschlafhaltenden Tieren äußerst vermindert. Dies hat als erster VALENTIN (8) beobachtet. Nach seinen Befunden beträgt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven beim winterschlafhaltenden Murmeltier nur 1 m pro Sekunde (28mal weniger als bei Kaltblütern). HORVATH (3) hat an Zieselmäusen ähnliche Befunde erhalten. CLAUDE BERNARD hat die Ansicht geäußert, daß die Verminderung der Erregbarkeit des Nervensystems den Schlafzustand hervorrufen könne. Es ist jedoch schwierig anzunehmen, daß die Verminderung der Erregbarkeit des peripheren Nervensystems die Ursache des Winterschlafes sei, eher ist sie als seine Folge anzusehen.

Auf Veränderungen im Zustand des peripheren Nervensystems weisen auch die Befunde MERZBACHERS (1) hin. Dieser hat festgestellt, daß nach der Resektion eines Teiles des Nerven bei einer winterschlafhaltenden Fledermaus im übrigen Teil des Nerven weder anatomisch noch physiologisch Degenerationserscheinungen erkennbar sind. Die Degenerationsvorgänge treten sogleich nach dem Erwachen des Tieres auf, und wenn die Fledermaus wieder einschläft, kommen sie zum Stillstand.

Wenn man bei einem homoiothermen Tier künstlich (durch Durchtrennung des Rückenmarkes zwischen 5. und 6. Halswirbel) eine Verminderung der Körpertemperatur um einige Grade hervorrufft, so kann man, wie Untersuchungen von HORVATH (2), ISRAEL, MARES und andere erwiesen haben, beobachten, daß das Tier aufhört, auf verschiedene Reize durch Bewegungen zu reagieren. Die Winterschläfer sind dagegen zu aktiven Bewegungen fähig, auch wenn ihre Körpertemperatur bedeutend niedriger als im wachen Zustand. Während des Erwachens ist die Körpertemperatur noch viel niedriger als gewöhnlich, aber wenn man das Tier in diesem Zustand reizt, reagiert es mit Bewegungen, nimmt eine Angriffsstellung an usw.: MANGILI beschreibt z. B. einen Fall, wo eine

schlafende Zieselmaus mit einer Körpertemperatur von  $4^{\circ}$  plötzlich erwachte und zu laufen begann. Einen ähnlichen Fall beobachtete auch HORVATH bei einer Zieselmaus, deren Körpertemperatur nur  $2^{\circ}$  betrug.

BARKOW, VALENTIN (7), DUBOIS (2) beschreiben ähnliche Beobachtungen an Murmeltieren. MERZBACHER (2) hat beobachtet, wie Fledermäuse nach plötzlichem Erwachen bei einer Körpertemperatur, die niedriger war, als die Außentemperatur, im Zimmer herumfliegen.

Der eigentümliche Zustand des Nervensystems der Winterschläfer (äußerste Verlangsamung der funktionellen Vorgänge während des Winterschlafes, Fähigkeit auch bei niedriger Körpertemperatur auf Reize zu reagieren — während des Erwachens) veranlaßte uns zu untersuchen, ob während des Winterschlafes Veränderungen in den chemischen Bestandteilen des Gehirns auftreten.

Die Untersuchung der im Nervensystem ablaufenden chemischen Prozesse gehört wohl zu den interessantesten, jedoch noch wenig erforschten Problemen der Biochemie. Zwar ist die chemische Statik des Nervensystems einigermaßen geklärt. Eine Reihe chemischer Bestandteile (Eiweiß, Cholesterin, Lecithin, Cerebroside, Kephalin usw.) sind identifiziert worden, ihre quantitative Verteilung in der weißen und grauen Hirnsubstanz ist zum Teil bekannt. Es sind jedoch noch viele weitere Untersuchungen und eine verfeinerte Methodik notwendig, um die chemischen Bestandteile des Nervensystems endgültig zu erforschen.

Wenn wir uns jetzt zu den Untersuchungen über die chemischen Prozesse wenden, die während der Tätigkeit der Hirnsubstanz ablaufen, und unter ihnen diejenigen hervorheben wollen, die zur Klärung der chemischen Dynamik der Nervensubstanz verwertet werden können, so finden wir, daß auf diesem Gebiet sehr wenig bekannt ist. Dies ist wohl teilweise darauf zurückzuführen, daß entsprechende Versuche erst seit verhältnismäßig kurzer Zeit unternommen werden, größtenteils aber auf die Schwierigkeiten, mit denen die Erforschung der chemischen Dynamik des Gehirns verbunden sind.

Es ist nämlich sehr schwierig, experimentell eine Herabsetzung oder Erhöhung der physiologischen Funktion der Nervensubstanz zu erzielen, ohne gleichzeitig die für das angewandte Agens spezifischen Veränderungen hervorzurufen. Diese können bei elektrischer Reizung des Gehirns, bei Einwirkung von pharmakologischen Substanzen auf den Organismus oder das isolierte Gehirn, und auch bei verschiedenen Erkrankungen des Nervensystems auftreten. Dabei ist es natürlich sehr wahrscheinlich, daß die unter diesen Bedingungen zu beobachtenden Veränderungen der chemischen Bestandteile des Nervensystems nicht nur durch solche seines funktionellen Zustandes, sondern auch durch den spezifischen Einfluß des Agens, durch das sie hervorgerufen wurden, bedingt sind.

Auf diese Schwierigkeiten weist in seiner letzten Mitteilung WINTERSTEIN hin.

Die während des Winterschlafes auftretenden Veränderungen des funktionellen Zustandes des Gehirns sind wohl als physiologisch anzusehen. Es schien uns daher die Annahme berechtigt, daß etwaige Veränderungen in der chemischen Zusammensetzung des Gehirns während des Winterschlafes hauptsächlich mit dem funktionellen Zustand desselben zusammenhängen.

Wir haben gesondert die chemischen Bestandteile in der grauen und weißen Substanz der Hemisphären des Großhirns und in dem ganzen Kleinhirn von Murmeltieren untersucht.

*Graue Substanz des Großhirns.* Die Ergebnisse der Untersuchungen von FEINSCHMIDT u. FERDMANN über die Veränderungen, die während des Winterschlafes in den chemischen Bestandteilen der grauen Substanz der Hemisphären auftreten, sind teilweise in der folgenden Tabelle wiedergegeben.

Chemische Bestandteile der grauen Substanz des Großhirns von Murmeltieren.

Datum	P der O-Phosphorsäure in %	Gesamt-säure-löslicher P in %	Gesamt-P in %	Gesamt-N in %	Rest-N in %	Rest-N in % des Gesamt-N	Bemerkungen
13. II. 31	0,047	0,115	0,300	1,88	0,181	9,8	} Winterschlafhaltende Murmeltiere
24. II. 31	0,067	0,160	0,308	1,84	0,211	11,4	
6. III. 31	0,073	—	0,339	1,91	0,246	12,9	
10. III. 31	0,073	0,160	0,321	1,72	0,208	12,1	
19. IV. 31	0,093	0,208	0,431	1,86	0,234	12,7	} Wach
23. IV. 31	0,076	0,191	0,370	1,82	0,243	13,2	
4. V. 31	0,075	0,185	0,370	1,76	0,270	15,3	

Aus diesen Daten ist ersichtlich, daß der Gesamtstickstoffgehalt der grauen Substanz bei winterschlafhaltenden Murmeltieren der gleiche ist wie der der Kontrolltiere. Der Reststickstoffgehalt der grauen Substanz ist dagegen bei den winterschlafhaltenden Murmeltieren niedriger als bei den Kontrolltieren, und zwar betrug das Verhältnis RN/GN in unseren Versuchen während des Winterschlafes 9,5—12,9, bei den Kontrolltieren 12,5—15,3. Daraus ist zu schließen, daß während des Winterschlafes der Eiweißzerfall in der grauen Hirnsubstanz herabgesetzt ist.

Dieser Befund steht im Einklang mit dem Befunde von GORODISSKY (1), daß bei herabgesetzter Funktion der Sehzentren ihr Reststickstoffgehalt vermindert ist.

Schon seit langem ist bekannt, daß das Zentralnervensystem reich an Phosphatiden ist. In neuester Zeit wurden im Gehirn Kreatinphosphorsäure (GORODISSKY (2), reduzierende Phosphorverbindungen (FEINSCHMIDT) und Adenosinphosphorsäure (POHLE) entdeckt. Wir haben vorläufig nur den Gehalt an organischer  $H_3PO_4$  (präformierte und von

Kreatinphosphorsäure abgespaltene), säurelöslichem Phosphor, Gesamtphosphor und in Säure nichtlöslichem Phosphor untersucht.

Wie aus der Tabelle ersichtlich ist, war in unseren Versuchen die Menge des säurelöslichen Phosphors bei den winterschlafhaltenden Murmeltieren niedriger als bei den Kontrolltieren. Da wir dabei keine beträchtlichen Veränderungen im Gehalt der grauen Substanz an organischer O-Phosphorsäure feststellen konnten, geht diese Verminderung der Menge des säurelöslichen Phosphors auf Rechnung anderer Phosphorverbindungen.

Der Gesamtphosphorgehalt der grauen Substanz ist bei den winterschlafhaltenden Murmeltieren vermindert. Diese Verminderung geht nicht nur auf Rechnung des säurelöslichen Phosphors, sondern es ist während des Winterschlafes auch der Gehalt an in Säure nichtlöslichem Phosphor etwas herabgesetzt.

*Weißer Substanz des Großhirns.* Unsere Befunde über die chemischen Bestandteile der weißen Substanz sind in der folgenden Tabelle angeführt.

Chemische Bestandteile der weißen Substanz des Großhirns von Murmeltieren.

Datum	P der O-Phosphorsäure in %	Gesamt-säurelöslicher P in %	Gesamt-P in %	Gesamt-N in %	Rest-N in %	Rest-N in % des Gesamt-N	Bemerkungen
13. II. 31	0,046	0,123	0,438	1,96	0,195	10,0	} Winterschlafhaltende Murmeltiere
24. II. 31	0,063	0,184	0,448	1,78	0,228	12,8	
6. III. 31	0,068	—	0,469	2,03	0,235	11,5	
10. III. 31	0,059	0,157	0,470	1,87	0,190	10,1	
19. IV. 31	0,062	0,186	0,540	1,80	0,200	11,1	
23. IV. 31	0,068	0,180	0,542	1,70	0,220	12,9	} Wache
4. V. 31	0,059	0,176	0,488	1,81	0,250	13,8	

Wie aus der Tabelle hervorgeht, ist während des Winterschlafes der Murmeltiere der Reststickstoffgehalt der weißen Hirnsubstanz nur in geringem Maße vermindert, und zwar betrug das Verhältnis RN/GN in unseren Versuchen bei winterschlafhaltenden Murmeltieren 10,0—12,8%, bei den Kontrolltieren 11,1—13,8%.

Der Gesamtstickstoffgehalt der weißen Substanz war bei winterschlafhaltenden und Kontrolltieren der gleiche.

Was die Phosphorverbindungen betrifft, so bleibt während des Winterschlafes die Menge der anorganischen O-Phosphorsäure in der weißen Hirnsubstanz unverändert. Der Gehalt der weißen Substanz an säurelöslichem Phosphor ist bei den winterschlafhaltenden Murmeltieren niedriger als bei den Kontrolltieren. Der Gesamtphosphorgehalt der weißen Substanz ist während des Winterschlafes herabgesetzt, ebenso, aber nur in geringem Grade, der Gehalt an in Säure nichtlöslichem Phosphor.

*Kleinhirn.* Unsere Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung des Kleinhirns während des Winterschlafes haben erwiesen, daß auch hier bestimmte Veränderungen auftreten.

Die entsprechenden Befunde sind in der folgenden Tabelle angeführt.

Chemische Bestandteile des Kleinhirns von Murmeltieren.

Datum	P der O-Phosphorsäure in %	Gesamt-säure-löslicher P in %	Gesamt-P in %	Gesamt-N in %	Rest-N	Rest-N in % des Gesamt-N	Bemerkungen
13. II. 31	0,042	0,122	0,371	1,97	0,225	11,4	} Winterschlafhaltende Murmeltiere
24. II. 31	0,048	0,162	0,390	1,81	0,234	12,9	
6. III. 31	0,050	—	0,371	1,90	0,205	10,7	
10. III. 31	0,065	0,136	0,361	1,78	0,197	11,0	
19. IV. 31	0,059	0,194	0,418	1,70	0,234	13,8	} Wache
23. IV. 31	0,080	0,197	0,474	1,81	0,234	12,8	
4. V. 31	0,060	0,167	0,390	1,90	0,250	13,1	

Wie ersichtlich, bleibt während des Winterschlafes der Gesamtstickstoffgehalt des Kleinhirns unverändert, der Reststickstoffgehalt ist in geringem Maße vermindert.

Der Gehalt des Kleinhirns an O-Phosphorsäure ist bei den winterschlafhaltenden Murmeltieren niedriger als bei den Kontrolltieren.

Die Menge des säurelöslichen Phosphors ist während des Winterschlafes herabgesetzt. Im Gesamtposphorsäuregehalt des Kleinhirns treten während des Winterschlafes nur geringe Veränderungen auf. Der Gehalt des Kleinhirns an in Säure nichtlöslichem Phosphor bleibt bei winterschlafhaltenden Murmeltieren der gleiche wie der der Kontrolltiere.

#### d) Blut.

Die chemische Zusammensetzung des Blutes von winterschlafhaltenden Tieren ist noch wenig erforscht.

DUBOIS (1) war der erste, der diesbezügliche Untersuchungen angestellt hat. Nach seinen Befunden schwindet der Blutzucker während des Winterschlafes vollständig. Neuere Untersuchungen (ENDRES, TAYLOR, MATTHEWS u. DALE, FERDMANN u. FEINSCHMIDT) konnten diesen Befund nicht bestätigen, doch wurde bei winterschlafhaltenden Tieren eine beträchtliche Hypoglykämie festgestellt.

Beim Erwachen der Tiere steigt der Zuckergehalt sowie auch der Milchsäuregehalt des Blutes an (siehe Kap. V).

Ferner haben wir bei winterschlafhaltenden Tieren Änderungen im Gehalt des Blutes an Mineralbestandteilen gefunden.

*Phosphorverbindungen.* Einige unserer Befunde über den Gehalt des Blutes von Zieselmäusen und Murmeltieren an Phosphorverbindungen sind in den folgenden Tabellen wiedergegeben.

## Chemische Bestandteile des Blutes.

Datum	Glyko-	P der O-	Gesamt-	Gesamt-	Gesamt-	K-	Ca-	Bemerkungen
	segehalt	Phos- phor- säure	säure- löslicher P	P	N	Gehalt	Gehalt	
	in mg %	in mg %	in mg %	in mg %	in mg %	in mg %	in mg %	
13. II. 31	67	8,1	20,1	45,4	2,69	22,2	23,4	Winterschlaf- haltende Murmeltiere
24. II. 31	44	8,1	22,2	41,6	2,87	23,1	19,4	
9. III. 31	107	8,8	27,3	48,5	3,05	30,9	12,0	
10. III. 31	47	8,2	18,8	55,8	2,60	20,0	14,6	Wache Murmeltiere
19. IV. 31	115	10,0	38,0	102,0	2,59	—	—	
23. IV. 31	157	9,5	33,2	85,1	3,00	35,5	8,2	Wache Murmeltiere
16. V. 31	143	10,1	34,1	62,2	2,88	36,8	10,6	
15. I. 30	36	12,8	24,2	51,3	3,28	—	—	Winterschlaf- haltende Zieselmäuse
18. I. 30	89	5,5	21,0	50,0	2,65	—	—	
21. I. 30	48	10,8	30,3	60,0	4,01	—	—	
14. XI. 29	34	12,6	41,8	55,3	3,43	—	—	Wache Zieselmäuse
4. IV. 30	209	5,2	37,0	71,0	3,08	—	—	
7. IV. 30	145	6,7	36,7	74,2	2,91	—	—	
13. IV. 30	190	5,3	36,0	70,1	3,12	—	—	

Der Gehalt des Blutes an O-Phosphorsäure ist, wie ersichtlich, bei winterschlafhaltenden Zieselmäusen erhöht; durchschnittlich erreicht er 175% desjenigen von Kontrolltieren. Bei winterschlafhaltenden Murmeltieren wurde eine derartige Erhöhung des O-Phosphorsäuregehaltes nicht beobachtet.

Der Gehalt des Blutes an säurelöslichem Phosphor ist bei winterschlafhaltenden Murmeltieren bedeutend niedriger als bei Kontrolltieren. Durchschnittlich betrug er bei winterschlafhaltenden Murmeltieren etwa 69% des bei Kontrolltieren gefundenen. Da während des Winterschlafes bei Murmeltieren keine Veränderungen im O-Phosphat- und Pyrophosphatgehalt des Blutes auftreten, so ist diese Verminderung des Gehaltes an säurelöslichem Phosphor durch den Schwund oder die Verminderung einer oder einiger organischen Phosphorverbindungen verursacht.

Um zu erforschen, ob im Blute winterschlafhaltender Murmeltiere nicht auch qualitative Veränderungen in der Zusammensetzung der Fraktion säurelöslicher Phosphorverbindungen auftreten, haben wir die Hydrolysegeschwindigkeit von Phosphorverbindungen des eiweißfreien Blutfiltrates in  $n/\text{HCl}$  bei  $100^{\circ}$  untersucht. Dabei ergab sich, daß während des Winterschlafes qualitative Veränderungen der genannten Fraktion wahrscheinlich nicht auftreten.

Bei winterschlafhaltenden Zieselmäusen war der Gehalt des Blutes an säurelöslichem Phosphor nur in einigen Fällen, jedoch nicht regelmäßig vermindert.

Der Gesamtphosphorgehalt des Blutes von Zieselmäusen war während des Winterschlafes herabgesetzt.

Auch bei den Murmeltieren war der Gesamtphosphorgehalt des Blutes während des Winterschlafes niedriger als bei den Kontrolltieren.

Die Menge der in Säure nichtlöslichen Phosphorverbindungen war im Blute von winterschlafhaltenden Zieselmäusen und Murmeltieren niedriger als bei den entsprechenden Kontrolltieren.

Der Gehalt des Blutes an Gesamtstickstoff bleibt während des Winterschlafes bei Zieselmäusen und Murmeltieren unverändert.

*K- und Ca-Gehalt.* Im Zusammenhang mit der außerordentlichen Herabsetzung aller Lebensfunktionen, durch die der Winterschlafzustand der Tiere gekennzeichnet ist, schien es uns von Interesse, den Einfluß des Winterschlafes auf den Gehalt des Blutes an den Elektrolyten Kalium und Calcium und das Verhältnis K/Ca zu untersuchen, dem, wie bekannt, eine bestimmte Rolle bei den regulatorischen Mechanismen zugesprochen wird (ZONDEK, 2 u. a.).

Wie aus der Tabelle hervorgeht (siehe S. 54), war bei den winterschlafhaltenden Murmeltieren der Kaliumgehalt des Serums bedeutend niedriger als bei den Kontrolltieren, der Calciumgehalt des Blutes dagegen erhöht. Das Verhältnis K/Ca schwankte in unseren Versuchen bei winterschlafhaltenden Murmeltieren zwischen 0,95 und 2,57, bei den wachen Murmeltieren zwischen 3,47 und 4,33.

#### e) Endokrine Drüsen.

Während des Winterschlafes treten in den Geweben der Tiere eine Reihe morphologischer Veränderungen auf. Für einige Drüsen mit innerer Sekretion sind diese Änderungen besonders typisch. PEISER hat in seinen Untersuchungen über die morphologische Struktur der Schilddrüse festgestellt, daß bei winterschlafhaltenden Fledermäusen und Igel die Follikelzellen dieser Drüse äußerst klein sind, das Protoplasma sehr verdünnt. Die Zellkerne sind im Verhältnis zur Größe der Zellen sehr groß. Die intrafollikuläre kolloidale Substanz ist zusammengeschrumpft. Der Winterschlaf ist also nach PEISER mit tiefgehenden morphologischen Veränderungen in der Struktur der Schilddrüse verknüpft. ADLER (1) kommt auf Grund seiner ausführlichen morphologischen Untersuchungen über die Struktur der Schilddrüse winterschlafhaltender Tiere zu dem Schluß, daß das Gesamtbild zweifellos zu der Annahme einer Beeinträchtigung des Funktionszustandes der Schilddrüse während des Winterschlafes berechtigt.

Die morphologischen Veränderungen der Schilddrüse, die auf eine Verminderung ihrer Funktionsfähigkeit hinweisen, führten ADLER zu der Ansicht, daß die Ursache des Winterschlafes vielleicht in der Beeinträchtigung der Schilddrüsenfunktion liege. Um diese Annahme zu bestätigen, hat ADLER (2) eine Reihe Untersuchungen an winterschlafhaltenden Igel durchgeführt. Er injizierte schlafenden Igel subkutan Schilddrüsenextrakte und beobachtete danach den Allgemeinzustand der Tiere, von der Voraussetzung ausgehend, daß das injizierte Inkret der Schilddrüse an die Stelle der im Organismus des schlafenden Igels aus-



gefallenen Schilddrüsenfunktion treten und so das Tier aus dem Schlafzustand erwecken würde.

Die Igel waren in Kisten mit Heu untergebracht, die Temperatur in den Kisten stieg nicht über  $7^{\circ}$  und fiel nicht unter  $4^{\circ}$ . Diese Temperaturbedingungen schließen die Möglichkeit eines durch Temperaturreiz verursachten Erwachens völlig aus.

Die Injektion von Schilddrüsenextrakten übte auf die schlafenden Tiere eine typische Wirkung aus, und zwar stieg die Körpertemperatur der Tiere schnell an, die Atmungsfrequenz nahm zu und einige Zeit darauf erwachte das Tier.

Um die Frage über die Spezifität der Wirkung der Injektionen von Schilddrüsenextrakten auf den Winterschlaf gründlich zu erforschen, unternahm ADLER noch Untersuchungen über die Wirkung der Injektion von Extrakten aus Drüsen, die mit der Schilddrüse synergetisch sind oder ihr antagonistisch wirken. Im ersten Falle wäre eine Wirkung analog derjenigen von Schilddrüsenextrakten zu erwarten, im zweiten dürfte keine Reaktion auf die Injektion eintreten.

ADLER hat die Wirkung der Injektion von Extrakten aus Thymus, Nebenniere, Pankreas, Hypophysis und Parathyroidea untersucht. Injektion von Thymusextrakten verursachte regelmäßig ein Erwachen der Tiere. Extrakte aus dem Nebennierenmark rufen ebenfalls ein Erwachen hervor. Die Injektion von 0,25 ccm Adrenalin (Stammlösung 1:1000) verursacht ein Erwachen winterschlafhaltender Igel, dabei steigt ihre Körpertemperatur in 4—5 Stunden von  $6-7^{\circ}$  auf  $35^{\circ}$ . Das Tier bleibt einige Stunden wach, dann beginnt seine Körpertemperatur wieder langsam zu fallen, das Tier wird immer weniger lebhaft und nach 12—24 Stunden ist es wieder im Zustand tiefen Winterschlafes. In Zusammenhang mit diesem Befunde über die Wirkung von Adrenalininjektionen auf den Organismus des schlafenden Tieres ergibt sich natürlich die Frage, ob während des Winterschlafes die Adrenalinsekretion nicht vermindert ist oder sogar gänzlich ausfällt. Die histologischen Untersuchungen ADLERS haben in der Tat ergeben, daß während des Winterschlafes derartig starke morphologische Veränderungen in den Nebennieren auftreten, daß daraus auf eine beträchtliche Inaktivitätsatrophie dieser Drüsen zu schließen ist.

Im Herbst beginnt eine Dilatation der Gefäße in der Rinden- und Marksubstanz der Nebennieren. Diese Dilatation nimmt zu und kennzeichnet das Gesamtbild der Drüse. Gleichzeitig schwinden allmählich die sich bräunenden Zellen und in Fällen größter Hyperämie schwinden die chromafinen Zellen fast völlig. Während eines tiefen Winterschlafes platzen manchmal in Folge der Hyperämie die Kapillaren, was Blutungen verursacht, in deren Gebiet dann eine regressive Metamorphose der Drüsenzellen eintritt.

Im Zusammenhang damit ist der Befund VALENTINS (4) von Inter-

esse, daß bei winterschlafhaltenden Murmeltieren das Gewicht der Nebennieren in 45 Tagen um 39,13%, in 163 Tagen um 45,65% abnahm.

Die Injektion von Pankreasextrakt verursacht kein Erwachen des winterschlafhaltenden Tieres, und es ist von Interesse, daß nach Befunden ADLERS nach vorheriger Pankreasextraktinjektion eine solche von Schilddrüsenextrakt die Temperatur des Igels nur bis auf 30—31° steigern kann. ADLER nimmt auf Grund seiner, freilich noch nicht genügend umfangreichen Untersuchungen an, daß während des Winterschlafes außer der Atrophie der Schilddrüse wahrscheinlich eine Steigerung der Pankreassekretion auftritt. In Zusammenhang damit sind die Untersuchungen von DWORKIN u. FINNEY, die weiter unten erörtert werden, von großer Wichtigkeit.

Nach Befunden von HOWELL, MANN u. a. treten bei winterschlafhaltenden Murmeltieren gewisse morphologische Veränderungen in der Hypophyse auf, die jedoch nicht mit einer Inaktivitätsatrophie dieser Drüse während des Winterschlafes verknüpft sind. Der Umfang der Zellen des Vorderlappens der Hypophyse ist vermindert, dabei tritt in den Zellkernen des Vorder- und Hinterlappens eine regressive Metamorphose auf.

RASMUSSEN will einen Zusammenhang zwischen der Atrophie der Hypophyse und dem Zustand der Sexualdrüsen festgestellt haben. Doch geht aus seinen Befunden hervor, daß bei den Winterschläfern in den letzteren zu verschiedenen Jahresperioden dieselben Veränderungen auftreten, wie sie bei anderen Tieren (Nichtwinterschläfern) beobachtet wurden.

Die Parathyreoidea gehört ebenfalls zu den Organen, in denen beträchtliche morphologische Veränderungen während des Winterschlafes auftreten. Die Beobachtungen an Haselmäusen haben ergeben, daß diese Tiere den Winterschlaf überhaupt schlecht vertragen; wenn ihr Schlaf gestört wird, treten oft Krämpfe auf. Dies brachte ADLER auf den Gedanken, daß während des Winterschlafes die Sekretion der Parathyreoidea beeinträchtigt ist und daß die auftretenden Krämpfe der parathyreoipriven Tetanie entsprechen.

Histologische Untersuchungen haben ergeben, daß während des Winterschlafes bei diesen Tieren in den Glandulae parathyreoideae in der Tat beträchtliche morphologische Veränderungen auftreten, die manchmal so stark sind, daß es überhaupt unmöglich wird, diese Drüsen noch zu erkennen. ADLER konnte ferner feststellen, daß die Injektion von Parathyreoideaextrakt ein viel schnelleres Erwachen der winterschlafhaltenden Igel verursacht, als es nach einer Injektion von Schilddrüsenextrakt beobachtet wird.

In den unten angeführten Tabellen sind einige der Befunde von ADLER über den Zustand von Igeln nach der Injektion der Drüsenextrakte zusammengestellt.

## Drei Igel befinden sich bei einer Außentemperatur von 6,0°, tief schlafend.

Datum	Stunde	Rektaltemperatur			Bemerkungen		
		Igel Nr. 1 1 ccm Thymusextrakt injiziert	Igel Nr. 2 1 ccm Mammeextrakt injiziert	Igel Nr. 3 1 ccm Schilddrüsen- extrakt injiziert	Igel Nr. 1	Igel Nr. 2	Igel Nr. 3
5. III. 09	10,20	6,5°	7,0°	6,5°	schläft	schläft	schläft
"	11,30	7,0°	7,0°	6,5°	"	"	"
"	12,05	7,0°	6,5°	7,0°	"	"	"
"	12,30	7,0°	6,5°	29,0°	"	"	wach
"	1,05	12,0°	7,0°	35,0°	"	"	"
"	3,00	34,0°	7,0°	34,5°	wach	"	"
"	5,00	34,5°	6,5°	34,0°	"	"	"
6. III. 09	11,30	6,5°	6,5°	7,0°	schläft	"	schläft

## Drei Igel befinden sich bei einer Außentemperatur von 5,5°, tief schlafend.

Datum	Stunde	Rektaltemperatur			Bemerkungen			Rektal- temperatur Kontroll-Igel 1 ccm physiol. Kochsalz- lösung injiziert	Bemer- kungen
		Igel Nr. 1 1 ccm Schilddrüsenextrakt injiziert	Igel Nr. 2 0,25 ccm Adrenalin (1:1000) injiziert	Igel Nr. 3 1,0 ccm Pankreas- extrakt injiziert	Igel Nr. 1	Igel Nr. 2	Igel Nr. 3		
1. III. 19	10,05	6,5°	7,0°	6,5°	schläft	schläft	schläft	5,5°	schläft
"	11,00	7,0°	7,0°	6,5°	"	"	"	5,5°	"
"	11,35	10,0°	9,0°	7,0°	"	"	"	5,5°	"
"	12,25	28,0°	24,0°	6,5°	"	"	"	6,0°	"
"	1,50	34,5°	35,0°	7,0°	wach	wach	"	5,5°	"
2. III. 19	10,30	6,5°	6,5°	7,0°	schläft	schläft	"	5,5°	"
							27. II. 19	7,00	5,8°
							10,45		"

ZONDEK (I) hat Untersuchungen angestellt, um nachzuprüfen, ob die Befunde ADLERS über die Spezifität der Wirkung verschiedener Inkrete auf den Winterschlaf der Wirklichkeit entsprechen. Dabei ging er von seiner Beobachtung aus, daß die käuflichen Extrakte endokriner Organe die spezifischen Substanzen öfters gar nicht enthalten. Um die Spezifität der Wirkung des von ADLER angewandten Schilddrüsenextraktes zu erproben, injizierte ZONDEK schlafenden Igel Schilddrüsenextrakt und Extrakte einer Reihe von anderen Drüsen (Ovarium, Corpus luteum, Hoden). Dabei stellte er fest, daß eine jede Injektion der von ihm angewandten Extrakte ein Erwachen der Igel verursachte, und folgerte daraus, daß von einer spezifischen Wirkung des Schilddrüsenextraktes auf das schlafende Tier keine Rede sein könne, vielmehr in Extrakten aus allen endokrinen Drüsen Substanzen vorhanden seien, die ein Erwachen des winterschlafhaltenden Tieres hervorrufen können. Was sind dies für Substanzen? Man könnte daran denken, daß hier Produkte des Eiweißzerfalles — biogene Amine — eine Rolle spielen. Wie bekannt, können diese den Stoffwechsel des Organismus steigern. Doch hängt die Wirkung der Extrakte nach den Befunden von ZONDEK nicht vom Vorhandensein biogener Amine ab. Er ist der Meinung, daß das Erwachen der winterschlafhaltenden Igel nach der Injektion eines Extraktes aus der oder jener inkretorischen Drüse nicht durch die chemischen Bestandteile des Extraktes, sondern durch seine Temperatur verursacht werde. So beobachtete ZONDEK, daß Igel auch erwachten, wenn ihnen eine Kochsalzlösung, Ringerlösung usw. injiziert wurde. Wenn Flüssigkeiten injiziert werden, deren Temperatur die Rektaltemperatur des Tieres um nicht mehr als 3—8° übertraf, so erwachte das Tier nicht, sondern nur, wenn die Temperatur der Flüssigkeit um mehr als 8° die Rektaltemperatur übertraf. Auch bei einer Injektion von Flüssigkeiten, deren Temperatur niedriger ist als die Rektaltemperatur des Tieres, kann das Tier erwachen. ZONDEK führt also die Befunde ADLERS nicht auf die spezifische Wirkung der Schilddrüsenextrakte, sondern auf die Wirkung der Temperatur dieser Extrakte zurück. Sind diese Befunde von ZONDEK überzeugend? Werden dadurch die Befunde von ADLER widerlegt?

Nach unserer Ansicht erscheint die Meinung ZONDEKS, daß in den Versuchen von ADLER das Erwachen der Tiere nicht durch die spezifische Wirkung des Extraktes verursacht wurde, nicht glaubwürdig. Aus den in den oben angeführten Tabellen wiedergegebenen Befunden ADLERS ist ersichtlich, daß in seinen Versuchen die Injektion von Kochsalzlösung und von Pankreasextrakt kein Erwachen der Tiere verursachte, während die Igel nach einer Injektion von Schilddrüsen-, Nebennieren- und Parathyreoidealextrakten stets erwachten. Hier kann von einem methodischen Fehler ADLERS wohl nicht die Rede sein. Es ist schwierig anzunehmen, daß in seinen Versuchen die Temperatur der

Kochsalzlösung und des Pankreasextraktes immer gleich der Körpertemperatur des Igels war, die Temperatur der Schilddrüsen-, Nebennieren- und Parathyreoideaextrakte sich dagegen stets beträchtlich von der Körpertemperatur des Tieres unterschied.

SCHENK, welcher 3 Jahre nach ADLER Untersuchungen über den Einfluß von Extraktinjektionen auf den Stoffwechsel der Tiere ausführte, konnte feststellen, daß die Injektion von Extrakten aus Schilddrüse, Thymus, Hypophysenvorderlappen und Nebennieren den Stoffwechsel steigert und das Erwachen winterschlafhaltender Igel verursacht.

Die Injektion bestimmter Inkrete ruft also ein Erwachen der Tiere hervor. Inkrete anderer Drüsen dagegen (Pankreas, Mamma) vermögen dies nicht. ADLER hat, wie schon oben erwähnt, die Ansicht geäußert, daß während des Winterschlafes die innere Sekretion des Pankreas nicht nur nicht vermindert, sondern sogar gesteigert ist. In dieser Hinsicht sind die Untersuchungen von DWORKIN u. FINNEY bemerkenswert, denen es gelang, durch Insulininjektion bei einem amerikanischen Murmeltier einen „Insulinschlaf“ hervorzurufen. Die Insulininjektion verursachte eine Hypoglykämie, außerdem wurde die Wärmeregulation gestört. Die Körpertemperatur des Murmeltieres wurde annähernd gleich der Außentemperatur.

DISCHE, FLEISCHMANN u. TREVANI ist es ebenfalls gelungen, durch Insulininjektion bei Winterschläfern im Sommer einen Schlafzustand hervorzurufen. Ist nun der künstlich durch Insulininjektion hervorgefufene Schlafzustand in allen seinen Äußerungen mit dem natürlichen Winterschlaf identisch? Mit anderen Worten kann man annehmen, daß als einzige Ursache des Winterschlafes die gesteigerte Insulinsekretion in Betracht kommt? Auf Grund ihres Befundes, daß bei Zieselmäusen der Zuckergehalt des Blutes während des „Insulinschlafes“ bedeutend niedriger war als während des Winterschlafes (0,025% im ersteren, 0,104—0,127% im letzteren Falle), nehmen DISCHE, FLEISCHMANN u. TREVANI an, daß der „Insulinschlaf“ sich vom natürlichen Winterschlaf unterscheidet. Dieses wird ihrer Meinung nach auch dadurch bestätigt, daß die Injektion bestimmter Insulindosen ein Erwachen winterschlafhaltender Zieselmäuse hervorruft, das von kurzdauernden Krämpfen begleitet wird.

Es muß jedoch bemerkt werden, daß die Versuchsanordnung von DISCHE, FLEISCHMANN u. TREVANI die Annahme, daß die Insulinsekretion eine Ursache des Winterschlafes sei, noch nicht widerlegt. Ein Blutzuckergehalt von 0,104—0,127% kann nicht als typisch für den Winterschlaf bezeichnet werden. Während des Winterschlafes kann der Blutzuckergehalt auch bedeutend niedriger sein (siehe Kap. III, c). Auch der Befund, daß die Injektion großer Insulindosen bei winterschlafhaltenden Zieselmäusen Krämpfe und Erwachen hervorruft, kann nicht als genügendes Argument betrachtet werden, denn Insulininjektion und

Insulinsekretion sind selbstverständlich nicht gleichwertig. Unserer Ansicht nach kann man jedoch einen Unterschied zwischen Insulinschlaf und Winterschlaf auf Grund anderer Befunde statuieren. Wie aus dem oben Angeführten hervorgeht, treten während des Winterschlafes in verschiedenen Organen und Geweben morphologische Veränderungen, sowie auch quantitative Veränderungen in den chemischen Bestandteilen auf. Es ist schwerlich anzunehmen, daß Insulininjektion in so kurzer Zeit beim Tier derartige Veränderungen hervorrufen kann. Zweifellos unterscheidet sich der Gesamtstoffwechsel des Tieres während des „Insulinschlafes“ von demjenigen während des Winterschlafes.

Die Befunde DWORKINS u. a. sind von großem Interesse, da aus ihnen hervorgeht, daß die Wärmeregulation der Winterschläfer so labil ist, daß sie durch Insulininjektion gestört werden kann. Diese Befunde, sowie auch die Annahme ADLERS, daß während des Winterschlafes die Insulinsekretion gesteigert ist, weisen auf die Notwendigkeit hin, die Bedeutung des Insulins und überhaupt des Kohlehydratumsatzes für die Vorgänge der Wärmeregulation zu erforschen.

Anhangsweise möge erwähnt sein, daß es BRUMAN mehrfach gelang, winterschlafende Siebenschläfer durch subkutane Injektion von Atropin zu erwecken, eine Beobachtung, die der Verfasser im Sinne der von HESS aufgestellten Theorie deutet, nach welcher die Schlafzustände vom vegetativen Nervensystem reguliert werden und auf einem Vorherrschen der Funktion des Parasympathikus beruhen, dessen Ausschaltung durch Atropin daher ein Erwachen bewirken würde.

In neuester Zeit ist eine kurze Mitteilung von NITSCHKE erschienen. Frühere Untersuchungen, in denen es diesem Autor gelungen war, durch Einführen von Extrakten aus lymphatischen Geweben (Thymus, Milz und Lymphknoten) beim Warmblüter die oxydativen Prozesse in beträchtlichem Maße bis um 70% herabzusetzen und eine Verminderung der Körpertemperatur hervorzurufen, veranlaßten ihn zu der Annahme, daß der Winterschlaf mit einer Überfunktion des lymphatischen Systems zusammenhängt. Es gelang NITSCHKE auch wirklich durch Injektion von Extrakten aus lymphatischen Geweben bei Siebenschläfern einen dem natürlichen Winterschlaf gleichen Schlafzustand hervorzurufen (vgl. auch die Arbeit von DWORKIND u. FINNEY). Ferner nimmt NITSCHKE an, daß der Winterschlaf durch dieselben Ursachen wie Rhachitis und Säuglingstetanie hervorgerufen werde, nämlich durch Mangel an ultravioletter Strahlung. Zur Klärung dieser Frage stellte er Untersuchungen an Igel an, die teils ohne, teils mit kleinen Dosen bestrahlten Ergosterins gefüttert wurden. Dabei ergab sich, daß die mit Ergosterin gefütterten Tiere den Winter hindurch wach bleiben, während die Kontrolltiere im Herbst normal in Winterschlaf verfielen. NITSCHKE hält es für wahrscheinlich, daß in der Abnahme der Ultraviolettstrahlung im Herbst eine wesentliche Bedingung für das Eintreten des Winterschlafes zu suchen

sei. Diese Abnahme dürfte zu einer vermehrten Funktion des lymphatischen Systems führen, die ihrerseits die für den Winterschlaf kennzeichnenden Stoffwechseleränderungen hervorruft.

Ohne auf die Annahme von NITSCHKE über die Ähnlichkeit der Ursachen von Rhachitis, Säuglingstetanie und Winterschlaf einzugehen, die uns wenig begründet erscheint, möchten wir doch die interessanten Ergebnisse seiner Untersuchungen hervorheben, die erweisen, daß durch Injektion von Extrakten aus lymphatischen Geweben bei heterothermen Tieren künstlich ein Schlafzustand hervorgerufen werden kann und daß bestrahltes Ergosterin den Eintritt des Winterschlafes verhüten kann.

Die „Winterschlafdrüse“. Alle Winterschläfer besitzen bilateral ein dunkles Gebilde, das sich über Nacken, Axillargebiet und den oberen Teil des Rückens erstreckt, und deren Lappen bis ins Mediastinum eindringen, sich um die großen Gefäße verbreiten und bis zum Diaphragma ausdehnen. Dieses Gebilde wird „Winterschlafdrüse“ genannt.

Die Frage, ob die „Winterschlafdrüse“ ein inkretorisches Organ ist, ist noch nicht endgültig entschieden. Zugunsten der Annahme, daß hier ein drüsiges Gewebe vorliegt, sprechen die Befunde über ihre histologische und chemische Zusammensetzung.

Histologische Untersuchungen haben erwiesen, daß die „Winterschlafdrüse“ aus länglichen, polyedrischen, kernhaltigen Zellen besteht. Jedes Läppchen der Drüse ist von einer Kapsel umgeben, durch die Nerven-, Blut- und Lymphgefäße hindurchtreten.

Die „Winterschlafdrüse“ ist sehr reich an Fett. Doch unterscheidet sie sich, wie aus den Untersuchungen von HANSEMANN hervorgeht, ihrer Struktur nach von gewöhnlichem Fettgewebe, denn die Kerne liegen in den Zellen niemals exzentrisch und sind nicht an die Zellwand gedrückt, wie dies für das Fettgewebe bekannt ist. Die Fetttropfchen befinden sich im Protoplasmanetz der Zellen.

CARLIER u. EWANS deuten auf Grund ihrer Befunde die „Winterschlafdrüse“ als Reservefettgewebe. Ihre Resultate über die chemische Zusammensetzung der „Winterschlafdrüse“ von Igeln zu verschiedenen Perioden des Winterschlafes sind in der folgenden Tabelle angeführt.

Datum	Gewichtverlust	Prozentuale Zusammensetzung der Winterschlafdrüse				
		Wasser	Fett	Eiweiß	Asche	Phosphor
17. X.	—	40,15	40,39	17,57	1,480	0,571
27. X.	6,5	50,63	30,12	13,97	1,155	0,186
25. XII.	—	52,88	29,22	14,38	1,060	0,355
25. I.	28,5	56,98	23,15	16,52	1,170	0,248
25. II.	31,5	53,88	25,46	16,23	1,162	0,202
25. III.	31,8	52,80	25,72	16,46	1,090	0,282
25. IV.	31,2	60,44	17,74	16,79	1,053	0,289

Aus dieser Tabelle ist ersichtlich, daß im Laufe der Schlafperiode die „Winterschlafdrüse“ ärmer an Fett und reicher an Wasser wird. Seiner

chemischen Zusammensetzung nach besteht das Fett der „Winterschlafdrüse“ zu  $\frac{9}{10}$  aus Olein. Die Untersuchungen von VIGNES haben ergeben, daß die „Winterschlafdrüse“ reich an einer in Äther und Chloroform löslichen, jedoch in Azeton unlöslichen Substanz ist. Seiner Meinung nach handelt es sich um ein Phosphatid-Iekorin.

Unsere eigenen Befunde über die chemische Zusammensetzung der „Winterschlafdrüse“ sind in der folgenden Tabelle wiedergegeben.

Datum	Trocken- substanz	P des H <sub>3</sub> PO <sub>4</sub>	Säure- löslicher P	Gesamt-P in %	Gesamt-N	Rest-N	Bemerkungen
21. I. 30	50,00	0,044	0,152	0,372	3,28	0,153	} Im tiefen Schlaf- zustand getötet Künstlich geweckt und so- gleich getötet 2—3 Wochen nach dem Er- wachen getötet
4. III. 30	49,15	0,047	0,131	0,303	2,51	0,110	
18. I. 30	—	0,048	0,105	0,286	2,94	0,127	
26. I. 30	48,85	0,056	0,105	0,386	3,01	0,147	
8. II. 30	49,78	0,054	0,149	0,322	3,05	0,175	
13. II. 30	46,28	0,061	0,129	0,355	3,00	0,123	
4. IV. 30	57,35	0,053	0,128	0,362	2,17	0,065	
7. IV. 30	—	0,055	0,139	0,376	2,97	0,122	
13. IV. 30	—	0,073	0,136	0,329	2,00	—	

Die „Winterschlafdrüse“ ist ferner reich an Lipoiden, besonders an Cholesterin.

Es ist von Interesse, daß nach CRAMER [zitiert nach MERZBACHER (2)] bei Embryonen verschiedener Tiere ein Gebilde vorhanden ist, das seiner Lage und seinem Aussehen nach der „Winterschlafdrüse“ der Winterschläfer entspricht. Nach der Geburt sieht es wie gewöhnliches Fettgewebe aus.

## V. Die Stoffwechselforgänge während des Erwachens.

Auch aus dem tiefsten Schlafzustand kann ein winterschlafhaltendes Tier geweckt werden. Ein erwachtes Tier unterscheidet sich in seinem Zustande nicht von einem Tier vor der Schlafperiode. Der Vorgang des Erwachens selbst ist zweifellos ein äußerst interessantes Moment der ganzen biologischen Erscheinung des Winterschlafes, und verdient vom physiologischen Standpunkt aus gründlich erforscht zu werden. Die Physiologen, die bis jetzt das künstlich hervorgerufene Erwachen der Winterschläfer untersuchten, haben dieses Problem noch lange nicht vollständig erforscht. Sie haben ihre Aufmerksamkeit hauptsächlich darauf gerichtet, wie lange das Erwachen dauert, was für Temperaturveränderungen dabei auftreten und was für Quellen für die Wärmebildung beim Erwachen von Bedeutung sind.

Die Schnelligkeit des Erwachens und der Erwärmung des Körpers ist bei den einzelnen Winterschläfern verschieden. PEMBREY beobachtete, daß beim Erwachen der Haselmaus die Körpertemperatur in 60 Minuten von 13,5 auf 35,7° C stieg, beim Erwachen der Fledermaus



in 14 Minuten von 11,25° auf 33,5° C. HORVATH fand beim Erwachen von Zieselmäusen eine Temperaturerhöhung um 20° in 10 Minuten. PRUNELL (zitiert nach MORGULIS) beobachtete beim Erwachen eines Murmeltieres, das im Zustande tiefen Winterschlafes war, in 1 Stunde eine Temperaturerhöhung um 36—39°.

Von allen Winterschläfern sind die Fledermäuse am leichtesten zu wecken. Es genügt manchmal, eine winterschlafhaltende Fledermaus in ein warmes Zimmer zu bringen und sie einige Minuten in der Hand zu halten, um sie völlig zu wecken. Eine plötzliche Veränderung der Außentemperatur (schnelles Erwärmen oder Abkühlen) verursacht stets ein Erwachen. Die Körpertemperatur des erwachenden Tieres erhöht sich nicht gleichmäßig. Der vordere Teil des Körpers erwärmt sich schneller als der hintere. Dadurch sind wohl auch die widersprechenden Befunde verschiedener Forscher über die Körpertemperatur beim Erwachen zu erklären, da die Temperaturmessungen in einigen Fällen am vorderen, in anderen am hinteren Teil des Körpers ausgeführt wurden.

VALENTIN (2) hat die Temperatur der Mundhöhle und des Mastdarms bei Murmeltieren gemessen, die sich im Schlafzustande von verschiedener Tiefe befanden, und sie mit der Temperatur der Zimmerluft verglichen. Dabei kam er zu folgenden Ergebnissen.

Temperatur der Zimmerluft	Unterschied der Temperatur der Zimmerluft gegen die		Zustand des Tieres
	der Mundhöhle	des Mastdarms	
5°	32°	31°	Wach bis halbwach
5,35°	23,8°	13,7°	Schlaftrunken
4,81°	7,87°	4,83°	leiser Schlaf
8,63°	2,17°	1,3°	fester Schlaf

Das Erwachen des Tieres aus tiefem Winterschlaf verläuft durch eine Reihe Zustände (tiefer Schlaf, leiser Schlaf, Schlaftrunkenheit, Wachsein).

Aus den angeführten Daten ist ersichtlich, daß der Unterschied zwischen der Körpertemperatur des erwachenden Tieres und der Außentemperatur von der Tiefe des Schlafzustandes abhängt. Ferner steigt beim Erwachen des Tieres die Temperatur in der Mundhöhle schneller an als im Rektum.

DUBOIS (3) hat die Temperatur verschiedener Körperteile beim erwachenden Tier systematisch untersucht (in mehreren Fällen mit Hilfe thermoelektrischer Nadeln). Dabei ergab sich, daß die Temperatur des Ösophagus, der Leber und des Rachens fast gleich schnell steigt, die Rektaltemperatur aber viel langsamer. So war z. B. nach DUBOIS die Temperatur des vorderen Körperteiles in 2 Stunden von 11° bis auf 32° gestiegen, die Temperatur der hinteren Hälfte des Körpers dagegen nur von 10,5° bis auf 21°. Am schnellsten erwärmt sich beim Erwachen des Tieres das Herz, dann die Leber, Lungen und Muskeln.

In neuerer Zeit haben ENDERS, MATTHEWS, TAYLOR u. DALE die Körpertemperatur erwachender Murmeltiere gemessen. Auf Grund ihrer Ergebnisse kommen sie ebenfalls zu dem Schluß, daß man nach der Rektaltemperatur nicht über die Körpertemperatur des erwachenden Murmeltieres urteilen kann. In einem Falle betrug der Unterschied zwischen der Temperatur des Herzens und der Rektaltemperatur  $17^{\circ}$ . Sie untersuchten die Temperatur des Herzens und die Rektaltemperatur während eines langsamen Erwachens eines Murmeltieres (bei allmählicher Erhöhung der Außentemperatur). Zu Beginn war fast kein Unterschied zwischen Rektal- und Herztemperatur vorhanden. Mit der Erhöhung der Außentemperatur wurde die Rektaltemperatur höher als jene des Herzens (um  $2-3^{\circ}$ ). Als die Temperatur des Herzens  $14^{\circ}$  erreichte, erwachte das Murmeltier, dabei stieg die Temperatur des Herzens schnell an, die Rektaltemperatur dagegen blieb fast unverändert.

Die Kurve der Temperaturerhöhung ist beim Erwachen S-förmig. Bis zu  $16^{\circ}$  steigt die Körpertemperatur langsam an, von  $16-30^{\circ}$  tritt eine schnelle Temperaturerhöhung ein, von  $30-36^{\circ}$  steigt die Temperatur wieder langsamer. Das Erwachen des Tieres ist, wie ersichtlich, immer mit einer Erhöhung seiner Körpertemperatur verbunden. Es wäre aber falsch, anzunehmen, daß die Erhöhung der Körpertemperatur das Erwachen des Tieres verursacht. MERZBACHER ist der Meinung, daß „das Tier warm wird, weil es erwacht, es erwacht nicht deshalb, weil es warm wird“. Vielmehr ist das Erwachen des Tieres die Folge der Veränderungen im Gesamtstoffwechsel des winterschlafhaltenden Tieres, die durch verschiedene Reizungen verursacht werden können; die Erhöhung der Körpertemperatur muß nur als Begleiterscheinung betrachtet werden.

Was sind die *Quellen der Wärmebildung* während des Erwachens? Was für Vorgänge verursachen die schnelle Erwärmung, die beim Erwachen des Tieres eintritt? Darüber gibt es verschiedene Ansichten. MARÉS ist z. B. auf Grund seiner Untersuchungen der Ansicht, daß bei der Wärmebildung der Gaswechsel die Hauptrolle spielt. Nach seinen Befunden ist die Gaswechselintensität während des Erwachens des Tieres die folgende:

Gewicht des Ziesels in g	Schlafzustand	Aufgenommen O <sub>2</sub> pro 1 kg und 1 Stunde	Ausgeschieden CO <sub>2</sub>	
1	193	Tiefer Schlaf	1,874	1,812
	193	Beginn des Erwachens	5,887	5,880
	193	Wachzustand	3,501	5,663
2	178	Tiefer Schlaf	1,246	1,259
	178	Beginn des Erwachens	6,262	6,594
	178	Wachzustand	4,499	4,589

Aus diesen Daten ist ersichtlich, daß zu Beginn des Erwachens der Gaswechsel und folglich überhaupt der Stoffwechsel besonders intensiv

verläuft. MARÉS hat die Menge der Energie, die während des Erwachens frei wird, berechnet. In 1 Stunde war die Körpertemperatur des Ziesels um 18° gestiegen, dazu waren nach seinen Berechnungen 3,477 Cal notwendig. In derselben Zeit hat das Tier 1,136 g O<sub>2</sub> aufgenommen und 1,35 g CO<sub>2</sub> ausgeschieden. MARÉS nimmt an, daß im Organismus der Zieselmaus eine Oxydation von Fett stattgefunden hat. Nach der beobachteten O<sub>2</sub>-Aufnahme und der CO<sub>2</sub>-Ausscheidung konnten 0,39 g Fett oxydiert werden, was 3,7 Cal ergeben mußte.

Im Organismus eines erwachten Ziesels werden nach den Befunden von MARÉS in 1 Stunde 2,21 Cal produziert. Danach entsteht während des Erwachens im Organismus eines Tieres in 1 Stunde um 70% mehr Wärme als im wachen Zustande. Die Wärmemenge, die beim Erwachen in 1 Stunde gebildet wurde (3,7 Cal), war nach seiner Berechnung höher als jene (3,477 Cal), welche zur Erhöhung der Temperatur um 18° notwendig war. Es muß jedoch in Betracht gezogen werden, daß die Berechnungen von MARÉS nicht genau sind. Einerseits nimmt er keine Rücksicht auf die Wärmeabgabe des Organismus, andererseits geht MARÉS von der Voraussetzung aus, daß während des Erwachens nur Fett oxydiert wird.

QUINKE ist der Meinung, daß beim Erwachen des Tieres die Gewebe vom Zentralnervensystem aus auf reflektorischem Wege Impulse erhalten, welche eine Steigerung der oxydativen Vorgänge auslösen. Das Blut verarmt dabei an Sauerstoff. Die Oxydationsprodukte häufen sich im Organismus an und reizen das Atmungszentrum, wodurch eine Verstärkung der Atmung hervorgerufen wird. Die Steigerung des Gaswechsels ist also nach Ansicht QUINKES nicht der primäre Faktor, der die Erwärmung des Tieres beim Erwachen verursacht, wie MARÉS annimmt, sondern eine sekundäre Erscheinung.

Nach der Ansicht von DUBOIS (2) ist die Wärmebildung beim Erwachen des Tieres ein komplizierteres Phänomen. Wie seine thermoelektrischen Untersuchungen erwiesen haben, erwärmt sich beim Erwachen des Tieres in erster Linie die Leber. In der Leber geht eine Spaltung des Glykogens in Zucker vor sich. Diese Spaltung wird durch die erhöhte Blutzirkulation begünstigt. In den Muskeln, hauptsächlich jenen des Respirationsapparates, findet eine Oxydation der Kohlehydrate statt, welche die Erwärmung des Tieres verursacht. Diese Ansicht von DUBOIS wird durch die Ergebnisse der an erwachenden Tieren angestellten Respirationsversuche bestätigt. Wie aus zahlreichen Untersuchungen verschiedener Forscher hervorgeht, ist der Respirationsquotient während des Erwachens nahezu = 1. Ferner ist bekannt, daß beim Erwachen das Glykogen aus Leber und Muskeln schwindet. Am Ende des Erwachens tritt beständig ein Zittern der vorderen Körperhälfte auf. VOLT, PEMBREY (3) und andere schreiben dieser Erscheinung eine große Bedeutung zu. Das Muskelzittern ist mit einer gesteigerten Kohlehydratoxydation

verknüpft, die nach der Meinung dieser Forscher als Hauptquelle der schnellen Wärmebildung anzusehen ist.

Es wäre jedoch unberechtigt anzunehmen, daß die Wärmebildung beim Erwachen des Tieres immer ausschließlich auf Kosten der Oxydation von Kohlehydrat verläuft. In dieser Hinsicht sind die Befunde von GROEBBELS von Interesse, der nachgewiesen hat, daß bei wiederholtem Erwachen der Igel, der Respirationsquotient, der gewöhnlich in den ersten Erwachensperioden nahe = 1 ist, bei späteren Erwachensperioden niedriger wird und dem der Oxydation von Fett entspricht (0,71) und sogar noch geringere Werte erreicht.

Wir haben den Versuch unternommen, die Stoffwechselforgänge, die mit dem Erwachen der Tiere verbunden sind, durch Untersuchung der chemischen Bestandteile des Blutes und der Organe zu erforschen. Die Versuche wurden an Zieselmäusen angestellt, welche künstlich durch Erwärmen im Thermostaten bei 37° geweckt wurden. Das Erwachen währte 30—50 Minuten. Bald darauf wurden die Tiere getötet und sogleich die Untersuchungen ausgeführt.

Das Erwachen der Tiere ist mit einem Schwund von Glykogen aus den Geweben verknüpft, wie von CLAUDE BERNARD, VALENTIN, DUBOIS, WEINLAND und RICHL festgestellt wurde. Wir haben gleichzeitig den Glykogengehalt der Muskeln und der Leber und den Milchsäuregehalt der Muskeln und des Blutes von Zieselmäusen untersucht. Dabei konnten wir feststellen, daß auch bei Zieselmäusen während des Erwachens Glykogen aus Muskeln und Leber schwindet. Die Ergebnisse unserer Untersuchungen über den Milchsäuregehalt der Muskeln und des Blutes sind in der folgenden Tabelle wiedergegeben.

Datum	Zustand der Zieselmaus	Milchsäuregehalt	
		Blut in mg%	Muskeln in %
5. XII. 29	Tiefer Schlaf	—	0,155
9. XII. 29	„ „	—	0,087
14. XII. 29	„ „	—	0,098
11. I. 32	„ „	19,5	0,081
13. I. 32	„ „	14,2	0,203
16. I. 32	„ „	9,3	0,190
11. I. 32	Künstlich ge- weckt	—	0,249
13. I. 32		43,3	0,258
16. I. 32		43,1	0,235

Wie ersichtlich, ist der Milchsäuregehalt des Blutes bei den erwachten Tieren bedeutend höher als bei den winterschlafhaltenden. Auch der Milchsäuregehalt der Muskeln ist höher als während des Winterschlafes. Überhaupt ist der Milchsäuregehalt der Muskeln der erwachten Zieselmäuse, wie auch bei zwei der winterschlafhaltenden sehr hoch. Wir verfügen bis jetzt nur über eine geringe Zahl von Daten (die Untersuchungen sind noch im Gang). Ferner ist ein Vergleich mit dem Milchsäuregehalt von

Kontrollzieselmäusen notwendig, um ein richtiges Urteil über unsere Befunde zu ermöglichen.

Während des Erwachens steigt der Zuckergehalt des Blutes in bedeutendem Maße. Dies ist aus der folgenden Tabelle ersichtlich.

Datum	Zustand der Zieselmaus	Blutzucker in %	Datum	Zustand der Zieselmaus	Blutzucker in %
9. XII. 29	Tiefer Schlaf	0,036	23. XII. 29	Künstl. geweckt	0,104
14. XII. 29	„ „	0,034	26. I. 30	„ „	0,143
25. XII. 29	„ „	0,060	8. II. 30	„ „	0,095
15. I. 30	„ „	0,036	13. II. 30	„ „	0,085

Während des Erwachens der Zieselmaus treten auch Veränderungen im Gehalt des Blutes an organischem Phosphor und organischen Phosphorverbindungen auf. Dies ist aus der folgenden Tabelle ersichtlich.

Datum	Zustand der Zieselmaus	Anorganischer Phosphor	Säurelöslicher P	Gesamt-Phosphor	In Säure nicht löslicher P
in mg%					
9. XII. 29	Tiefer Schlaf	12,05	33,5	—	—
14. XII. 29	„ „	12,6	41,8	55,5	13,7
25. XII. 29	„ „	10,5	26,5	—	—
15. I. 30	„ „	12,8	24,2	51,3	27,1
23. XII. 29	Künstlich geweckt	7,5	19,5	53,0	33,5
26. I. 30	„ „	6,4	16,0	55,0	39,0
8. II. 30	„ „	6,4	26,0	—	—

KENNAWAY hat den Puringehalt im Organismus von Haselmäusen vor dem Winterschlaf, während des Winterschlafes und während des Erwachens untersucht. Vor dem Winterschlaf betrug die Menge des Purin-N 10,58—11,58 mg pro Tier (0,077—0,083%), bei winterschlafhaltenden Haselmäusen 10,9 mg (0,082%), bei gleich nach dem Erwachen untersuchten Tieren 15,65 mg. Diese Untersuchungen weisen also auf eine Purinbildung während des Erwachens der Tiere hin. Aus welchen Quellen diese Purine gebildet werden und welche physiologische Bedeutung dieser Prozeß hat, ist noch nicht erforscht.

Wir haben die chemischen Bestandteile der Muskeln von eben erwachten Zieselmäusen untersucht. Dabei konnten wir feststellen, daß während des Erwachens keine Veränderungen im Gehalt der Muskeln an Phosphorverbindungen auftreten. Was die Stickstoffsubstanzen betrifft, so ist der Gehalt der Muskeln an Reststickstoff während des Erwachens der Zieselmaus viel höher als während ihres Winterschlafes. Diese Erhöhung des Rest-N-Gehaltes der Muskeln ist nicht oder nur in sehr geringem Maße durch Veränderungen im Kreatingehalt der Muskeln bedingt. Es wächst also während des Erwachens der Zieselmaus der Gehalt der Muskeln an anderen Stickstoffsubstanzen (Purine?). In der folgenden Tabelle sind einige unserer Befunde wiedergegeben.

Datum	Zustand der Zieselmaus	Kreatin	N des Kreatins	Rest-N	Rest-N -Kreatin-N	Gesamt-N
9. XII. 29	Tiefer Schlaf	1,05	0,336	0,651	0,315	11,4
25. XII. 29	„ „	1,29	0,413	0,742	0,329	11,8
18. I. 30	„ „	1,26	0,404	0,693	0,289	12,1
23. XII. 29	Künstlich geweckt	1,32	0,420	0,787	0,367	11,5
8. II. 30	„ „	1,43	0,458	0,965	0,507	12,1
13. II. 30	„ „	1,35	0,433	0,961	0,528	12,4

Die Untersuchungen über die chemischen Bestandteile des Herzmuskels eben erwachter Zieselmäuse haben Befunde ergeben, die zur Klärung des Chemismus der Herztätigkeit beitragen. Wie schon erwähnt, ist die Tätigkeit des Herzens bei winterschlafhaltenden Tieren äußerst verlangsamt. Beim Erwachen dagegen, besonders gegen Ende der Erwachensperiode, atmet das Tier öfter und die Herztätigkeit wird viel intensiver. Dies veranlaßte uns, vergleichende Untersuchungen über die chemischen Bestandteile des Herzmuskels an schlafenden und an gleich nach dem Erwachen getöteten Zieselmäusen anzustellen. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind in der folgenden Tabelle angeführt.

Datum	Zustand der Zieselmaus	H <sub>3</sub> PO <sub>4</sub> + Kreatinphosphorsäure als P	Säurelöslicher P	Gesamt-P
15. I. 30	Tiefer Schlaf	0,048	0,118	0,275
18. I. 30	„ „	0,048	0,105	0,286
21. I. 30	„ „	0,047	0,118	0,285
4. III. 30	„ „	0,050	0,129	0,268
26. I. 30	Künstl. geweckt und sogleich getötet	0,075	0,108	0,262
8. II. 30		0,071	0,125	0,279
13. II. 30		—	—	—

Wie aus der Tabelle ersichtlich ist, steigt beim Erwachen der Zieselmaus der Gehalt des Herzens an organischer Phosphorsäure (Summe der H<sub>3</sub>PO<sub>4</sub> + Kreatinphosphorsäure), und zwar auf Kosten der säurelöslichen organischen Phosphorverbindungen an.

Dieser Befund berechtigt zu der Annahme, daß die Tätigkeit des Herzmuskels mit dem Umsatz von Phosphorverbindungen verknüpft ist.

Der Winterschlaf und das Erwachen des Tieres sind also durch gewisse Veränderungen in der chemischen Zusammensetzung ihrer Organe und Gewebe gekennzeichnet. Die chemischen Vorgänge, die dabei verlaufen, sind noch bei weitem nicht vollständig erforscht. Doch weisen schon die bisher erhaltenen Befunde darauf hin, daß die physiologische und biochemische Untersuchung dieser interessanten Erscheinung wahrscheinlich vieles zur Klärung der Bedeutung einer Reihe von Vorgängen auch des normalen Lebensgeschehens beitragen kann.

## Literatur.

1. Zusammenfassende Darstellungen über den Winterschlaf.
  1. MANGILI, S.: Dei mammiferi sagetti a periodico letargo. Pavia 1818.
  2. BARKOW, H. C. L.: Der Winterschlaf nach seinen Erscheinungen im Tierreich. Berlin 1846.
  3. VALENTIN, G.: Beiträge zur Kenntnis des Winterschlafes der Murmeltiere. 27 Mitteilungen (1857—1888). In Molleschotts Untersuchungen zur Naturlehre der Menschen und der Tiere.
  4. DUBOIS, R.: Physiologie comparée de la marmotte. Ann. de l'univ. de Lyon 1896.
  5. MERZBACHER, L.: Allgemeine Physiologie des Winterschlafes. Erg. Physiol. 3, 214 (1904).
  6. POLIMANTI, O.: Il letargo. Roma 1912.
  7. MORGULIS, S.: Hunger und Unterernährung. Berlin 1923.
  8. ADLER, L.: Der Winterschlaf. Handbuch d. normal. u. pathol. Physiol. XVII. 3, 105 (1926).
2. Einzeldarstellungen.
  - ADLER, L. (1): Schilddrüse und Wärmeregulation. Arch. f. exper. Path. 86, 159 (1920).
  - (2): Über den Angriffspunkt der Blutdrüsenhormone bei der Wärmeregulation. Ebenda 87, 406 (1920).
  - ANDERSON u. LUSK: J. of bol. Chem. 32, 421 (1917).
  - BARKOW, H. C. L.: Der Winterschlaf nach seinen Erscheinungen im Tierreich. Berlin 1846.
  - BAUGERS, P.: Beobachtungen über die Atmung des Igels während des Winterschlafes. Arch. f. Anat., Suppl., 325 (1884).
  - BERNARD, CLAUDE: Leçon sur le diabète. Paris 1877.
  - BERTHOLD, A. A.: Einige Beobachtungen über den Winterschlaf der Tiere. Müllers Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med. 1837, S. 63.
  - BRUMAN, F.: Experimenteller Beitrag zur Physiologie des Winterschlafes. Z. vergl. Physiol. 10, 419 (1929).
  - BUCHANAN, F.: Zitiert nach MORGULIS.
  - CARLIER, E. W. a. C. A. L. EVANS: A chemical study of the hibernating gland of the hedgehog together with the changes which it undergoes during hibernation. J. of Anat. 38, 15 (1903).
  - CHAIKOFF a. WEBER: The formation of sugar from fatty acids in the de-pankreatised dog injected with epinephrine. J. of biol. Chem. 76, 813 (1928).
  - CHAPMAN, H. G.: The physiological properties of the muscle of *Echidna hystria*. J. of Physiol. 26, 380 (1901).
  - CHAUVEAU: C. r. Acad. Sci. Paris 121, 26, 91 (1895).
  - DUBOIS, R. (1): Variations du glykogène du foie et du sucre du sang et du foie dans l'état de veille et dans l'état du torpeur chez la marmotte, et de l'influence des nerfs pneumatogastriques et sympathiques sur le sucre du sang et du foie pendant le passage de la torpeur à l'état de veille. C. r. Soc. Biol. Paris 64, 219 (1894).
  - (2): Physiologie comparée de la marmotte. Ann. de l'univ. de Lyon. 1896.
  - (3): Influence de la température ambiante sur les dépenses de l'organisme chez les animaux à température variable pendant le sommeil. C. r. Soc. Biol. Paris, Sitzsber: v. 10. XI. 1900, S. 938.
  - DWORKIN, S. a. W. H. FINNEY: Amer. J. Physiol. 80, 75 (1927).
  - EGGLETON, P. a. G. P. EGGLETON: The „inorganic phosphate“ and a labile form of organic phosphate in the gastrocnemius of the frog. Biochemic. J. 21, 190 (1927).

- EMBDEN, G.: Chemismus der Muskelkontraktion und Chemie der Muskulatur. Handbuch d. normal. u. pathol. Physiol. **8**, 1, 369 (1925).
- u. Mitarbeiter: Über die Bedeutung der Muskeladenylsäure für die Muskelfunktion. *Z. physiol. Chem.* **179**, 149 (1928).
- u. M. ZIMMERMANN: Über die Chemie des Lactacidogens. IV. *Ebenda* **141**, 225 (1924). V. *Ebenda* **167**, 137 (1927).
- ENDERS, MATTHEWS, TAYLOR a. DALE: *Proc. roy. Soc. Lond. (B)* **107**, 222 (1930).
- FEINSCHMIDT, O.: Über die Verbreitung der Hexosemonophosphorsäure in verschiedenen Muskeln. *Biochem. Z.* **215**, 414 (1929).
- u. D. FERDMANN: Beiträge zur Biochemie des Winterschlafes. *Ebenda* **248**, 101 (1932).
- FERDMANN, D.: Über den Mechanismus der Umwandlung von Phosphorverbindungen bei der Autolyse des Muskels. *Z. physiol. Chem.* **187**, 160 (1930).
- u. O. FEINSCHMIDT (1): Zur Frage der Verteilung der Kreatinphosphorsäure in verschiedenen Muskeln und Organen des tierischen Organismus. *Ebenda* **178**, 173 (1928).
- (2): Über den Einfluß des Trainierens des Muskels auf seinen Gehalt an Phosphorverbindungen. *Ebenda* **183**, 261 (1929).
- (3): Beiträge zur Biochemie des Winterschlafes. *Biochem. Z.* **248**, 67. 1932.
- FISKE, C.: *Sci.* **70**, 381 (1929).
- a. SUBBAROW (1): The Nature of the „Inorganic Phosphate“ in Voluntary Muscle. *Ebenda* **68**, 901 (1927).
- (2): Phosphokreatine. *J. of bol. Chem.* **81**, 629 (1929).
- FLEISCHMANN, W.: Beiträge zur Physiologie der Gewebsatmung nach Untersuchungen an Winterschläfern. *Pflügers Arch.* **222**, 541 (1929).
- FOREL: Zitiert nach MERZBACHER.
- FRENTZEL, J. u. F. REACH: Untersuchungen zur Frage nach der Quelle der Muskelkraft. *Pflügers Arch.* **83**, 477 (1901).
- GEELMUYDEN: Über einige Fragen und Aufgaben der Diabetesforschung nebst Richtlinien einer stoffwechselphysiologischen Theorie des Diabetes mellitus. *Erg. Physiol.* **30**, 1 (1930).
- GORODISSKY, G. (1): Beitrag zur Biochemie der funktionellen Zustände der Nervenzentren. *Klin. Wschr.* **5**, 2357 (1926).
- (2): *Ber. ukr. biochem. Inst.* **3**, 109 (1928).
- GROEBBELES, F.: Untersuchungen über den Stoffwechsel von Igel und Maulwurf. *Pflügers Arch.* **213**, 407 (1926).
- HANSEMANN, D.: Untersuchungen über das Winterschlaforgan. *Arch. f. Anat.* **160** (1902).
- HÁRI, P.: Der respiratorische Gaswechsel winterschlafender Säugetiere. *Pflügers Arch.* **130**, 112 (1909).
- HEINEMANN, H.: Experimentelle Untersuchung am Menschen über den Einfluß der Muskelarbeit auf den Stoffverbrauch und die Bedeutung der einzelnen Nährstoffe als Quelle der Muskelkraft. *Ebenda* **83**, 441 (1901).
- HENRIQUES, V.: Untersuchungen über den respiratorischen Stoffwechsel winterschlafender Säugetiere. *Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.)* **25**, 15 (1910).
- HORVATH, A. (1): Zur Lehre vom Winterschlaf. *Zbl. med. Wiss.* **55**, 865 (1872).
- (2): Zur Abkühlung der Warmblüter. *Ebenda* **12**, 278 (1877).
- (3): Beitrag zur Lehre über den Winterschlaf. *Verh. med.-phys. Ges. in Würzburg.* *Ebenda* **12**, 139 (1878); **13**, 60 (1879).



- HOWELL, A.: Revision of the American marmots. N. amer. Fauna. Nr 137. Washington 1915.
- ISRAEL, O.: Über künstliche Poikilothermie. Virchows Arch. (physiol. Abt.) 443 (1877).
- JAFFÉ, M.: Untersuchungen über die Entstehung des Kreatins im Organismus. Z. physiol. Chem. 48, 430 (1906).
- KENNAWAY, E.: A note on purine metabolism in hibernating animals. Biochemic. J. 5, 188 (1909).
- KOENNICK, A.: Zitiert nach MORGULIS. Hunger und Unterernährung. Berlin 1923.
- KROGH u. LINDHARD: Biochemic. J. 14, 290 (1920).
- KUTSCHER (1): Z. physiol. Chem. 32, 415 (1901).
- (2): Z. Biol. 64, 240 (1904).
- LIEBEN, F. u. D. LASZLO: Über die Beziehungen des Kreatins zum Eiweiß- und Kohlehydratstoffwechsel. Biochem. Z. 176, 403 (1926).
- LIEBIG, J.: Quelle der Muskelkraft. Leipzig 1870.
- LOHMANN, K. (1): Über das Vorkommen und den Umsatz von Pyrophosphat in Zellen. I. Nachweis und Isolierung des Pyrophosphats. Biochem. Z. 202, 466 (1928).
- (2): Über das Vorkommen und den Umsatz von Pyrophosphat in Zellen. III. Das physiologische Verhalten des Pyrophosphats. Ebenda 203, 172 (1928).
- (3): Über die Pyrophosphatfraktion im Muskel. Naturwiss. 17, 624 (1929).
- (4): Über die Bildung und Aufspaltung von Phosphorsäureestern in der Muskulatur in Gegenwart von Fluorid, Oxalat, Zitrat und Arseniat. Biochem. Z. 222, 324 (1930).
- (5): Zerfällt „Lactacidogen“ bei der Muskelkontraktion? Ebenda 227, 51 (1930).
- LUNDSGAARD, E.: Weitere Untersuchungen über Muskelkontraktionen ohne Milchsäurebildung. Ebenda 217, 162 (1930).
- LUSK, GRAHAM: J. of biol. Chem. 34, 421 (1917).
- MACLEOD, J. (1): Kohlehydratstoffwechsel und Insulin. Berlin 1927.
- (2): Brennstoff des Lebens. Erg. Physiol. 30, 408 (1930).
- MANGILI, G.: Dei mammiferi soggetti a periodico letargo. Pavia 1818.
- MANN, F. C.: The ductless glands and hibernation. Amer. J. Physiol. 41, 173 (1916).
- MARÉ, F.: Expériences sur l'hibernation des mammifères. C. r. Soc. Biol. Paris, Sitzgsber. v. 22. X. 313 (1892).
- MARTINO: Ber. Physiol. 45, 808 (1928).
- MAUREL, E.: Influence de la température ambiante sur les dépenses de l'organisme chez les animaux à température variable pendant le sommeil hivernal. C. r. Soc. Biol. Paris, Sitzgsber. v. 2. X., 822 (1900).
- MELLANBY, E.: Creatin and Creatinin. J. of Physiol. 36, 447 (1907).
- MERZBACHER, L. (1): Einige Beobachtungen an winterschlafenden Fledermäusen. Zbl. Physiol. 16, 709 (1903).
- (2): Allgemeine Physiologie des Winterschlafes. Erg. Physiol. 3, 214 (1904).
- MEYERHOF, O. (1): Über die Verbreitung der Argininphosphorsäure in der Muskulatur der Wirbellosen. Arch. di Sci. biol. 12, 536 (1928).
- (2): Die chemischen Vorgänge im Muskel. Berlin 1930.
- (3): Über den Kohlehydratverbrauch bei der aeroben Tätigkeit des Kaltblütermuskels. Biochem. Z. 237, 427 (1931).

- MEYERHOF, O. u. I. SURANYI: Über die Wärmetönungen der chemischen Reaktionsphasen im Muskel. *Ebenda* **191**, 106 (1927).
- MORGULIS, S.: Hunger und Unterernährung. Berlin 1923.
- NACHMANSOHN, D. (1): Über den Zerfall der Kreatinphosphorsäure etc. I. *Biochem. Z.* **196**, 73 (1928).
- (2): Über den Zerfall der Kreatinphosphorsäure in Zusammenhang mit der Tätigkeit des Muskels. III. *Ebenda* **213**, 262 (1929).
- NAGAI, H.: Der Stoffwechsel des Winterschläfers. *Z. allg. Physiol.* **9**, 243 (1909).
- NITSCHKE, A.: Untersuchungen über das Wesen und die Ursachen des Winterschlafes. *Forschungen und Fortschritte*. Berlin, 10. Mai 1932.
- PALLADIN, A. u. D. FERDMANN: Über den Einfluß des Trainings der Muskeln auf ihren Kreatingehalt. *Z. physiol. Chem.* **174**, 284 [1927].
- PARNAS, J. K.: Über die Ammoniakbildung und den Ammoniakgehalt im Froschmuskel. *Biochem. Z.* **228**, 366 (1930).
- PATRIZI, M.: Sur la contraction musculaire des marmottes dans le sommeil et dans la veille. *Arch. ital. Biol.* **21**, 86 (1894).
- PEISER, J.: Über den Einfluß des Winterschlafes auf die Schilddrüse. *Z. Biol.* **48**, 482 (1906).
- PEKELHARING u. HOOGENHUIZE: *Z. physiol. Chem.* **64**, 262 (1910).
- PEMBREY, S. (1): The effect of variation in external temperature upon the output of carbonic acid and the temperature of young animals. *J. of Physiol.* **18**, 363 (1895).
- (2): Observations upon the respiration and temperature of the marmot. *Ebenda* **27**, 66 (1901).
- (3): Further observations upon the respiratory exchange and temperature of hibernating mammals. *Ebenda* **29**, 195 (1903).
- PFAUNDLER, M.: Über ein Verfahren zur Bestimmung des Amidosäurenstickstoffes im Harn. *Z. physiol. Chem.* **30**, 75 (1900).
- PFLÜGER: *Pflügers Arch.* **14**, 1 (1877).
- POHLE, K.: Über das Vorkommen von Muskeladenylsäure und Hexosemonophosphorsäure. *Z. physiol. Chem.* **184**, 261 (1929).
- POLIMANTI, O.: *Arch. ital. Biol.* **42**, 341 (1904).
- PRYDE, J. a. E. C. WATERS: The nature of the sugar-residue in the hexosemonophosphoric acid of muscle. *Biochemic. J.* **23**, 573 (1929).
- QUINCKE, H.: Über die Wärmeregulation beim Murmeltier. *Arch. f. exper. Path.* **15**, 1 (1882).
- RASMUSSEN, A. T.: Cyclic changes in the interstitial cells of the ovary and testes in the woodchuck. *Endocrinology* **2**, 353 (1918).
- REIGNAULT et REISET: Recherches chimiques sur la respiration des animaux de diverses classes. *Ann. de Chimie et de Physiol.* **70**, 29 (1849).
- RIESSER, O.: Der Muskeltonus. *Handbuch d. normal. u. pathol. Physiol.* **8**, I, 192 (1925).
- ROSE a. COOK: *J. of biol. Chem.* **64**, 325 (1928).
- SAISSY: Zitiert nach MERZBACHER.
- SCHENK, P.: Über den Winterschlaf und seine Beeinflussung durch die Extrakte von innersekretorischen Drüsen. *Pflügers Arch.* **197**, 66 (1922).
- SORG, K.: Über den Phosphatidgehalt verschiedener Muskelarten. *Z. physiol. Chem.* **182**, 97 (1928).
- SPALLANZANI, L.: Zitiert nach MERZBACHER.
- THOMAS, K.: Die Abbauwege des Organeiweißes.
- VALENTIN, G. (1): Beiträge zur Kenntnis des Winterschlafes. II. Wechsel der Organe etc. MOLESCHOTTS Untersuchungen **2**, 1 (1857).
- (2): III. Wärmeverhältnisse. *Ebenda* **2**, 222 (1857).

- VALENTIN, G. (3): VII. Willkürliche Änderungen des Körpergewichts. Ebenda 5, 11 (1858).
- (4): VIII. Ernährungsveränderungen der Gewebe während des Winterschlafes. Ebenda 5, 259 (1859).
- (5): IX. Herzschlag und Atembewegungen. Ebenda 7, 39 (1860).
- (6): X. Blutdruck, Lauf des Blutes in den feineren Gefäßen, Art der Herzbewegung, Schnelligkeit des Kreislaufes. Ebenda 8, 39 (1862).
- (7): XIII. Einige Verhältnisse des zentralen Nervensystems. Ebenda 9, 227 (1865).
- (8): XV. Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenregung. Ebenda 10, 526 (1870).
- (9): XVI. Atmungskurven. Ebenda 10, 590 (1870).
- (10): XVIII. Muskelkurven. Ebenda 10, 634 (1870).
- (11): XIX. Einfluß der Tetanisation auf die elektromotorischen Eigenschaften der Nerven und der Muskeln. Ebenda 11, 149 (1876).
- (12): XX. Einfluß des beständigen Stromes auf die Nervenwirkung. Ebenda 11, 169 (1876).
- (13): XXV. Einige Versuche an Nerven und Muskeln. Ebenda 12, 239 (1881).
- (14): XXVI. Wärmeverhältnisse. Ebenda 12, 466 (1881).
- VIGNES, H.: L'extirpation de la masse hibernale. C. r. Soc. Biol. Paris 75, 360 (1913).
- VOIT, C.: Über die Wirkung der Temperatur der umgebenden Luft auf die Zersetzungen im Organismus der Warmblüter. Z. Biol. 14, 57 (1878).
- WACHHOLDER, K. u. J. FRHR. v. LEDEBUR: Azetylcholin kontraktionen der Muskeln normaler erwachsener Säugetiere. Rote und weiße Muskeln, Verhalten im Winterschlaf. Pflügers Arch. 229, 657 (1932).
- WEINLAND, E. u. M. RIEHL: Über das Verhalten des Glykogens beim heterothermen Tier. Z. Biol. 50, 75 (1907).
- WERTHEIMER, E.: Stoffwechselregulationen. Mitt. I—IV. Pflügers Arch. 213, 262, 280, 287, 298 (1926).
- WINTERSTEIN, H.: Elektrische Reizung und physiologische Erregung. Naturwiss. 11, 247 (1931).
- WYSS, O.: Winterschlaf und Wärmehaushalt, untersucht am Siebenschläfer (*Myoxus gils*). Pflügers Arch. 229, 600 (1932).
- ZONDEK, B.: (1) Untersuchungen über den Winterschlaf. Klin. Wschr. 3, 1529 (1924).
- (2): Die Elektrolyte. Berlin 1929.

# Das Ciliensystem in seiner Bedeutung für Lokomotion, Koordination und Formbildung mit besonderer Berücksichtigung der Ciliaten.

Von BRUNO M. KLEIN, Wien.

Mit 28 Abbildungen.

<b>Inhaltsübersicht.</b>		Seite
I. Lokomotion . . . . .		76
a) Allgemeines . . . . .		76
b) Der Wimperapparat . . . . .		79
1. Die Cilie . . . . .		79
2. Das Basalkorn . . . . .		89
3. Die Wimperwurzel . . . . .		94
Anhang. Verschiedene Formen, Derivate und Aggregate der Cilie . . . . .		101
Die Ciliatur-, die verschiedenen Formen des Wimperkleides		103
c) Die Funktion der Cilie . . . . .		104
1. Die Cilie als motorisches Organoid, als Effektor . . . . .		104
2. Die Cilie als sensibles Organoid, als Rezeptor . . . . .		111
II. Koordination . . . . .		113
a) Art der Koordination . . . . .		113
b) Mechanismus der Koordination . . . . .		122
III. Das koordinierende System . . . . .		133
a) Historisches über reizleitende Strukturen bei Ciliaten . . . . .		133
b) Das Silberliniensystem: Darstellung und morphologische Ver- hältnisse . . . . .		134
c) Das Silberliniensystem als koordinierendes bzw. nervöses System		148
IV. Formbildung: Das Silberliniensystem und die Formbildung . . . . .		153
V. Zusammenhänge und Vergleiche . . . . .		165
a) Das Verhältnis des Silberliniensystems zum „neuromotor appa- ratus“ . . . . .		165
b) Das nervöse System der Protozoen und das Nervensystem der Metazoen . . . . .		168
c) Silberliniensystem und Interzellulärsubstanz . . . . .		171

Die vorliegende Arbeit versucht in erster Linie die Beziehungen anzugeben, die bei Ciliaten zwischen *Lokomotion*, *Koordination* und *Formbildung* bestehen, Beziehungen, die vor allem an ein fibrilläres System des Ektoplasmas, das sogenannte *Silberliniensystem* (KLEIN, I—10) geknüpft erscheinen. Da dieses System nicht nur auf die Ciliatenzelle beschränkt ist, sondern auch bei anderen, sowohl in der Reihe der Protozoen als auch im Körper der Metazoen auftretenden Zelltypen vorhanden ist, so werden überall dort, wo es möglich und der Sache zuträglich ist, die

entsprechenden Bildungen bzw. Verhältnisse dieser anderen Zelltypen zum Vergleich heranzuziehen sein, um den zu behandelnden Beziehungskomplex in allen seinen Formen und Komponenten aufdecken zu können. Es ergibt sich so eine, alle diesbezüglichen Verhältnisse zusammenfassende Darstellung.

Da das Silberliniensystem in vorliegendem Thema einen Beziehungsmittelpunkt bildet, werden die darzustellenden Verhältnisse erst durch die dieses System behandelnden Abschnitte zur Einheit.

Vor dem Eingehen auf das eigentliche Thema, erlaube ich mir, Herrn Professor Dr. OTTO STORCH, Vorstand des Zoologischen Institutes der Universität *Graz*, für das, meine Arbeiten stets fördernde, aktive Interesse, ergebenst zu danken.

## I. Lokomotion.

### a) Allgemeines.

Solange die Lokomotion eine Angelegenheit des *Gesamtplasmas* der Zelle ist, d. h. solange es nicht zur Differenzierung spezifisch kontraktiller Organellen gekommen ist, können sich die Plasmateilchen nach *allen* Richtungen verschieben. Die diesbezügliche Zelle (z. B. die Amöbe, der Leukozyt) bewegt sich durch fortwährende Umlagerung ihrer Teilchen, die, wie erwähnt, eine Verschiebung nach allen Richtungen zulassen, woraus eine ungeordnete, *apolare* Bewegung entsteht. Diese Verschiebungen der einzelnen Teilchen erfolgen in ihrer Gesamtheit zwischen zwei Phasen: der, die Oberfläche der Zelle verringernden, die Kugelgestalt derselben anstrebenden *Kontraktionsphase* und der die Oberfläche vergrößernden, Pseudopodien bildenden *Expansionsphase*.

Der *Übergang* der Kontraktions- in die Expansionsphase wurde mit einer Änderung der *Oberflächenspannung* an den betreffenden Stellen in Zusammenhang gebracht.

Zu einer Änderung der Oberflächenspannung an bestimmten Stellen der Zelle kann es durch elektrische Ladungen, welche die Oberflächenspannung herabsetzen, kommen.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung differenzieren sich in den betreffenden Fällen aus dem allgemein *aktiv* beweglichen Plasma eigentlich *kontraktile* Organellen, d. h. es entsteht für die Lokomotion ein eigenes System in der Zelle oder an deren Peripherie derart, daß sich bestimmte Plasmateilchen in bestimmter Weise so anordnen, daß die auf sie einwirkende Kraft durch Verschiebung *dieser bestimmt gerichteten* Teilchen eine bestimmt gerichtete, *polare* Bewegung und einen gesteigerten Bewegungseffekt hervorruft.

Die Ausbildung kontraktiler Substanz *innerhalb* des Zellkörpers geschieht in Form fibrillärer, also gerichteter Gebilde (Myoide, Myoneme, Muskelfibrillen), deren Kontraktion nur in der Richtung ihrer Längs-

achse möglich ist, wodurch diese Art der Bewegung im Vergleich zur amöboiden Bewegung „geordnet“ ist, d. h. nicht nach allen möglichen Richtungen im Plasma sich vollzieht, sondern nur in der Richtung der differenzierten fibrillären Gebilde.

Solange die Zelle amöboid ist, d. h. keine ihre Form bestimmende und relativ feste Zellhaut, Pellicula, besitzt, solange kommt es nicht zur Differenzierung spezifisch kontraktiler Substanz, da noch die Ansatz- bzw. Angriffspunkte für diese Gebilde bzw. für deren Wirken fehlen. Durch die Ausbildung einer Pellicula wird einerseits die amöboide Bewegung der Zelle unmöglich, andererseits die Möglichkeit und Notwendigkeit gegeben, zur Ausbildung eines anderen Bewegungsmodus.

Durch die Ausbildung spezifisch kontraktiler Organellen geht die Möglichkeit zu ungeordneter Bewegung im Innern der Zelle keineswegs verloren, wie das Wandern der Nahrungsvakuolen, die Plasmaperistaltik, zeigt. Nur nach außen, zur Lokomotion des Tieres, kann sich diese Plasmabewegung, durch die Pellicula daran gehindert, nicht mehr auswirken. In diesem Falle müssen statt der jetzt unmöglichen Pseudopodien andere, an der Peripherie der Zelle auszubildende Bewegungsorganellen treten, die als schwingende Gebilde, *Undulipodien*, in Form von Geißeln oder Flagellen bzw. Wimpern oder Cilien erscheinen.

Geißeln und Cilien sind im Prinzip gleichgebaut, härchenförmige Gebilde, die gegenüber den Pseudopodien relativ *dauernde* Differenzierungen darstellen, d. h. die Tendenz zur Dauer, die sich in der Reihe von den primitiven zu den höher entwickelten Pseudopodien anbahnt, und deren Größe bei den sehr ursprünglichen Lobopodien noch fast Null ist, hingegen bei den bereits sehr weit differenzierten Axopodien schon deutlich zum Ausdruck kommt, ist bei den Undulipodien so weit gesteigert, daß sie denselben eine Dauer verleiht, die nur bei bestimmten, im Leben des betreffenden Tieres rhythmisch auftretenden Anlässen unterbrochen wird, z. B. bei den Infusorien nur während Teilung und Konjugation, wo die alten Cilien sukzessive resorbiert werden, um durch neu sich bildende ersetzt zu werden.

Mit den *Cilien*, als den schwingenden *Bewegungsorganellen* der *Ciliaten*, ist hier nun das eigentliche Thema erreicht. Die Cilien, allgemeiner die Undulipodien überhaupt, treten nicht unvermittelt in die Erscheinung, sondern sind von den Pseudopodien ableitbar und durch eine Reihe von Übergängen mit denselben verbunden. Diese Übergänge beziehen sich sowohl auf die *Form* als auch auf die *Funktion* und auch durch ihr *Entstehen* leiten sich die Flimmergebilde von den Pseudopodien her.

In Bezug auf die *Form* läßt sich bei den Pseudopodien eine Reihe aufstellen, die von den breiten, abgerundeten, in ihrer Form und in ihrem Bestand sehr labilen *Lobopodien* über die dünnen, fadenförmigen, spitzen, ebenfalls noch ziemlich labilen *Filopodien*, zu den von einem Achsenstab

durchzogenen, bereits viel beständigeren, „dauernden“ *Axopodien* führt. Mit Rücksicht auf ihre Form gleichen Axopodien schon sehr den Undulipodien, ihr Bau schließt sich diesen ebenfalls an, da ihre lange, schlanke, fadenförmige Gestalt ebenso wie dies bei den Undulipodien der Fall ist, von einem festeren Achsenfaden durchzogen ist.

*Übergänge*, welche die verschiedene Art der *Funktion*, einerseits der typischen Pseudopodien, andererseits der typischen Undulipodien verbinden, zeigen, daß die *langsame, fließende* Art der Bewegung im ersten Fall in die *rasche, schlagende* oder *pendelnde* bzw. *schwingende* Bewegung im zweiten Fall übergehen kann. Es entstehen so *plötzlich* (HERTWIG u. LESSER, 2; CARTER; FRESENIUS; BÜTSCHLI, 3; ENGELMANN, 3; SCHAUDINN; PÜTTER, 1) und manchmal sogar *synchron* (HERTWIG, 3; PÜTTER, 1) zusammenzuckende oder rotierende bzw. pendelnde oder *geißelnde* (BÜTSCHLI, 3; CLAPAREDE u. LACHMANN) Pseudopodien. In letzterem Fall ist sogar schon ein ausgesprochener Rhythmus in der Bewegung da, der für die Undulipodien besonders charakteristisch ist und den typischen Pseudopodien noch fehlt, wenn man davon absieht, daß bei ihnen in dem abwechselnden Einziehen und Wiederausbilden auch schon ein gewisser Rhythmus vorliegt.

Die *Entstehung* von Flimmerbewegung aus Pseudopodienbewegung beobachteten: PERTY, DE BARY, HAECKEL, STRASBURGER (1) und R. HERTWIG (1).

Ein weiterer Hinweis auf die engen phylogenetischen Beziehungen zwischen Pseudopodien und Undulipodien ergibt sich aus der Tatsache, daß beide Gebilde gleichzeitig oder sukzessive von ein und demselben Tier hervorgebracht werden können, wie dies GRIESSMANN für *Actinomonas mirabilis* und *Ciliophrys marina* gezeigt hat. Auch bei Ciliaten werden neben Cilien in gewissen Fällen noch Pseudopodien ausgebildet, wie dies LEPSY (1) bei *Vorticellen* gesehen hat.

Das *Entstehen* der Cilien deutet ebenfalls auf Beziehungen zu Pseudopodien.

Schon ENGELMANN (1) konstatierte, daß Flimmerhärchen bei der Teilung von Infusorien (*Vorticellen*, *Stylonychia*, *Epistilis*, *Opercularia* u. a.) aus *pseudopodienartigen* Fortsätzen entstehen. Dasselbe konnte WALLENGREN (1) bei seinen Untersuchungen über die Neubildung von Cilien feststellen.

In dem Maße, als über das Pseudopodium die Organisationsstufe des Undulipodiums erreicht wird, steigert sich der *Effekt* der Arbeit des betreffenden Gebildes: denn *dieselbe Kraft*, die im ersten Fall durch einen primitiven Apparat wirkt und deshalb nur einen geringen Arbeitseffekt hervorbringen kann, wirkt im zweiten Fall durch einen sehr hoch differenzierten Apparat und kann so eine hoch differenzierte Leistung, einen hohen Effekt erzielen. Scheint auf den ersten Blick ein prinzipieller Unterschied in jeder Beziehung zwischen typischen Pseudopodien und

typischen Undulipodien zu bestehen, so zeigen schon die zahlreichen Übergänge, die diese beiden Formen motorischer Organoide verbinden, daß dies nicht der Fall sein kann, sondern nur graduelle Unterschiede vorliegen, bedingt durch verschieden hohe Differenzierung der mikroskopischen bzw. submikroskopischen Struktur. In dem Maße, als sich eine solche Struktur aktuiert, werden die ursprünglich *ungeordnet* sich gegeneinander verschiebenden Teilchen so angeordnet, daß sie sich nur mehr in *bestimmter Richtung* gegeneinander verschieben können: aus der ungeordneten entsteht sukzessive die geordnete, „gerichtete“ Bewegung.

Als diejenigen *physikalischen Kräfte*, welche die hier in Rede stehenden Bewegungserscheinungen bewirken, werden, wie früher schon erwähnt, die *Oberflächenenergien* bzw. Änderungen derselben, außerdem lokale *Quellungs-Entquellungserscheinungen* angesehen (SPEK). Ausführlicher wird dieses Thema im Abschnitt über die Cilie als motorisches Organoid behandelt werden. Hier sei jedoch schon folgendes hervorgehoben: die auf Experimente gegründeten physikalischen Theorien zeigen bis jetzt nur, daß die aktive Bewegung des Plasmas *nicht gegen* physikalische Gesetze abläuft, sie zeigen, welche Energien in Betracht kommen können, aber nicht, welche tatsächlich in Betracht kommen, auch nicht wie das Verhältnis der in Frage kommenden Energien zueinander im Einzelfalle steht.

### b) Der Wimperapparat.

Der *Wimperapparat* bildet die Einheit, aus der sich das Wimperkleid zusammensetzt. Den auffallendsten Teil dieses Apparates bildet das *Flimmerhaar*, die *Wimper* oder *Cilie*. Den *zweiten* Teil des Wimperapparates bildet das *Basalkorn*, aus dem die Cilie entspringt. Dem Basalkorn sind meist *Nebenkörner* (KLEIN, 2—6) zugeordnet, über die später noch etliches zu sagen sein wird. Als *dritter* Teil des in Rede stehenden Apparates tritt die *Wimperwurzel* auf, die als zentripetale Differenzierung feinstkörnigen Protoplasmas vom Basalkorn verschieden weit ins Innere der Zelle führt.

Es ist nun auf den *feineren Bau*, das *Entstehen* und das *Vergehen* dieser drei Gebilde näher einzugehen.

#### 1. Die Cilie.

Die *Cilie*<sup>1</sup> setzt sich sowohl in morphologischer als auch in physiologischer Beziehung aus drei *Komponenten* zusammen. Ein feinstes, die Cilie ihrer ganzen Länge nach durchziehendes, aus relativ festem Plasma

<sup>1</sup> *Cilien* oder *Wimpern* werden Undulipodien dann genannt, wenn sie als zahlreiche, weniger als körperlange Gebilde einer Zelle angehören. Im Gegensatz hierzu spricht man von *Flagellen* oder *Geißeln*, wenn pro Zelle höchstens vier, mehr als körperlange Undulipodien vorliegen. Es ist somit kein prinzipieller Unterschied, der beide Gebilde trennt.



bestehender elastischer *Achsenfaden*, der aus dem Basalkorn entspringt, bildet als euplasmatische Skelettfibrille die *formgebende* und *stützende Komponente*. Den früher angeführten genetischen Beziehungen zwischen Pseudopodien und Undulipodien gemäß, wonach die letzteren durch Differenzierung aus Axopodien entstanden sind, entspricht der Achsenfaden der Cilie, dem Achsenfaden des Axopodiums (SCHUBERG). Den Achsenfaden betreffende Angaben finden sich bei NUSSBAUM (2), LÖFFLER, SCHUBERG, KORSCHULT-HEIDER, PÜTTER (1) und KLEIN (2—6).

Da, wie schon öfters hervorgehoben und wie sich im folgenden hier noch ergeben wird, die Wimper- bzw. Geißelapparate und ihre Bestandteile im *Prinzip* immer *gleich* sind, gleichgültig, ob diese Apparate bei Einzellern oder bei Flimmer- bzw. Samenzellen der Metazoen auftreten, so können hier und im folgenden ohne weiteres auch entsprechende Befunde gegeben werden, die sich nicht unmittelbar auf Verhältnisse bei den Ciliaten beziehen. In diesem Zusammenhang ist darauf zu verweisen, daß ein Achsenfaden bei den größeren und daher leichter zu untersuchenden Geißeln ebenfalls festgestellt wurde, und zwar u. a. von PLENGE, BÜTSCHLI (5), PROWAZEK (3), HAMBURGER, GOLDSCHMIDT, AWARINZEW. Für die Cilien der Metazoen wurde ein Achsenfaden von KOLTZOFF (1) für etliche *Pteropoden* und von ERHARD für *Anodonta* festgestellt.

Was den feineren Aufbau des Achsenfadens anlangt, so zeigen die Befunde PETSCHENKOS an dem Achsenfaden der Geißel eines Bakteriums (*Chromacium okenii*) und die Befunde BALLOWITZ' an den Achsenfäden von Spermien, daß zahlreiche feinste Fibrillen den Achsenfaden zusammensetzen. Die Befunde ERLANGERS an dem Achsenfaden der wurmförmigen Spermatozoen von *Paludina vivipara* zeigten jedoch in diesen Gebilden *keine* Längsfibrillen, sondern eine „ausgeprägte Wabenstruktur“. Allerdings fasert sich auch hier der freie, dem Endstück entsprechende Abschnitt des Achsenfadens in ein Faserbüschel auf. Diese beiden Bauweisen des Achsenfadens repräsentieren nun nicht zwei unvermittelt nebeneinander stehende Typen, sondern zeigen nur, daß aus dem ursprünglich alveolären Plasma, über Reihen von Plasmawaben, auf entsprechender Entwicklungsstufe Fibrillen entstehen können.

Daß der Achsenfaden die relativ festeste und widerstandsfähigste Komponente der Cilie ist, die mit der *aktiven* Beweglichkeit derselben nichts zu tun hat, geht aus folgenden Untersuchungen KOLTZOFFS (2) hervor. KOLTZOFF ließ auf die Cilien verschiedener Seeplanktontiere und Larven verdünntes Seewasser einwirken, wodurch die den Achsenfaden umgebenden anderen Bauelemente der Cilie zerstört wurden.

Ein weiterer Versuch, der die im Vergleich zu den übrigen Komponenten festere Konsistenz und stärkere Widerstandskraft des Achsenfadens zeigt, wurde von ERHARD ausgeführt: an gepreßten und gequollenen Flimmerzellen durchsetzten die entstandene Quellungskuppe feine,

von den Basalkörnern ausgehende Fädchen, die *Achsenfäden*, die sich durch dieses Verhalten als die widerstandsfähigsten Bauelemente erweisen, die noch unter Bedingungen, welche die anderen Cilienkomponenten bereits zerstören, ihre Form behalten.

Über das *Entstehen* und das *Vergehen* bzw. die Resorption des Achsenfadens wird bei Behandlung der organisierenden Qualitäten des *Silberliniensystems* (KLEIN, 2, 3 u. 6) näheres zu sagen sein. Hier nur soviel, daß der Achsenfaden eine über das Niveau, in dem sich das Silberliniensystem ausbreitet, frei hinauswachsende Fibrille dieses Systems darstellt.

Der Achsenfaden ist mit Ausnahme seines distalen, etwa ein Viertel seiner Gesamtlänge betragenden Abschnittes, des sogenannten „Endstückes“, von einer zylindrischen oder sehr leicht konischen Hülle ziemlich wenig konsistenten Plasmas so überzogen, daß er von dieser Hülle meist konzentrisch umgeben wird. Das distale Ende dieser Hülle ist entweder stumpf kegelförmig ausgezogen oder in Form einer halbrunden Kuppe ausgebildet. Das proximale Ende dieser Hülle sitzt der Pellucula auf und hat auch Beziehungen zum Basalkorn. Dieser, den Achsenfaden umgebende Plasmamantel stellt die *zweite*, die *kontraktile Komponente* der Cilie dar.

Daß in den Cilien bzw. in den Undulipodien überhaupt ein kontraktile Komponente vorhanden ist, geht aus der *Eigenbeweglichkeit* dieser Gebilde hervor. Der Sitz ihrer Bewegung liegt in ihnen selbst und nicht irgendwo im Innern der Zelle.

Daß die Cilie bzw. alle Undulipodien, solange sie ihre diesbezügliche Funktion nicht gewechselt haben, *eigenbewegliche* Gebilde sind, ergibt sich vor allem aus der Tatsache, daß sich *isolierte*, also vom Zellkörper abgetrennte Wimpern bzw. Geißeln noch eine Zeitlang, d. h. solange sie *überleben*, bewegen. Diesbezügliche Befunde geben KLEBS, BÜTSCHLI (2), SCHILLING, FISCHER, ROTHERT, PROWAZEK (1), KÖLSCH, MEVES (3), SCHUBERG, LEPSY (2) und KLEIN (6). Die letzteren Untersuchungen zeigen auch, daß sich Cilien ohne ihr Basalkorn vom Zellkörper ablösen können und trotzdem noch beweglich sind. Diese Befunde richten sich gegen die von PETER vertretene Auffassung, wonach die Bewegung isolierter Cilien von der Anwesenheit des Basalkornes, als „kinetischen“ Zentrums, abhängig sei. In manchen Fällen bewegen sich abgeworfene Cilien bzw. Cilienaggregate vorerst nicht, tun dies aber nach Einwirkung eines Reizes. Darüber berichten PÜTTER (1) und VERWORN (3). In diesem Zusammenhang und mit Rücksicht auf die vorhin erwähnte und schon von HERTWIG durchgeführte phylogenetische Herleitung der Undulipodien von den Pseudopodien, sei noch die von MERTON (4) gemachte Beobachtung angeführt, wonach sich auch abgelöste Lobopodien noch bewegen.

Daß der Sitz der Bewegung im Undulipodium selbst liegt, zeigt sich auch dann, wenn dieses Gebilde im Zusammenhang mit dem Zellkörper

ist. Die normalen Bewegungen des Undulipodiums, besonders wellenförmige oder am distalen Ende ablaufende, müßten anders ausfallen, wenn die Undulipodien nicht eigenbeweglich, sondern passiv bewegbar wären. Die diesbezüglichen Verhältnisse sind im Abschnitt über die Cilie als motorisches Organoid gegeben.

Wenn der Sitz der Bewegung in der Cilie selbst liegt, in der Cilie also eine kontraktile Komponente vorhanden sein muß, so ist noch nachzuweisen, daß diese Komponente gerade jenen, den Achsenfaden umhüllenden Plasmamantel darstellt. Wurde, meist auf Grund theoretischer Erwägungen, für diesen Plasmamantel von LEYDIG, RAY LANCASTER, BÜTSCHLI (5), PÜTTER (1), GURWITSCH (3), SCHUBERG u. a. angenommen, daß er die kontraktile Komponente darstelle, so wurde von KOLTZOFF (1) durch die hier früher bereits erwähnten Versuche an den Cilien verschiedener Seeplanktontiere *nachgewiesen*, daß nach dem, durch hypotonische Seewasserlösungen hervorgerufenen Zerfall der *den Achsenfaden umgebenden Plasmahülle, die Bewegung der Cilien sofort aufhört* und nur der *unbewegliche* Achsenfaden zurückbleibt. Diese Befunde weisen darauf hin, daß der den Achsenfaden umhüllende Plasmamantel die kontraktile Komponente der Cilie darstellt.

Was die feineren *Bauverhältnisse* der kontraktilen Komponente betrifft, so ist vor allem darauf hinzuweisen, daß die diesbezüglichen, jeweils auf bestimmte Befunde gegründeten, verschiedenen Ansichten, miteinander *nicht* übereinstimmen, sondern scheinbar ziemlich weit auseinandergehen. Alle diese Ansichten zerfallen in zwei Gruppen, die sich dadurch unterscheiden, daß die Kontraktilität entweder strukturlosem oder in bestimmter Weise struktuiertem Plasma zugeordnet wird: mit Bezug auf die Struktur ist sekundär noch eine Unterscheidung zu machen, daß außer einer *mikroskopischen* Struktur bzw. auch im Falle ihres Fehlens, eine der kontraktilen Substanz spezifische *submikroskopische* Struktur in Frage kommen kann.

Ohne mikroskopische Struktur ist das *Kinoplasma* STRASBURGERS (2). Dieses homogene Plasma tritt in der Zelle bzw. in den entsprechenden Zellteilen neben struktuiertem Plasma, dem Trophoplasma auf, das im Gegensatz zum Kinoplasma in keiner Beziehung zur Kontraktilität steht. Stehen die Bewegungen des Kinoplasmas nach STRASBURGER noch unter der Herrschaft von kinetischen Zentren, so faßt MERTON (5) den Begriff des Kinoplasmas insoferne anders, als die Bewegungen desselben fast ausschließlich selbständig sind, was daraus hervorgeht, daß, wenn es unter der Einwirkung bestimmter Salzlösungen aus der Zelle austritt, es sich selbständig, von der Zelle getrennt, amöboid bewegt bzw. als *hyaliner* Fortsatz aus der Zelle austritt, der, ähnlich wie Undulipodien, Schlagbewegungen ausführt. In dem Maße, als das Kinoplasma aus einer *Flimmerzelle* austritt, wird die Bewegung der Wimpern schwächer und schwächer und hört ganz auf, *wenn* sich dasselbe völlig von der Zelle

getrennt hat. Ebenso bleiben motorische Organellen solange unbeweglich, solange sie nicht den zu aktiver Bewegung nötigen Anteil an Kinoplasma besitzen, was z. B. an den Achsenfäden der sich entwickelnden Spermien von Lungenschnecken zu beobachten ist, die bis zu jenem Zeitpunkt keinerlei Bewegungen zeigen, bis sie nicht von einer Hülle des aus der Basalzelle austretenden Kinoplasmas überzogen sind.

Wurden im Falle des Kinoplasmas die Kontraktilität bzw. die motorische Aktivität einer *homogenen*, d. h. einer, jede mikroskopische Struktur entbehrenden Komponente des Zellplasmas zugeordnet, so wurde im Gegensatz hierzu von anderer Seite gerade *strukturiertes* Plasma zur Kontraktilität in Beziehung gesetzt.

BRÜCKE, DELLINGER u. a. nehmen an, daß im Plasma vorhandene *retikuläre* bzw. *fibrilläre* Strukturen kontraktile seien, d. h. daß auf ein Plasmaretikulum bzw. auf Fibrillen alle Erscheinungen der Bewegung zurückzuführen seien.

Da gewisse motorische Organellen, wie z. B. die Bandgeißel von *Noctiluca* oder die kontraktile Komponente der Spermien von *Paludina vivipara* *alveolären* Bau zeigen, so ist auch die *Wabenstruktur* (BÜTSCHLI, 1, 4) mit Rücksicht auf den feineren Bau kontraktiler Gebilde zu berücksichtigen. Da aus Alveolen, die in einer Reihe angeordnet sind, Fibrillen entstehen können, so kann sich eine *alveoläre* Struktur in eine *fibrilläre* umwandeln.

Ausschließlich an *fibrilläre* Strukturen ist die Kontraktilität nach ENGELMANN (3) gebunden. Nach diesem Forscher liegt der mikroskopischen Struktur des fibrillären Aufbaues kontraktiler Gebilde eine spezifische *submikroskopische* Struktur zugrunde, da das kontraktile Plasma aus kleinen sphärischen, kontraktilen und reizbaren Formelementen, den *Inotagmen* besteht, durch deren Formänderung alle Bewegungserscheinungen zustande kommen. Diese submikroskopische Struktur findet ihren Ausdruck im optischen Verhalten, da die betreffenden Gebilde *Doppelbrechung* zeigen. Kontraktilität soll ausnahmslos an das Vorhandensein doppelbrechender, positiv einachsiger Teilchen, deren optische Achse mit der Richtung der Verkürzung zusammenfällt, gebunden sein. ENGELMANN konnte bei den kräftigen adoralen Wimpern verschiedener Infusorien *deutliche* Doppelbrechung konstatieren.

Bei nicht kräftig entwickelten Cilien ist die Feststellung von Doppelbrechung viel schwieriger und ist auch im allgemeinen deshalb nicht leicht, weil, wie SCHMIDT (1) hervorhebt, die Doppelbrechung der organisierten Substanzen auf dem Zusammenwirken von *Stäbchen-* und *Micellardoppelbrechung* beruht. Die *Micellardoppelbrechung*, die auf dem Vorhandensein von charakteristischen, die organische Substanz aufbauenden Molekularkomplexen<sup>1</sup> beruht, kann durch entgegengesetzte Stäbchen-doppelbrechung kompensiert bzw. überkompensiert werden. Die *Stäb-*

<sup>1</sup> Die von NÄGELI Micellen genannt wurden und ultramikroskopischen Kristallen von anisodiametrischer Gestalt entsprechen.

*chendoppelbrechung* verändert sich wieder mit der Änderung des Brechungsindex jener Substanz, in welche die stäbchenförmigen Gebilde eingebettet sind und wird Null, wenn der Brechungsindex des Mediums gleich demjenigen der Teilchen ist (SCHMIDT, 2). Aus diesen Verhältnissen wird es begreiflich, wenn über die Doppelbrechung der kontraktilen Komponente der Cilie verschiedene Angaben vorliegen, d. h. derselben einmal Doppelbrechung zugeschrieben (ENGELMANN, 3) wird, das andere Mal nicht (MACKINNON u. VLES; GRAY, 3).

Tritt Doppelbrechung, auch wenn eine entsprechende submikroskopische Struktur vorhanden ist, aus den oben angeführten Gründen nicht konstant in die Erscheinung, so ist *Inkonstanz* des Auftretens auch für verschiedene andere Eigenschaften der kontraktilen Komponente der Cilie, besonders mit Rücksicht auf ihre mikroskopisch wahrnehmbare Struktur, ebenfalls eine bekannte Tatsache, die darin ihren Ausdruck findet, daß diese Komponente der Cilie einmal als homogen, das andere Mal als eine mikroskopische Struktur zeigend ausgegeben wird. Die Möglichkeit des Überganges von einer zur anderen Strukturphase, vom homogenen zum mikroskopisch strukturiertem Zustande, wurde von ENGELMANN (3) beobachtet, der sah, daß sich amöboid bewegliches Plasma unter gewissen Umständen vorübergehend zu feinsten Fäserchen anordnen kann. Daß vorübergehend fibrilläre Bildungen im Plasma als Folge einer Zugwirkung auftreten, um gleich wieder zu verschwinden, wenn der Zug, der sie entstehen ließ, wieder aufhört, konnte BRESSLAU (9) an den Eikapseln einer Landplanarie zeigen.

Außer einer, in der kontraktilen Komponente eventuell auftretenden *fibrillären* Struktur, ist in dieser Komponente der Cilie noch einer Struktureigentümlichkeit zu gedenken, die in einer „Querstreifung“, ähnlich derjenigen des quergestreiften Muskels, zum Ausdruck kommt. Diese „Querstreifung“ wurde schon oft beschrieben (Literaturübersicht: KLEIN, 6) und neuerlich wieder von KOLACEV teilweise an lebenden, teilweise an fixierten Cilien konstatiert und KLEIN (6) erhielt in Silberpräparaten ebenfalls Befunde, die so einer Querstreifung entsprechen. v. GELEI (3) hat in Toluidinblaupräparaten etwas ähnliches in entsprechenden Körnelungen der Cilien darstellen können.

Alle diese „Querstreifungen“ brauchen sich nicht bei jeder Cilie zu zeigen, auch fehlen sie oft bei den Cilien einzelner Tiere ganz, was die Inkonstanz ihres Auftretens zeigt. Diese Inkonstanz mag durch *verschiedene funktionelle Zustände* bedingt sein. Sie braucht auch nicht unmittelbar zur Kontraktion in Beziehung zu stehen, da z. B. auch für quergestreifte Muskelfasern nachgewiesen ist (HÜRTHLE u. WACHHOLDER), daß ihre Querstreifung vorübergehend verschwinden kann, ohne daß die Kontraktilität der Faser deshalb verloren geht. Die Cilie als motorisches Organoid mit der quergestreiften Muskelfaser in Beziehung zu setzen bzw. beide Bildungen miteinander zu vergleichen, rechtfertigt

sich aus mehreren Gründen. Erstens ist die Leistung beider Gebilde gleich, denn in jedem Falle wird aktive und zwar gerichtete Bewegung produziert; gegen die Annahme, daß die Leistung in jedem Falle auf prinzipiell andere Ursachen zurückzuführen sei, spricht schon der Umstand, daß die Grundlage der Bewegung in beiden Fällen ein speziell differenziertes kontraktiles Plasma ist, das sich zur selben Leistung wohl auf demselben Weg und in derselben Weise aus dem ursprünglichen Plasma differenziert haben wird.

Die Prozesse, durch deren Ablauf die für *Cilie* und *Muskel* notwendige kinetische Energie frei wird, scheinen für beide Gebilde gleichartig zu sein. In beiden Fällen kommt es wohl zur Umsetzung eines inaktiven chemischen Reservestoffes (BEUTLER) (Glykogen [?], Glykoproteid [?]), in einen, die Energie für den Kontraktionsmechanismus liefernden Betriebsstoff, und die Bildung dieses Betriebsstoffes kann in *beiden* Fällen durch die gleichen Mittel beschleunigt oder gehemmt bzw. ganz aufgehoben werden. So regt bei Cilien *Veratrin* diese Umsetzung an (GRAY, 3), *Magnesium* stellt sie ein (GRAY, 3). Auf den Muskel wirkt *Veratrin* in der gleichen Weise, so daß der Betrag der verfügbaren Energie steigt, um im Falle, daß der Muskel gereizt wird, frei zu werden (HARTREE u. HILL). Die Umsetzung des inaktiven Reservestoffes, des Glykogens, in aktiven Betriebsstoff für die Tätigkeit des Muskels, wird durch *Magnesium* verhindert (EMBDEN). Dieses Metall wirkt also auf den Muskel ebenso wie auf die Cilie. Auf Grund dieser Verhältnisse, die GRAY (3) viel weiter ausführt, kommt dieser Autor zu dem Schluß, daß die Hypothese, nach der Cilien- und Muskelbewegung der gleichen fundamentalen Natur sind, mehr als eine spekulative Annahme ist.

Die in Cilie und Muskelzelle entstandene kinetische Energie wirkt in der *Cilie* indem sie deren Teilchen *transversal* verschiebt und so die entsprechenden Bewegungen des ganzen Gebildes hervorruft, während sie in der Muskelfaser die Teilchen *longitudinal* verschiebt und so die Kontraktion hervorruft. Diese beiden verschiedenen Energiewirkungen innerhalb der betreffenden Gebilde stehen nicht unvermittelt nebeneinander, denn im Tentakel von *Noctiluca* (GRAY, 3) kommt es sowohl zu transversalen Teilchenverschiebungen wie in der Cilie, als auch zu longitudinalen Teilchenverschiebungen wie im Muskel.

Nach HÜRTHLE u. WACHHOLDER sind die wesentlichen Bausteine der Muskelfaser mikroskopisch kleine, kristallinische, doppelbrechende Teilchen, die, als Elementarmaschinen die Kontraktion hervorbringen. Vergleicht man damit die früher hier mit Rücksicht auf die kontraktile Komponente der Cilie zitierten Angaben, besonders die auf die alte ENGELMANNSCHE Darstellung der Inotagmen sich beziehenden, so erhält man zwanglose Übereinstimmungen. Es zeigt sich so, daß die *kontraktile Komponente* der Cilie einerseits zu den *Pseudopodien* andererseits zu den *Muskelfasern* in *Beziehung* steht.

*Zusammenfassend* läßt sich, so weit es die bis jetzt vorliegenden Befunde gestatten, folgendes über den *Bau* der *kontraktilen Komponente* der Cilie sagen.

Die Untersuchungen MERTONS zeigen, daß an und für sich kontraktiles oder Kinoplasma keine mikroskopische Struktur zu haben braucht. Für die kontraktile Komponente der Cilie liegen nun aber in dieser Beziehung verschiedene Befunde insoferne vor, als durch dieselben einmal mikroskopische Strukturlosigkeit, einmal eine fibrilläre und schließlich eine in „Querstreifung“ sich ausdrückende Struktur gerechtfertigt erscheint. Diese verschiedenen, sich gegenseitig scheinbar ausschließenden Angaben über die mikroskopische Struktur der kontraktilen Komponente der Cilie, wären nur dann miteinander vereinbar, wenn diese Strukturen nicht als etwas konstantes, sondern als veränderliche, temporär ineinander übergehende Eigenschaften vorhanden wären, die einerseits der jeweiligen Entwicklungshöhe bzw. Differenzierungsstufe des betreffenden motorischen Gebildes, andererseits einem bestimmten jeweiligen Funktionszustand desselben entsprechen. Es wäre dies so zu verstehen, daß durch den Entwicklungsprozeß, durch den die kontraktile Komponente der Cilie aus dem kontraktilen Plasma des Pseudopodiums wird bzw. daß durch den Wachstumsprozeß bei der Neubildung einer Cilie, die einzelnen Plasmateilchen, auf deren gegenseitigen Verschiebung die Bewegungserscheinungen beruhen, *gerichtet* werden. So würde eine für die kontraktile Komponente der Cilie spezifische *submikroskopische* Struktur geformt, die sich in der (aus früher dargelegten Gründen oft angezweifelte) Doppelbrechung dieser Gebilde ausdrückte und die unter Umständen die Grundlage für eine temporäre *mikroskopische* Struktur in Form eines fibrillären Baues bzw. in Form von „Querstreifung“ abgeben kann.

Über das *Entstehen der kontraktilen Komponente* geben vor allem die von WALLENGREN (1) an Hypotrichen über die Neubildung von Cilien ausgeführten Lebenduntersuchungen Aufschluß. Nach diesen Befunden entsteht vorerst an der betreffenden Stelle, an der eine Cilie sich bilden wird, in der Pellicula durch Resorption eine feine Spalte. Aus dem so bloßgelegten *Ektoplasma* wächst ein kleiner Zapfen hervor, der gleich in schwingende Bewegung gerät und die neu entstehende Wimper darstellt. Es zeigt sich so, daß die kontraktile Komponente sogleich bei ihrem ersten Auftreten die für sie charakteristische Funktion besitzt. Die vom ersten Augenblick der Differenzierung an vorhandene aktive Bewegung stellt auch STEIN (1), ENGELMANN (1) und PROWAZEK (2) fest. In derselben Weise wie die Cilien bzw. Cirren, entstehen die Flagellen durch Auswachsen aus dem Plasma, wie dies GRIESSMANN bei *Ciliophrys marina* beobachtet hat. Interessant ist, daß auch jene Cilienderivate, die in ausgebildetem Zustande starr sind, wie etwa die dorsalen *Tastborsten* bei verschiedenen Hypotrichen, nach den Untersuchungen WALLENGRENS (1)

ursprünglich eine normal funktionierende kontraktile Komponente besitzen, also in gewöhnlicher Weise als normale Cilien angelegt werden, um erst später zu erstarren.

Die *dritte* am Aufbau der Cilie beteiligte Komponente ist die reizempfindende oder *sensible Komponente* (KLEIN, 6). Sie bildet einen, aus dem Basalkorn seinen Ursprung nehmenden, feinen Überzug des Achsenfadens und differenziert sich am distalen Ende desselben zu einem knöpfchenförmigen Endorganoid<sup>1</sup> (Abb. 1). Die sensible Komponente besteht zur Gänze aus „argentophiler“ Substanz (vgl. KLEIN, 6) und ist in jeder Beziehung sehr labil. Da, wie bereits kurz erwähnt wurde und wie später ausführlicher darzulegen sein wird, der Achsenfaden der Cilie eine über das Ausbreitungsniveau des Silberliniensystems frei hinauswachsende Fibrille dieses Systems darstellt, so ist die sensible Komponente der Cilie gleich dem plasmatischen Anteil dieser Silberlinienfibrille, während der eigentliche Achsenfaden dem fibrillären Anteil derselben entspricht.

Nachdem die verschiedenen, die Cilie zusammensetzenden Komponenten einzeln nach Bau, Funktion und Entstehung geschildert wurden, ist noch die *Cilie als Ganzes* in ihrer *Beziehung zur Pellicula* bzw. zum Alveolarsaum und mit Rücksicht auf ihr *Vergehen* zu betrachten.

Die Beziehungen der Cilie zur Pellicula betreffend ist festzustellen, ob die Cilie kontinuierlich in die Pellicula übergeht, mit derselben also verwachsen ist oder ob die Cilie nur durch die Pellicula hindurchtritt, sie sozusagen nur durchbohrt, ohne mit ihr fest verbunden zu sein. Die verschiedenen vorliegenden Beobachtungen zeigen, daß beide Fälle verwirklicht sein können, daß also jeweils entweder der eine oder der andere Fall tatsächlich vorliegt.

Beobachtungen, die eine  *feste* Verbindung der Cilien mit der Pellicula zeigen, liegen von BÜTSCHLI (3), LEPSI (2) und ALVERDES (1) vor.

Andere, z. B. durch das Abwerfen der Cilien gegebene Tatsachen, zeigen wiederum Diskontinuität von Cilie und Pellicula. Einwandfrei ergibt sich diese Diskontinuität, wenn die Cilie mit dem *unter* der Pellicula, im Ektoplasma liegenden Basalkorn abgeworfen wird, denn dieser Fall wäre unmöglich, bei fester, kontinuierlicher Verbindung von Cilie und Pellicula. Daß Cilien *mit* ihrem Basalkorn abgeworfen werden können, wurde von KLEIN (6) an Silberpräparaten festgestellt.

Geht aus den angezogenen Befunden hervor, daß einmal die Cilie mit der Pellicula fest verbunden ist, das andere Mal hingegen nicht, so ist gezeigt, daß die Beziehungen der Cilie zur Pellicula (vielleicht temporär) *nicht* einheitlich sind. Welche Ursachen es sind, die je nachdem das eine oder andere Verhalten bewirken und ob dieses Verhalten nach

<sup>1</sup> Literatur: LÖFFLER, ENGELMANN (2), STRASBURGER (1), ERHARD, KLEIN (6).



der betreffenden Tierart oder nach bestimmten physiologischen Zuständen ein und desselben Tieres verschieden ausfällt, darüber läßt sich bis jetzt nichts aussagen.

Es bleibt noch das *Verhältnis der Cilie zum Alveolarsaum* zu besprechen. KÖLSCH stellt für *Paramecium* fest, daß die Cilien stets den Kanten des Alveolarsaumes aufsitzen. PÜTTER (1) gibt für *Aeolis papillosa* an, daß die ganze Zelle sehr deutlich Wabenstruktur zeigt und die Cilien direkt mit dem Wabensaum zusammenhängen. Zu ähnlichen Befunden kommen KOLACEV, SAGUCHI und KLEIN (2—10). Aus all den betreffenden Daten geht hervor, daß das Verhältnis der Cilie zum Alveolarsaum derart ist, daß die erstere in der Verlängerung der Wabenkanten des letzteren entspringt.

Das *Vergehen* der Cilie kann sich in verschiedener Weise vollziehen. Aus dem bisher Gesagten ergibt sich bereits, daß die Cilie durch *Abwerfen* — mit oder ohne Basalkorn — sich vom Körper des Tieres lösen kann, um nach kurzem Überleben zu vergehen, zu verfallen (über das Abwerfen von Cilien vgl. KLEIN, 6).

Eine zweite Art des Vergehens ist die *Resorption* der Cilie. Die basalen Teile der Cilie werden hierbei langsam vom Ektoplasma gelöst und aufgenommen, die Cilie scheint ins Ektoplasma einzusinken und verschwindet schließlich. Interessant ist, daß bei der Resorption von Cilien bzw. Cilienaggregaten das in Resorption befindliche Gebilde seine Bewegung *nicht* einstellt, diese vielmehr, wie dies WALLENGREN (1) für die Stirncirren von Hypotrichen feststellte, während der ganzen Dauer der Resorption beibehält.

Bei *Ciliophrys marina* wird die Geißel, wenn das Tier aus dem Flagellaten- wieder in das Heliozoenstadium übergeht, in das Plasma *eingezogen* (GRIESSMANN), während gleichzeitig die Pseudopodien wieder auswachsen. Ebenso vergeht bei *Actinomonas mirabilis* SAV. KENT die alte Geißel, indem sie sich verkürzt und allmählich ins Plasma aufgenommen wird (GRIESSMANN).

Cilienresorption findet anlässlich von *Teilung*, *Konjugation* und *Enzystierung* statt. In allen drei Fällen kommt es zu mehr oder weniger ausgedehnten Cilienresorptionen, auf die nach Ablauf der dieselben bedingenden Zustände, wieder die Neubildung von Cilien folgt.

Die Metazoenflimmerzellen, für die von den drei, bei den Ciliaten zur Cilienresorption führenden Momenten nur mehr eines, nämlich die Teilung in Betracht kommt, zeigen hierbei, da auch bei ihnen während der Dauer dieses Prozesses die Cilien verschwinden, eine Übereinstimmung mit den diesbezüglichen Verhalten der Ciliatenzelle (vgl. WALLENGREN, 2).

Auch andere, als die aufgezählten Ursachen, können ein vorübergehendes Verschwinden bewirken. So konnte ALVERDES (3) feststellen, daß bei *Paramecium caudatum* eine 0,1% ige Chloralhydratlösung inner-

halb 48 Stunden sämtliche Cilien zum Verschwinden bringt. Wenn die Tiere in frisches Wasser übertragen werden, entstehen neue Cilien.

Eine dritte Möglichkeit des Vergehens von Cilien liegt endlich im körnigen Zerfall bzw. in der Auflösung dieser Gebilde. Dazu kommt es nach allen möglichen *Schädigungen*. Geschädigte oder gar abgestorbene Cilien zeigen körnigen Zerfall oder lösen sich auf.

Der auf die Cilien folgende Teil des Flimmerapparates ist

## 2. Das Basalkorn.

Da das Wesentliche über dasselbe in den Abschnitten über das *Silberliniensystem* zu sagen sein wird, so genügt es hier, gewisse morphologische Daten zu geben und die wichtigsten Ansichten, die über Entstehen und Funktion des Basalkornes entwickelt wurden, kurz zu behandeln.

Als *Basalkorn* bezeichnet man ein an der Basis, also dem proximalen Ende der Cilie liegendes körnchenartiges Gebilde, das in Bezug auf sein optisches Verhalten stärker lichtbrechend ist als die Cilie, das aber keine Doppelbrechung zeigt (ENGELMANN, 3). Es ist widerstandsfähiger als die Cilie und kann mit basischen Anilinfarbstoffen bzw. Hämatoxylin kräftig gefärbt werden. Wenn sie auch nicht immer mit besonderer Deutlichkeit hervortreten, finden sich Basalkörner überall an den Cilien, wo diese bei ein- oder mehrzelligen, tierischen oder pflanzlichen Organismen vorkommen.

Daß das Basalkorn nicht immer ein einzelnes Korn pro Cilie zu sein braucht, sondern für jede einzelne Cilie in einer Mehrzahl von Körnchen in einem Körnchenkomplex vorhanden sein kann, wurde des öfteren gezeigt. Fälle, bei denen die Körnchen dieses, einer Cilie zugeordneten Komplexes in der Richtung der Cilienachse angeordnet sind, beschreiben FRENZEL, FUCHS, KOLACEV, SAGUCHI, GURWITSCH (1, 2), HENRY und TSCHASSOWNIKOW.

Speziell für die *Ciliaten* konnte KLEIN (3, 4, 6) mit der Silbermethode nachweisen, daß auch hier in vielen Fällen pro Cilie nicht nur ein Korn, sondern meist drei Körner zu einem *Basalkornapparat* vereinigt sind. Diese drei Körner liegen nun nicht so wie bei den vorerwähnten Fällen in der Richtung der Längsachse der Cilie, also nicht untereinander angeordnet, sondern normal zu dieser Richtung, in der betreffenden, die einzelnen Basalkornapparate verbindenden Fibrille des Silberliniensystems (siehe später).

Dort, wo ein Basalkornapparat in der erwähnten Fibrille liegt, spaltet sich dieselbe auf, verbindet die drei Körner des Basalapparates, indem sie dieselben als *Zirkularfibrille* umfaßt.

Das mittlere der drei Körner, das *eigentliche Basalkorn*, denn es ist mit der Cilie direkt verbunden, da der Achsenfaden aus ihm entspringt, kann beim Abwerfen der Cilie den Zusammenhang mit derselben wahren, aus dem Verband des Basalkornapparates austreten, so daß nur die beiden anderen, neben dem eigentlichen Basalkorn liegenden *Nebenkörner*

(Abb. 1) zurückbleiben. In solchem Falle wird die Zirkularfibrille, die alle drei Körner umgreift, besonders deutlich sichtbar (Abb. 1).

Diese fortgeschrittene Differenzierung des einfachen Basalkornes zu einem aus mehr Körnchen zusammengesetzten Basalkornapparat ist vor-

läufig nur für etliche Ciliaten nachgewiesen. In seiner einfachsten Form ist auch bei dieser Tiergruppe das Basalkorn ein *einzelnes* Korn, wenigstens stellt es sich in den betreffenden Fällen, den gegenwärtigen Untersuchungsmöglichkeiten so dar<sup>1</sup>.

Um für die später aus den Befunden an Silberpräparaten sich ergebenden Resultate mit Rücksicht auf *Entstehen* und *Funktion* der *Basalkörner* die notwendige Grundlage zu haben, sind hier noch die bisher aufgestellten Ansichten über diese beiden Angelegenheiten kurz zu erwähnen.

Über die *Entstehung der Basalkörner* existierten, oder existieren teilweise noch, *verschiedene* Ansichten. Einmal wurde ihre Genese zu *Centrosomen* in Beziehung gesetzt, d. h. die Basalkörner wurden als Abkömmlinge von Zentralkörperchen angesehen. Diese Ansicht stellten HENNEGUY und LENHOSSEK unabhängig voneinander auf. Der HENNEGUY-LENHOSSEKschen Hypothese entsprachen die Resultate von BENDA (2), FUCHS und IKEDA, die darauf hinwiesen, daß die Basalkörner ihren Ursprung aus sich teilenden Centrosomen nehmen. Da nach der HENNEGUY-LENHOSSEKschen Lehre in der ausgebildeten Flimmerzelle konsequenterweise kein Centrosom, das ja in der Bildung der Basalkörner aufging, vorhanden sein kann, konnte sich die fertige Flimmerzelle auch nicht mitotisch teilen. Tatsächlich wurde in ausgebildeten Flimmerzellen auch lange weder Centrosom noch mitotische Teilung gesehen (HEIDENHAIN, FÜRST, JOSEPH).

Abb. 1. Schema des Flimmerapparates (hauptsächlich nach Befunden an Silberpräparaten). Von Cilie und Cilienwurzel ist nur der distale und proximale Abschnitt gezeichnet, die mittleren Abschnitte hingegen sind ausgelassen. *P* Pellicula; *SL* Silberlinie; *Bk* Basalkorn; *Nk* Nebenkorn; *Zf* Zirkularfibrille; *Af* Achsenfaden der Cilie; *sK* sensible Komponente der Cilie (argentophiler Überzug des Achsenfadens); *mK* motorische Komponente der Cilie (kontraktiler Plasmamantel); *E* Endstück; *Eo* Endorganoid; *Cw* Cilienwurzel.

ZIMMERMANN, HENRY, GURWITSCH (2) und FUCHS sahen jedoch in diesen Fällen Bildungen, die sie als Centrosomen ansprechen mußten.

<sup>1</sup> Vgl. KLEIN: Silberliniensystem und Infraciliatur. Arch. f. Protistenk., 1932 im Druck.

Einwandfrei wurde sowohl das Vorhandensein von Centrosomen als auch von mitotischer Teilung bei ausgebildeten Flimmerzellen von WALLENGREN (2) festgestellt. Nach WALLENGREN besitzt die völlig entwickelte Wimperzelle ein in Form eines Diplosoms zwischen den Basalkörnern liegendes Centrosom und kann sich auch mitotisch teilen. Die Basalkörner entstehen nicht aus Centrosomen, sondern entwickeln sich als Verdichtungen in der peripheren Plasmazone. Nach diesen Befunden ist die HENNEGUY-LENHOSSEKSche Lehre nicht mehr aufrecht zu erhalten. Auch die später noch zu erwähnenden Befunde KOLACEVS und KLEINS (2—10) sprechen gegen eine Entstehung der Basalkörner aus Centrosomen.

Eine zweite Ansicht leitet die Basalkörner aus im Plasma vorhandener Granula ab; so entstehen nach ACH die Basalkörner aus Körnchen, die um den Nukleus herumgelagert sind und von ihm ausgestoßen wurden. GUTHEIL behauptet, daß die Basalkörner, wie überhaupt der ganze Flimmerapparat, sich aus den im protoplasmatischen Netzwerk suspendierten Mikrosomen entwickle. SAGUCHI ist ebenfalls der Meinung, daß die Basalkörner wie auch der übrige Flimmerapparat durch entsprechende Differenzierung von *Mitochondrien* oder *Chondriokonten* sich bilde, und zwar gleichgültig, ob dieser Prozeß während der Embryogenese oder in der erwachsenen Zelle sich abspiele. Den etwas vagen Begriff der „Mitochondria“ versucht CAUSEY etwas festere Gestalt zu geben, indem er an Ciliaten zu dem Ergebnis kommt, daß Mitochondrien den „anabolischen“ Prozessen in und um den Nahrungsvakuolen assoziiert sind und daß sie die Rolle selektierender Gebilde spielen, insoferne sie dem umgebenden Plasma bestimmte Substanzen entnehmen, dieselben verdichteten und in der mannigfaltigsten Weise zu verschiedenen Produkten transformieren. Auch SCHMÄHL kommt bei seinen Untersuchungen an *Bursaria* zu dem Resultat, daß außer der Cilie auch das Basalkorn aus stäbchenförmigen, aus dem Innern des Plasmas gegen dessen Peripherie wandernden Gebilden entstehe. Mit Bezug auf diese Gebilde wird ausgeführt, daß die Wahrscheinlichkeit dafür spricht, daß es sich um Chromidien handelt, wie sie als vermutlich nukleären Ursprungs in allen Protozoen bekannt sind. Die gleich zu schildernden Untersuchungen von GURWITSCH (2), KOLACEV und KLEIN (2—10) bestätigen in keinem Falle ein Entstehen der Basalkörner aus Granulis, die als Mikrosomen, Mitochondrien, Chondriokonten bzw. Chromidien beschrieben worden sind.

Die dritte Ansicht über die Genese der Basalkörner besagt, daß die letzteren im Ektoplasma sich differenzieren, also sich weder von Centrosomen noch von Mitochondrien bzw. Chromidien herleiten. GURWITSCH konnte an Flimmerzellen von Metazoen zeigen, daß die Basalkörner in den Knotenpunkten eines ektoplasmatichen Wabenwerkes sitzen. Die einzelnen Basalkörner sind durch Substanzbrücken, die den Wabenwänden entsprechen, miteinander in Verbindung geblieben. Spricht

GURWITSCH von den Stellen, in welchen die Basalkörner liegen und entstanden sind, als von Knotenpunkten eines *Wabenwerkes* und von den Substanzbrücken, durch welche die einzelnen Basalkörner verbunden sind als von *Wabenwänden*, so konnte KOLACEV in seinen Untersuchungen über *Anodonta* zeigen, daß diese Knotenpunkte und Verbindungen nicht nur dem Wabenwerk und den Wabenwänden sondern einem protoplasmatischen Netz entsprechen, in dem jedes in einem Knotenpunkt liegende Basalkörperchen durch besondere Züge mit sämtlichen übrigen Körperchen verbunden ist.

Dieses unter der Kuticula sich ausbreitende Netz ist nur ein Teil eines die ganze Flimmerzelle als ihre Grundstruktur durchziehenden plasmatischen Netzes, aus dessen vertikalen Balken sich auch entsprechend die Wimperwurzeln differenzieren. Bei den *Ciliaten* konnte nun KLEIN (2—10) im Ektoplasma, knapp unter der Pellicula, in der Höhe der Basalkörner ebenfalls ein protoplasmatisches Netzwerk bzw. Gitter feststellen, das sich durch seine Reaktion Silbersalzlösungen gegenüber äußerst elektiv darstellen läßt, wodurch alle Verhältnisse dieses Systems, des *Silberliniensystems*, sehr klar und eindeutig wahrgenommen werden können. *In diesem ektoplasmatiscen System liegen nun die Basalkörner und entstehen auch in ihm*, und zwar bei den primitiveren Formen des Silberliniensystems, in den Stoßpunkten seiner Fibrillen. Das Silberliniensystem der Infusorien entspräche somit dem bei Metazoenflimmerzellen von KOLACEV nachgewiesenen, unter der Kuticula sich ausbreitendem Netz, jedoch nicht mehr dem sich daran anschließenden, im Innern der Zelle sich ausbreitenden übrigen Teil der netzigen Grundstruktur der Flimmerzellen.

*Die Basalkörner entstehen in den Stoßpunkten der Fibrillen des Silberliniensystems durch allmähliche Kumulierung von Substanz*, ohne daß hierbei stäbchen- oder körnchenförmige Mitochondrien oder Chromidien sich zeigten. Keines dieser letztgenannten Gebilde gibt die Silberreaktion, keines hat also die stoffliche Zusammensetzung wie die sich bildenden Basalkörner, welche die Reaktion auf Silber gleich vom ersten Augenblick ihres Auftretens an geben. Mitochondrien usw. könnten eventuell nur *indirekt* an dem Bau der Basalkörner sich insofern beteiligen, als sie nach entsprechender Änderung ihrer stofflichen Zusammensetzung und nach Auflösung, also nach Aufgabe ihrer Eigengestalt und -qualität, assimilierbares Baumaterial für das neu entstehende, sich bis zur Fertigstellung stetig vergrößernde Basalkorn lieferten. Wenn sich die in Rede stehenden Gebilde aber nicht *als solche* an dem Bau des Basalkornes beteiligen, so kann nicht gesagt werden, daß die Basalkörner aus diesen Gebilden hervorgingen.

Dem Basalkorn wurden seit seiner Entdeckung durch ENGELMANN („Fußstücke“) die verschiedensten *Funktionen* zugeschrieben. Als ein die Cilie *stützendes* Gebilde wurde es von KÜNSTLER, PLENGE, MEISEN-

HEIMER, MAIER, SCHUBERG, KUPPELWIESER, ERHARD und KOLACEV angesehen, als *Schutzgebilde* für die Cilie sieht es FRENZEL an; als *kinetisches Zentrum* wurde es gemäß seiner ihm von der HENNEGUY-LENHOSSEKschen Hypothese zugeschriebenen „centrosomalen Herkunft“ betrachtet.

Einer anderen Ansicht entsprechend ist das Basalkorn der *Bildner*, der *Organisator der Cilie*. So kommt GURWITSCH (2) auf Grund seiner Studien an Metazoenflimmerzellen<sup>1</sup> zu dem Resultat, daß die Basalkörper nur Anhäufungen einer Substanz seien, die den Nachwuchs des Flimmerhaares ermöglichen. HOLMGREN faßt das Basalkorn ebenfalls als Bildner verschiedener, aus verklebten Cilien bestehender Gebilde auf. MERTON (5) sieht in dem Basalkorn formative Zentren der Wimperbildung, die Organisatoren der Wimper. Auf Grund der Befunde an Silberpräparaten konnte KLEIN (2—10) feststellen, daß die Basalkörner der *Ciliaten*, da aus denselben der Achsenfaden hervorstößt, mit dem die kontraktile Komponente gleichzeitig sich entwickelt, die *Bildner*, die *Organisatoren* der Cilien sind.

Noch einer Ansicht über die Leistung des Basalkornes ist hier zu gedenken. Dasselbe wurde mehrfach als *nervöses Organoid* aufgefaßt. Dies geschah zuerst durch APATHY, der die Basalkörner als Endigungen eines besonderen Nervenapparates ansah. Die Grundlagen, die ihn zu dieser Ansicht führten, sind heute in dieser Beziehung in keiner Weise mehr stichhaltig. In neuerer Zeit kam von GELEI (3) auf Grund ganz anderer Befunde, als es diejenigen von APATHY waren, wieder dazu, die Basalkörner zu nervöser Funktion in Beziehung zu setzen, sie als neurokinetische Zentren der Cilien mit gleichzeitiger genetischer und regenerativer Funktion anzusprechen.

Auf Grund der Befunde an Silberpräparaten kam KLEIN (2—4) zu dem Ergebnis, daß neben der organisierenden Funktion des Basalkornes dasselbe auch eine *nervöse* Funktion insofern besitze, als es die sensible Komponente zur motorischen Komponente der Cilie in Beziehung setzt. Die von dem Endorganoid der sensiblen Komponente der Cilie rezipierten Reize werden im Basalkorn auf die motorische Komponente, in der Art wie dies in einem einfachen Reflexbogen geschieht, übertragen. Dadurch entsteht im Basalkorn ein bestimmter Reizzustand, der durch das Silberliniensystem auf die anderen Basalkörner übertragen wird, wodurch eine koordinierte Leistung sämtlicher Cilien möglich wird.

Zusammenfassend ergibt sich über *Entstehung* und *Funktion* der Basalkörner folgendes Resultat. Das Basalkorn *entsteht* bei den Ciliaten in den Stoßpunkten der Fibrillen eines ektoplasmatischen Systems, des *Silberliniensystems*, wodurch bei der Ciliatenzelle ähnliche Bildungsver-

<sup>1</sup> Mit Ausnahme der Flimmerzellen des Rachenepithels der Salamanderlarve.

hältnisse für das Basalkorn vorliegen als diejenigen es sind, die von KOLACEV und GURWITSCH für die Metazoenflimmerzelle beschrieben worden sind.

Mit Bezug auf die *Funktion* des Basalkornes ergibt sich für die Cilienten *einmal*, daß das Basalkorn als „*Organisator*“ der Cilie tätig ist, welche Leistung mit der diesbezüglichen, von GURWITSCH, KOLACEV und MERTON für das Basalkorn der Metazoenflimmerzelle beschriebenen Leistung übereinstimmt. Zum *zweiten* ist das Basalkorn als *nervöses* Organoid insoferne tätig, als es die sensible und motorische Komponente der Cilie miteinander in Beziehung setzt und so gleichsam einen einfachen *Reflexbogen* bildet.

### 3. Die Wimperwurzel.

Ist die Cilie eine vom Basalkorn in zentrifugaler Richtung ausgehende Differenzierung, so geht in sehr vielen, vielleicht in allen Fällen vom Basalkorn auch eine fibrilläre Differenzierung in *zentripetaler* Richtung aus: die *Wimperwurzel* (Wurzelfäden, rootlets). Da die Wimperwurzeln verschieden weit ins Plasma eindringen, d. h. in verschiedenen Fällen sehr verschieden lang sein können, ferner durch die Tatsache, daß lange Wimperwurzeln sich oft an einem Punkt im Plasma vereinigen (Wurzelkegel), ist das entstehende Gesamtbild dieser Organellen in verschiedenen Fällen sehr verschieden. Diese Schwierigkeit vergrößert sich noch, da nach PÜTTER (1) wahrscheinlich recht verschiedenartige Dinge unter diesem Namen beschrieben worden sind.

Ebenso wie die übrigen Komponenten des Wimperapparates findet sich die Wimperwurzel sowohl bei Protozoen als auch bei der Metazoenflimmerzelle, wieder ein Beleg für die prinzipielle Gleichheit des Wimperapparates in diesen beiden Fällen.

Die Wimperwurzel tritt nicht unvermittelt in die Erscheinung, sondern findet ihr Analogon schon beim Axopodium, auf jener Stufe also, aus der das Undulipodium abgeleitet werden kann (vgl. die früheren diesbezüglichen Ausführungen). Am Achsenfaden des Axopodiums läßt sich ein zentrifugaler, über die Zelloberfläche hinausragender und ein zentripetaler, in den Plasmaleib der Zelle sich versenkender Abschnitt feststellen. Der letztere entspräche der Wimperwurzel, der erstere dem Achsenfaden der Cilie. Da der Achsenfaden des Axopodiums ein in seinen beiden Abschnitten kontinuierliches Gebilde ist, müßten, wenn der Wimperapparat zum Axopodium in genetischer Beziehung steht, Achsenfaden und Wurzel der Cilie in Zusammenhang miteinander stehen. Beim Wimperapparat liegt an der Übergangsstelle von Achsenfaden und Wimperwurzel das Basalkorn. Wurde der Zusammenhang der Wimperwurzel mit der Cilie schon von EBERTH und MARCHI erkannt, so erbrachte NUSSBAUM (1) für diese Kontinuität den Beweis, in dem es ihm bei *Anodonta* gelang, die Cilie nebst zugehöriger Wimperwurzel zu isolieren.

Was das *Vorkommen* der Wimperwurzeln betrifft, so ist hervorzuheben, daß diese Gebilde bis jetzt nicht bei allen Wimperapparaten nachzuweisen waren.

BÜTSCHLI (3) stellt jene Ciliaten zusammen, für die seinerzeit Wimperwurzeln nachgewiesen waren und betont die Übereinstimmung, die zwischen Protozoen- und Metazoenflimmerzelle in dieser Beziehung besteht. PROWAZEK (2) und VIGNON bringen weitere Daten und TEN KATE (1, 2) schließlich beschreibt Wimperwurzeln bei einer ganzen Reihe von Ciliaten. Eigenartige, hauptsächlich aus Wimperwurzeln gebaute Systeme wurden in gewissen Fällen von amerikanischen Autoren als *neuromotorischer Apparat* beschrieben, auf den später noch ausführlicher zurückzukommen sein wird.

Hier mag vorläufig nur der von REES für *Paramaecium* beschriebene neuromotorische Apparat näher betrachtet werden. Dieser Apparat besteht vor allem aus sehr langen Wimperwurzeln, die in ihrem Verlauf so gekrümmt sind, daß sie alle gegen eine Stelle, das parapharyngeale Zentrum konvergieren. Vom Basalkorn kommend führen sie alle zu diesem Zentrum<sup>1</sup>. Merkwürdig ist, daß auch zu den zwischen den Cilien liegenden Trichozysten Fibrillen führen, die genau den Wimperwurzeln gleichen und Abzweigungen derselben darstellen. Es sind also in diesem Falle neben den echten, der morphologischen Definition entsprechenden Wimperwurzeln, noch zwischen denselben verlaufende, ihnen im Aussehen völlig gleichende Fibrillen vorhanden, die im folgenden *Zwischenwurzeln* heißen sollen. Solche Gebilde wurden auch schon für das, für die Untersuchung der Metazoenflimmerzelle klassische Objekt, die Typhlosolizelle von *Anodonta* beschrieben. APATHY fand an den mit seiner Vergoldungsmethode behandelten Präparaten bei diesem Objekt Fibrillen, die er für Wimperwurzeln hielt, die aber *zwischen* den Cilien, mit diesen alternierend, endeten, also Gebilde sein mußten, die wir hier Zwischenwimperwurzeln nennen. Da bei den Typhlosolizellen echte Wimperwurzeln vorhanden sind, die einen sogenannten „Wurzelkonus“ bilden, kommt JOSEPH zu dem Ergebnis, daß die Wimperwurzeln aus zwei Substanzen bestünden, von denen die eine den von APATHY dargestellten und schon von NUSSBAUM (1) erwähnten und abgebildeten Differenzierungen entspricht, während die andere die echten Wimperwurzeln bildet.

<sup>1</sup> In letzter Zeit wurde von JACOBSON gezeigt, daß bei *Paramaecium* unter gewissen Bedingungen, vor allem durch die Einwirkung gewisser Fixierungsflüssigkeiten, die Trichocysten ins *Innere* des Tieres entladen werden können, um dann wimperwurzelnartige Fäden zu bilden. Da in solchen Fällen Bilder entstehen, die dem REESSchen Apparat ähnlich sehen, betont JACOBSON, daß dieser Apparat dem geschilderten Vorgang seine Existenz verdanke. Da die ins Innere entladenen Trichocysten nie gegen einen Punkt, gegen ein parapharyngeales Zentrum konvergieren, unterscheidet sich das so entstandene Fadensystem wesentlich von dem, von REES beschriebenen Apparat.



Bei vielen Flagellaten tritt die Wimperwurzel als *Rhizoplast* auf und nimmt auch entsprechenden Anteil an den in diesen Fällen beschriebenen neuromotorischen Apparat.

Ihrem Aussehen nach lassen sich die Wimperwurzeln in zwei Gruppen teilen: erstens *kurze* Wimperwurzeln, die, vor allem wegen ihrer Kürze, nicht die Tendenz zeigen, sich mit ihren freien, ins Innere des Zelleibes versenkten Enden an einem bestimmten Punkt zu vereinigen und zwei-

ten *lange* Wimperwurzeln, die die eben erwähnte Tendenz in ausgesprochenem Maße zeigen. Zwischen diesen beiden Gruppen befinden sich Zwischenstadien, also lange Wimperwurzeln, die sich mit ihren freien Enden nicht vereinigen.

An Abb. 2 sieht man kurze Wimperwurzeln und lange. Die letzteren gehen noch keine Verbindung miteinander ein. Abb. 3 zeigt lange Wimperwurzeln, die sich an einem Punkte vereinigen, und zwar ist die Teilfig. a ein Beispiel für einen solchen Fall bei Protozoen, die Teilfig. b ein Beispiel für einen derartigen Fall bei beiden Metazoen.

Die Beziehung des distalen Endes der Wimperwurzel zum Basalkorn ist in allen Fällen gleich und derart, daß die Wimperwurzel über das Basalkorn mit der Cilie ein Kontinuum bildet. Dies ist ein Kriterium, das, allerdings nur von der *morphologischen* Seite her, eine Definition der

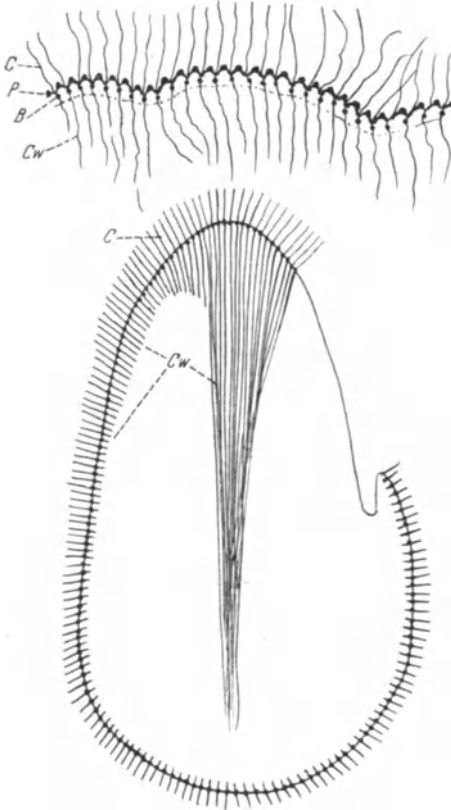


Abb. 2. Verschieden lange Cilienwurzeln. Oben: Schnitt durch die periphere Zone von *Ichthyophthirius multifiliis*. Unten: Schematischer Langsschnitt durch *Balantidium entozoön* (verschieden lange Cilienwurzeln). C Cilie; P Pellicula; B Basalkorn; Cw Cilienwurzel.  
(Nach TEN KATE, 1926.)

Wimperwurzel ermöglicht, insoferne jede zentripetal ins Plasma vordringende fibrilläre Differenzierung, die obigen Bedingungen entspricht, als Wimperwurzel anzusprechen ist. Für das proximale Ende der Wimperwurzel lassen sich derart eindeutige Beziehungen zu irgendeinem Gebilde nicht angeben. Dieses Ende ragt entweder frei ins Plasma oder tritt mit den Enden der anderen Wimperwurzeln in Beziehung, indem

es sich mit diesen verbindet und dabei entweder irgendein „Zentrum“ (vgl. *Paramecium*) oder kein solches bildet. Bei vielen Flagellaten bildet die Wimperwurzel, der Rhizoplast, eine Verbindung mit dem Kern, bei anderen Flagellaten wieder steht der Geißelursprung zu einem Blepharoplasten bzw. Parabasalapparat, also zu kernartigen Substanzverdichtungen in Beziehung. Direkt aus dem Kern entspringt die Geißel bei den *Rhizomastigina*. Bei den Flimmerzellen der Metazoen geht oft der

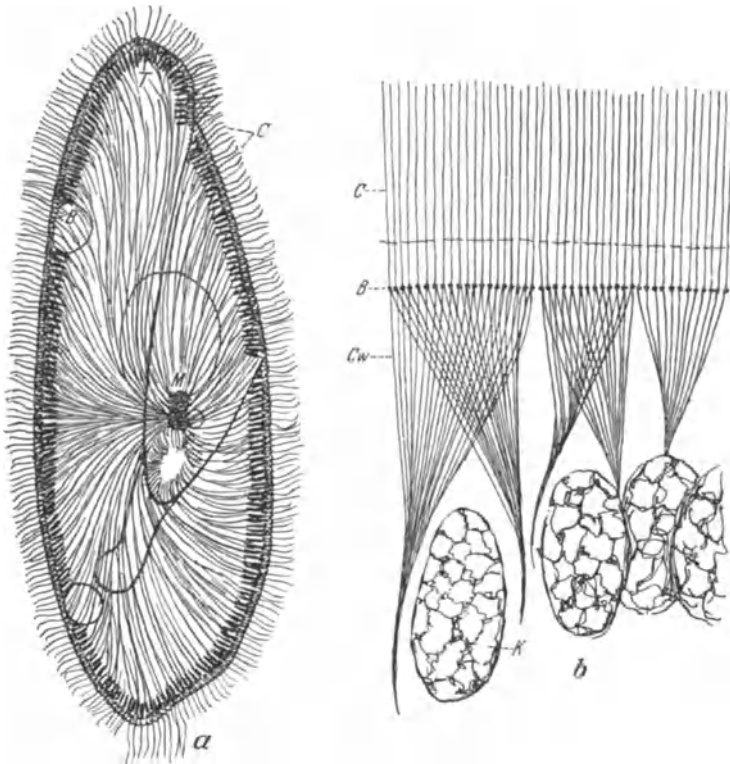


Abb. 3. Systeme langer Cilienwurzeln, die gegen einen Punkt im Entoplasma konvergieren. — a Protozoen (*Paramecium*, neuromotorischer Apparat). — b Metazoen (Flimmerepithelzellen aus dem Fuß von *Lampsilus*). — C Cilien; B Basalkörper; Cw Cilienwurzeln; T Trichozysten; M Neuromotorium; K Kern. (a nach REES, 1922; b nach GRAVE und SCHMITT, 1925.)

Wurzelkegel bis knapp an den Kern, die Fibrille, in die der Wurzelkegel ausläuft, geht oft noch weiter über den Kern ins Innere der Zelle und GRAVE u. SCHMIDT kommen an den Flimmerzellen der Kiemen von *Lampsilus* zu der Ansicht, daß das Eindringen dieser Faser in die tieferen Schichten des Epithels dafür spricht, daß Impulse, die entweder vom Kern-, oder vom Zytoplasma oder von bipolaren Zellen des Subepithels kommen können, in das System der Wimperwurzeln einzudringen vermögen. Eine Verbindung der Flimmerzelle der Metazoen mit dem

Nervensystem wurde öfters vertreten, da bei vielen Metazoen der Wimperschlag nervösen Einflüssen, einer „Kontrolle“ durch das Nervensystem unterliegt, worauf später im Abschnitt über die Koordination noch zurückzukommen sein wird.

Von älteren diesbezüglichen Befunden, die eine gewisse Unsicherheit bergen, wäre zu erwähnen: EIMER glaubte bei *Aurelia* und *Cyanea*, die Cilie durch den Kern hindurch direkt in einen langen Faden übergehen zu sehen, den er als Nerv ansprach. Eine ähnliche Angabe für *Anodonta* macht FOREL.

Außer den bisher besprochenen Befunden der Wimperwurzel bzw. ihres distalen und proximalen Endes zu diversen Gebilden der Zelle bestehen noch andere Beziehungen, welche die Wimperwurzel als Ganzes in gewissen Fällen zeigt: es sind die Beziehungen zum *alveolären* Bau des Plasmas, zu den *Plasmaalveolen*. KOLACEV hat diesen Beziehungen eine ausführliche Arbeit gewidmet. Die Wimperwurzeln seiner Objekte (hauptsächlich Darm von *Anodonta*) zeigen sich *varikös*, ein Befund, der mit Angaben früherer Autoren übereinstimmt (ENGELMANN, 2; GAULE; BENDA, I; HEIDENHAIN). Diese Varikositäten sind oft so distinkt ausgeprägt, daß die Fäden als Reihen von Körnern imponieren. Von diesen letzteren gehen feine Quersprossen ab, welche die Körner benachbarter Fäden verbinden, so daß das Bild eines in die Länge gezogenen Netzes entsteht, das an seinen Knotenpunkten Verdickungen zeigt. Die Querbalken der Maschen sind schwächer ausgebildet, weniger massiv als die Längsbalken der Maschen, die die Wurzeln der Flimmerhaare darstellen. Verfolgt man die *Entwicklung* solcher aus Wabenkanten entstandenen Wimperwurzeln, so kann man feststellen, daß in gewissen Fällen (an jungen Tochterzellen) das Zellplasma noch keine Wimperwurzeln erkennen läßt, sondern als ein gleichmäßig in der Zelle ausgebreitetes Netz auftritt ohne Verdickungen in den Knotenpunkten und ohne bestimmte Anordnung der Maschen. Dieses Stadium weist aber bereits eine charakteristische Eigentümlichkeit insoferne auf, als die vertikalen Abschnitte der an die Zelloberfläche stoßenden Netzschlingen an jedes einzelne Basalkorn herantreten und so von diesen ausgehende Längsdifferenzierungen ins Innere des Plasmas bilden. Erst nach und nach tritt weitere Differenzierung auf, indem sich die Maschen des Netzes in die Länge ziehen und die von den Basalkörnern ausgehenden Vertikalzüge sich verdicken, wodurch die Wimperwurzeln entstehen. In dem Maße, als sich die Wimperwurzeln verstärken, werden die sie verbindenden Querbalken schwächer. Die Wimperwurzeln konvergieren nach unten immer mehr, um sich schließlich in einen einzigen Endfaden ausziehen. Hierbei wird das allgemeine Netz zerstört, wodurch der „tote Raum“ (HEIDENHAIN) entsteht. Da es vorkommt, daß in verschiedenen Fällen bei Wimperzellen nur die protoplasmatische Grundstruktur in Form eines feinsten Netzes vorhanden ist, das zwar die Möglichkeit des Auftretens, der Bil-

derung von Wimperwurzeln in sich birgt, ohne daß es aber de facto zu solchen Differenzierungen kommt, erklärt es sich, daß Wimperwurzeln in Flimmerzellen nicht unbedingt vorhanden sein müssen, da sie in einfacher Art durch die erwähnte wabige Grundstruktur, deren obere Maschenlängsreihen wie sonst mit den Basalkörnern in Berührung stehen, ersetzt werden. VIGNON gibt auch aus dem Ösophagusepithel von *Triton* und aus der Epidermis von *Aeolis papilosa* Bilder, die ein so gleichmäßiges Netz ohne Differenzierung von Wimperwurzeln zeigen. Auch bei *Opalina ranarum* fand KOLACEV, daß sich die Absonderung eines Fadenapparates aus einem ursprünglich gleichmäßigen Netz vollzieht. Der Fadenapparat braucht nicht immer gebildet zu werden und wird, wenn er fehlt, durch das Netz ersetzt, dessen Maschen ebenfalls mit jedem Basalkorn verbunden sind.

Aus diesen Befunden KOLACEVs ergibt sich, wie wichtig die alveoläre bzw. Netzstruktur des Plasmas für die Entstehung der Wimperwurzeln ist. Die Bedeutung dieser Struktur erscheint um so eindeutiger, als sie auch bei der Differenzierung des *Silberliniensystems* (KLEIN, 2—10) eine äußerst wichtige Rolle spielt, wie dies später ausgeführt werden wird.

Die *Entstehung* der Wimperwurzeln betreffend, haben die eben gegebenen Ausführungen über die Beziehungen derselben zur Netzstruktur des Plasmas das wichtigste bereits gegeben und es sind nur noch die Befunde WALLENGRENS (2) anzuführen. An dem Flimmerepithel der Kiemenblätter von Muscheln stellte WALLENGREN fest, daß sich bei jungen Zellen, wo die Basalkörner Fortsätze weder nach außen noch nach innen besitzen, diese Körner sich doch schon nach innen etwas zuspitzen. Später sieht man dann vom inneren zugespitzten Ende des Basalkornes einen mehr oder weniger deutlichen fadenförmigen Fortsatz ins Innere der Zelle ziehen. *Es ist dies die Anlage der Wimperwurzel*. So wie das Basalkorn der Organisator der Cilie ist, so wäre dasselbe auch der Organisator der Wimperwurzeln. Aus diesen Befunden geht auch mit Gewißheit der kontinuierliche Zusammenhang von Basalkorn und Wimperwurzel hervor.

Eine Auffassung, nach der sich die Wimperwurzeln aus spezifischen Körnchengebilden, den Chondriokonten bilden, entwickelt SAGUCHI.

Es wäre jetzt auch kurz darauf einzugehen, welche Eigenschaften die *Substanz*, aus der die Wimperwurzel besteht, besitzt. Nach ENGELMANN (3) ist sie *doppelbrechend* wie positiv einachsige Elemente, ihre optische Achse fällt mit der Längsachse der Differenzierung zusammen. GRAVE u. SCHMIDT stellen ebenfalls Doppelbrechung an den Wimperwurzeln fest. Daß die Substanz, aus der die Wimperwurzeln gebildet sind, körnig bzw. varikös ist, wurde bereits angeführt. DELLINGER gibt für die Geißelwurzel von *Euglena* an, daß sie sich unter Druck ebenso wie der Achsenfaden der Geißel in Fibrillen spaltet. Dieser Befund steht nicht im Gegensatz zu den Angaben über körnige bzw. variköse Struktur

der Wimperwurzeln, denn fibrilläre Differenzierungen können in entsprechenden fadenförmigen Gebilden temporär auftreten, wie dies im Abschnitt über die Cilie ausführlich dargelegt worden ist.

Es ist nun noch einiges über die *Funktion* der Wimperwurzeln zu sagen. Über diesen Punkt gingen und gehen die Anschauungen weit auseinander. Wie dem Basalkorn, so hat man auch der Wimperwurzel alle im Bereich der Möglichkeit liegenden Funktionen zugeschrieben. Als *kontraktile*, die Cilie bewegende Gebilde fassen unter anderen STUART, SIMROTH, BENDA (1) und GRAVE u. SCHMIDT die Wimperwurzel auf. *Nervöse* Gebilde waren die Wimperwurzeln für EIMER, APATHY, METALNIKOFF und die amerikanischen Autoren, die bei Ciliaten den neuromotorischen Apparat beschrieben. Für *nutritive*, die Cilie ernährende Gebilde hielten ENGELMANN (2) und KOLACEV die Wimperwurzel. Eine *stützende* Funktion schrieben diesen Gebilden PETER, EISMOND (1), MAIER und SAGUCHI zu.

Von allen diesen Ansichten ist endgültig nur diejenige erledigt, welche die Wimperwurzel als kontraktiles, die Cilie bewegendes Organell auffaßt. Seitdem erkannt ist, daß die Cilie bzw. das Undulipodium die Fähigkeit zur Bewegung in sich selbst trägt, ein eigenbewegliches Gebilde ist, ist einer Auffassung wie der obigen jeder Boden entzogen, abgesehen davon, daß schon VIGNON feststellte, daß die Cilien, um schlagen zu können, weder der Wimperwurzeln noch der Basalkörner bedürfen. Auch ist in diesem Zusammenhange zu erwähnen, daß Cilien, die zu *bewegungslosen* Sinneshaaren geworden sind, ebenfalls Wimperwurzeln besitzen (PÜTTER, 1).

Was die *stützende* Funktion anlangt, so wird eine solche für fibrilläre Gebilde mit Vorliebe angegeben, da eine solche Funktion insoferne schwer zu widerlegen ist, als fibrilläre Gebilde, die irgendein materielles System durchsetzen, schon durch ihr Vorhandensein festigend wirken, und zwar durch die Ausnehmungen, die sie in diesem anderen System erzeugen, ganz abgesehen davon, ob eine stützende Funktion diesen Fibrillen primär zukommt oder nicht. In diesem Sinne wirkt also jede so-stoffliche Differenzierung in einem anders-stofflichen System dadurch festigend, daß dieses System an diesen Stellen nicht vorhanden ist. Bedenkt man noch, was alles in einer Zelle festigendes bzw. stützendes Skelettmateriale sein soll: die Pellicula, das Basalkorn, die Wimperwurzel, eventuell das Silberliniensystem, so bliebe wenig an Differenzierungen für die Funktionen des Lebens übrig.

Es bleibt noch die *nutritive* und die *nervöse* Funktion der Wimperwurzel zu erörtern. Sowohl dafür, daß die Wimperwurzeln Stoffstraßen für die Ernährung (ENGELMANN, 2; KOLACEV) der Cilie darstellen, als auch dafür, daß sie Erregungen aus dem Innern des Plasmas gegen die Cilie leiten, sprechen vielerlei Gründe. Daß einem derart frequent arbeitendem Organell, wie der Cilie, auf eigenen Stoffstraßen aus dem

Innern des Plasmas Nahrung zugeführt wird, ist nicht merkwürdiger, als daß diesen Organellen auf eben diesen Straßen Reize, aus dem inneren des Plasmas, zugeleitet werden. Was die letztere Funktion betrifft ist erwähnenswert, daß v. GELEI (7) nachweisen konnte, daß das Neuro-motorium, also das Wimperwurzelsystem von *Paramaecium* und von *Colpidium* mit dem die Tätigkeit der Cilie koordinierenden Silberliniensystem in Verbindung steht, und zwar über einen Teil des Bsalkornapparates. Die Tatsache, daß das intraplasmatische Nervensystem (v. GELEI, 6) (neuromotorischer Apparat) mit dem subpelliculären Nervensystem (v. GELEI, 6) in Verbindung steht, ist nicht zu übersehen bei der Beurteilung der Funktion der Wimperwurzel. Die Wimperwurzel dürfte sowohl als nutritives als auch als nervöses Organ wirken, in demselben Sinne pluripotent sein, wie das Silberliniensystem, nur daß bei dem letzteren nicht Ernährung und Erregungsleitung sondern diese letztere mit Formbildung gekoppelt ist. Eine Parallele zum Silberliniensystem ergibt sich auch aus der Tatsache, daß Wimperwurzel und Silberlinien zum alveolären Bau des Plasmas in Beziehung stehen, insoferne beide Gebilde auf Grund dieser Struktur sich bilden (KOLACEV; KLEIN, 2 bis 10), als „Zwischensubstanz“ zwischen den Netzwaben des Plasmas entstehen. Auf diese Verhältnisse wird später noch zurückzukommen sein (Kap. 3—5).

#### **Anhang: Verschiedene Formen, Derivate und Aggregate der Cilie.**

Die Form der Cilie ist nicht in allen Fällen gleich, sondern variiert innerhalb eines gewissen Intervalles derart, daß die verschiedensten, von der typischen Cilie ableitbaren Formen entstehen. Die typische Cilie unterscheidet sich von der zweiten Erscheinungsform des Undulipodiums, der Geißel, nur in formeller, nicht aber in prinzipieller Beziehung; wenn eine Zelle zahlreiche, verhältnismäßig kurze (weniger als körperlang) Wimpergebilde trägt, so spricht man von Cilien, von Geißeln hingegen, wenn diese Gebilde kräftig, lang (mehr als körperlang) und in geringer Zahl (in typischen Fällen nicht mehr als vier) vorhanden sind. Diese Unterscheidung ist also, wie schon erwähnt, durchaus nicht qualitativ, sondern rein quantitativ. Aber sogar dieser quantitative Unterschied wird verwischt durch jene Formvarianten der Cilie, die zur Geißel überleiten, durch die *flagelliformen* Cilien. Solche finden sich z. B. bei *Lacrymaria cirrifera* PENARD. Die geißelförmigen Cilien dieses Tieres stellen lange, biegsame, über den ganzen Körper in verhältnismäßig geringer Zahl verteilte, schön geschwungene Fäden dar, an denen ständig *Wellenbewegungen* ablaufen (PENARD). *Microthorax scutiiformis* PENARD und *M. spiniger* PENARD tragen ebenfalls flagelliforme Cilien, die letztere Art eine fast körperlange an der hinteren Körperpartie. Unterscheiden sich bei dieser Gattung schon gewisse Cilien dadurch, daß sie flagelliform geworden sind, von den übrigen, so sind für die Gattung *Epalxis* die

langen, an Flagellen erinnernden, *wellenförmige* Bewegungen aufweisenden Cilien geradezu ein besonderer Charakter. Bei den Ctenostomiden sind die flagelliformen Cilien zahlreich und ihr flagelliformer Charakter sehr betont. Bei *Dactylochlamys pisciformis* LAUTERBORN, sind schließlich alle vibratilen Elemente in Form von *undulierenden* Geißelcilien vorhanden. Charakteristisch ist es, daß in den Fällen, wo die Cilie flagelliform wird, dies nicht nur mit Rücksicht auf ihre Form, sondern auch mit Rücksicht auf ihren Bewegungsmodus geschieht: die für die Cilie charakteristischen Schlagbewegungen werden im Falle der Geißelcilien zu den für die Geißeln charakteristischen wellenförmigen, undulierenden Bewegungen (vgl. den Abschnitt: die Cilie als motorisches Organoid).

Eine zweite Erscheinungsform der Cilie ist in der *borstenförmigen* Cilie gegeben. Die Form ist hier im wesentlichen immer gleich und, wie der Name schon sagt, die einer Borste, der Bewegungsmodus ist in den verschiedenen Fällen jedoch ein verschiedener, wie dies aus den folgenden Beispielen hervorgeht. Bei *Urotricha striata* PEN. finden sich die sehr langen Bortsencilien bald alle zusammen in undulierender Bewegung, bald gerade und steif. Die am vorderen Rumpfabschnitt von *Cyrtolophosis unicolor* STOKES befindlichen Cilienborsten funktionieren alle auf einmal uniform, als bildeten sie zusammen eine Einheit. *Cristigera pleuronemoides* ROUX, *C. phoenix* PEN. und besonders *C. minor* PEN. tragen alle lange borstenförmige Cilien, besonders die letztere Art, die auch eine lange bewegliche Schwanzborste besitzt. Der Bewegungsmodus aller dieser Borstencilien ist derart, daß dadurch das Tier in raschen, weiten Sprüngen weiterbewegt wird, zwischen den einzelnen Sprüngen sind längere oder kürzere Ruhepausen eingeschaltet, während welcher die Borsten gerade und steif vom Tier abstehen. Es haben sich bei diesen Tieren die Borstencilien schon zu richtigen *Springborsten* entwickelt, wie solche von *Cyclidium*, *Uronema gemmuliferum* PEN., *U. biceps* PEN., *Halteria grandinella* DUJARDIN und manchen anderen Tieren vorhanden sind. Schwanzborsten werden bei manchen Ciliaten hier und da zu *Haft-* oder *Haltecilien* wie z. B. bei *Metacystis recurva* PEN. oder *Vasicola gracilis* PEN., wo die Schwanzborste das Tier in seinem Gehäuse anheftet.

Springborsten und auch andere Borstencilien sind bekannt als *hoch-taktile* Gebilde. Bei *Cyclidium* oder anderen Tieren genügt die leiseste Berührung eines der betreffenden Organellen um sofort einen, durch die koordinierte Arbeit aller Springborsten verursachten Sprung auszulösen. Kommt es bei Cilienborsten dazu, daß neben ihrer sensiblen Komponente, die motorische Komponente fehlt, und so ganz starre und nur taktile Gebilde resultieren, so liegt ein *Derivat* der normalen Cilie vor, die *Tastborste*, wie solche z. B. bei *Strombidinopsis setigera* STOKES, *Metacystis exigua* PEN., auf der Dorsalseite von *Euplotes* usw. vorkommen. Ganz starre Tastborsten stehen den noch beweglichen Borstencilien nicht

unvermittelt gegenüber, sondern leiten sich aus wenig beweglichen Borstencilien ab.

Wurden bis jetzt verschiedene Formen der Cilie bzw. in den Tastborsten Derivate derselben besprochen, so mögen nun *Aggregate* von Cilien kurz behandelt werden. Bilden mehrere Einzelcilien durch Verwachsung bzw. Verklebung ein Aggregat, das so aussieht wie eine starke Cilie, so spricht man von *Cirren* und unterscheidet je nach dem vorliegenden Bewegungsmodus *Lauf-* bzw. *Sprungcirren*.

Kommt es zu einer *reihenweisen* Verschmelzung, also zu einem Reihenaggregat von Cilien, so entstehen membranartige Gebilde, die man, je nachdem ob dieses Aggregat ein- oder zweireihig ist, als *Membranulen* bzw. *Membranellen* bezeichnet. Die sogenannten *undulierenden Membranen* können der einen oder der anderen Gruppe angehören. Es können übrigens auch mehr als ein oder zwei Cilienreihen, etwa 3—10, miteinander verschmelzen, in welchem Falle auch eine Verschmelzung in der Querrichtung eintritt. Eine besondere Art von Membranellen liegt in den *Pectinellen* der Tintinniden vor (vgl. ENTZ jun.).

Da die Cilienaggregate aus Verschmelzung von Einzelcilien hervorgehen, sind in den Aggregaten natürlich auch die Basalkörner der verschmolzenen Cilien vorhanden: die Zahl der Basalkörner eines Aggregates gibt die Zahl der in ihm verschmolzenen Cilien an. Das Basalkornlager membranartiger Aggregate bezeichnet man als *Basalsaum*.

Die Ciliatur-, die verschiedenen Formen des Wimperkleides.

Das Wimperkleid ist bei den verschiedenen Ordnungen der Ciliaten so verschieden, daß es in systematischer Beziehung als Einteilungsgrund verwendet werden konnte.

Im einfachsten Fall ist das Wimperkleid am ganzen Körper gleichmäßig, d. h. die Bewimperung ist an allen Stellen der Körperoberfläche ziemlich gleichartig: diese Verhältnisse finden sich bei den *Holotrichen*.

Findet sich außer der totalen Bewimperung der Holotrichen noch ein besonders stark entwickelter Strudelapparat, die *adorale Wimperspirale* (die hier links gewunden ist), so ist dieses Wimperkleid für die *Heterotrichen* charakteristisch. Ist neben der *links* gewundenen adoralen Spirale die Körperoberfläche *nicht* bewimpert, so entstehen die für die *Oligotrichen* charakteristischen Verhältnisse.

Ebenso tragen die Peritrichen außer einem Wimperring, einer *rechts* gewundenen adoralen Spirale um das Peristomfeld, keine Cilien mehr.

Die *Hypotrichen* schließlich besitzen Cilien bzw. Cirren nur an der Bauseite, während auf der Rückenseite höchstens Tastborsten stehen.

Kein Wimperkleid, sondern Saugtentakel finden sich bei den *Suctorien*. Cilien tragen nur die Jugendformen derselben.

Stehen sich diese verschiedenen Bewimperungsformen in ihren typi-



schen Vertretern ziemlich unvermittelt gegenüber, so ist es doch möglich, alle diese Verhältnisse auseinander bzw. von einer primitiven Ausgangsform abzuleiten, worauf hier nicht näher eingegangen werden kann (vgl. KLEIN, 7).

### c) Die Funktion der Cilie.

#### 1. Die Cilie als motorisches Organoid, als Effektor.

Alle Flimmerorganoide besitzen, soweit nicht ein Funktionswechsel eingetreten ist, die Fähigkeit, *Bewegungen*, und zwar der Hauptsache nach *schwingende* Bewegungen, auszuführen. Durch diese Bewegungen wird entweder der Träger dieser Gebilde im Wasser fortbewegt, oder aber es wird, wenn dieser letztere ortsfixiert ist, eine *Strömung* im Wasser erzeugt. Dies sind die Verhältnisse, soweit es sich um im Wasser lebende, an der Körperoberfläche mit Wimpergebilden ausgestattete Lebewesen (z. B. *Ciliaten*) handelt. Sofern Cilien *innerhalb* des Körpers von Metazoen auftreten, erzeugt ihre Bewegung entweder auch Wasserströme (Muschelkiemen), oder es werden Sekrete bzw. Exkrete oder zellig geformte Elemente (z. B. im Ovidukt) transportiert.

Da der Flimmerbewegung durch die Kleinheit der einzelnen Flimmergebilde, deren Länge etwa  $15 \mu$  und deren Durchmesser  $0,1-0,3 \mu$  beträgt, mit Rücksicht auf ihre Leistung Grenzen nach oben gezogen sind, so findet sie sich nur dort, wo ihr auf Grund der gegebenen Größenverhältnisse eine Leistung möglich ist. „Der Flimmermechanismus ist der Fortbewegungsapparat der mikroskopischen Dimensionen (MERTON, 3).“ Steigen die zu bewegendenden Größen und damit die zu überwindenden Widerstände, dann tritt an die Stelle der Flimmerbewegung die Bewegung durch Muskeln.

Zu jener Größenkategorie organischer Gebilde, in der sich die Wimperbewegung noch voll auswirken kann, gehören die *Ciliaten*. Bei ihnen bewirken die jeweils in verschiedener Form und verschiedenen Aggregaten und Derivaten (vgl. S. 101) vorhandenen Cilien sowohl die *Ortsbewegung* als auch *Strömungen* im Wasser, welche letztere nicht nur fest-sitzenden Formen (z. B. Vorticellen) dazu dienen, ihre aus kleinen Körperchen bestehende Nahrung in die Mundöffnung zu strudeln, sondern auch vielen freibeweglichen Formen diesen Zweck erfüllen.

Die Fortbewegung durch Flimmerorganoide vollzieht sich ausschließlich im Wasser. Wesen mit solcher Lokomotion haben somit, da ihr spezifisches Gewicht nur wenig größer ist als das des Wassers, nicht so wie die Landtiere die Schwerkraft zu überwinden, hätten somit nur etwa ein Zehntel der an Land notwendigen Arbeit (GRAY, 3) zu leisten, wenn statt der Schwerkraft nicht ein anderer Widerstand, derjenige des Wassers, zu überwinden wäre. Der Wasserwiderstand bzw. seine Überwindung ist aber gleichzeitig die Basis, auf der eine Bewegung durch

Flimmerorganoide überhaupt möglich ist, da ohne ihn die Aktion der Flimmergebilde mit Rücksicht auf Ortsbewegung reaktionslos verlaufen müßte.

Betrachtet man die Bewegung einer einzelnen Cilie genauer, so kann man feststellen, daß es sich vor allem um *schlagende* Bewegungen, ähnlich denjenigen eines *Ruders* handelt.

Soll nun so eine schlagende Bewegung, der *Wimperschlag*, irgendetwas weiterbewegen, entweder den Körper der die Cilien trägt oder, wenn dieser dafür zu schwer bzw. durch bestimmte Haftorganellen ortsfixiert ist, das umgebende Wasser, so dürfen die beiden *Schlagphasen*, der *Vor-* und der *Rückwärtsschlag* in ihrer Wirkung nicht gleich sein, denn sonst müßten sie einander aufheben. Bevor die durch das lebende Objekt gegebene spezielle Lösung dieser Aufgabe geschildert wird, ist nun im allgemeinen auf die beiden Schlagphasen näher einzugehen. Diejenige Phase, welche die Bewegung bewirkt, der *Wirkungsschlag* (die progressive Phase), treibt das Wasser in der Richtung dieses Schlages und gleichzeitig, auf Grund des Widerstandes des Wassers, den bewimperten Organismus in der entgegengesetzten Richtung, wenn dieser Organismus nicht ortsfixiert ist. Ist dies der Fall, dann ruft der Wirkungsschlag nur eine Strömung im Wasser, in der Richtung dieses Schlages, hervor. Die Fortbewegung eines nicht ortsfixierten Wesens mit schlagenden Wimpfern erfolgt somit stets in der der Richtung des Wirkungsschlages entgegengesetzten Richtung. Die *zweite* Phase, der zum Wirkungsschlag ausholende, ihn vorbereitende *Rückschlag* (die regressive Phase), ist nun, um nicht paralyisierend zu wirken, entweder in seiner Geschwindigkeit um vieles geringer, nach KRAFT fünfmal langsamer als der Wirkungsschlag, oder aber, die Wimper ändert, während sie zurückgenommen wird, derart ihre Form, daß sie dem Wasser eine geringere Oberfläche und damit einen geringeren Widerstand bietet und so die Ruderwirkung während dieser Phase ausschaltet oder wenigstens äußerst vermindert. Während des Rückschlages bietet die Wimper, nicht wie während des Wirkungsschlages, dem Wasser ihre volle Oberfläche.

Die Formen, die das Wimperorganoid während seiner Bewegungen aufweist, sind nicht in jedem Falle gleich, eine Tatsache, die schon frühe Beobachter feststellten. VALENTIN teilt die Bewegungsformen in vier Typen: den *Motus uncinatus*, die hakenförmige Bewegung, den *Motus vacillans*, die schwankende oder pendelnde Bewegung, den *Motus undulatus*, die wellenförmige Bewegung und schließlich den *Motus infundibuliformis*, die trichterförmige Bewegung. GRAY (3) wies darauf hin, daß nur drei Bewegungsformen notwendig seien, um aus ihnen alle vorkommenden tatsächlichen Wimper- bzw. Geißelbewegungen so abzuleiten, daß jede der existierenden Bewegungsformen als resultierende zweier oder aller der drei aufgestellten Typen, die nun den Wert von Komponenten besitzen, erscheint.

Diese drei Bewegungstypen sind folgende:

1. die *pendelnde* Bewegung,
2. die *hakenförmige* Bewegung,
3. die *wellenförmige* Bewegung.

1 und 2 finden sich vor allem bei Cilien, 3 bei Flagellen bzw. flagelliformen Cilien.

Bei der *pendelnden* Bewegung, die z. B. für größere Syncilien charakteristisch ist und bei heterotrichen Infusorien oft vorkommt, schwingt das

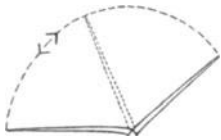


Abb. 4. Schema des pendelnden Bewegungstypus. (Nach GRAY, 1928.)

Flimmerorganoid derart vor und zurück, daß es sich dabei nur *an der Basis* abbiegt. Der Wirkungsschlag wird rascher als der Rückschlag ausgeführt, die Form der Cilie ist in beiden Schlagphasen kaum verschieden, der Weg, den die Spitze der Cilie während Vor- und Rückschlag beschreibt, ist gleich (Abb. 4). Diese Bewegungsform ist die einfachste.

Bei der *hakenförmigen* Bewegung ist die Cilie in der Ruhe gerade (Abb. 5). Die Bewegung beginnt mit einer an der Spitze einsetzenden, gegen die Basis hin fortschreitenden Biegung, wodurch die Cilie in ein *hakenförmiges* Gebilde gewandelt wird. Während des Rückschlages ist der Vorgang umgekehrt und die Cilie streckt sich von der Basis zur Spitze.

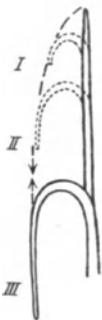


Abb. 5. Schema des hakenförmigen Bewegungstypus. (Nach GRAY, 1928.)

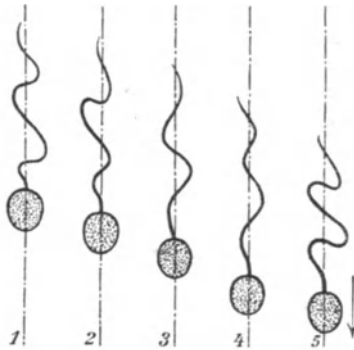


Abb. 6. Schema des wellenförmigen Bewegungstypus (*Monas*). (Nach KRIJGSMAN, 1925.)

Bei der *wellenförmigen* Bewegung verläuft eine Reihe von Wellen längs des Undulipodiums von seiner Basis zur Spitze oder umgekehrt (Abb. 6). Es sind hier die das Undulipodium entlanglaufenden Wellen von geringer Länge, so daß mehr als eine Welle gleichzeitig vorhanden ist.

Alle Bewegungen, die von schwingenden Organellen produziert werden, laufen nicht gegen, sondern mit der natürlichen *Elastizität* dieser Gebilde ab. Diese Elastizität kommt zum Vorschein, wenn man ein ruhendes Wimpergebilde mit Hilfe einer Nadel deformiert. Wird die

Nadel entfernt, nimmt das Gebilde rasch wieder seine normale Form an und zeigt so, daß es aus elastischem Material besteht.

Die Ebene, in der ein Undulipodium schwingt, ist die *Schwingungsebene*, die Richtung, in der in dieser Ebene der wirksame Schlag ausgeführt wird, die *Schlagrichtung*. Die *Geschwindigkeit* der Bewegung ist absolut genommen gering, nach GRAY (3) etwa 20 Fuß pro Stunde, hingegen ist die Winkelgeschwindigkeit groß. Die *Anzahl* der Wimperschläge pro Sekunde wechselt sehr und beträgt bei Cilien nach den von METZNER auf stroboskopischen Weg ausgeführten Messungen 2—28. Unter *Amplitude* versteht man die Verschiebung irgendeines Punktes des Undulipodiums in rechtwinkliger Richtung auf dessen Hauptachse, *Wellenlänge* ist der Längsteil des Undulipodiums, der von einer ganzen Welle eingenommen wird. Rasch sich bewegende Flagellen sind charakterisiert durch kurze Wellen, mit kleiner Amplitude. Nimmt die Geschwindigkeit der Bewegung ab, dann nehmen Amplitude wie auch Wellenlänge zu. Bei der wellenförmigen Bewegung herrscht somit eine bestimmte Beziehung zwischen Amplitude und Wellenlänge einerseits und der Geschwindigkeit oder Frequenz der Bewegung andererseits. Der *Nutzeffekt* ist nach LUDWIG (1) klein und beträgt bei Ciliaten  $\frac{1}{2}$ —1%, bei Flimmerepithel etwa 2%.

Bei der pendelnden und hakenförmigen Bewegung wirkt das betreffende Undulipodium als *Ruder*, bei der wellenförmigen Bewegung als *Propeller*.

Bei keiner der drei aufgestellten Typen vollziehen sich die Bewegungen notwendigerweise während aller Schlagphasen in derselben Ebene. Die Spitze einer pendelnden Cilie oder einer undulierenden Geißel können eine lange Ellipse beschreiben, wenn von oben gesehen (VAN TRIGT). Besonders kompliziert ist das Schleifenbild (Abb. 7), welches *Trypanosoma balbiani* während der Bewegung beschreibt (PERRIN). Im Gegensatz zu diesen Fällen kann die Schwingungsebene und Schlagrichtung streng fixiert sein, worauf später noch zurückzukommen sein wird.

Bei der Kombination von pendelnder und hakenförmiger Bewegung, einer bei Ciliaten sehr häufigen Bewegungsform (Abb. 8), ist ein Unterschied in der *Flexibilität* der Cilie während der beiden Schlagphasen sehr klar. Sowohl während des Wirkungs- als auch während des Rückschlages



Abb. 7. Schleifenbilder, die von der Spitze von *Trypanosoma balbiani* beschrieben werden. (Nach PERRIN.)

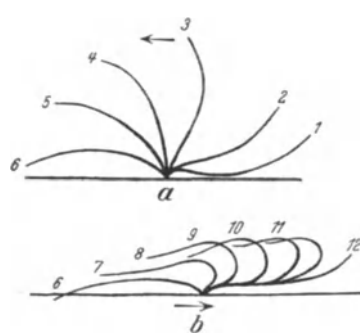


Abb. 8. Kombination von pendelnder und hakenförmiger Bewegung. — a Wirkungsschlag (nach dem pendelnden Typus). — b Rückschlag (nach dem hakenförmigen Typus). (Nach GRAY, 1922.)

bewegt sich die Cilie gegen den Widerstand des Wassers, aber während des Wirkungsschlages verhält sich die Cilie als rigide, mit einem Ende an der Zelle befestigte Rute, deren Spitze einen Bogen von  $180^\circ$  beschreibe, während des Rückenschlages hingegen bewegt sich die Cilie als schlaffer Faden, an dem entlang eine rückbewegende Kraft von der Basis zur Spitze läuft.

Sämtliche der angeführten Bewegungstypen weisen untereinander alle Übergänge auf, was so weit geht, daß ein und dasselbe Schwingungsorganell unter Umständen nacheinander jede dieser Bewegungsformen

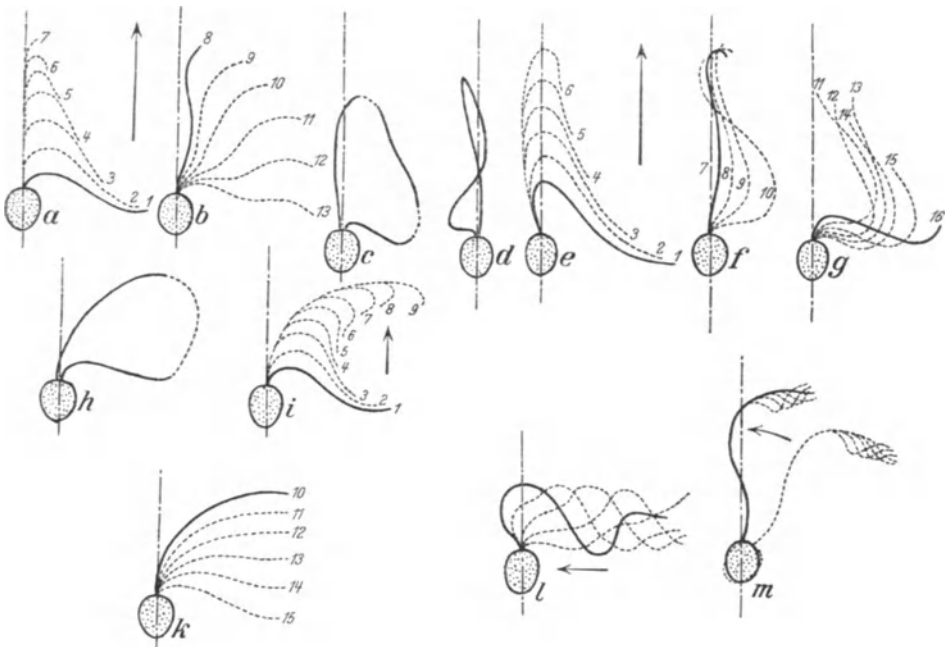


Abb. 9. Die verschiedenen Bewegungsformen, die ein und dasselbe Undulipodium, die Geißel von *Monas*, zeigen kann. — a—b bei rascher Vorwärtsbewegung. — c—g Vorwärtsbewegung mit maximaler Geschwindigkeit (c, d, der umschungene Raum). — h—k bei langsamer Vorwärtsbewegung. — l—m bei seitlicher Bewegung. (Nach KRIJGSMAN, 1925.)

annehmen kann. Besonders deutlich tritt diese Tatsache an Flagellen in die Erscheinung, was besonders die Untersuchungen KRIJGSMANS gezeigt haben (Abb. 9, beachte die Abbildungserklärungen).

Die METZNERsche Kegelschwingungstheorie, die auf Modellversuche und den im Dunkelfeld gewonnenen, die von Geißeln umschwingenen Lichträume zeigenden Abbildungen ULEHLAS begründet ist, scheint durch die Untersuchungen KRIJGSMANS überholt.

Die geschilderten Bewegungstypen können gegebenenfalls so kombiniert sein, daß an dem betreffenden Undulipodium Bewegungen resultieren, die weniger einem Schwimmen als einem *Springen* oder *Laufen*

gleichkommen. Beispiele hierfür bieten die *Springborsten* verschiedener Holotrichen und die *Laufcirren* bei Hypotrichen.

Aus der Tatsache, daß sich vom Zellkörper abgelöste Wimperorganoide noch aktiv bewegen können (vgl. S. 81) ergibt sich, daß diese Gebilde nicht irgendwie vom Zellkörper aus bewegt werden, wie LUDWIG (1) auf Grund von Modellversuchen annimmt, also nicht einfach „bewegbar“ sind, die sie bewegende mechanische Energie nicht aus dem Innern der Zelle stammt, sondern, daß diese Energie im Wimpergebilde selbst, auf Grund entsprechender chemischer Veränderungen entsteht (GRAY, 3).

Die komplizierten, vielfach an ein und demselben Undulipodium wechselnden Bewegungserscheinungen (Abb. 4—9), die Tatsache, daß bei manchen Cilien die Winkelgeschwindigkeit der Spitze größer ist als diejenige der Basis, so daß die ganze Cilie während des Wirkungsschlages gebogen wird, ferner die für die *Mastigophoren*-Geißel gewöhnliche Erscheinung, daß sie, durch rein auf ihre Spitze beschränkte Bewegungen das Tier vorwärts bringt, ist nur dann möglich, wenn das Wimperorganoid *aktiv* beweglich ist. Das Gleichbleiben der Amplitude bei der Wellenbewegung der Undulipodien wäre unmöglich, wenn die betreffende Bewegung vom Zellinnern ausginge, denn eine auslaufende Welle kann nicht ihre Energie zum Bewegen eines Organismus hergeben und gleichzeitig ihre Amplitude unverringert erhalten, außer wenn die verlorengehende Energie kontinuierlich im Undulipodium in dem Maße regeneriert wird, als die Welle abläuft. Auch die Tatsache, daß bei allen Flagellen, die einen Organismus durch das Wasser vorwärtsziehen, die Wellen von der Spitze der Geißel zu ihrer Basis verlaufen, wäre unvereinbar mit der Annahme, daß ein aus dem Zellinnern kommendes und in ihm seine Kraftwurzel besitzendes Filament die Ursache dieser Bewegung sei (GRAY, 3).

Über die Art, wie die Bewegung *in* den Undulipodien zustande kommt, läßt sich mit GRAY (3) folgendes sagen. Wenn den Cilien (*Mytilus*, Frosch) durch Plasmolyse Wasser entzogen wird, so kommen sie zu Beginn ihres Wirkungsschlages zur Ruhe (GRAY, 1), es ist somit mit Rücksicht auf den normalen Schlag eine experimentelle Gewißheit, daß dieser durch Widerzuleitung von Wasser in die Cilien zustande kommt. Wenn eine Seite einer gestreckten Cilie fähig wird, mehr Wasser zu absorbieren als die andere, wird sich die Cilie in Form eines Kreisbogens beugen, dessen konvexe Seite diejenige ist, die den Überschuß an Wasser enthält. Der bedeutungsvolle Wechsel in der Affinität zum Wasser mag wohl auf einer Veränderung im Grade der Ionisation eines Protein- oder ähnlichen Moleküls beruhen: lokale Produktion einer Säure bringt diese Wirkung hervor, während die Neutralisation dieser Säure zum ursprünglichen Zustand zurückführt.

Beachtenswert sind an diesem, von GRAY (3) viel ausführlicher dargestellten Schema folgende Punkte:

1. Der allgemeine Mechanismus gleicht dem beim *Muskel* (HILL u. HARTREE) anwendbaren, da sein wesentlicher Zug der lokale Wechsel in der Verteilung von Wasser ist. — 2. Sowohl der Wirkungs- als auch der Rückschlag sind aktive Prozesse, die davon abhängen, in welchem Grade Wasser in den aktivierten Einheiten aufgenommen bzw. abgegeben wird. — 3. Dieses Schema kann sowohl auf pendelnde als auch auf typisch schraubig bewegte Undulipodien angewendet werden, schließt ein lokalisiertes Kontrollsystem nicht aus und wird auch der Tatsache gerecht, daß ein begrenztes Stück eines Undulipodiums aktiv ist, während der übrige Teil in Ruhe bleibt (GRAY, 3).

Diese Auffassung vertritt nicht nur die prinzipielle Gleichheit der betreffenden Vorgänge bei Wimperorganoid und Muskel, sondern steht auch in Einklang mit den diesbezüglichen Vorgängen, die an Pseudopodien, den Vorstufen der Undulipodien (vgl. S. 77) ablaufen. Auch hier werden die Bewegungen auf lokale Quellungs- und Entquellungsprozesse zurückgeführt, die, wie PANTIN zeigte, mit einer lokalen Säurebildung bzw. deren Neutralisation in Beziehung stehen. Auf Grund der Wandlung der Theorien über den Chemismus der Muskelkontraktion werden vielleicht auch alle diese Vorstellungen eine Abänderung erfahren müssen.

Die eben für die Bewegung der Undulipodien verantwortlich gemachten Quellungs-Entquellungsprozesse sind theoretisch nicht an eine bestimmte mikroskopische Struktur gebunden, können aber auch über eine solche ablaufen. Ebenso liegt es mit eventuellen submikroskopischen Strukturen. Die ENGELMANNNSche Inotagmenlehre leitet die, die betreffenden Bewegungen des ganzen kontraktilen Gebildes bedingenden Quellungs-Entquellungserscheinungen aus den sich summierenden Quellungs-Entquellungsprozessen der kontraktilen Einheiten, der Inotagmen, her. Mit Rücksicht auf das Vorhandensein bzw. Fehlen von mikroskopischen Strukturen bei kontraktilen Gebilden, sei auf das früher auf S. 86 Gesagte verwiesen.

Den bisher betrachteten Formen, die das in Bewegung befindliche Undulipodium annimmt, steht die Form des *ruhenden* Undulipodiums gegenüber. Bei Wimpergebilden die nicht ständig schlagen — und nur bei ihnen gibt es *natürliche* Ruhestellungen, sind die Verhältnisse meist so, daß sie in derjenigen Lage zur Ruhe kommen, aus der der Wirkungsschlag begonnen wird. Dies ist z. B. bei den Peristomwimpern von *Vorticella* der Fall. Für Cilien, die ständig schlagen (Frontalcilien von *Mytilus*, Ösophagus Frosch), gibt es eine natürliche Ruhelage nicht. Hier können verschiedene Einwirkungen, die keine dauernde Störung hervorrufen dürfen, die Cilien am Ende des Wirkungsschlages zur Ruhe bringen, also in genau entgegengesetzter Lage, welche in der gleichen Situation für die vorige Gruppe charakteristisch war (GRAY, 3).

Bei den Undulipodien der Protozoen treten häufig Ruheperioden verschiedener Länge ein. Die Schleppeißel verschiedener Flagellaten

wird gewöhnlich einfach nachgeschleppt bis sie plötzlich einmal in Wirksamkeit tritt. Bei Ciliaten gibt es besonders bei den *Hypotrichen* zahlreiche Gruppen von Cilien, Cirren usw., die lange Zeit stillstehen können. Ja, bei den Sprungcirren der *Hypotrichen* ist die Ruhestellung sogar das Gewöhnliche, und nur ausnahmsweise schlagen sie einmal. Für das hypotriche Infusor *Urostyla grandis* beschreibt VERWORN (3) zwei Ruhestellungen, und wichtig ist seine Beobachtung, daß die Schlagform der Cilien ganz verschieden ausfällt, je nachdem sie von der einen oder der anderen Ruhelage beginnt (PÜTTER, 1).

Was die Schlagrichtung der Undulipodien anbelangt, ist noch hervorzuheben, daß sie bei Protozoen mit verschwindenden Ausnahmen (vielleicht Sprungcirren der Hypotrichen) nach jeder Richtung möglich ist. Bei Spongien, Aktinien, Plathelminthen, Turbellarien, Süßwasser Dendrocoelen, Mollusken und Polychätenlarven ist Schlagumkehr beobachtet. Bei Ctenophoren, Gastrotrichen und Wirbeltieren scheint eine Umkehr der Richtung des wirksamen Schlages nicht vorzukommen. In diesem Zusammenhang sei noch darauf hingewiesen, daß die Tentakel der Suctorien nach jeder beliebigen Richtung bewegt werden können (vgl. ZENKER).

Über Schlagrichtung, Fixierung derselben, ständig und intermittierend schlagende Cilien, Cilioirregulatoren und Cilioregulatoren (ALVERDES) wird im Kapitel über Koordination noch etliches zu sagen sein.

## 2. Die Cilie als sensibles Organoid, als Rezeptor.

Diejenige äußere Schicht, die das Lebewesen und seinen Energiekomplex von der Außenwelt und ihren Energien so abgrenzt, daß Wechselwirkungen zwischen beiden möglich sind, hat im besonderen die Fähigkeit, Veränderungen in der energetischen Situation der Umwelt als Reize aufzunehmen, zu rezipieren. Die Reaktionen, die das Lebewesen auf diese Reize bildet, sind in der Lage, das Leben des Individuums längere oder kürzere Zeit zu erhalten, indem sie Schädigungen und den von diesen ausgelösten Tod so lange als möglich vermeiden.

Auf die Umgrenzung des Lebewesens gegen die Umwelt wirken die Reize und werden da rezipiert. Diese Umgrenzung wird durch alle Plasmaprotuberanzen, die von der Grenzschicht ausgehen, ein Stück weiter in die Umwelt verschoben, wodurch die Reize ein Stück weiter vom Zentrum des Lebens, in größerer Entfernung von ihm, gehalten bzw. aufgefangen werden.

Die ersten, von der Zelle ausgesandten Plasmaprotuberanzen, die Pseudopodien, können ebenso wie die Undulipodien oder die Tentakel der Suctorien Reize rezipieren.

Auf die rezeptorische Tätigkeit der Pseudopodien weist JENNINGS deutlich hin, wenn er von den Pseudopodien bei *Amoeba angulata* und *A. velata* sagt, daß sie dem Tier als Fühler bzw. Antennen dienen.



*Flagellen* zeigen ihre sensorische Fähigkeit z. B. sehr deutlich bei *Heteromastix proteiformis*. Von den hier vorhandenen beiden Geißeln wird, wie GRAY (3) dies schildert, eine immer vorn getragen. Die Bewegung dieser Geißel (die nicht der Lokomotion dient, da diese durch die vorhandenen Cilien bewirkt wird) gleicht derjenigen eines Elefantenrüssels, denn sie „fühlt“ ständig nach „Hindernissen“, und wenn sie ein solches gefunden hat, erfaßt sie als es Halt. METZNER kommt auf Grund seiner Beobachtungen an *Megastoma antericum* GRASSI (*Lambliia intestinalis*) zu dem Resultat, daß Vorder-, Mittel- und Schwanzgeißel dieses Wesens wie *Fühler* funktionieren. BUDER hat für *Eugelena* und METZNER für die Farnspermatozoen nachgewiesen, daß hier die Cilien allein als Rezeptionsstellen des Licht- oder chemischen Reizes in Betracht kommen.

Den *Cilien* überhaupt schrieb schon STEIN (2) *Tastvermögen*, also eine sensible Funktion zu und BÜTSCHLI (3) ist derselben Meinung, ebenso VERWORN (2) und PÜTTER (1). BOZLER, der die betreffenden Verhältnisse bei *Paramaecium* studiert hat, findet, daß die Cilien das Vermögen haben, die einzelnen Partikelchen zu unterscheiden, daß sie dieselben je nach den Reizen, die von ihnen ausgehen, in den Schlund einstrudeln oder in den Nahrungsstrom zurückschleudern.

Im DOFLEIN-REICHENOW sind die betreffenden Verhältnisse ebenfalls in dem Sinne zusammengefaßt, daß den Bewegungsorganellen allgemein eine erhöhte Empfindlichkeit für Berührungsreize zukommt und Tastorganellen aus Bewegungsorganellen sich herleiten.

Da das Wimpergebilde sowohl ein motorisches als auch ein sensibles Gebilde insoferne ist, als es, wie früher auf S. 79 u. f. erläutert wurde, eine motorische und eine sensible Komponente besitzt, so ist verständlich, daß durch Rückbildung der motorischen Komponente ein rein sensibles Organell zurückbleibt. Die Fälle, in denen Cilien ihre motorische Funktion zugunsten der sensiblen einstellen, um zeitweilig oder dauernd zu starren Tastborsten zu werden, wurden von JOHNSON (für Stentor) und von WALLENGREN (1, für hypotriche Infusorien) geschildert. Letzterer beschreibt die Anlage der späterhin starren Rand-, Rücken- bzw. Tastborsten hypotricher Infusorien und hebt hervor, daß sie bei ihrem ersten Hervortreten in einer lebhaft schwingenden Bewegung sind, ursprünglich also eine normal funktionierende motorische Komponente besitzen und erst später starr werden.

Nicht nur bei *Ciliaten* oder Einzelligen überhaupt, kann die Cilie, unter Verdrängung der motorischen Komponente, zu einem rein sensiblen Organell werden, sondern auch bei der Flimmerzelle der *Metazoen* tritt diese Veränderung häufig ein. Es läßt sich eine Reihe aufstellen, die zeigt, daß aus ursprünglich lebhaft schlagenden Cilien starre Sinneshaare werden. Bei den *Turbellarien* wurden *flimmernde* Sinnesorgane beschrieben; die im Bereich dieser Sinnesorgane liegenden Cilien zeigen nicht nur keinerlei Abschwächung der Bewegung, sondern im Gegenteil,

eine *lebhaftere* Bewegung als die Cilien der umliegenden Epidermiszellen. Das Höreithel von *Gastropoden* (BOLL) ist mit feinen *flimmernden* Cilien besetzt. Bei den *Heteropoden* finden sich an diesen Stellen nicht mehr wie früher bewegliche, sondern bereits steife Cilien (Sinnesborsten). Die Hörhaare der *Cyclostomen* sind noch beweglich, was bei höheren Wirbeltierformen nicht mehr der Fall ist. Eine Parallele zwischen den Haarzellen der *Crista* und *Macula acustica* von Lachsembryonen, das ist von Sinneszellen und Flimmerzellen, zog FÜRST. Für ihn ist die Haarzelle eine spezifisch differenzierte Flimmerzelle und besitzt als Sinneszelle in ihren „Haaren“ Empfindungsvermögen.

Alle diese Befunde führen dazu, daß die von der Oberfläche einer Zelle ausgehenden Verlängerungen in ihrer primitivsten Form zwei fundamentale Fähigkeiten haben: die Fähigkeit der Kontraktion und diejenige der Rezeption. Später brauchen diese beiden Funktionen nicht notwendigerweise zusammengekoppelt sein, so daß rein sensorische Cilien entstehen.

Was Form und Vorkommen rein sensorischer Cilienderivate betrifft, so wurde dies kurz und im allgemeinen im Abschnitt über die verschiedenen Formen der Cilien gesagt.

## II. Koordination.

Wenn Zellen eine Mehr- oder Vielzahl von Cilien tragen, so darf die Arbeit der Einzelcilien nicht so ablaufen, daß sich die betreffenden Einzelleistungen gegenseitig aufheben, es müssen sich diese vielmehr zu einer Gesamtleistung verbinden, müssen untereinander zusammengeordnet, *koordiniert* sein. Durch die Koordination wird die Autonomie der Bewegung der Einzelcilie zugunsten einer Gesamtleistung aller vorhandenen Cilien unterdrückt, ohne daß die bewegungserzeugende Ursache in den einzelnen Cilien aufgehoben würde (VERWORN, 3). Das Problem der Koordination schließt somit zwei Fragen ein, einmal die nach „der Art und Weise der *Unterdrückung der Autonomie* und ferner die nach der Art und Weise der *Fortpflanzung der Bewegung von einem Flimmerelement auf das andere* (VERWORN, 3)“.

### a) Art der Koordination.

Um auf die betreffenden Verhältnisse näher eingehen zu können, ist es nötig, diejenige Form, in der Koordination auftritt, zu beschreiben und festzustellen, wann und unter welchen Bedingungen *erstmalig* die Bewegung eines Undulipodiums die Bewegung eines anderen Undulipodiums derart beeinflußt, daß beide Bewegungen sich summieren, beide Bewegungen koordiniert sind. Mit Rücksicht auf diese letzteren Verhältnisse stehen die folgenden Beobachtungen zur Verfügung. Es ist bekannt, daß die Geißeln einzelner Spermatozoen dann, wenn ihre Köpfe in innige Berührung kommen, synchron schlagen (BALLOWITZ). Die

Beeinflussung der Bewegung eines Undulipodiums durch die Bewegungen eines anderen, und zwar in dem Sinne, daß sich beide Bewegungen summieren, beide Bewegungen koordiniert sind, findet in diesem primitiven Fall unter der Bedingung statt, daß es zwischen beiden Gebilden zu *unmittelbarem* Kontakt, zu unmittelbarer Verbindung kommt. Ein anderer Fall, der dasselbe Geschehen unter der gleichen Bedingung zeigt, liegt bei *Spirochaeta balbiani* vor. Für dieses Wesen, das mit Rücksicht auf seinen, den Geißeln völlig gleichenden Bewegungsmodus, den Undulipodien in dieser Beziehung gleichgesetzt werden kann, gibt GRAY (3) an, daß auch hier, für den Fall, daß zwei oder mehrere Individuen in unmittelbarem Kontakt kommen, ihre Bewegungen koordiniert werden. Eine Koordination unter den gleichen Bedingungen spielt sich in folgendem Falle ab: wenn ein *Paramaecium* zerfließt (KÖLSCH) und die nun isolierten Cilien auf die bei dieser Gelegenheit gebildeten „hyalinen Tropfen“ gelangen, wandern sie auf denselben einzeln oder in Gruppen umher und schlagen, da sie vom Protoplasma keine Impulse mehr empfangen, völlig gleichförmig. Wenn nun diese isolierten Cilien zu Büscheln zusammentreffen, so können sie, die vorher in verschiedenem Rhythmus schlugen, nun in den gleichen Rhythmus verfallen, ihre Bewegungen *synchronisieren*. Es zeigt sich so, daß undulierende Bewegungen durch *unmittelbaren* Kontakt, durch direkte Verbindung der betreffenden Einheiten koordiniert werden können, so daß sich die Einzelleistungen zu einer Gesamtleistung summieren. Zu beachten ist hierbei, daß diese Koordination, wie dies die beiden ersten Fälle zeigen, nicht einmal auf Gebilde beschränkt zu sein braucht, die ein und demselben Individuum angehören, sondern zwischen verschiedenen Individuen sich vollzieht: Bedingung dafür ist der *unmittelbare*, verbindende Kontakt. Dieser bedeutet keine dauernde oder organische Verbindung. GRAY (3) macht darauf aufmerksam, daß das Verhalten von *Spirochaeta balbiani* im anorganischen eine eigenartige Analogie in der Entwicklung von Wasserstoff aus Chrom und Salzsäure findet: OSTWALD fand, daß sich Wasserstoff aus isolierten Metallstücken in regelmäßiger Pulsation entwickelt; bei verschiedenen Metallstücken ist dieser Rhythmus ein verschiedener. Werden die Metallstreifen jedoch miteinander in *Verbindung* gebracht, so setzen alle *mit demselben* Rhythmus ein, der sich nur dann wieder verliert, wenn der mechanische Kontakt unterbrochen wird.

Die drei angeführten Fälle, die zeigten, daß undulierende Bewegungen entsprechender Gebilde, auch wenn dieselben verschiedenen Individuen angehören bzw. verschiedene Individuen sind, koordiniert ablaufen können, zeigten ebenso, daß dies nur dann eintritt, wenn *unmittelbarer* Kontakt, *unmittelbare* Verbindung zwischen den betreffenden Gebilden hergestellt ist. So ein *unmittelbarer* Kontakt ist nun bei den das Wimperkleid bildenden Cilien der Infusorien nicht mehr möglich, denn die einzelnen Schwingungsorganellen können hier, weil sie einem einzigen Indi-

viduum angehören und an diesen in bestimmter Lage und mit bestimmten Zwischenräumen festgewachsen sind, einander nicht mehr so nahe kommen, wie in den vorerwähnten Fällen, da es sich um frei bewegliche Gebilde handelt, die den sie trennenden Raum beliebig verringern können. Ein unmittelbarer Kontakt ist nun nicht mehr möglich, die Bedingung zur Koordination, die nun auch nicht mehr in so völliger Kongruenz der Bewegungen, in Synchronismus der einzelnen Wimpergebilde bestehen braucht, sondern einen Phasenunterschied zeigen wird, welcher der, die einzelnen Cilien trennenden Distanz entspricht, kann nur mehr *mittelbarer* Kontakt, mittelbare Verbindung sein. Bevor darauf eingegangen werden kann, welches *Mittel* bei den Ciliaten bzw. den Flimmerzellen überhaupt die Koordination bedingt, ist auf die Koordination als solche einzugehen, d. h. es ist zu zeigen, wie in den betreffenden Fällen die koordinierten Bewegungen der Cilien ablaufen. Zur Erläuterung der betreffenden Verhältnisse diene ein möglichst einfacher Fall, etwa ein holotriches Infusor, das, gleichmäßig über den Körper verteilt, longitudinal verlaufende Cilienreihen trägt, in denen die einzelnen Cilien in

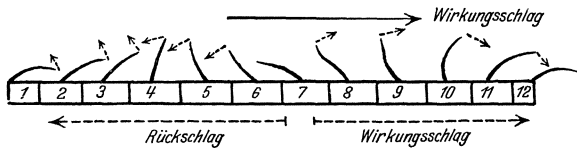


Abb. 10. Schema zur metachronen Bewegung in einer Cilienreihe. — Cilie 1 und 12 am Ende ihres Wirkungsschlages. — 2—7 aufeinanderfolgende Stadien des Rückschlages. — 8—11 aufeinanderfolgende Stadien des Wirkungsschlages. (Nach GRAY, 1928.)

gleichen Abständen aufeinander folgen. Es zeigt sich nun, daß die Cilien des Wimperkleides in ihrer Tätigkeit *reihenweise* koordiniert sind. Die Cilien einer solchen koordinierten Reihe sind in ihrer Arbeit insofern voneinander abhängig, als sie gleiche Schlagrichtung, gleiche Geschwindigkeit oder Frequenz und gleiche Amplitude aufweisen, jedoch nicht die gleiche Schlagphase. Dieser Phasenunterschied tritt so in Erscheinung, daß mit Rücksicht auf die Phase irgendeiner Cilie der Reihe, die gleiche Phase bei der folgenden Cilie etwas später erreicht wird, während die vorhergehende Cilie diese Phase bereits überschritten hat. Tritt in solchem Fall eine Umkehr des Wirkungsschlages ein, so ist naturgemäß auch das Verhältnis der Schlagphase der vorhergehenden bzw. der nachfolgenden Cilie mit Rücksicht auf die Phase der Vergleichscilie, zeitlich umgekehrt. Durch den sukzessiven Phasenunterschied, den die in der Reihe aufeinanderfolgenden Cilien zeigen, ergibt sich ein Bild, dem die schematische Abb. 10 entspricht. Die, durch den vorhandenen Phasenunterschied charakterisierte koordinierte Bewegung der Cilien einer solchen Reihe wird als *metachrone* Bewegung, metachroner Rhythmus, bezeichnet. Da die koordinierte Bewegung, die durch unmittelbaren

Kontakt mehrerer Wimpergebilde entsteht, Fälle, für die vorhin Beispiele gegeben wurden, keinen Phasenunterschied zeigt, bei ihr also Richtung, Geschwindigkeit, Amplitude und Phase des Schlages gleich sind, so entspricht bei jenen Wimpergebilden, die nicht in unmittelbarem Kontakt sind, sondern durch gewisse Abstände voneinander getrennt gehalten werden, der Phasenunterschied sozusagen dem trennenden Abstand: der zeitliche Unterschied der Phase, dem räumlichen Abstand, der Distanz. Ganz unvermittelt stehen diese beiden Fälle jedoch nicht nebeneinander, denn bei Ciliaten, die sich, wie z. B. *Cyclidium* oder *Halteria* durch plötzliche Sprünge fortbewegen, sind die Cilien wahrscheinlich nicht meta- sondern synchron tätig. Ebenso sind die Laufcirren hypotricher Infusorien oft synchron koordiniert und für die Kiemenwimperzellen von *Anodonta* konnte VIGNON nachweisen, daß die metachrone Flimmerbewegung in eine synchrone übergehen kann.

Die distalen Enden der Cilien einer metachron schlagenden Reihe formen eine *Wellenlinie*, deren Wellenberge diejenigen Cilien bilden, die im Zenith ihres Wirkungsschlages stehen, während die Wellentäler von jenen Cilien eingenommen werden, die knapp vor oder am Beginn ihres Rückschlages stehen. In der Gesamtheit der in metachronem Rhythmus schlagenden Cilienreihen bilden in *querer* Richtung wieder jene Cilien der verschiedenen, quer aufeinanderfolgenden Reihen, die sich gleichzeitig in der *gleichen* Schlagphase befinden, die also *synchron* schlagen, Linien, die in ihrem ganzen Verlauf entweder einem Wellenberg oder einem Wellental bzw. einer dazwischenliegenden Stufe entsprechen, je nachdem, ob alle Cilien im Zenith ihres Wirkungsschlages oder am Beginn ihres Rückschlages bzw. in einer der Zwischenphasen sich befinden. Die distalen Enden dieser quer zu den metachron schlagenden Reihen verlaufender synchronisierten Cilienreihen, stehen in jeder Reihe zu einer gegebenen Zeit in derselben Höhe, pflanzen je eine Phase der längs einer metachron schlagenden Reihe gebildeten Wellenbewegung in die Breite fort, so daß das ganze Wimperkleid in eine wogende Bewegung gerät.

Da bei den Ciliaten der wirksame Schlag der Cilien mit Rücksicht auf seine Richtung *nicht* so wie bei gewissen Flimmerzellen der Metazoen fixiert ist, sondern nach jeder beliebigen Richtung ausgeführt werden kann und da weiter bei den Ciliaten die Reihen metachron schlagender Cilien durchaus nicht mit denjenigen Reihen zusammenfallen müssen, die durch die morphologische Anordnung der Cilien gegeben sind, kann die Koordination allen, den Lebensbedingungen entsprechenden, notwendigen Bewegungen durch eine ganze Reihe einzeln und kombiniert verschiedener Bewegungsmöglichkeiten gerecht werden. Die Mannigfaltigkeit, in der sich die Koordination in dem Wimperkleid ein und desselben Tieres, je nach dessen verschiedener, gerade notwendigen Bewegung vollzieht ist sehr schön an Präparaten zu sehen, die v. GELEI

(3, 4) mit seiner *Osmium-Toluidinmethode* erhalten hat. Durch diese Methode werden bei den behandelten Tieren die Cilien in ihrem momentanen Bewegungszustand fixiert und so die einzelnen und verschiedenen Phasen der Koordination festgehalten. Wie die *Paramaecium* betreffenden Abb. 11 und 12 zeigen, sind die Koordinationsbilder jeweils sehr verschieden, d. h. es werden jeweils ganz verschiedene Cilien zu metachronen Reihen koordiniert. Die Wellenberge, Cilienkämme oder Bewegungswellen verlaufen gewöhnlich in rechtsgewundenen Spiralen, bewirken also eine linksdrehende Vorwärtsbewegung. Hier und da kommen auch linksgewundene Wellen vor. Auch zeigen die Wellenlinien flachere oder steilere Windungen. Die Bewegungswellen verlaufen ungefähr parallel über den Körper, sind dabei aber meist vorn mehr in Quer- hinten mehr in Längsrichtung; auch stehen sie vorn dichter als hinten. Die betreffenden Präparate zeigen auch deutlich, daß der Wirkungsschlag rascher erfolgt als der Rückschlag (Abb. 13). Mit Rücksicht auf die Koordination der Wimperkleider während der *Konjugation* zweier Tiere konnte v. GELEI (2) an entsprechenden Präparaten zeigen, daß in diesem Falle beide Tiere das gleiche Wellenmuster tragen und daß die Spirallinien von Partner zu Partner in gleicher Richtung verlaufen wie wenn ein *einziges* Tier vorläge (vgl. Abb. 12). Durch diese Feststellung erhält die Beobachtung lebender Konjugationspaare ihr Fundament insoferne, als sich zeigt, daß die Bewegungen zweier konjugierter Tiere, die mit Rücksicht auf Raschheit und Sicherheit der Bewegung immer so ablaufen, als handelte es sich um ein einziges Tier, durch eine, beide Wimperkleider zu einer Einheit verbindende Koordination zustande kommen.

Zu erwähnen ist noch, daß v. GELEI durch die in Rede stehende Methode auch eine besondere Eigenart der Bewegung der einzelnen Membranellen (bei *Stylonychia*) zeigen konnte, insoferne der Schlag der Wimpern innerhalb einer und derselben Membranelle nicht gleichzeitig (synchron) erfolgt, sondern nacheinander (metachron) (v. GELEI, 4).

Betrachtet man nun in der Bewegungsart der Ciliaten das Resultat der koordinierten Arbeit der Cilien, so ergibt sich, daß in unbehinderter freier Vorwärtsbewegung die Tiere ebenso wie die Flagellaten eine *spiralige Bahn* zurücklegen unter gleichzeitiger Drehung um die Körperachse. Diese Spirale ist nach ALVERDES eigentlich doppelt, da der vom vorderen Körperpol beschriebene Bogen weiter ist als derjenige vom hinteren Körperpol beschriebene. Die Drehung während der Bewegung kann entweder nach rechts oder nach links erfolgen, häufiger ist die letztere. BULLINGTON fand unter 164 untersuchten Arten 102 mal Links- und 62 mal Rechtsdrehung. Die Drehungsrichtung ist bei Individuen derselben Art gleich. Die Abweichungen von der geraden Bahn erfolgen bei den verschiedenen Arten nach verschiedenen Körperseiten. Wie eine solche Schraubenbahn zustande kommt, mag für *Paramaecium* als Para-

digma kurz erläutert werden. JENNINGS stellte fest, daß der Wimperschlag das Tier in zweifacher Art bewegt: da die Cilien des Peristomfeldes kräftiger schlagen als die Cilien des übrigen Körpers, dreht sich das vordere Ende beständig von der Mundseite weg, so daß das Tier bzw. dessen Vorderende eine kreisförmige Bahn beschreibt; gleichzeitig rotiert das Tier aber auch um seine Längsachse. Aus diesen beiden Bewegungskomponenten resultiert, daß sich das Tier längs seiner Bahn vorwärts *schraubt*, eine *Schraubenhahn* zurücklegt. Die Fortbewegung

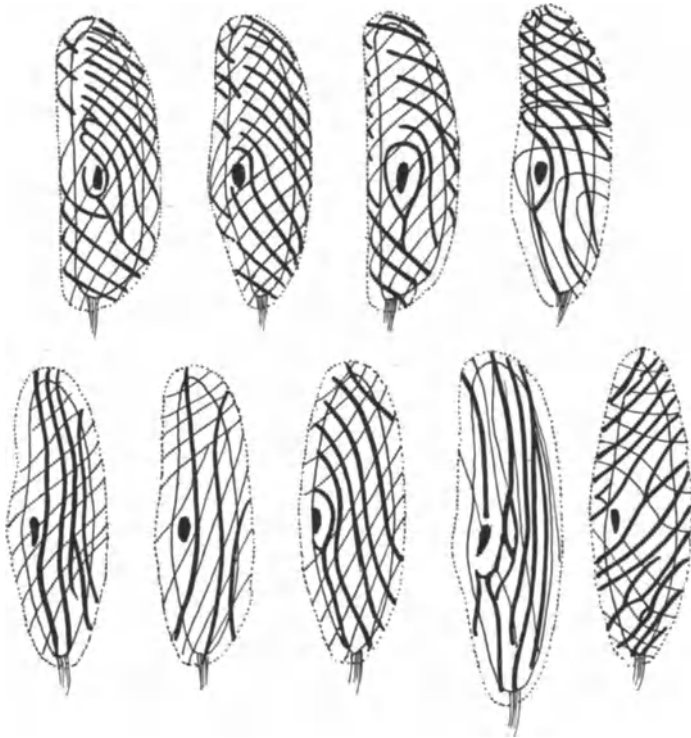


Abb. 11. Verschiedene, durch die Koordination entstehende Wellenmuster bei *Paramecium*. Schemata. Die Wellenkamme durch Linien angegeben, die den Körper des Tieres umlaufen. Die Wellen auf der dem Beschauer zugekehrten Seite in dicken Linien, diejenigen auf der Gegenseite in dünnen Linien. Cystotom voll schwarz. (Nach v. GELEI, 1926.)

längs einer solchen Bahn ermöglicht dem Tier, wie JENNINGS weiter ausführt, zweierlei. Erstens, durch das Herumwälzen um seine Fortbewegungsachse, eine bestimmte Richtung durch das „pfadlose Wasser“ beizubehalten, so daß die nach irgendeiner Seite erfolgende Abschweifung von dem eingeschlagenen Kurs durch eine gleiche Abweichung in entgegengesetzter Richtung genau kompensiert wird. Aber auch noch eine zweite Möglichkeit, diejenige, schädigenden Reizen bzw. mechanischen Hindernissen auszuweichen und einen neuen Kurs zu finden besitzt das

Tier in dieser Bewegungsform. Wenn das Tier in seiner Bewegung auf eine entsprechende Reizung stößt und daraufhin eine kurze Strecke

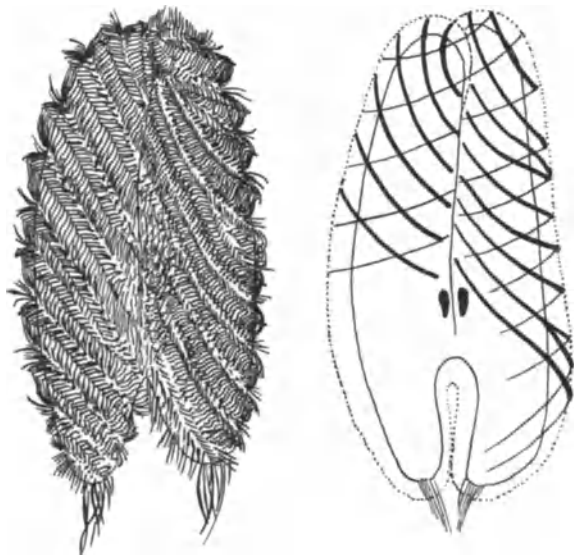


Abb. 12. Die beiden Conjugationspartner (*Paramaecium*) zeigen das gleiche Wellenmuster. Links: die Cilien sind eingezeichnet; rechts: nur die Wellenkämme durch Linien angedeutet. (Nach v. GELEI 1926/27 und 1926.)

zurückgeschwommen ist, wird die Rotation um die Längsachse langsamer, indessen sich die Abweichung nach der aboralen Seite verstärkt. Dadurch schwingt das vordere Ende in einem größeren Kreise herum, und die Spitze des Tieres richtet sich nacheinander nach verschiedenen Richtungen. Aus jeder dieser Richtungen erhält es in seinem Wimperstrudel eine Probe des gerade vor ihm befindlichen Wassers. Solange nun die Proben etwas von der Reizursache enthalten, hält sich das Tier zurück und schwingt und „probiert“ nacheinander verschiedene Richtungen, solange bis jene Richtung gefunden ist, die nichts mehr von der Reizursache enthält. Die Fluchtreaktion wird nun aufgegeben und das Tier setzt seine normale Vorwärtsbewegung in dieser Richtung fort. Eine Vorwärtsbewegung, die so, wie eben geschil-



Abb. 13. Bewegungszustände der Cilien bei *Paramaecium caudatum*. 1 Bauchseite; 2 Dorsalseite. Schlagrichtung durch Pfeile angegeben. Das Bild zeigt, daß der Wirkungsschlag rascher erfolgt als der Rückschlag. (Nach v. GELEI, 1926.)



dert schraubig verläuft, hat somit nicht nur ihre Vorteile in freier, ungestörter Bahn, wo sie es dem Tier ermöglicht, eine bestimmte Richtung einzuhalten, sondern ermöglicht es dem Tier auch, schädigenden Reizen, „Unfällen“ des Lebens erfolgreich auszuweichen. Ein Angriff BULLINGTONS auf diese „einleuchtende Erklärung“ stellte sich als irrig heraus (vgl. DOFLEIN-REICHENOW).

Solange ein Infusor nicht durch irgendwelche Einflüsse geschädigt ist, ist die Arbeit seiner Cilien immer koordiniert, gleichgültig, ob diese Arbeit *ununterbrochen*, wie bei den ständig in Bewegung befindlichen Formen, oder in längeren bzw. kürzeren Intervallen geleistet wird, wie dies etwa der Fall ist bei *Cyclidium*, *Halteria* usw., Formen, die sich nach verschiedenen langen Ruhepausen durch plötzlich einsetzende Sprünge fortbewegen. Ist das *ununterbrochene* bzw. *intermittierende* Schlagen bei den Ciliaten einmal von der betreffenden Tierart abhängig, gleichgültig, in welcher Form bei ihr die Wimpergebilde auftreten, so sind es mit Rücksicht auf intermittierenden Schlag und spezielles Wimpergebilde besonders Syncilien, wie z. B. die Cirren, die zu dieser Schlagform neigen: z. B. stehen die Laufcirren der Hypotrichen zeitweise still, um dann mehr oder weniger ruckweise mit ihrer charakteristischen Schreit-, Lauf- bzw. Stelzbewegung einzusetzen. Besonders bei den Laufcirren der Hypotrichen kommt außer ihrem intermittierenden Schlagen noch eine andere Eigentümlichkeit, und zwar mit Rücksicht auf die Schlagrichtung zum Ausdruck: wenn bei ihnen auch noch ebensowenig wie bei anderen Wimpergebilden der Ciliaten, eine Fixierung der Schlagrichtung eingetreten ist, so bevorzugen sie unter den vielen möglichen Richtungen doch bereits etliche vor anderen. Da die Schlagrichtung immer den durch die betreffenden Umstände bedingten Bewegungsbedürfnissen des Tieres entsprechen muß, die Bewegungsbedürfnisse bei den Ciliaten durch die ihnen eigenartige, meist völlig freie Lebensweise, sehr mannigfaltig sind, so erklärt sich auch, daß bei ihnen die Wimpergebilde in ihrer Schlagrichtung unfixiert sind. Kommt es, wie im Falle der Bauchcirren der Hypotrichen dazu, daß gewisse Schlagrichtungen bevorzugt werden, so ist dies dadurch bedingt, daß für das betreffende Tier gewisse Bewegungsrichtungen seinen Bedürfnissen am besten entsprechen: so „laufen“ die betreffenden Hypotrichen vornehmlich in der Richtung nach vorn bzw., wenn sie auf ein Hindernis stoßen, eine Strecke zurück. Die bevorzugte Schlagrichtung der Cirren ist somit vorn-hinten, in welcher Ebene sich der wirksame Schlag umkehren kann, je nach dem Vor- oder Rückwärtsbewegung vorliegt. Durch immer mehr einseitig werdende Bedürfnisse mag es nach und nach dazu kommen, daß die Schlagrichtung ein für allemal fixiert wird und in dieser Richtung sogar der wirksame Schlag nicht umkehrbar wird, wie es diejenigen Fälle zeigen, wo die Wimperzelle im Verband des Metazoenkörpers auftritt. Von den Ciliaten mit größtenteils unfixierter bzw. hier und da erst beginnender Fixierung

einer Schlagrichtung bis zu den in bestimmten Epithelien bei Metazoen auftretenden Wimperzellen mit streng fixierter Schlagrichtung und Irreversibilität des wirksamen Schlags, läßt sich eine Reihe aufstellen, welche die zwischen diesen beiden Extremen liegenden diesbezüglichen Übergänge enthält. Bei *Turbellarien* schlagen die Cilien am Kopfe nach *verschiedenen* Richtungen (MINOT), während sie am übrigen Körper immer nur nach einer Richtung schlagen. Die Schlagrichtung der Cilien eines am Kopf gelegenen Sinnesorganes bei Süßwasser-Dendrocölen wechselt nach jeder Richtung (JIJUMA). Auf eine bestimmte Schlagrichtung, innerhalb welcher der wirksame Schlag umkehrbar ist, sind z. B. eingestellt die Geißelzellen der Spongien, ferner gewisse Epithelien der Seenanemonen (Lippenepithel und Auskleidung des Schlundrohres), der Appendicularien und der Plathelminthen. Bei Wimperzellen der Wirbeltiere endlich ist nicht nur die Schlagrichtung fixiert, sondern auch die Umkehrbarkeit des wirksamen Schlags verloren gegangen: die in diesen Fällen auf eine *einzig*e eingeschränkte Bewegungsnotwendigkeit, dadurch bedingt, daß der Flimmerstrom nur in einer *einzig*en Richtung (entweder in den Körper hinein oder aus demselben heraus), und zwar in der Weiterbeförderung irgendwelcher Stoffe (Sekrete, Exkrete usw.) tätig zu sein hat, legt schließlich nur eine *einzig*e Schlagmöglichkeit fest. Wie stark diese Fixierung ist und wie früh sie ontogenetisch sich bildet, darüber geben die Arbeiten WOERDMANN'S über die betreffenden Verhältnisse bei Amphibienlarven interessante Auskunft. In diesen Fällen erhält sich die ursprüngliche Schlagrichtung auch dann, wenn man die Zellen (operativ) *umdreht!* Werden die betreffenden Zellen umgedreht (um 90° oder 180°) bevor ihre Wimperbewegung beginnt, ja bevor die Wimpern entwickelt sind, so erhält man Larven, die auf einem bestimmten Teil ihrer Körperoberfläche eine abnorm gerichtete Wimperbewegung zeigen. Diese hat sich „herkunftsgemäß“ entwickelt auf Grund einer „Polarität“ der Zellen und ist schon determiniert im Stadium der älteren Gastrula. Bei der Blastula und jungen Gastrula ist diese Determination noch nicht erfolgt.

Diese Reihe von Übergängen zwischen zwei mit Rücksicht auf viel- bzw. einseitige Schlagrichtung sich beziehenden Extremen von „Flimmerzellen“, der Ciliatenzelle einerseits und der Metazoenflimmerzelle andererseits zeigt, daß diese beiden Zelltypen auch in dieser Hinsicht nicht prinzipiell, nicht qualitativ, sondern nur quantitativ voneinander abweichen.

Die koordinierte Arbeit der Cilien kann, abgesehen von inneren, durch Schädigungen hervorgerufenen Umständen, durch äußere Faktoren gestört bzw. teilweise aufgehoben werden. So beeinflußt ein konstanter elektrischer Strom die Bewegung der Cilien derart, daß die der Anode zugekehrten Cilien rückwärts, hingegen die der Kathode zugekehrten nach vorwärts schlagen, die Koordination sozusagen in zwei einander

entgegenstehenden Hälften arbeitet (JENNINGS). Bei *Paramaecium* kommt es zu einer teilweisen Hemmung der koordinierten Arbeit der Cilien, wenn das Tier mit einem festen Körper in Kontakt kommt. Die Cilien, die mit dem betreffenden Körper in Berührung geraten, stellen ihre Bewegung ein, werden steif und starr und scheinen das *Paramaecium* an den Gegenstand festzuhalten (JENNINGS). Nach Untersuchungen von SAUNDERS spielt bei diesem Phänomen auch die Ausstoßung der Trichozysten eine Rolle.

#### b) Mechanismus der Koordination.\*

Nachdem so jene Tatsachen angeführt wurden, deren Gesamtheit koordinierte Bewegung charakterisiert, Tatsachen, die zeigen, *wie* koordinierte Bewegung abläuft, ist nun des näheren darauf einzugehen, wodurch es ermöglicht wird, daß die Arbeit der Einzelcilien in ein derartiges Abhängigkeitsverhältnis zueinander gesetzt werden, daß Summation zu koordinierter Arbeit eintritt. Da bei den Ciliaten, aus den eingangs erwähnten Gründen, diejenigen Bedingungen, die in der einfachsten Situation die Arbeit zweier oder mehrerer Wimpergebilde koordinieren und die im *unmittelbaren Kontakt* dieser Gebilde bestehen, nicht mehr möglich sind, die Bewegung einer Cilie nicht mehr unmittelbar auf die andere übertragen werden kann, sondern nur irgendein dieser Bewegung entsprechender Zustand *mittelbar* durch das Medium des die betreffenden Cilien tragenden Körpers möglich ist, so wird vor allem die Natur des zu übertragenden Zustandes und diejenige der Übertragung selbst festzustellen sein. Da bei der Koordination durch unmittelbaren Kontakt *Reize*, die durch Berührung ausgelöst sind, die Arbeit der betreffenden Wimpergebilde beeinflussen, so ist es naheliegend, daß in jenen Fällen, wo unmittelbarer Kontakt ausgeschlossen ist, entsprechende, dem Bewegungszustand einer Cilie adäquate *Reize* auf andere mit ihr koordinierte Cilien übertragen werden. Demnach würde ein Reizzustand übertragen, und die Übertragung selbst wäre Reiz- bzw. Erregungsleitung. Es sind nun die Tatsachen, aus denen sich eine solche Auffassung ergibt, anzuführen.

In einem früheren Abschnitt wurde schon darauf hingewiesen, daß das Wimperorganoid nicht nur ein motorisches, sondern in einer seiner Komponenten auch ein *sensibles* Organoid ist. Es wird so nicht verwundern, daß die Cilie bzw. das Undulipodium im allgemeinen auf einwirkende *Reize* durch Veränderung seiner jeweils geübten Arbeitsweise reagieren kann. Die folgenden Beispiele beziehen sich wieder sowohl auf Ciliaten, also freilebende Flimmerzellen, als auch auf solche Flimmerzellen, die im Verbands des Metazoenkörpers auftreten, entsprechend der hier schon mehrmals vertretenen und begründeten Auffassung, daß diese beiden Zellgebilde mit Rücksicht auf Morphe und Funktion des *Flimmermechanismus* keine prinzipiellen Unterschiede trenne, eine Auf-

fassung, die VERWORN (3) gelegentlich der bei *Beroe* vorliegenden Verhältnisse vertritt.

Um nun auf die Verhältnisse zurückzukommen, die geeignet sind zu zeigen, daß die Arbeit der Cilie durch *Reize* beeinflussbar ist, seien folgende Beispiele gegeben, in denen *mechanische* Reize die entsprechende Reaktion auslösen. So bewirkt ein Schlag auf den Objektträger, daß die Geißel bei *Peranema* mit einem energischen Schlag antwortet, der die Schwimmrichtung des Tieres ändert (VERWORN, 3). *Paramecium* beschleunigt seine Bewegung auf denselben Reiz und *Pleuronema* schließlich reagiert „demonstrativ“ auf eine solche Erschütterung durch Ausführung eines, die Ruhe des Tieres jäh unterbrechenden Sprunges (PÜTTER, 1). Bei Flimmerepithelien der Metazoen kann durch *mechanische* Reize, z. B. Bepinseln usw., schon erloschene Bewegung wieder hergestellt werden (KRAFT). Cilien, die ihre Arbeit bereits eingestellt haben, reagieren in diesem Falle auf mechanische Reize derart, daß sie ihre Bewegung wieder aufnehmen. Auch bei Ctenophoren finden sich ähnliche Verhältnisse, denn auf Berührung eines in Ruhe befindlichen Schwimmlättchens führt dasselbe sofort einen Schlag aus (VERWORN, 3). Diese Reize wirken aber nicht nur an Ort und Stelle, sondern werden auch *weiter geleitet*. Der Schlag, den die Berührung eines Schwimmlättchens einer ruhenden Reihe auslöst, pflanzt sich nämlich auf die anderen, von dem betreffenden Reiz nicht direkt betroffenen Schwimmlättchen dieser Reihe fort, wodurch eine metachron ablaufende Bewegungswelle entsteht. Die Welle wird bei nicht zu starker Reizung nur auf die oralwärts gelegenen Plättchen weiter geleitet, breitet sich bei starkem Reiz aber auch in entgegengesetzter Richtung, wenn auch langsamer, aus. Ebenso wie bei Ctenophoren, werden auch bei Flimmerepithelien der Metazoen (Froschepithel, Mytiluskiemen) Reize, die einzelne Cilien treffen, auf andere Cilien weitergeleitet. KRAFT stellte fest, daß ein mechanischer Reiz, der lokal auf ein schwach tätiges Flimmerfeld einwirkt, längs einer, am Reizort beginnenden Zone, eine gewisse Strecke in der Richtung der metachronen Wellen sich *fortpflanzt*, Aktivität erzeugt. Diese Aktivität breitet sich in entgegengesetzter Richtung und lateral vom Reizort nicht weit aus. Auch bei Ciliaten wird ein mechanischer Reiz, der eine oder wenige Cilien trifft, auf alle übrigens weitergeleitet, was besonders schön an *Cyclidium* oder *Pleuronema* zu sehen ist. Wenn diese Infusorien ruhig im Wasser stehen und ein vorbeischwimmendes Tierchen eine ihrer langen Cilien berührt, mechanisch reizt, so wird dieser Reiz sofort auf *alle* Cilien übertragen, *alle* Cilien antworten auf den, auf eine einzige von ihnen ausgeübten Reiz, indem *alle* durch einen Ruderschlag auf diesen Reiz reagieren und so das Tier einen plötzlichen Sprung von *dem* Ort wegmachen lassen, an dem eine seiner Cilien gereizt wurde.

Was die *Geschwindigkeit* betrifft, mit der sich in den verschiedenen

Fällen die Reizwelle fortbewegt, so ist ihre Größe von äußeren und inneren Bedingungen in hohem Maße abhängig und ändert sich gleichsinnig wie die Frequenz des Wimperschläges (GELLHORN). Bei Ciliaten beträgt diese Geschwindigkeit durchschnittlich einige Hundertstel Millimeter, beim Rachenepithel des Frosches etwa zehnmal so viel und bei Ruderplättchen von Ctenophoren mehrere Millimeter in der Sekunde (GELLHORN). Nicht nur ruhende oder schwach tätige Undulipodien reagieren auf mechanische Reize und leiten dieselben auf ihre Nachbarn weiter, auch bei normal tätigen Flimmerepithel (Frosch) gelingt es durch Reiz die entsprechenden Wirkungen hervorzurufen, die in einer rückläufigen, zum aboralen Pol gerichteten Reizwelle bestehen, die langsamer verläuft und nur über kürzere Strecken sich fortpflanzt (KRAFT).

Da die gegebenen Beispiele zeigen, daß Reize, die auf einzelne Cilien einwirken, zu anderen Cilien weitergeleitet werden, so liegt es nahe, daß auch die *Koordination durch Reize bedingt ist, die von einer Cilie auf die andere übertragen werden*. Trennt man nämlich die natürliche Kontinuität, die zwischen koordiniert tätigen Wimpergebilden besteht, d. h. trennt man z. B. durch einen flachen Einschnitt die adorale Wimperzone von *Spirostomum* oder *Stentor* in zwei Abschnitte, so findet man, daß die Bewegung im oberen und unteren Abschnitt der Wimperreihe *unabhängig* stattfindet (VERWORN, 3), was besonders auffällig wird, wenn die beiden Abschnitte mit *verschiedener* Amplitude und Geschwindigkeit schlagen. Schließt sich die Wunde wieder, dann arbeiten die Cilien in ungestörtem Rhythmus wie vorher (ALVERDES, 1). Die gleichen Verhältnisse finden sich bei den Ctenophoren. Auch hier gehen nach Durchschneidung der Rippe von der Schnittstelle aus die Reizwellen unabhängig voneinander weiter, die Plättchen der beiden Abschnitte schlagen nun in einem voneinander unabhängigen Rhythmus, die Metachromie ist an der Schnittstelle unterbrochen (VERWORN, 3). Nach kurzer Zeit, wenn die Kontinuitätstrennung sich wieder geschlossen hat, d. h. nicht sehr breit war, wird der Rhythmus der beiden Abschnitte wieder einheitlich, die Metachromie der ganzen Reihe ist wieder hergestellt, ebenso wie dies unter den gleichen Bedingungen, d. h. nach Schließung der Wunde, bei den oben angeführten Ciliaten der Fall ist.

Es fragt sich nun, in *welcher Art diese Reizübertragung* zustande kommt. Eine Reihe von Tatsachen kann die betreffenden Verhältnisse aufklären helfen. Versuche von VERWORN (3) an herausgeschnittenen Flimmerreihen von *Beroë* zeigten, daß bei der in Rede stehenden Reizübertragung unter Umständen das *mechanische* Prinzip eine Rolle spielen kann. Wurde nämlich ein Plättchen der Reihe festgehalten, so lief die Bewegung nur bis an diese Stelle und die abwärtsliegenden Plättchen blieben in Ruhe. Daraus und aus dem Befund, daß der Quere nach zerteilte Flimmerreihen ihren ungleichen Rhythmus dann wieder vereinheitlichen, wenn sie über die breite Wundfläche mit Schleim- oder

Baumwollfäden verbunden wurden (VERWORN, 3), konnte man schließen, daß die rein mechanische Bewegung eines Flimmergebildes, eventuell die dadurch hervorgerufene mechanische Bewegung des umgebenden Wassers, die Reize darstellen, die als solche auf die Nachbargebilde übertragen werden. Da für eine andere Ctenophore, für *Mnemiopsis*, von PARKER nachgewiesen wurde, daß sich die Reizwelle auch über Plättchen fortpflanzt, die durch Festhalten am Schlagen gehindert sind bzw. die ganz entfernt waren und VERWORN (3) selbst feststellte, daß bei *Cestus* die Reizwelle sich auch über ausgerissene Schwimmlättchen fortpflanzt, so ist die bei *Beroë* vereinzelt auftretende Erscheinung wohl so zu erklären, daß bei diesem Tiere die weitergeleiteten Impulse zu schwach sind, um über ein fixiertes oder fehlendes Plättchen auf das nächst weitere kommen zu können (GRAY, 3). Daß direkte Übertragung eines mechanischen Reizes, also durch das Schlagen bedingte, direkte Berührung der aufeinanderfolgenden Flimmergebilde zur Auslösung des metachronen Rhythmus der Reihe nicht nötig ist, stellte bereits VERWORN (3) fest. Somit spielt direkte Übertragung mechanischer Reize beim Zustandekommen der *Metachronie*, im Gegensatz zu den eingangs erörterten Fällen, wo selbständige Flimmergebilde durch unmittelbare Berührung *synchron* koordiniert werden, nur eine geringe Rolle. Für die Fälle, wo metachroner Rhythmus vorliegt, werden nicht die Bewegungen eines Wimmergebildes als mechanische Reize direkt auf die übrigen Cilien übertragen, sondern es wird ein diesen Bewegungen adäquater Reiz auf einem Weg weitergeleitet, der von dem durch die kontraktilen Elemente eingenommenen verschieden ist. Dies geht aus den folgenden Befunden hervor, die zeigen, daß eine *Reiz- bzw. Erregungswelle eine Region bewegungsloser Cilien passieren kann*. KRAFT konnte am Rachenepithel des Frosches durch regionäre Abkühlung eines Teiles des Präparates erzielen, daß in diesem die Flimmerbewegung sistierte. Die Anwendung mechanischer Reize auf die oberhalb dieser Zone gelegenen Zellen führte aber zu einer heftigen Erregung der unterhalb der Abkühlungszone gelegenen Flimmerzellen, obwohl in dieser selbst die Wimpern in Ruhe blieben. Es sind also an sich unbewegliche Zellen zur Leitung des Reizes befähigt. Auch die Tatsache, daß die Reizwelle sich senkrecht zur Schlagrichtung fortpflanzt, so daß also keine äußere Leitung vorhanden ist, spricht für das Vorhandensein einer inneren Leitfähigkeit der Wimperzellen (GELLHORN). Auch bei Ctenophoren (*Mnemiopsis*) konnte PARKER die gleichen Verhältnisse nachweisen, denn lokale Abkühlung auf 5° hinderte an der betreffenden Stelle zwar das Schlagen, *nicht aber die Weiterleitung des Reizes*. So zeigt sich, daß die Fähigkeit, eine metachrone Welle zu übertragen, nicht nur über mechanisch aktive, sondern auch über ruhende, durch irgendwelche Einflüsse in ihrer Arbeit gehemmte Flimmergebilde geht. Da aus den dargelegten Verhältnissen eine „äußere“ Reizleitung für den metachronen Rhythmus

nicht in Betracht kommen kann, so bleibt nur eine „innere“ Leitungsmöglichkeit übrig. Wo, in welchen Teilen des Plasmas diese innere Leitungsfähigkeit lokalisiert ist, darüber geben die folgenden Befunde VERWORN'S (3) Auskunft: aus den Peristomwimperreihen von *Stentor* und *Spirostomum* herausgeschnittene Stücke bleiben stundenlang am Leben, währenddessen die Bewegung der Wimpern nach Überwindung eines Stadiums gesteigerter Tätigkeit sich in nichts von der normalen rhythmischen und metachronen Bewegung am unverletzten Infusor unterschied. Die Stücke zeigen von den Schnittflächen her fortschreitenden Zerfall, der aber solange die Metachronie nicht beeinträchtigt, solange er nicht die *äußerste Grenzschrift* des Protoplasmas, die Pellicula erreicht. Erst wenn diese peripherste Zone zerfällt, hört die Metachronie auf. Daß die Bewegung der Cilien überhaupt nicht auch aufhören muß, ergibt sich aus dem Beispiel des zerfließenden *Paramaecium*s (S. 114). Diese Verhältnisse zeigen, daß die innere Weiterleitung der für die Metachronie nötigen Reize in der *periphersten Schicht des Ectoplasmas* erfolgt, eine Feststellung, die für die Ausführungen folgender Abschnitte wichtig ist.

Nachdem festgestellt ist, wo, in welcher Zone des Plasmas, diese innere Leitung abläuft, ist die Natur des geleiteten Reizes näher zu analysieren. Es wird anzugeben sein, was der betreffende Reiz eigentlich bewirkt, was also in funktioneller Hinsicht seine Qualitäten sind und weiters wird auch die Frage auftauchen, welche Qualitäten ihm an und für sich, nicht nur in funktioneller Hinsicht, zuzuschreiben sind. Da früher (S. 81) gezeigt wurde, daß die Einzelwimper in ihren Bewegungen *autonom* ist und diese Bewegungen in *spontaner Automatie* zum Ausdruck kommen, so muß dann, wenn Einzelwimpern koordiniert arbeiten, derjenige Reiz, der diese Koordination bewirkt, eine *Hemmung* bedeuten, welche die Automatie des Flimmerelements unterdrückt und dafür sorgt, daß eine Cilie sich erst dann kontrahiert, wenn das stromaufwärts gelegene Flimmerhaar sich geneigt hat (GELLHORN). Der, die autonome Automatie der in einem Cilienverbände stehenden Einzelwimper hemmende Reiz, der die Metachronie der koordinierten Arbeit bewirkt, sei im folgenden kurz als *Koordinationsreiz* bezeichnet. Je nachdem, wie viele Variationsmöglichkeiten die koordinierte Arbeit in verschiedenen Fällen besitzt, je nachdem wird der Koordinationsreiz in mehr oder weniger komplexen Varianten auftreten. Der Koordinationsreiz bei Ciliaten, welche die Cilien ihres Wimperkleides, entsprechend ihren reichlichen Bewegungsbedürfnissen, in der mannigfaltigsten Weise koordinieren können (vgl. Abb. 11—12), wird mannigfaltiger, veränderlicher sein, als der Koordinationsreiz bei gewissen Flimmerepithelien der Metazoen, die oft nur mehr eine einzige, einem einzigen Bedürfnis entsprechende Art der Koordination zulassen. Da in allen diesen Fällen die Bewegung einer Cilie nicht unmittelbar übertragen werden kann, wie

bei dem, zu synchroner Koordination führenden Aneinanderlagern von Spermatozoen, Spirillen und frei gewordenen Cilien von Infusorien (vgl. S. 114), sondern nur mehr die Möglichkeit besteht, daß mittelbar, ein dem jeweiligen Bewegungszustand der betreffenden Cilien adäquater Zustand als Reiz, als Koordinationsreiz, über das Mittel der die Cilien tragenden Substanz auf die nächste Cilie usw. übertragen wird, um bei dieser den gleichen Bewegungszustand etwas später in metachroner Folge auszulösen, so ergibt sich, daß der Koordinationsreiz um so mannigfacher auftreten wird, je mannigfaltiger die Bewegungszustände von Cilien sein können; denn er entspricht diesen Bewegungen als adäquater Zustand, der, da er sich fortpflanzt, sich auf andere Cilien überträgt, deren Automatie zugunsten der jeweils geleiteten Bewegungsphase unterdrückt, *hemmt*. Der jeweils auftretende Koordinationsreiz wird von äußeren Reizen mitbestimmt, und zwar, je nach der verschiedenen Art der „Wimperzellen“, verschieden stark. Dies zeigen die folgenden Beispiele: durch mechanische Reize wird bei den „springenden Ciliaten“, wie etwa *Cyclidium*, *Halteria* usw., der Koordinationsreiz sehr häufig erst ausgelöst, durch Berührungsreize wird bei vielen Ciliaten der Koordinationsreiz so verändert, daß er, soweit es die berührten Cilien betrifft, sich immer mehr vermindert, bis die betreffenden Cilien „thigmotaktisch starr“ werden. Während der Galvanotaxis schränkt der elektrische Strom die „Variationsbreite“ des Koordinationsreizes derart ein, daß die „kathodischen Cilien“ *nur* apikalwärts, die „anodischen Cilien“ hingegen nur kaudalwärts schlagen. Bei Anwesenheit verschiedener Salze im Wasser kann der Effekt auch umgekehrt sein (BANCROFT). Im allgemeinen wird der Koordinationsreiz bei Ciliaten immer durch äußere Reize bestimmt, denn nur durch *entsprechende* Koordination, also durch einen, den jeweils *aktuellen* Fällen entsprechenden Koordinationsreiz, kann sich das Tier einer äußeren Reizquelle nähern oder sich von ihr entfernen, je nachdem an welcher Stelle der „Lust-Unlustreihe“ der betreffende äußere Reiz steht. Diese, bei Ciliaten vorhandene, weitgehende Modifizierbarkeit des Koordinationsreizes durch äußere Reize, nimmt bei den Flimmerzellen der Metazoen in dem Maße ab, als sie an bestimmte, immer einseitiger werdende Funktionen fixiert sind und dementsprechend die Fähigkeit zur ursprünglichen vielseitigen Tätigkeit, sowohl in sensibler als auch in motorischer Richtung verlieren. Erinnerung sei an die früher gegebenen Beispiele, welche zeigen, wie nach und nach, den geänderten bzw. vereinfachten Bedürfnissen entsprechend, die Schlagebene und in ihr der wirksame Schlag fixiert werden.

Soweit die Koordination *nur* vom Koordinationsreiz abhängt, wären weitere das Thema betreffende Ausführungen entbehrlich. Da sich aber die Verhältnisse insoferne komplizieren, als der Koordinationsreiz durch andere Reize *überlagert* werden kann, so sind die betreffenden Fälle, wenn sie auch vorwiegend dem Reich der Metazoen entstammen,



aus zwei, später sich ergebenden Gründen in diesem Rahmen zu behandeln.

Soweit nur der Koordinationsreiz auf ein tätiges Flimmerfeld wirkt, erfährt die autonome Automatie des einzelnen Flimmergebildes eine Hemmung nur insoferne, als es für die koordinierte Arbeit der Gesamtheit notwendig ist. Der Koordinationsreiz reguliert als Hemmung nur den Cilienschlag, ohne ihn aber aufzuheben. Nun kommt es aber häufig vor, daß bei den verschiedensten Tieren, sowohl Proto- als auch Metazoen, die Flimmertätigkeit zeitweise aufgehoben erscheint. Diese zeitweise gänzliche Sistierung der Flimmertätigkeit kann nicht der vom Koordinationsreiz bewirkten Hemmung entsprechen, denn diese Hemmung, die den Schlag der Einzelwimper reguliert, setzt tätige Wimpergebilde voraus und kann sich dort nicht auswirken, wo Tätigkeit überhaupt erloschen ist. Die zeitweise gänzliche Sistierung der Flimmertätigkeit muß somit auf einen anderen als den Koordinationsreiz zurückzuführen sein, einen Reiz, der, ebenso wie jener, hemmend wirkt, dessen Hemmung aber nicht einer Regulierung der Tätigkeit, sondern der Einstellung derselben überhaupt, gleichkommt. Die Wimperstätigkeit wird in diesem Falle eine *intermittierende* sein, d. h. es werden Zeiten der Tätigkeit mit Zeiten der Ruhe abwechseln. Bei den Metazoen findet sich diese intermittierende Tätigkeit häufig, so bei freischwimmenden Strudelwürmern, Rippenquallen, marinen Wurmlarven, Süßwasserschnecken und Rädertieren. In allen diesen Fällen ließ sich nun feststellen, daß der die Flimmertätigkeit gänzlich hemmende Reiz vom *Nervensystem* ausgeht. Diese Tatsache ergab sich aus Durchschneidung des betreffenden Nerven (MERTON) und aus der Anwendung von Nervengiften (vgl. MERTON, 1; ALVERDES, 3; GOETHLIN; COPELAND; CARTER; GRAY, 3). In beiden Fällen verschwindet die Hemmung, die vorher die intermittierende Tätigkeit bedingt, so daß die Wimpern nunmehr un- ausgesetzt schlagen, wie die Wimpern eines immer tätigen Flimmerepithels (MERTON, 3). Die materielle Basis, die einen derartigen Einfluß des Nervensystems auf die Flimmertätigkeit ermöglicht, d. h. eine Verbindung des Nervensystems mit den Flimmerzellen, liegt insoferne vor, als Nervenendigungen bis zur intimen Vereinigung der Wimperzelle (Velarcilien) verfolgt werden können (GRAY, 3). Den morphologischen Zusammenhang zwischen den Elementen des Nervensystems und den Flimmerzellen bei der *Trochophora* hat WOLTERECK beschrieben.

Die Tatsache, daß vom *Nervensystem* kommende Reize die an und für sich autonome Tätigkeit der Wimpergebilde beeinflussen können, und zwar so, wie der von ihnen überlagerte Koordinationsreiz *hemmend*, führt dazu, daß beide Reize mit Rücksicht auf ihre Qualität gleich sind, keine prinzipiellen Unterschiede zeigen, sich aber wohl quantitativ, graduell voneinander unterscheiden, denn die Hemmung des Koordinationsreizes bewirkt nur eine zur koordinierten Arbeit führende Hemmung des

sonst autonom tätigen Wimpergebildes, während der vom Nervensystem zugeleitete Reiz die Aktion des Wimpergebildes *überhaupt* hemmt. Da sich diese beiden Reize qualitativ nicht unterscheiden, fällt Licht auf die Natur des Koordinationsreizes, indem sich zeigt, daß er die Qualitäten *nervöser* Reize besitzt. Wenn sich später noch ergeben wird, daß der Koordinationsreiz, ebenso wie nervöse Reize, an ein fibrilläres System der Zelle gebunden ist, so haben beide Reize in einem nervösen System auch die gleiche materielle Basis (vgl. Abschnitt über Silberliniensystem). Zu erwähnen ist noch, daß bei manchen Tieren, z. B. *Gastropoden*, nebeneinander Cilienbezirke bestehen, von denen die einen dem Zentralnervensystem gehorchen, die anderen nicht (MERTON, 2), d. h. in einem Cilienbezirk wirkt nur der Koordinationsreiz, während im anderen neben diesem auch noch zentrale, vom Nervensystem zugeleitete Reize wirksam sind. In diesem Zusammenhang ist auch darauf hinzuweisen, daß der Koordinationsreiz das Primäre, der zentrale Reiz das Sekundäre darstellt, denn zentrale Reize, die auf ein nichtkoordiniertes Flimmerfeld wirken, könnten nur die ungeordnete Bewegung hemmen, nicht aber ordnen. Interessant ist, daß die Arbeiten WINTREBERTS und WOERDMANNs am bewimperten Integument jüngerer Amphibien nachweisen konnten, daß es, bevor es noch innerviert ist, sowohl reizbar als auch reizleitend ist. Diese „*aneurale*“ Reizleitung stellte sich nach Heilung gesetzter Ektodermwunden bald wieder her und hat Bedeutung für die Intensität der Wimperbewegung. Da die Richtung des Wimperschlag es in diesen Fällen festgelegt ist, hat sie keine Bedeutung für die Richtung des Wirkungsschlages. Diese „*aneurale*“, also nicht vom Zentralnervensystem abhängige Reizleitung entspricht der Leitung des Koordinationsreizes.

Die Versuche, auf bewimperte Organismen *Narkotika* einwirken zu lassen, zeigen außer der eben besprochenen Tatsache, daß bei intermittierendem Schlag das Nervensystem die betreffenden Hemmungen besorgt, noch einige andere Erscheinungen, die hier zu erörtern sind, und zwar an zwei von ALVERDES (3) gegebenen Beispielen. Werden Angehörige kriechender Turbellarien, deren Cilienarbeit vom Nervensystem unabhängig ist, narkotisiert, so schlagen die Cilien genau wie zuvor nach rückwärts. Das Versuchstier gibt bald das Kriechen auf und schwimmt dann in völlig stereotyper Weise durch das Wasser; wo die narkotisierten Turbellarien gegen ein Hindernis rennen, dort bleiben sie stecken, ohne daß der Cilienschlag sich verändert. Obwohl also der koordinierte Cilienschlag, der ja das Schwimmen bewirkt, *erhalten ist, dient diese Koordination doch nicht mehr den Bedürfnissen des Tieres*. Ein gleiches Resultat ergibt sich in dieser Beziehung durch die Narkose bei *Stenostomum*, dessen Cilien, im Gegensatz zu den Tieren des vorigen Versuches, unter der Kontrolle des Zentralnervensystems stehen. Sobald die Narkose einsetzt, wird diese Kontrolle aufgehoben, die Cilien beginnen in

stereotyper Weise schräg nach rückwärts zu schlagen, das Tier schwimmt fort. Gerät es dabei gegen ein Hindernis, so wird es durch dieses aufgehalten, ohne daß der Cilienschlag irgendeine Abänderung erfährt. Also auch hier wird die Koordination nicht aufgehoben, entspricht aber ebensowenig wie vorhin den Bedürfnissen des Tieres. Die Cilien sind in beiden Fällen wohl noch als *motorische* Organoide und in dieser ihrer Funktion *koordiniert* tätig, aber, als *sensible*, reizperzipierende Organellen funktionieren sie nicht mehr. Sie rezipieren die von einem Hindernis ausgehenden Reize nicht mehr, was den eigenartigen Schlußeffekt der beiden obigen Versuche erklärt. Solange motorische und sensible Komponente einer Cilie intakt ist, beeinflußt der von der sensiblen Komponente (vgl. S. 93) rezipierte Reiz eine entsprechende Reaktion der motorischen Komponente, wodurch die Cilie jeweils in einem, der betreffenden äußeren Situation angepaßten Bewegungszustand ist, der als Koordinationsreiz auf die nächste Cilie usw. übertragen wird, wodurch diese, auch von außen „geleitete“ Koordination, den Bedürfnissen des Tieres entspricht.

Die beiden Versuche zeigen außerdem noch, daß die motorische Tätigkeit der Cilie und die Koordinationserscheinungen — wenn diese letzteren auch nur mehr auf einem gleichbleibenden, von außen unmodifizierbaren Koordinationsreiz beruhen, die sensible Funktion der Cilie überdauern, ebenso wie die Wimpertätigkeit post mortem die Erregbarkeit des Nerven überdauert.

Alle jene eben besprochenen Erscheinungen, die bei den Flimmerzellen der Metazoen auf einen, den Koordinationsreiz überlagernden, vom Nervensystem zugeleiteten „zentralen Impuls“ zurückgeführt wurden und die sich darin äußern, daß die Wimpertätigkeit durch diese Impulse in größerer Mannigfaltigkeit ablaufen kann, als dies auf Grund des Koordinationsreizes allein möglich wäre, finden sich nun auch in ausgesprochener Form bei den Infusorien. Daß zentrale Impulse bei den Protisten die Flimmer- und Geißelbewegung regulieren, ist aus der strengen Koordination derselben und aus ihrer weitgehenden Modifizierbarkeit und Anpassungsfähigkeit an die jeweilige Lage zu schließen (ALVERDES, 3). Für die „strenge Koordination“ genügt nach dem Vorhergehenden das Vorhandensein des Koordinationsreizes, hingegen ist für die „weitgehende Modifizierbarkeit und Anpassungsfähigkeit“ ein „zentraler Impuls“ nicht von der Hand zu weisen. So ein zentraler Impuls wirkt bei den Protozoen in dem Sinne, daß Reize unter natürlichen Verhältnissen nicht direkt von den Zellorganellen (speziell den Geißeln und Cilien) selbst beantwortet werden, sondern den Umweg über das Ganze nehmen, von dessen jeweiligen physiologischem Zustand die Art und Weise der Reaktion abhängt (ALVERDES, 1). Je nachdem, ob die Cilienarbeit zentral kontrolliert wird oder nicht, je nachdem unterscheidet ALVERDES (2) zwischen *Cilioregulatoren* und *Cilioirregula-*

toren. Ciliaten sind nach ihm typische Cilioregulatoren. In diese Gruppe gehören unter anderem auch Bakterien, Flagellaten und Ctenophoren (ALVERDES, 3). Nach der hier gegebenen Darstellung liegen *Cilioirregulatoren* dann vor, wenn nur der Koordinationsreiz allein vorhanden ist, Cilioregulatoren dann, wenn der Koordinationsreiz noch von zentralen Reizen bzw. Impulsen überlagert ist. Hervorzuheben wäre, daß diese Unterscheidung mit Rücksicht auf die Koordination als solche keinen grundlegenden Unterschied bedeutet, denn diese ist in jedem Fall durch den Koordinationsreiz bedingt, der nur in einem Falle rein, im anderen aus einer Interferenz heraus wirkt.

Den am Beginn dieses Abschnittes stehenden Ausführungen entsprechend, denen zufolge die Koordination in allen jenen Fällen, da ein unmittelbarer Kontakt der betreffenden Flimmergebilde nicht möglich ist, auf mittelbarem Wege erfolgt, ist nun noch die Frage zu erörtern, über welches Mittel die Koordination sich vollzieht. Wurde schon früher erwähnt, daß dieses Mittel die peripherste Schicht des Ektoplasmas sei, so ist des näheren noch zu bestimmen, ob dieses Plasma als solches, ohne für diese Leistung geformte Elemente, einer „neuroid transmission“ (PARKER, 1) diene, oder ob ein System geformter Elemente der Leitung der betreffenden Reize zur Verfügung steht. In den folgenden Abschnitten wird gezeigt werden, daß das letztere der Fall ist, und zwar bei Protozoen und Metazoen. Daß es, im Gegensatz zu PARKERS Meinung, ein System geformter Elemente ist, das in der Zelle die Leitung der betreffenden Reize von einem Wimperorganoid zum anderen leitet, ist, abgesehen von den später zu gebenden Begründungen, hier noch etwas zu beleuchten. Daß dem Plasma als solchem, bei jenen Lebewesen, die überhaupt noch keine geformten Elemente besitzen, wie z. B. die Amöben, die Fähigkeit zukommt, alle Funktionen zu leisten, also auch die Reize zu leiten, ist unbestreitbar, denn in diesen Fällen ist eine „Entmischung“ der verschiedenen, im Plasma vorhandenen Leistungskomponenten noch nicht in Form verschiedener geformter Leistungssysteme eingetreten. Diese „Entmischung“ in spezialisierte Plasmagebilde ist es vor allem, die, wegen der Spezifität des nun zur Verfügung stehenden Apparates, den Effekt der Leistung steigert. Vergleicht man den Bewegungseffekt einer Amöbe, die noch keine spezialisierten, geformten Plasmasysteme besitzt mit dem Bewegungseffekt eines Infusors, so wird das eben Gesagte ohne weiteres klar werden. Bei Ciliaten ist, des erhöhten Effekts wegen, auch die Reizleitung an ein geformtes ektoplasmaisches System gebunden, ebenso wie bei den Flimmerzellen der Metazoen.

Die Reize, die in unserem Falle geleitet werden, Koordinationsreiz und zentrale Impulse, wurden ihrer Natur nach schon im vorhergehenden aus den angegebenen Gründen als „nervöse“ Reize bezeichnet, als Reize, wie sie für den Rahmen eines nervösen Systems charakteristisch sind und die als *Erregungen* bezeichnet werden.

Die Erregungsleitung ist für ein nervöses System charakteristisch und kann in charakteristischer Weise durch narkotische Gifte beeinflusst werden. Diese Tatsache zeigte NERESHEIMER (1) an zwei Infusorien, *Spirostomum* und *Stentor*, durch eine Reihe toxikologischer Experimente, die das interessante Ergebnis lieferten, daß alle „Nervengifte“ auf diese beiden Ciliaten genau so wirkten wie auf höhere Lebewesen, bei denen ein nervöses System längst nachgewiesen ist: die Motilität wurde durch 1% ige salzsaure Morphinlösung schon nach kurzer Zeit herabgesetzt, Atropinzusatz (Antidot gegen Morphinvergiftung) hob die Morphinwirkung auf. Außerdem wurden noch Versuche mit salpetersaurem Strychnin, Akonitin, Coffein, Curare, Bromnatrium, Physostigmin, Pikrotoxin und Nikotin unternommen. Die erhaltenen Resultate lassen sich nach NERESHEIMER so zusammenfassen, daß eine auffallende Übereinstimmung in der Wirkung narkotischer Gifte sowohl bei Proto- als auch bei Metazoen besteht, was auf das Vorhandensein nervöser Organellen bei den ersteren hinweist.

Wenn, den angeführten Gründen entsprechend, die geleiteten Erregungen *nervöser* Natur sind, so wird auch das in den nächsten Abschnitten zu besprechende *koordinierende System nervöser* Natur sein, damit Eigenschaften der Flimmerzelle lokalisierend, die an diejenigen des Nervensystems erinnern (MERTON, 3).

Das koordinierende System der Flimmerzelle, das die oft nach Tausenden zählenden, einzelnen Bewegungsorganellen einer Zelle *verbindet*, entspricht auch aus diesem Grunde einem nervösen System, denn das Nervensystem hat „seit seinem ersten Auftreten die besondere Aufgabe, die Einzelbestandteile des Körpers immer mehr zu einem konsolidierten Mechanismus zu verschmelzen, der auf die veränderliche Außenwelt als eine Wesenseinheit reagiert“ (SHERRINGTON, nach LEVINE).

In den Bedingungen, die das *koordinierende* System erfüllt, kommt das für ein *nervöses* System charakteristische Streben nach *Synthese* (LEVINE) deutlich zum Ausdruck.

Zum Abschluß dieses Kapitels ist noch das Verhältnis des *Zellkernes* zur koordinierten Bewegung anzuführen. NUSSBAUM (1), GRUBER, VERWORN (3), PÜTTER (2) u. a. zeigten an künstlich zerteilten Infusorien, daß das Vorhandensein des Kernes für das Zustandekommen einer koordinierten Flimmerung nicht notwendig ist (ALVERDES, 3). Ebenso ist bei den Metazoen das Fehlen des Zellkernes für das Zustandekommen der Flimmerbewegung ohne Bedeutung (ENGELMANN, VERWORN, PETER, ALVERDES).

### III. Das koordinierende System.

#### a) Historisches über reizleitende Strukturen bei Ciliaten.

Die im vorigen Abschnitt besprochene Tatsache der koordinierten Cilienbewegung hat nicht erst bei einem Forscher den Gedanken erweckt, daß dort, wo Koordination vorliegt, auch ein koordinierendes System vorhanden sein mag, d. h. ein System, das sich aus dem Plasma der Zelle differenziert, um der Leitung jener spezifischen Reize zu dienen, die für das Zustandekommen der Koordination verantwortlich sind. Es fehlt nun auch tatsächlich nicht an Angaben, die sich bei den Ciliaten bzw. bei den Flimmerzellen überhaupt, auf die Existenz eines koordinierenden, also reizleitenden bzw. nervösen Systems beziehen. So spricht EHRENBERG, für den die Infusionstierchen „vollkommene Organismen“ waren, die bei diesen Wesen sichtbaren Fibrillen als *Nervenbahnen* an. 1880 stellte ENGELMANN (2) bei *Stylonychia* Fasernsysteme fest, die vom Grunde der Cirren in Form von Cilienwurzeln ins Innere des Plasmas gehen und die einzelnen Bewegungsorganellen untereinander verbinden. Er vermutet in ihnen nervöse Gebilde. Im Jahre 1905 beschrieb SCHUBERG bei *Paramecium* und *Frontonia* fibrilläre Differenzierungen, die, knapp unter der Pellicula verlaufend, die Basalkörner der einzelnen Cilien untereinander verbinden. Diese Verbindung mag die morphologische Grundlage für die koordinierte Bewegung der Cilien abgeben. Im Jahre 1903 spricht NERESHEIMER (1) zum erstenmal ausdrücklich von nervösen Organoiden, von *Neurophanen*, in den Zwischenstreifen von *Stentor* und *Spirostomum*. 1926 beschreibt DIERKS bei *Stentor* ähnliche Gebilde wie NERESHEIMER und nennt sie *Neuroide*. Im selben Jahre beschrieben, unabhängig voneinander, v. GELEI (1) und KLEIN (2) fibrilläre ektoplastische Bildungen bei Ciliaten, die eine Verbindung der einzelnen Cilien über deren Basalkörner bewirken. v. GELEI gibt an, daß bei *Paramecium nephridiatum* um die Basalkörner der Cilien je eine Scholle *neuroplasmatischen Tigroids* auftritt. Diese Schollen treten in Längs- und Querrichtung in Verbindung, und dadurch entsteht ein kontinuierliches, subcuticulares neuroplasmatisches Netz. KLEIN fand mit seiner Silbermethode das „*Silberliniensystem*“, das einen knapp unter der Pellicula sich ausbreitenden, die Basalkörner untereinander verbindenden fibrillären Komplex darstellt.

Die von den angeführten Autoren zur Reizleitung in Beziehung gesetzten fibrillären Differenzierungen zerfallen in zwei verschiedene Gruppen. Die eine derselben umfaßt rein im Ektoplasma und in der Fläche sich ausbreitende Gebilde (SCHUBERG, NERESHEIMER, DIERKS, v. GELEI, KLEIN), die andere hingegen Gebilde, die sich in Form von Wimperwurzeln in die Tiefe des Plasmas einsenken, ins Entoplasma verlaufen (ENGELMANN). Zu dieser letzteren Gruppe können noch zahlreiche Beispiele gebracht werden. Es gehören hierher fast alle als „*neuro-*

*motor apparatus*“ (SHARP, YOCOM, TAYLOR, REES u. v. a.) beschriebenen Systeme.

Interessant ist es nun, daß auch für die Flimmerzelle der Metazoen reizleitende Systeme beschrieben wurden, die in ihrer Gesamtheit ebenfalls in zwei topisch verschiedene Gruppen zerfallen: *ektoplasmatische* und *entoplasmatische* Systeme. So beschreiben GRAVE u. SCHMIDT bei den Flimmerzellen der Mollusken sowohl ein oberflächliches, ektoplasmatisches Fibrillensystem als auch ein solches, das ins Entoplasma, in Form von Wimperwurzeln eindringt. Beide Systeme werden zur Koordination in Beziehung gesetzt. SAGUCHI beschreibt, ebenfalls bei den Flimmerzellen der Mollusken, vor allem ein ektoplasmatisches Fibrillensystem, das die Basalkörner miteinander verbindet.

Da in einem späteren Abschnitt, das Verhältnis der beiden, zur Reizleitung bzw. Koordination in Beziehung gesetzten fibrillären Systeme, des ektoplasmatischen und des entoplasmatischen, eingehender zu besprechen sein wird, erübrigt es sich an dieser Stelle weiter auf Einzelheiten einzugehen. Es sei nur festgehalten, daß es sowohl in der Protozoen- als auch in der Metazoenflimmerzelle *zwei* topisch verschiedene Fibrillensysteme gibt, ein ektoplasmatisches und ein entoplasmatisches, die auf Grund entsprechender, von ihnen erfüllter Bedingungen, zur Reizleitung bzw. Koordination in Beziehung gesetzt werden können.

### b) Das Silberliniensystem:

#### Darstellung und morphologische Verhältnisse.

Da die Methodik zur Darstellung des Silberliniensystems anderwärts (KLEIN, I—10) ausführlich beschrieben worden ist, mag hier nur hervorgehoben werden, daß die verwendete Methode nicht auf chemischen Fixierungsmitteln, sondern auf einfacher *Entquellung*<sup>1</sup> aufgebaut ist. Das durch diese Methode dargestellte fibrilläre System wurde deshalb, weil es nach Reduktion des gespeicherten Silbersalzes in Form schwarzer Linien erscheint, *Silberliniensystem* (KLEIN, 2) genannt; mit Rücksicht auf physiologische Leistung eine nichts präjudizierende Bezeichnung.

In morphologischer Beziehung bietet das Silberliniensystem folgende Verhältnisse. Die einfachste Form dieses Systems, seine Grund- und Ausgangsform, ist diejenige, die infolge ihres gleichförmigen Gefüges die Möglichkeit besitzt, sich durch entsprechende Verschiebungen bzw. Verdichtungen nach verschiedenen Richtungen hin differenzieren zu können. Sie tritt als *engmaschiges Gitter* auf (Abb. 14). Dieses engmaschige Gitter

<sup>1</sup> Entsprechende Resultate, die mit Fixierungsmittel arbeitenden Methoden, wie z. B. diejenige von v. GELEI (8) und CHATTON erhalten wurden, lassen sich nicht unmittelbar mit den von mir gezeitigten Resultaten vergleichen (KLEIN, 9). — Eine kritische Gegenüberstellung der CHATTONSchen und meiner Ergebnisse findet sich in meiner Arbeit: Silberliniensystem und Infraciliatur. Arch. f. Protistenkunde, 1932 im Druck.

breitet sich gleichmäßig über den ganzen Zellkörper aus, und zwar in der periphersten Lage des Ektoplasmas. Sein Baumaterial bilden aus argentophilem Plasma bestehende Fibrillen, die *zwischen* den distalen Umfängen der ektoplasmatischen Plasmawaben oder Alveolen verlaufen. Die räumliche Lage dieses Systems ist somit genau bestimmt; es breitet sich über die distale Fläche des ektoplasmatischen Waben- oder Alveolar-saumes, knapp unter der Pellicula aus. Seine Fibrillen treten als *Zwischensubstanz* zwischen den einzelnen Plasmawaben bzw. ihren distalen Umfängen auf. Da diese Umfänge unregelmäßige Polygone bilden, muß ein fibrilläres System, das die Gesamtheit dieser Umfänge umzieht, sich zwischen der Gesamtheit derselben ausbreitet, die Form eines Gitters mit polygonalen Maschen, deren Durchmesser denjenigen der Plasmawaben entsprechen, annehmen. Die Maße der Gittermaschen entsprechen tatsächlich den betreffenden Wabenmaßen und betragen 0,75 bis 1  $\mu$  (KLEIN, 2). Engmaschige Gitter (Abb. 14) wurden bis jetzt beschrieben bei *Prorodon teres* und *P. ovum*, *Trachelius ovum*, *Dileptus anser*, *Glaucoma pyriformis*, *Gastronauta membranaceus*, *Lacrymaria*, *Spirostomum*, *Stentor*, *Microthorax*, *Oxytricha*, *Metopus*, *Saprodinium*, *Epalxis*, *Discomorpha* und *Podophrya* (Suctor) (KLEIN, 1—10).

Im allgemeinen sind bei dieser Form des Silberliniensystems bestimmte Richtungen im Verlaufe der dasselbe zusammensetzenden kurzen Fibrillen *nicht* nachzuweisen, es ziehen diese vielmehr, den allen Richtungen folgenden polygonalen Umfängen der Plasmawaben entsprechend, ebenfalls nach allen Richtungen, ohne daß eine derselben dominierend hervorträte. Die Fibrillen einiger engmaschiger Gitter (z. B. bei *Dileptus anser*, *Prorodon*, Abb. 15) zeigen jedoch bereits die Tendenz, gewisse Verlaufsrichtungen vor allen anderen zu bevorzugen. Diese bevorzugten Richtungen sind eindeutig bestimmt durch den Verlauf der *Cilienreihen*: die Ausrichtung der betreffenden Fibrillen erfolgt derart, daß sie sich parallel zu den Cilienreihen einstellen. Ohne unmittelbare Beziehung der Cilienreihen zum Silberliniensystem müßte dieses Verhalten eines ersichtlichen kausalen Zusammenhanges ent-



Abb. 14. Engmaschiges Gitter. Oben: von *Glaucoma pyriformis*; unten: von *Stentor igneus*. s Silberlinien, b Basalkörner.  
(Nach B. M. KLEIN, 1926, 1927.)



behren. So ein unmittelbarer Zusammenhang besteht aber insoferne, als die *Basalkörner* bzw. Basalkornapparate (vgl. S. 89) aller Cilien im *Silberliniensystem*<sup>1</sup> liegen, die gleiche Reaktion wie dieses dem Silber gegenüber aufweisen, ein Bestandteil dieses Systems sind und, wie sich im nächsten Abschnitt zeigen wird, auch in einem genetischen Verhältnis zu ihm stehen. Vorläufig genügt das rein morphologische Verhältnis zwischen Silberlinie und Basalkorn, um eine hinreichende Beziehung für die Möglichkeit gegenseitiger Beeinflussung dieser beiden Gebilde zu besitzen. Diese Beeinflussung kommt nicht nur in der angegebenen Form

des Ausrichtens von Fibrillen des Silberliniensystems nach den Cilien bzw. den Basalkornreihen zustande, sondern findet auch noch ander-

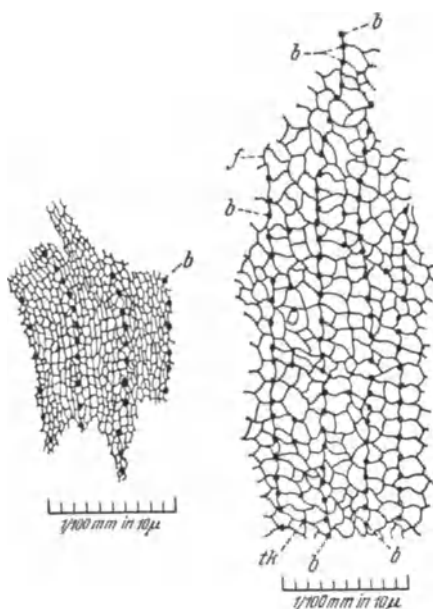


Abb. 15. Engmaschige Gitter, bei denen bereits eine Ausrichtung der Fibrillen sichtbar ist. Links: *Dileptus anser*; rechts: *Prorodon teres*. *b* Basalkörner, *f* Fibrillen des Silberliniensystems, *tk* Trichocystenkömer. (Nach B. M. KLEIN, 1930.)

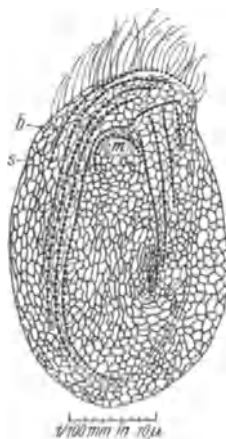


Abb. 16. Weitmaschiges Gitter von *Chilodon uncinatus* (Ventralseite). *s* Silberlinien; *b* Basalkörner. *m* Cytostom. (Nach B. M. KLEIN, 1926.)

weitigen Ausdruck. Das engmaschige Gitter geht nämlich bei gewissen Formen in ein weitmaschiges über (z. B. bei *Chilodon*, Abb. 16). Das wesentliche dieses Überganges besteht darin, daß die Silberlinien, die beim engmaschigen Gitter noch in *allen* Zwischenwabenzügen vorhanden sind, beim weitmaschigen Gitter nur mehr in einem Teil der Zwischenwabenzüge vorkommen. Ist beim engmaschigen Gitter noch jede einzelne Plasmawabe von einer Silberlinie, einer Gittermasche, umzogen, so ist beim weitmaschigen Gitter dieses Verhältnis insoferne

<sup>1</sup> Die Angabe JACOBSONS, daß in einem Falle, nämlich bei *Holophrya*, die Basalkörner nicht im Silberliniensystem liegen, beruht auf einer Teilimprägnierung, da bei gut imprägnierten Holophryiden die Basalkörner, wie in allen Fällen sonst, in den Silberlinien liegen.

anders, als hier eine Gittermasche nicht mehr nur je eine einzige Wabe, sondern eine kleinere oder größere Gruppe von Waben umzieht. Bei den weitmaschigen Gittern liegt somit eine *Reduktion* der Zahl der auf Grund der vorhandenen Waben bzw. Zwischenwabenzüge möglichen Fibrillen vor. Die Weite der Maschen wächst, während ihre Zahl abnimmt. Bei dieser Reduktion ergibt sich nun wieder eine Beziehung zwischen Silberlinie und Basalkorn insoferne, als Silberlinien, die Basalkörner führen, nie verschwinden, niemals in den Bereich der angegebenen Reduktion fallen. Das weitmaschige Gitter stellt jedoch noch nicht das

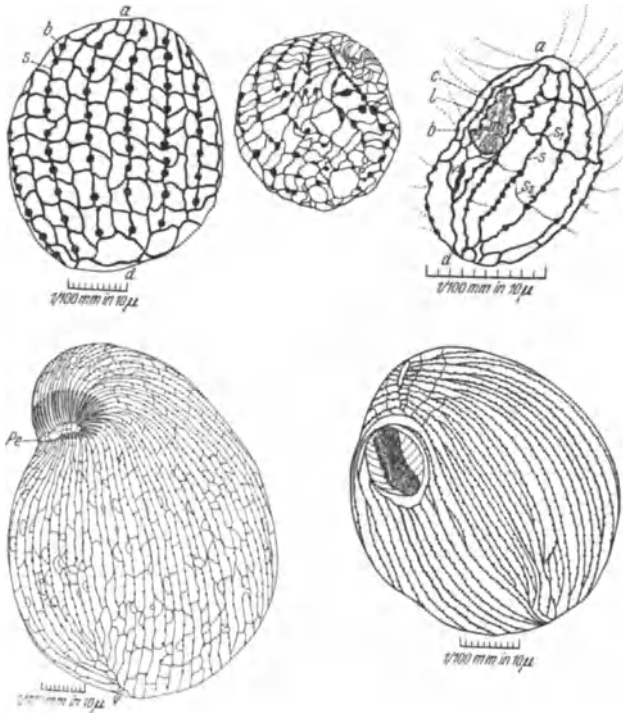


Abb. 17. Eine Reihe verschiedener Streifensysteme. Obere Reihe: *Euplotes*, Dorsalseite, *Colpoda steinii*, *Cyclidium glaucoma*. Untere Reihe: *Plagyophyla nasuta*, *Glaucoma scintillans*. *s* Silberlinien; *b* Basalkörner; *a* apikaler Pol; *d* distaler Pol; *pe* Peristom. (Nach B. M. KLEIN, 1926, 1930.)

Endergebnis jener Tendenz dar, die auf Reduktion von Silberlinien geht. Es werden nämlich bei entsprechenden Formen die Maschen immer noch weiter und weiter, so daß schließlich Silberliniensysteme entstehen, wie sie auf der Abb. 17 abgebildet sind. An dieser Bilderreihe ist deutlich zu sehen, daß mit dem Weiterwerden der Maschen die Silberlinien auch bestimmte Richtungen in ihrem Verlaufe aufweisen. Aus dem ursprünglichen Vielerlei der Verlaufsrichtungen sind ihrer nun ganz bestimmte herausgehoben. Wieder, wie schon bei der angegebenen ersten Ausrichtung von Silberlinien bei engmaschigen Gittern, wird auch in diesen

weiteren Fällen die Richtung derselben durch die Anordnung der Basalkörner bzw. Basalkornreihen bestimmt, neben den, die die ersteren, meist rechtwinklig zu ihnen stehend, verbinden. In jenen vielen Fällen, wo die Cilienreihen und somit die Basalkornreihen *meridional* verlaufen, ergibt sich nun ein Silberliniensystem, das aus meridional gerichteten, die Basalkörner führenden Silberlinien, den *Silberlinienmeridianen*, besteht, die durch äquatorial verlaufende Querbrücken verbunden werden (Abb. 17). In jenen Fällen, wo bei einem weitmaschigen Gitter die Maschen schon *sehr* weit geworden sind und die Silberlinienmeridiane die Oberfläche des Ektoplasmas in parallel zueinander verlaufende *Streifen* zerlegen, wird von *Streifensystemen* (KLEIN, 4) gesprochen. Je nachdem, ob die betreffenden Ciliaten engmaschige Gitter oder Streifensysteme tragen, kann man diese Tiere in *Striatophorae* und *Retinophorae* einteilen (KLEIN, 4). In allen Fällen, ob es sich nun um ein Gitter- oder Streifensystem handelt, *liegen die Basalkörner in den Silberlinien*, werden durch diese *verbunden*. Die Tendenz, die bei den engmaschigen Gittern nach und nach zur Reduktion von Silberlinien führt, so daß schließlich aus ihnen die Streifensysteme hervorgehen, trifft nur denjenigen Teil der Fibrillen, die keine Basalkörner führen; so wirkt sich die betreffende Tendenz so aus, daß die durch Silberlinien dargestellte *Verbindung* der Basalkörner, die schon im engmaschigen Gitter vorhanden ist, durch Reduktion entsprechender, an dieser Verbindung nicht unmittelbar beteiligter Fibrillen, immer deutlicher herausgelöst wird und sich in Bezug auf Fibrillenverbrauch immer ökonomischer gestaltet. Durch diesen Vorgang kommt es dazu, daß die Fibrillen des Silberliniensystems, die ursprünglich, bei den engmaschigen Gittern, nur über ganz kurze Strecken, über die Länge einer Wabenkante, verlaufen, um dann mit anderen, gleich kurzen Fibrillen in Stoßpunkten zusammenzutreffen und sich mit ihnen zu verlöten, so daß also diese Fibrillen in dem Maße, als ihrer durch Reduktion weniger werden, über immer längere Strecken verlaufen müssen. Dadurch erfahren bei den weitmaschigen Gittern und insbesondere bei den Streifensystemen die Bedingungen, unter denen bei engmaschigen Gittern die Silberlinien verlaufen, eine Änderung. Es ist nun festzustellen, ob den verschiedenen, für den Verlauf der Silberlinien in Frage kommenden Bedingungen, verschiedene Bautypen der Silberlinien entsprechen, d. h., ob jene Tendenz, die auf der einen Seite die Zahl der ursprünglich vorhandenen Silberlinien reduziert, sich auf der anderen Seite dahin auswirkt, die im System verbleibenden Fibrillen gestaltlich den im angegebenen Sinne geänderten Bedingungen anzupassen. Eine Antwort auf diese Frage kann der Feinbau der Silberlinien geben. Sollte es sich herausstellen, daß die Silberlinien der engmaschigen Gitter anders gebaut sind als diejenigen der Streifensysteme, so wäre dadurch gezeigt, daß auch bei den Silberlinien verschiedenen Existenzbedingungen verschiedene Bautypen entsprechen. Bevor die feineren

Bauverhältnisse der Silberlinien im besonderen beschrieben werden, ist darauf hinzuweisen, daß diese Gebilde im allgemeinen sehr hinfällig sind, durch einwirkende Schädlichkeiten *vor* allen anderen Zellbestandteilen zerstört werden, weder im physikalischen noch im chemischen Sinne nennenswerte Festigkeit besitzen, mit einem Worte in jeder Beziehung sehr *labil* sind. Stützende, festigende Funktionen zu übernehmen, dazu sind sie völlig ungeeignet. Die Labilität der Silberlinien ist es, die ihre Existenz solange verbarg, denn durch fast alle mikrotechnischen Methoden werden diese Gebilde zerstört (— und im lebenden Tier sind sie wegen ihres, mit der Umgebung fast gleichen Lichtbrechungsvermögens nicht oder kaum sichtbar). Die Labilität der Silberlinien ist es aber auch, die Auskunft über den feineren Bau dieser Gebilde gibt. Kommt es nämlich durch Schädlichkeiten, die während der Entquellung auf das Objekt einwirken, dazu, daß die Silberlinien nicht in ihrem ursprünglichen Zustand erhalten bleiben, sondern „zerfallen“, sich in kleinste Plasmatröpfchen auflösen, so sieht man nach der Reduktion der Silber-salzlösung statt der intakten Fibrille eine Reihe größerer oder kleinerer geschwärzter Tröpfchen und für den Fall, als die betreffende zerfallene Fibrille einem engmaschigen Gitter angehörte, sonst — *nichts!*. Anders liegt die Sache, wenn die betreffende Fibrille einem Streifensystem entstammt. In diesem Falle sieht man außer den geschwärzten Plasmatröpfchen, dort, wo die Silberlinie gelegen hatte, einen blassen Zug feinsten Fibrillen. Es existiert somit zwischen den Silberlinien engmaschiger Gitter und denjenigen der Streifensysteme ein Bauunterschied insoferne, als die ersteren nur aus einem plasmatischen Anteil bestehen, während die letzteren neben diesem, neben der *plasmatischen Komponente*, auch noch eine fibrilläre, etwas widerstandsfähigere Komponente besitzen. Die plasmatische Komponente überzieht in diesen Fällen die fibrilläre. Um den angegebenen Unterschied durch eine Bezeichnung hervorzuheben, wurden die Silberlinien engmaschiger Gitter *Profibrillen*, diejenigen der Streifensysteme *kombiniert gebaute Fibrillen* benannt (KLEIN, 4). Die Differenzierung einer fibrillären Komponente gerade bei den Silberlinien der Streifensysteme, die über weitere Strecken verlaufen müssen als dies bei den engmaschigen Gittern der Fall ist, legt den Gedanken nahe, daß diese Komponente für das Plasma der Fibrille stützende Funktion hat, daß es der Silberlinie erst auf Grund dieser Komponente möglich ist, über größere Distanz (als die Länge einer Wabekante) zu verlaufen. Daß die fibrilläre Komponente der plasmatischen gegenüber die „festere“ ist, ergibt sich aus der Tatsache, daß in jenen Fällen, wo die letztere durch irgendeine Schädigung zerstört wurde, die Festigkeit der ersteren noch hinreicht, um weiter zu bestehen, d. h. widerstehen zu können. Da bei den primitivsten Systemtypen, den engmaschigen Gittern, die Silberlinien nur aus einem plasmatischen Anteil bestehen, so ist dieser als der wesentliche und primäre, die später bei den Silberlinien

der Streifensysteme hinzukommende fibrilläre Komponente als der sekundäre Anteil zu betrachten. Es hat sich also ergeben, daß verschiedenen Bedingungen mit Rücksicht auf den kürzeren oder längeren Verlauf der Silberlinien, verschiedene Bautypen dieser letzteren entsprechen: Profibrillen und kombiniert gebaute Fibrillen.

Im Anschluß an diese Verschiedenheit der Fibrillen bei engmaschigem Gitter und Streifensystem ist noch einer, bei diesen beiden Systemtypen auftretenden Verschiedenheit zu gedenken, die sich auf die Einpflanzung der Basalkörner in die Silberlinien bezieht. Wie schon betont, liegen die Basalkörner immer in den Silberlinien. Bei den engmaschigen Gittern nun sind die Basalkörner immer dort zu finden, wo zwei oder mehrere, in verschiedener Richtung laufende Profibrillen aneinander stoßen, einen *Stoßpunkt* bilden. Bei den Streifensystemen hingegen, die auf Grund ihrer reduzierten Fibrillenzahl nur mehr verhältnismäßig wenige Stoßpunkte aufweisen, liegen die Basalkörner meist in den meridional verlaufenden Silberlinien, auch, und sogar größtenteils, an Stellen, wo keine sichtbaren Stoßpunkte vorhanden sind. Scheinbar sind bei engmaschigem Gitter- und Streifensystem mit Rücksicht auf die Position der Basalkörner verschiedene Momente ausschlaggebend. Da sich Reihen aufstellen lassen, die vom engmaschigen Gitter ausgehend, alle Übergänge

zum extremen Streifensystem führen, so wird sich wohl entscheiden lassen, ob tatsächlich in der betreffenden Hinsicht ein Unterschied existiert, oder nur scheinbar ein solcher vorliegt. Untersucht man daraufhin ein System, das, wie z. B. jenes von *Chilodon* (Abb. 18), zwischen engmaschigem und weitmaschigem Gitter in der Mitte liegt, so läßt sich folgendes feststellen. An jenen Stellen des Systems, wo die Maschenweite derart ist, daß die entstehenden Stoßpunkte in solchen Abständen liegen, wie sie für die jeweils vorhandenen Basalkörner erforderlich sind, liegen diese in den betreffenden Stoßpunkten wie bei einem engmaschigen Gitter.

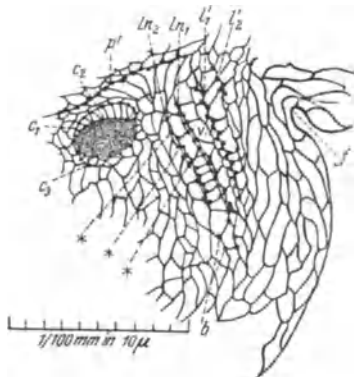


Abb. 18. Links laterale Basalkörnerreihen, praorale Reihe und Cytostom von *Chilodon uncinatus* EHRBG.  $v_1$  mit der Verteilerlinie  $v$ ,  $e_1$   $e_2$   $e_3$  Basalkörnerreihen um das Cytostom, \* neu entstehende Basalkörner,  $f$  Teilungsfurche. (Nach B. M. KLEIN, 1927.)

An jenen Stellen jedoch, wo die Maschenweite zu groß ist, um für die, in bestimmten und geringeren Abständen aufeinanderfolgenden Basalkörner die nötige Anzahl von Stoßpunkten abgeben zu können, tritt neben jener Silberlinie, in der die Basalkörner liegen, eine zweite, parallel zu ihr verlaufende auf, die zu der ersteren so viele Queräste hinübersendet, als Stoßpunkte für die betreffende Zahl von Basalkörnern fehlen (Abb. 18). Die zweite Silberlinie, die sozusagen als Stoßpunkt-

verteiler wirkt und auch als *Verteilerlinie* (KLEIN, 3) bezeichnet wird, liefert mitten in einem Feld mit einer Maschenweite, die zur Bildung der notwendigen Stoßpunkte zu groß ist, die entsprechende Zahl solcher, so daß also auch in diesem Falle jedes Basalkorn in einem Stoßpunkt von Silberlinien liegt. Diese Verteilerlinie ist nun auch bei ausgesprochenen Streifensystemen nachzuweisen. Bei *Cinetochilum* (Abb. 19) z. B. ist jeder der Silberlinienmeridiane, in dem die Basalkörner liegen, doppelt:

Meridian und daneben Verteilerlinie. Dort, wo ein Basalkorn liegt, sind diese beiden Fibrillen eng aneinandergerückt, bilden den für die Existenz des Basalkornes notwendigen Stoßpunkt. Die Fibrille, in der die Basalkörner liegen und die parallel zu ihr verlaufende Verteilerlinie rücken in anderen Fällen immer näher zusammen, es entsteht der „Zweiliniestreifen“ (KLEIN, 3) und schließlich legen sich diese beiden Silberlinien so eng aneinander, daß sie kein sichtbarer Zwischenraum mehr trennt. Aber auch in diesen Fällen (z. B. *Didinium*, *Urocentrum* usw.) zeigt ein plötzliches, mehr oder weniger starkes Auseinandertreten der sonst zusammenliegenden Silberlinien, daß nicht eine

einheitliche Silberlinie, sondern ein aus zwei solchen gebildetes Aggregat vorliegt. Besonders deutlich wird diese Zusammensetzung bei manchen Arten an denjenigen Stellen, an denen Basalkörner liegen: vor jedem Basalkorn teilt sich das Aggregat, in seine beiden Komponenten (Zirkularfibrille — vgl. später) auf, die sich dann an der Stelle, wo das Basalkorn liegt, wieder vereinigen, den notwendigen Stoßpunkt bildend (z. B. *Euplotes*; KLEIN, 3). Aus diesen Angaben geht wohl mit genügender Deutlichkeit hervor, daß sowohl bei engmaschigen Gittern, als auch bei Streifensystemen die Basalkörner in Stoßpunkten von Silberlinien liegen. Der Unterschied ist nur, daß diese Stoßpunkte im ersten Fall deutlich sichtbar sind, im zweiten Fall aber, und zwar in dem Maße, als die beiden zueinander parallelen Fibrillen des Zweiliniestreifens näher zusammenrücken, immer schwerer sichtbar werden, bis sie schließlich, wenn beide Fibrillen völlig zusammenliegen, überhaupt nicht mehr sichtbar werden können. Dies ist natürlich kein Grund die Bildung von Stoßpunkten in diesen Fällen zu leugnen, denn Verteilerlinie und Zweiliniestreifen zeigen deutlich die Tendenz, auch außerhalb des Rahmens des engmaschigen Gitters Stoßpunkte für die Existenz von Basalkörnern zu bilden. Ebenso wie die übrigen bisher besprochenen Befunde keinen

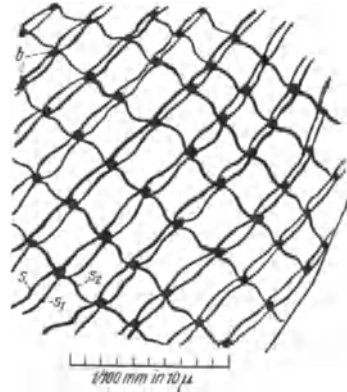


Abb. 19. Zweiliniestreifen aus dem Silberliniensystem von *Cinetochilum margaritaceum*. *b* Basalkörner; *s* und *s*<sub>1</sub> die beiden Züge des Zweiliniestreifens; *s*<sub>2</sub> die queren Verbindungen. (Nach B. M. KLEIN, 1926.)

prinzipiellen Unterschied zwischen engmaschigem Gitter- und Streifen-system aufweisen konnten, so ergibt sich ein solcher auch aus der Position der Basalkörner in diesen beiden Systemtypen nicht. Das Streifen-system ist in ökonomischer Beziehung weiter als das engmaschige Gitter, ohne aber grundsätzlich anders zu sein als dieses.

Der Zweiliniestreifen, der sich aus der Verteilerlinie und ihrer Bezugsfibrillen herleitet, zeigt, daß zwei zueinander parallele Silberlinien, die immer näher zusammenrücken, schließlich das Aussehen einer scheinbar einfachen Silberlinie annehmen können. Tatsächlich liegt aber ein Bündel vor, das in diesem Falle aus zwei Fibrillen besteht. Die Zahl der im Bündel vorhandenen Fibrillen kann in anderen Fällen weit höher sein. Sehr viele, scheinbar einfache Silberlinien der Streifensysteme sind nun solche Fibrillenbündel oder genauer ausgedrückt, Bündel kombiniert

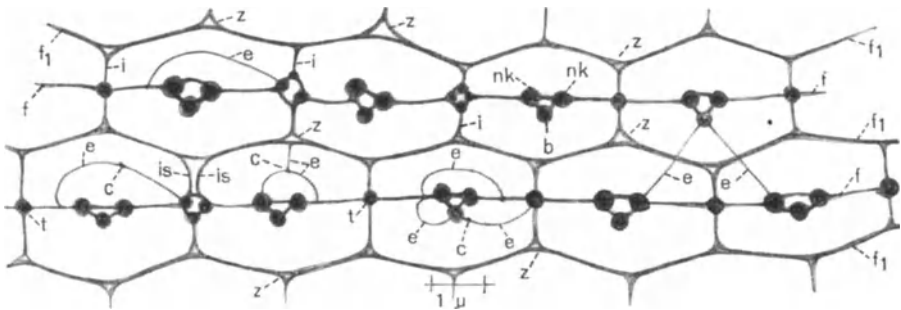


Abb. 20. Eine Partie aus dem Silberliniensystem der Ventralseite von *Paramaecium aurelia* O.F.M.  $\delta$  Basalkörner; *nk* Nebenkörner; *t* Trichozystenkörner (hier und da in Mehrzahl vorhanden);  $f_1$  Silberlinien des „indirekt“ verbindenden Systems; *z* Stellen, an welchen Fibrillenbündel mit zwei Wurzeln von  $f_1$  abgegeben bzw. aufgenommen werden; *i* der durch Vereinigung dieser beiden Wurzeln gebildete Fibrillenzug, der über die Trichozystenkörner zu den Silberlinien (Fibrillenzügen) *f* des „direkt“ verbindenden Systems führt; *is* Fibrillenzüge, die sich nach ihrem zweiwurzeligen Ursprung nicht wie bei *i* vereinigen, sondern auch in ihrem weiteren Verlauf isoliert bleiben; *e* allerfeinste Fibrillen (Elementarfibrillen), die verschiedene Stellen des Silberliniensystems verbinden können; *c* kleinste, in den Elementarfibrillen liegende kugelige Körperchen. (Nach B. M. KLEIN, 1928.)

gebauter Silberlinien. Die einzelnen Silberlinien sind die *Teilfibrillen*. Dieses Bauverhältnis wird in zweifacher Form sichtbar. Einmal dann, wenn von einem solchen Bündel Abzweigungen ausgehen (Abb. 20). Diese Abzweigungen zeigen nämlich keinen einheitlichen Ursprung, dieser ist vielmehr aus zwei aus dem Hauptstamm austretenden Teilbündeln gebildet, die manchmal sogar, ohne sich, wie es gewöhnlich der Fall ist, zu vereinigen, weiterziehen. Daß es sich wirklich um Fibrillenbündel handelt geht daraus hervor, daß sie sich immer weiter aufteilen können und bei jeder weiteren Aufteilung, entsprechend der damit verbundenen Abgabe eines weiteren Bündels, immer dünner werden. Schließlich kann es dazu kommen, daß einzelne, sehr dünne Teilfibrillen aus einem Bündel austreten (Abb. 20e). Zum zweiten, und noch deutlicher stellen sich scheinbar einheitliche Silberlinien der Streifensysteme als Bündel von Teilfibrillen dann dar, wenn sie, wie dies bei gewissen Gelegenheiten

(Regeneration der Protrichozystenkörner, vgl. übernächsten Abschnitt) eintritt, plötzlich in ihre Teilfibrillen auseinandertreten (Abb. 28). Durch diese, später noch ausführlich zu behandelnde Erscheinung wird es besonders klar, daß die Silberlinien der Streifensysteme oft Bündel von Teilfibrillen darstellen.

Die bisherigen Ausführungen befaßten sich mit zwei Bestandteilen des Silberliniensystems, mit den eigentlichen Silberlinien, die als Profibrillen, kombiniert gebaute Fibrillen und schließlich als Fibrillenbündel auftreten können und dann mit einem anderen Bestandteil, den Basalkörnern. Da außer den Basalkörnern noch andere körnchenartige Gebilde im Silberliniensystem vorkommen, wird es nun unsere Aufgabe sein, diese weiteren Gebilde kennenzulernen. Vorher sei noch bemerkt, daß unter Silberliniensystem in *engerem* Sinne der rein fibrilläre Anteil dieses Systems gemeint ist, unter Silberliniensystem in *weiterem Sinne* hingegen, außer diesem Anteil auch die Basalkörner und alle anderen im System vorhandenen Bestandteile, — wie sie jetzt besprochen werden sollen.

Das Basalkorn wurde in einem früheren Abschnitt als Teil des Wimperapparates bzw. der Cilie behandelt und nun stellt sich heraus, daß es auch dem Silberliniensystem angehört. Ein Gebilde, das nach zwei Seiten gebunden ist, zwei Gebilden gleichzeitig angehört, setzt diese Gebilde in Beziehung, in *Relation* zueinander. Diese Relation findet auf der einen Seite ihren rein morphologischen Ausdruck und auf der anderen Seite, da Form und Funktion korrelativ verbunden sind, ihren physiologischen Ausdruck. Wegen dieser Beziehungen des Basalkornes kann dasselbe als *Relationskorn* (KLEIN, 4) bezeichnet werden. Vorläufig, in diesem morphologischen Abschnitt, mag nur die morphologische Relation, in die das Basalkorn Silberlinie und Cilie setzt, berücksichtigt werden. Das Basalkorn ist nun im Silberliniensystem nicht das einzige Gebilde, das etwas anderes zu diesem System in Beziehung setzt. Es gibt auch Relationskörner, die die Trichozysten bzw. die Protrichozysten (= Tektintröpfchen; BRESSLAU, 2—8) zum Silberliniensystem in Relation setzen: die *Trichozysten-* bzw. die *Protrichozystenkörner*. Interessant ist, daß sich Relationskörner, besonders Basalkörner im Silberliniensystem noch erhalten können, wenn das durch sie zu diesem System in Beziehung gesetzte Gebilde lange nicht mehr existiert, im Laufe der phylogenetischen Entwicklung verschwunden ist. Solche Relationskörner, die insofern als *Rudimente* anzusprechen sind, als eines jener beiden, durch sie in Beziehung gesetzten Gebilde fehlt, haben sich als Spuren ehemaliger phylogenetischer Zustände erhalten. Durch solche Basalkornrudimente lassen sich bei Tieren, die, wie die *Ctenostomidae*, heute ganz ausgefallene Bewimperungsverhältnisse aufweisen, die ursprünglichen Zustände rekonstruieren, worauf später noch zurückzukommen sein wird.



Fibrillen und Relationskörner des Silberliniensystems, von denen bis jetzt die Rede war, liegen beide im selben Niveau, das in der periphersten ektoplasmatistischen Schicht gegeben ist. Aus diesem Niveau erheben sich nun, von den Basalkörnern entspringend und als Längsachse der Cilien verlaufend, kombiniert gebaute Silberlinien, die nichts anderes als den *Achsenfäden* mit seinem argentophilen Überzug, der früher bereits erwähnten sensiblen Komponente darstellen. Da über diese später und in anderem Zusammenhang noch einiges zu sagen sein wird, mag hier nur in morphologischer Hinsicht noch bemerkt werden, daß diese, durch die Cilien über das Niveau, in dem sich das übrige Silberliniensystem ausbreitet, hinauswachsenden Silberlinien, an ihrem distalen Ende eine knöpfchenförmige Ansammlung argentophiler Substanz, ein *Endorganoid* tragen.

Bei diesen, durch die Cilie auswachsenden Silberlinien, treten die beiden, eine kombiniert gebaute Silberlinie zusammensetzenden Komponenten, die fibrilläre und die plasmatische, sehr deutlich in die Erscheinung. Die fibrilläre Komponente ist in diesem Falle besonders kräftig entwickelt, denn sie hat hier nicht nur der plasmatischen Komponente, sondern dem gesamten Organoid der Cilie als Stütze zu dienen. Bei den die Cilien durchziehenden Silberlinien tritt der Typus der kombiniert gebauten Silberlinie zuerst auf, denn auch bei Tieren, deren Silberliniensystem sonst nur aus Profibrillen besteht, also ein engmaschiges Gitter ist, zeigen die in Rede stehenden Fibrillen bereits einen Aufbau aus zwei Komponenten.

Alle wesentlichen Bestandteile des Silberliniensystems wurden in der bisherigen Schilderung vorgeführt. Es war von dem fibrillären Bestandteil, den eigentlichen Silberlinien, die als Profibrillen und kombiniert gebaute Fibrillen auftreten, von den verschiedenen Relationskörnern und von den Achsenfäden der Cilien die Rede. Anzugeben ist nun noch, in welchem Zusammenhang alle diese Gebilde stehen. Dieser Zusammenhang ergibt sich aus dem bisher Vorgebrachten beinahe von selbst, es muß aber doch ausdrücklich auf die Art desselben hingewiesen werden. In dem Fibrillenkontinuum des Silberliniensystems liegen in den Silberlinien, in vollster Kontinuität, die Relationskörner und aus diesen nehmen, ebenfalls kontinuierlich, die Achsenfäden ihren Ursprung. Der Zusammenhang aller Bestandteile des Silberliniensystems ist ein *kontinuierlicher*, das Silberliniensystem in weiterem Sinne ist der Ausdruck vollster *Kontinuität*. In einem späteren Abschnitt, in dem gezeigt werden wird, daß alle die Bestandteile des Silberliniensystems nicht nur in einem morphologischen, sondern auch in einem genetischen Verhältnis zueinander stehen, wird sich ihr kontinuierlicher Zusammenhang in vollster Klarheit ergeben.

Die Elemente des Silberliniensystems sind nun nach ihrer Morphe besprochen.

Bei den *Ciliaten* formen sich aus diesen Elementen die mannigfaltigsten Silberliniensysteme, die jeweils allen Stufen zwischen engmaschigem Gitter und Streifensystem entsprechen. Für unseren Zweck wäre es zu weit gegangen, die fast unerschöpfliche Mannigfaltigkeit im einzelnen wiederzugeben. Die interessanten Polbildungen der Silberliniensysteme, die phylogenetischen Beziehungen verschiedener Gruppen zueinander, die sich auf Grund entsprechender Befunde am Silberliniensystem, hauptsächlich an dessen rudimentären Relationskörnern ergeben, und die aus der gleichen Quelle erfließenden Beziehungen zwischen den verschiedenen Typen des Wimperkleides bei Ciliaten, liegen außerhalb des Rahmens dieser Arbeit. In jeder dieser Beziehung muß auf die betreffenden Originalarbeiten (KLEIN, 6—10) verwiesen werden.

Ein Silberliniensystem findet sich nicht nur bei Ciliaten. Schon bei *Rhizopoden* kann man es antreffen (Abb. 21). Die Silberlinien ziehen hier im Ektoplasma wie bei den Ciliaten von Cilie zu Cilie, von

*Axopodium* zu *Axopodium*, verbinden also die einzelnen Plasmaprotuberanzen ebenso, wie sie bei den Ciliaten die einzelnen Cilien verbinden.

Bei *Flagellaten* (KLEIN, 8) ist das Silberliniensystem ebenfalls anzutreffen. Besonders interessant sind die betreffenden Verhältnisse, die die koloniebildenden Arten, wie *Gonium*, *Eudorina* und *Volvox* aufweisen. Jede Einzelzelle dieser Wesen besitzt ein Silberliniensystem, das in den Basalkörnern der Flagellen sozusagen seinen Mittelpunkt hat. Vom Basalkornapparat gehen meridional verlaufende Fibrillen aus, die über den Zellkörper ziehen und die von einer äquatorialen Silberlinie gekreuzt werden. Für den Fall nun, daß diese Einzelzellen in einer Kolonie vereinigt sind, stehen ihre Silberliniensysteme untereinander in *Verbindung*, da in den Plasmodesmen bzw. durch sie hindurch Silberlinien der einen Zelle auf die Nachbarzellen und direkt in deren Silberliniensystem übergehen (Abb. 22). Dadurch sind alle Geißelapparate einer solchen Kolonie durch Fibrillen des Silberliniensystems miteinander verbunden. Es ist also hier auf der Basis der Vielzelligkeit dasselbe erreicht wie bei den Ciliaten auf der Basis der Einzelligkeit: in beiden Fällen Verbindung einer Anzahl gleichartiger Organisationselemente, die in diesen beiden besonderen Fällen den aus einer motorischen und sensiblen Komponente bestehenden Undulipodien entsprechen.



Abb. 21. Silberliniensystem eines Heliozoons. Die Silberlinien breiten sich zwischen den einzelnen Axopodien aus, ein weitmaschiges Gitter bildend.

Nicht nur bei Protozoenzellen, auch bei den Zellen der Metazoen läßt sich das Silberliniensystem nachweisen, und zwar in *zweifacher* Art: einmal bei der Metazoenfliemmerzelle als Verbindungssystem der einzel-

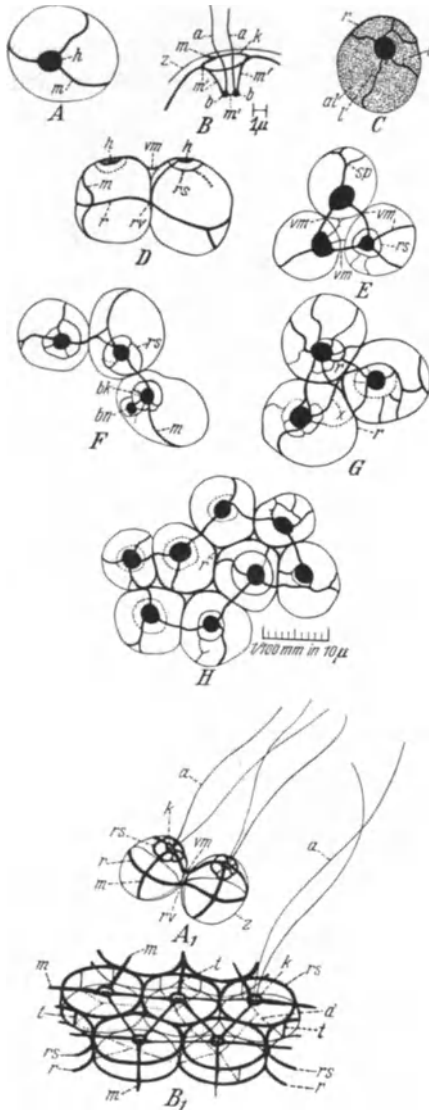


Abb. 22. Das Silberliniensystem von *Gonium* bei Einzelzellen und Zellkolonien. *A* Einzelzelle in der Ansicht auf den vorderen Pol; es sind drei Silberlinienmeridiane (*m*) zu sehen, die von dem, von der Kreisfibrille umgebenen (hier durch Niederschläge geschwärztem) Feld (*h*) ausgehen. Die Strukturen innerhalb der Kreisfibrille sind auf dem stärker vergrößerten Detailbild *B* zu sehen: *k* Kreisfibrille; *m'* der unter der Kreisfibrille hinziehende Meridianabschnitt, dem die Basalkörner (*b*) der beiden Geißeln aufsitzen; *a* Achsenfäden der Geißeln; *m* ein Meridian, der von *h* seinen Ursprung nimmt; *z* Zellkontur. *C* eine Einzelzelle von oben, die außer dem Silberliniensystem noch den Wabensaum (*al*) und zwei zwischen die Wabenzüge auswachsende Silberlinien (*l*) zeigt; *r* Äquatorialfibrille (bei *A* unter dem Zelleib, daher dort nicht sichtbar). *D* eine zweizellige Kolonie in seitlicher Ansicht, die Äquatorialfibrille (*r*) deutlich zu sehen, sie geht ununterbrochen (*rv*) von der einen auf die andere Zelle über, ebenso wie der betreffende Silberlinienmeridian (*vm*) eine Verbindung zwischen beiden Zellen herstellt. *E* eine dreizellige Kolonie mit deutlichen Silberlinienverbindungen zwischen den Basalkornapparaten der einzelnen Zellen; *rs* sekundäre Kreisfibrille; Äquatorialfibrille nur teilweise sichtbar (in der Zeichnung erscheint sie als stellenweise dicker Kontur der Zelle); *sp* sich aufteilender Meridian. *F* eine Kolonie mit einer in Teilung befindlichen Zelle. Aus der Silberlinienformation des ursprünglichen Basalkornapparates (*b k*) hat sich die Silberlinienformation des neuen Basalkornapparates (*b n*) gebildet; *rs* sekundäre Kreisfibrille. *G* Kolonie mit ziemlich dichtem Silberliniensystem; *x* ein Meridian, der direkt in die Äquatorialfibrille (*r*) einer anderen Zelle übergeht. *H* achtzellige Kolonie; *r* Äquatorialfibrille. Bei allen Abbildungen bedeuten *punktierte* Linien, daß an dem der Zeichnung zugrundeliegenden Präparat die betreffenden Silberlinien körnig zerfallen waren. Alle Bilder mit Ausnahme von *B* bei der gleichen Vergrößerung in dem unten stehenden Maßstabe; der Maßstab für *B* neben dieser Abbildung. — *A*<sub>1</sub> und *B*<sub>1</sub> Schemata des Silberliniensystems von *Gonium* (*A*<sub>1</sub>) und *Volvox* (*B*<sub>1</sub>). (Nach B. M. KLEIN, 1930.)

nen Cilien und dann zwischen den Metazoenzellen — so wie dies bei den koloniebildenden Flagellaten der Fall ist. Die zweite Art der Verbindung die in Flimmerepithelien natürlich neben der ersten vorkommt, ist im allgemeinen überhaupt nicht mehr an Flimmerzellen gebunden. Was die

erste Art des Vorkommens des Silberliniensystems betrifft, so ist dazu folgendes zu bemerken. KOLACEV hat bei den Flimmerzellen aus dem Darm von *Anodonta* nachgewiesen, daß die Basalkörner in den Knotenpunkten eines Netzes liegen und durch die Netzmaschen miteinander in

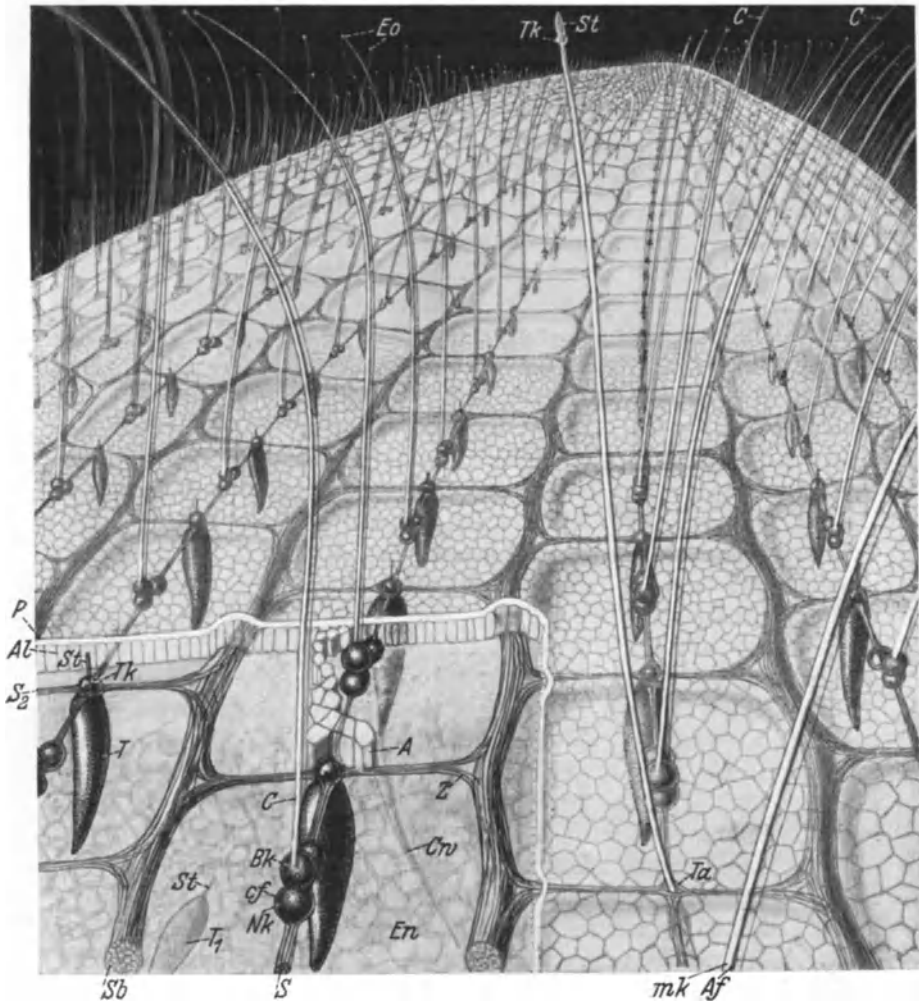


Abb. 23. Plastisches Schema über das Silberliniensystem von *Paramecium* in seinen Gesamtbeziehungen zu den übrigen Zellbestandteilen. Aufsicht auf die vordere Hälfte des Tieres, Dorsalseite. Links ist ein Stück Pellicula abgetragen und das Silberliniensystem frei herausparapariert gedacht. *P* Pellicula; *AL* Alveolarsaum; *A* einzelne Alveolen (Plasmawaben); *Sb* Silberlinienbündel; *Sg* quer von *Sb* abzweigende Silberlinien; *Z* Abzweigungsstellen; *S* Silberlinien, in denen die Basalkornapparate (*Bk*, *Nk*) und die Trichozystenkörner (*Tk*) liegen; *Bk* Basalkorn; *Nk* Nebenkorn; *cf* Zirkularfibrille; *T* Trichozysten, die dem Silberliniensystem durch das Trichozystenkorn (*Tk*) bereits angeschlossen sind; *T* Trichozysten, die aus dem Entoplasma gegen die Peripherie wandern, sie besitzen noch kein Trichozystenkorn, wohl aber bereits das Stiftchen (*St*); *Ta* eine ausgestoßene Trichozyste mit Trichozystenkorn (*Tk*) und stark verquollenem Stiftchen (*St*). *C* Cilien; *Eo* Endorganoid der Cilien; *mk* motorische Cilien-Komponente; *Cw* Cilienwurzel (nur in diesem einen Fall eingezeichnet).

Verbindung gesetzt sind (siehe Abb. 2). Mit der Silbermethode erhält man den gleichen Befund, d. h. man erhält ein *engmaschiges Gitter* — bei der *Metazoenflimmerzelle*. SAGUCHI hat bei den Flimmerzellen des Fußes und der Kiemen von *Anodonta*, des Pharynx von *Rana* und *Bufo*, des Ovidukts von *Triton* und des Samenausführungsganges der Maus nachgewiesen, daß die in parallelen Reihen angeordneten Basalkörner durch fibrilläre Differenzierungen untereinander verbunden sind. Dasselbe Ergebnis erhält man hier mit der Silbermethode: ein *Streifensystem* bei der *Metazoenflimmerzelle*. Die zweite Art, in der das Silberliniensystem bei den Metazoen auftritt, und die eine Verbindung der einzelnen Zellen bewirkt, vollzieht sich ebenso wie bei den koloniebildenden Flagellaten auf *interzellularem* Weg. Diese Verbindung existiert nicht nur zwischen Wimperzellen, sondern zwischen Zellen überhaupt. Es ergeben sich da Beziehungen zwischen Silberliniensystem und Interzellularsubstanz, über die in einem späteren Abschnitt noch etliches zu sagen sein wird. Hier sei nur eine morphologische Parallele gegeben: das engmaschige Gitter, das nicht nur die primitivste Form des Silberliniensystems darstellt, sondern auch zu den Streifensystemen insofern in einer sehr belangreichen Beziehung steht, als diese letzteren — wie sich später zeigen wird, unter mannigfachen Umständen auf jene primitive Stufe des engmaschigen Gitters regredieren können, breitet sich als *Zwischensubstanz* zwischen Organisationseinheiten niederer Ordnung, den Plasmawaben aus. Die Interzellularsubstanz der Metazoen breitet sich ebenfalls zwischen Organisationseinheiten, aber solchen höherer Ordnung, den Zellen aus. Das *Gemeinsame* ist, daß es sich in beiden Fällen um Systeme handelt, die als *Zwischensubstanz* verschiedene *Organisationseinheiten verbinden*.

Zum Schluß sei noch darauf hingewiesen, daß auch die Beziehungen zum Silberliniensystem, die die Protozoen- und die Metazoenflimmerzelle zeigen, für die, hier schon zu wiederholten Malen vertretene Einstellung spricht, daß zwischen diesen beiden Zelltypen prinzipielle Unterschiede *nicht* bestehen.

Wie sich das Silberliniensystem bei den Ciliaten topographisch darstellt, mag das plastische Schema (Abb. 23) wiedergeben, das alle wesentlichen Teile und Beziehungen des Silberliniensystems von *Paramaecium* zeigt. Auf verschiedene Vereinfachungen in der Darstellung ist in der ausführlichen Abbildungserläuterung hingewiesen.

### c) Das Silberliniensystem als koordinierendes bzw. nervöses System.

In dem der Koordination gewidmeten Abschnitt wurde diese merkwürdige Erscheinung erörtert, wobei sich schließlich herausstellte, daß das Vorhandensein eines besonders differenzierten, *koordinierenden* Systems bei den Flimmerzellen, gleichgültig, ob Protozoen- oder Metazoenflimmerzelle, nicht nur in das Bereich der Möglichkeit fällt, sondern

einen, an Gewißheit grenzenden Grad der Wahrscheinlichkeit für sich hat. Die Besonderheiten, die so ein koordinierendes System in morphologischer Beziehung auf Grund der gegebenen Verhältnisse zeigen müßte, sind im allgemeinen leicht anzugeben: ein solches System müßte die einzelnen Bewegungsorganellen *verbinden*, durch spezifisch differenziertes Plasma, das in höherem Maße als gewöhnliches, zu diesem Zwecke nicht spezialisiertes Plasma, die Fähigkeit besitzt, jene Reizqualitäten von Cilie zu Cilie zu leiten, die als *Koordinationsreiz* wirken. Entsprechend den, in dem betreffenden Abschnitt angeführten Tatsachen, aus denen hervorgeht, daß der Koordinationsreiz im Ektoplasma übertragen wird, müßte dieses System ein *ektoplasmatisches* sein. Die eben angegebenen Bedingungen, die von einem in einer Flimmerzelle vorhandenem koordinierendem System erfüllt werden müßten, werden nun, wie dies der vorhergehende Abschnitt zeigte, vom *Silberliniensystem tatsächlich und restlos erfüllt*. Besonders klar kommt dies am Silberliniensystem der *Ciliaten* zum Ausdruck, weshalb das Silberliniensystem dieser Tiere im Mittelpunkt der folgenden Ausführungen stehen wird. Die Tatsache, daß das in der Ciliatenzelle vorhandene *Silberliniensystem in morphologischer Hinsicht restlos jene Bedingungen erfüllt*, die an ein *koordinierendes System a priori* zu stellen sind, war der *erste* Grund, das *Silberliniensystem* als *koordinierendes* System anzusprechen. Der *zweite* Grund besteht darin, daß das Silberliniensystem diese Verbindung auch auf andere, koordiniert in Aktion tretende Organellen, wie z. B. Trichozysten und Protrichozysten, die durch eigene Relationskörner dem Silberliniensystem angeschlossen sind, ausdehnt. Der Koordinationsreiz gehört, worauf früher schon hingewiesen wurde, seiner Natur nach zu jener Art von Reizen, wie sie in einem nervösen System geleitet werden. Ein solches erfüllt die Bedingungen des *Reizschutzes* dadurch, daß es die Fähigkeit besitzt, Reize, die aus der Umwelt kommen, zu rezipieren und an jene Stellen weiterzuleiten, von denen die Reizantwort, die Reaktion, erfolgt. Es entwickelt sich daher stets in der Grenzschicht, die Um- und Innenwelt scheidet: bei den Metazoen ist diese Grenzschicht das Ektoderm, bei den Protozoen das Ektoplasma. Bei den Metazoen bildet sich das Nervensystem im Ektoderm und bei den Protozoen müßte es sich im Ektoplasma bilden. Nun bildet sich das Silberliniensystem tatsächlich im Ektoplasma der Zelle und erfüllt dadurch die Bedingungen, die an ein Reizschutz-, also nervöses System gestellt werden können: dies ist der *dritte* Grund, der das Silberliniensystem zur nervös-koordinierenden Leistung in Beziehung setzt. Es muß nun noch untersucht werden, *wie* im einzelnen im Silberliniensystem die betreffenden Leistungen: Reizrezeption, Reizleitung und Reizbeantwortung möglich sind. Ergibt es sich, daß das Silberliniensystem ein diesen Leistungen entsprechender Apparat ist, so wäre dies der *vierte* Grund in der betreffenden Reihe. Dieser vierte Grund mag nun entwickelt werden. Das

Silberliniensystem reicht in den von ihm ausgehenden, die Cilien der Länge nach durchziehenden Fibrillen in die Umwelt des Tieres, um dort frei in den Endorganoiden zu enden. Es durchzieht also dieses System die Cilien, jene Organoide, die schon früher aus vielerlei Gründen (vgl. Abschnitt 1/c) neben ihrer motorischen Funktion zur Sensibilität in Beziehung gesetzt wurden, stellt in ihnen die sensible Komponente dar, die als solche bis ans distale Ende der Cilie reicht. Die, die Cilien durchziehenden Fibrillen des Silberliniensystems, welche, wie erwähnt, teilweise den „Achsenfäden“ entsprechen, gehen über das Basalkorn und weiter über jene, die Basalkörner untereinander verbindenden Silberlinien auf *alle* Basalkörner und somit auf alle Cilien über, verbinden ein Vielerlei zu einer kontinuierlichen Einheit und erfüllen somit die besondere Aufgabe, „die Einzelbestandteile des Körpers immer mehr zu einem konsolidierten Mechanismus zu verschmelzen, der auf die veränderliche Außenwelt als eine Wesenheit reagiert“ (SHERRINGTON, nach LEVINE; vgl. S. 132). An den distalen Enden der Cilien, durch das dort vorhandene Endorganoid, erfolgt die Reizrezeption. Der rezipierte Reiz wird zentripetal weitergeleitet zum Basalkorn, also zu jenem Organoid, das als gemeinsame Basis die motorische und die sensible Komponente der Cilie zueinander in Beziehung setzt. Das Basalkorn wäre somit der Apparat eines *einfachen Reflexbogens*. Der durch die jeweiligen Reflexvorgänge im Basalkorn entstehende Reizzustand kann nun über die zwischen den einzelnen Basalkörnern bestehende Silberlinienverbindung als Koordinationsreiz, das ist ein die autonome und automatische Bewegung der Einzelcilie hemmender Reiz, von einem Basalkorn auf das andere übertragen werden, dort durch entsprechende Hemmung denselben Reizzustand und somit dieselbe Cilienbewegung auslösend, und zwar um jenes Zeitintervall später, als der Reiz zu jener Weiterleitung, die von der Überwindung mannigfacher Widerstände abhängig wird, braucht. Dieser Vorgang entspräche der metachronen Cilienbewegung, bei der die einzelnen aufeinanderfolgenden Cilien die gleiche Bewegungsphase je um ein bestimmtes Zeitintervall später zeigen. Je nach der Art des geleiteten Reizzustandes, seiner Intensität und der unter verschiedenen Umständen jeweils verschiedenen Leitungsgeschwindigkeit, kann gegebenenfalls aus der metachronen auch eine synchrone Bewegung resultieren. In jedem Fall wäre der geleitete Reizzustand, der Koordinationsreiz, durch neuerlich von den Endorganoiden rezipierte Reize modifizierbar, so daß immer eine, auf die jeweils in der Umwelt herrschende Reizgröße abgestimmte koordinierte Bewegung möglich wäre. Es ergibt sich so, daß das Silberliniensystem ein den Leistungen der Reizrezeption, der Reizleitung und der Reizbeantwortung entsprechender Apparat ist.

Als *fünfter* Grund für den nervös-koordinierenden Charakter des Silberliniensystems kommt der Feinbau seiner Fibrillen in Betracht.

Die kombiniert gebauten Silberlinien weisen nämlich den gleichen Feinbau auf wie die *Neurofibrillen* (KLEIN, 4). Sie bestehen ebenso wie diese aus einer festeren fibrillären und einer sehr labilen plasmatischen Komponente, und zwar umgibt die letztere als Plasmamantel die erstere. Da die Vorstufe der Streifensysteme, die nur aus einem Plasmaanteil bestehenden Profibrillen der engmaschigen Gitter sind und diese beiden Fibrillentypen sich ineinander verwandeln können (vgl. Abschnitt über Formbildung, S. 157), ohne daß hierbei je die plasmatische Komponente verschwindet (im Gegensatz zu der fibrillären Komponente, die immer nur in der kombiniert gebauten Fibrille vorhanden sein kann), so erscheint die plasmatische Komponente mit Rücksicht auf die *allgemeine* Funktion jedes Silberliniensystems als die wesentliche. Der Vorgang der Reizleitung wäre somit an die, im Gegensatz zur fibrillären Komponente immer vorhandene plasmatische gebunden. Bei Neurofibrillen ist die Frage, ob der festere fibrilläre oder der sehr labile plasmatische Anteil das leitende Substrat ist, scheinbar noch nicht endgültig geklärt (vgl. PARKER, I, 2). Nach den Ergebnissen BOECKES (I—4) fällt die Reizleitung dem *plasmatischen* Anteil zu. Die Verhältnisse bei den Silberlinien entsprächen somit den von BOECKE bei Neurofibrillen gezeitigten Resultaten.

Der Aufbau der kombiniert gebauten Silberlinien und weiter ihr jeweiliger Zusammenschluß zu Bündeln entspricht den Verhältnissen, wie sie bei den Neurofibrillen, den *reizleitenden* Elementen des Nervensystems der Metazoen, angetroffen werden.

Außer daß der Feinbau von kombiniert gebauter Silberlinie und Neurofibrille übereinstimmt, zeigt auch die plasmatische Komponente *beider* Gebilde (und auch die der Profibrille) die *gleiche* Einstellung dem Silber gegenüber, d. h. sie erweist sich in beiden Fällen als argentophile Substanz. Diese Argentophilie bildet einmal die Basis jener zahlreichen Silbermethoden, die zur Darstellung nervöser Strukturen verwendet werden, und sie ist auch die Basis für die Silbermethode zur Darstellung des Silberliniensystems und kann als *sechster* Grund für die Übereinstimmung der Funktion beider gerecht werden.

Der *siebente* und letzte der hier anzuführenden Gründe ist ganz eigenartiger Natur und bezieht sich auf das Verhalten des Silberliniensystems während der Konjugation. Wenn sich nämlich zwei Tiere zur Konjugation vereinigen, bleiben die Silberliniensysteme der beiden Partner nicht so, wie sie sind, bestehen, sondern *verwachsen* miteinander, und zwar derart, daß eine Grenze zwischen den beiden Systemen nicht mehr besteht (Abb. 24). Die beiden Systeme gehen eines in das andere über, bilden schließlich nur mehr ein einziges System, das die beiden Partner umgreift. Dieses eigenartige Verhalten kann im folgenden seine Begründung finden. Bevor sich die Tiere in der Konjugation vereinigen, finden sich die Cilien eines jeden, noch selbständigen Partners in streng



koordinierter Arbeit, die Koordination bei jedem der beiden hat nur auf jeden als einzelnen Bezug. In dem Moment, wo sich die Tiere vereinigen, ändert sich nun die Situation insoferne, als die Koordination der Cilien beider Tiere nicht mehr nur mit Rücksicht auf jedes der Einzeltiere abläuft, sondern die Arbeit der Cilien *beider* Tiere zusammengeordnet ist, d. h. die Cilien der beiden vereinigten Tiere arbeiten jetzt so, als gehörten sie alle einem einzigen Tier. Die Bewegungen eines

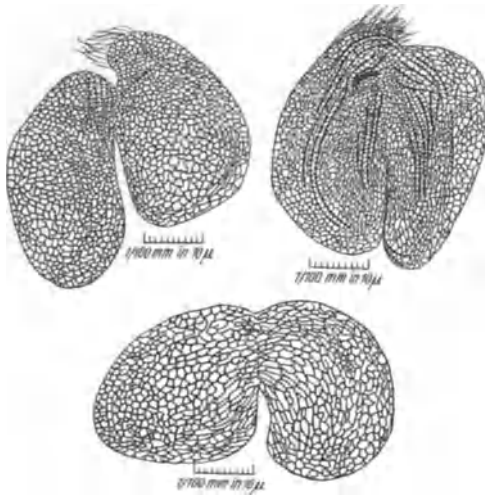


Abb. 24. Die Verwachsung der Silberliniensysteme der beiden Partner während der Konjugation. Drei aufeinanderfolgende Stadien. *Chilodon uncinatus* EHBRG. (Nach B. M. KLEIN, 1927.)

Konjugationspaares sind so rasch und sicher wie die eines Einzeltieres. Aus diesen leicht zu beobachteten Verhältnissen geht eindeutig hervor, daß so eine Koordination *zweier* Cilienkomplexe nur dann möglich ist, wenn die koordinierenden Systeme beider Tiere in die entsprechende Beziehung zueinander treten, sich verbinden, ineinander übergehen, miteinander verwachsen, Eins werden. Da gerade die Silberliniensysteme der betreffenden Tiere die Bedingung erfüllen, so verhalten sie sich

so, wie sich die koordinierenden Systeme beider Tiere verhalten müßten, und daraus geht hervor, daß das *Silberliniensystem gleichgesetzt werden kann dem koordinierenden System*. Dieser letzte Grund ist einer der schwerwiegendsten für die nervös-koordinierende Natur des Silberliniensystems. Da sich im nächsten Abschnitt zeigen wird, daß das Silberliniensystem die ektoplasmatistische Formbildung und damit auch jene, bei der Konjugation auftretenden ektoplasmatistischen Umbildungen aktiv beherrscht, ließe sich die Sache auch so darstellen, daß die Verwachsung der Silberliniensysteme deshalb erfolgt, damit ein einheitliches System entsteht, das die bei beiden Tieren notwendigen Umbildungen *einheitlich* gestalten kann, so daß die Umbildungen eines Partners denjenigen des anderen räumlich und zeitlich in jeder Beziehung entsprechen, einander zugeordnet, *koordiniert* sind. Es führt also die Betrachtung des Verwachsungsvorganges von der formbildenden Seite her wieder zur *Koordination* hin, und zwar zur Koordination von Umbildungsprozessen, wie das erstemal zu einer solchen der Cilienarbeit. Das Silberliniensystem entspricht somit von zwei verschiedenen Seiten aus einem *koordinierenden*

*System*, erfüllt die Bedingung eines nervös-koordinierenden und eines Formbildungen koordinierenden Systems, zeigt sich dadurch in funktioneller Hinsicht schon jetzt als pluripotent.

Ein weiterer, *achter* Grund kann erst im nächsten Abschnitt entwickelt werden.

Eines Gegenargumentes, das den Silberlinien *nur* eine stützende Funktion zuerkennt, ist hier noch zu gedenken. So eine Auffassung ist mit fast allen tatsächlichen Befunden unvereinbar (KLEIN, 9). Da in früheren Arbeiten (KLEIN, 2—9) ausführlich auf die betreffenden Punkte eingegangen ist, brauchen hier nur die zwei Haupt-Gegenargumente der Reihe nach aufgeführt werden. Erstens können die Silberlinien auf Grund ihrer geringen Festigkeit keine stützenden Gebilde sein: Ihre Festigkeit bzw. Widerstandskraft ist so gering, daß sie bei eintretenden Schädigungen *vor* allen anderen Bestandteilen zerstört werden (KLEIN, 9) und nicht, wie es für ein stützendes System zu erwarten ist, in solchen Fällen alle anderen Zellbestandteile überdauern. Dies ist auch der Grund, warum sich dieses System erst verhältnismäßig spät in Präparaten darstellen ließ. Zweitens bedingt die Festigkeit eines stützenden Systems, daß es als Ganzes sehr stabil ist. Damit stehen nun die im nächsten Abschnitt zu schildernden aktiven Formbildungsprozesse, die am Silberliniensystem oft in der kürzesten Zeit ablaufen, in vollem Widerspruch. Die Festigkeit und relative Starrheit eines stützenden Systems kann nicht die Basis für eine in diesem Grade auftretende Formlabilität, aktive Plastizität und proteusartige Veränderlichkeit sein (KLEIN, 9). Klar werden diese Verhältnisse sich erst im nächsten Abschnitt herausstellen, sie mußten aber hier schon erwähnt werden.

#### IV. Formbildung:

##### Das Silberliniensystem und die Formbildung.

Waren die im vorigen Abschnitt geschilderten Beziehungen des Silberliniensystems zur nervös-koordinierenden Leistung nur aus einer Anzahl von Argumenten zu erschließen, so können die nun zu beschreibenden Beziehungen des Silberliniensystems zur Formbildung unmittelbar gesehen werden.

Vor Eingehen auf das eigentliche Thema, das hauptsächlich an der *Ciliatenzelle* behandelt werden wird, mag noch erwähnt sein, daß ein Silberliniensystem, an dem sich momentan keine Bildungsprozesse abspielen, als *ruhendes* System bezeichnet wird. Ruhende Systeme finden sich bei Ciliaten immer dann, wenn an dem betreffenden Tier weder Um- noch Neubildungsprozesse ablaufen, das Tier also weder durch Teilung noch durch Konjugation oder irgendwelche Regenerationsvorgänge in Anspruch genommen wird.

Betrachtet man das Silberliniensystem eines in Teilung, Konjugation

oder Regeneration befindlichen Tieres, so ergeben sich recht merkwürdige Befunde. Bei der Teilung liegen die Dinge so, daß, *bevor* noch sonst irgendwo am Tier Anzeichen für die bevorstehende Teilung vorhanden sind, am *Silberliniensystem* Umbildungen aufzutreten beginnen, die diese ersten Anzeichen darstellen. Diese Umbildungen sind nichts anderes, als die Anlage der für das aus der Teilung hervorgehende zweite Tier notwendigen, im Muttertier nur in einfacher Garnitur vorhandenen ektoplasmatischen Organellen. Als erstes dieser Organellen legt sich im Silberliniensystem immer das neue Cytostom an (KLEIN, 3—6), d. h. an einer bestimmten Stelle dieses Systems, die vorher in keiner Weise von den umgebenden Stellen absticht, treten Umbildungen auf, die in ihrem weiteren Verlauf schließlich dazu führen, eine Silberlinienformation zu schaffen, die für das Cytostom des betreffenden Tieres charakteristisch ist.

Die Silberlinien zeigen hierbei allerlei Fähigkeiten: sie *wachsen*, *spalten* sich auf, *bilden sich neu* und können auch *resorbiert* werden (KLEIN, 2—9). Durch alle diese Eigenschaften erhält das Silberliniensystem eine aktive Bildsamkeit, die im Gegensatz zur Starrheit eines stützenden Systems steht.

Mit der Bildung der Silberlinienformation eines ektoplasmatischen Organells ist auch die Bildung dieses Organells selbst gegeben, was vorerst für den Fall des Cytostoms gezeigt werden mag. In dem Augenblick, da die erste diesbezügliche Um- bzw. Neubildung am Silberliniensystem einsetzt, ist der *Ort*, an dem das neue Cytostom liegen wird, bestimmt. Durch entsprechende Wachstumserscheinungen an den Silberlinien und Neubildungen solcher, bildet sich nach und nach aus einer ganz primitiven Anlage die fertige Silberlinienformation, die sich in nichts von derjenigen des im Muttertier bereits vorhandenen „alten“ Cytostoms unterscheidet. In der so entstandenen Formation spielen sich aber, während sie noch im Entstehen begriffen ist, noch weitere Bildungsprozesse ab. Es entstehen nämlich überall dort, wo im fertigen Cytostom Cilien vorhanden sind, *in den Silberlinien die entsprechenden Relations-, in unserem Falle Basalkörner*. Diese Basalkörner bilden sich in den Silberlinien als Kumulierung argentophiler Substanz. Aus den so an den entsprechenden Stellen entstandenen Basalkörnern wächst nun je eine kombiniert gebaute Silberlinie hervor, der Achsenfaden der Cilie, und in dem Maße wie dieser auswächst, geht die Bildung der ihn als Hülle umgebenden kontraktilen Komponente vor sich (vgl. Abschnitt über die Cilie S. 81), so daß mit der Entstehung des Basalkornes in der Silberlinie auch die Entstehung der betreffenden Cilie gegeben ist, oder allgemeiner, mit der Entstehung der Silberlinienformation ist auch die Entstehung des dieser Formation entsprechenden ektoplasmatischen Gebildes selbst gegeben. Das *Primäre* irgendeines ektoplasmatischen Gebildes ist immer die *Silberlinie*, Silberlinien legen das Cytostom an,

in diesen Silberlinien entstehen dann die nötigen Basalkörner und mit ihnen die Cilien, das ist Achsenfaden und motorische Komponente. Wenn das neue Cytostom mit allen seinen Cilien durch das Silberliniensystem gebildet ist, erfolgt an jener Stelle, wo die Mundöffnung liegen wird, eine Resorption der das betreffende Areal noch überdeckenden Silberlinien und das Cytostom als ektoplasmatisches Gebilde ist fertig.

Bei der Teilung eines Tieres, deren Resultat es ist, daß aus *einem* Individuum, deren *zwei*, untereinander und mit dem Muttertier gleiche Individuen hervorgehen, ist indes nicht nur das Cytostom für das zweite Tier zu bilden, sondern viel mehr. Da hier nur die ektoplasmatischen Bildungen in Betracht kommen, so ist noch aufzuzählen: eine entsprechende Anzahl von Cilien bzw. Cilienaggregaten, Polbildungen, Cytopyge, kurz all das, was nötig ist, um aus der beim Muttertier vorhandenen einfachen Garnitur ektoplasmatischer Gebilde, nach deren Vorbild zwei solcher Garnituren hervorgehen lassen. Wo immer im Verlaufe des Teilungsvorganges Cilien entstehen, entstehen sie immer über die zuerst im Silberliniensystem angelegten Basalkörner, so wie dies vorhin anlässlich der Neubildung des Cytostoms geschildert worden ist. Festzuhalten ist das Verhältnis der auseinander hervorgehenden Gebilde. Die Silberlinie ist, wie schon erwähnt, das *Primäre*. Sie bildet das Basalkorn, das somit in mathematischem Sinne eine *Funktion der Silberlinie* ist. Das Basalkorn wieder bildet die von ihm auswachsende kombiniert gebaute Silberlinie, den Achsenfaden der Cilie, mit welchem Gebilde gleichzeitig die kontraktile Komponente der Cilie vorwächst. Die *Cilie* ist somit in mathematischem Sinne eine *Funktion des Basalkornes*. Vergleicht man mit diesen Ergebnissen die entsprechenden, im Abschnitt über den Flimmerapparat gemachten Angaben, die sich auf das Verhältnis zwischen Cilie und Basalkorn beziehen, so wird man unter ihnen etliche finden, die von anderer Seite, mit anderen Methoden und an anderem Material gemacht sind und trotzdem dasselbe aussagen was hier ausgesagt wird. Das Verhalten des Basalkornes zur Silberlinie ist ein *genetisches*, weshalb es nicht weiter verwunderlich ist, daß die Basalkörner, wie im morphologischen Abschnitt immer hervorgehoben wurde, ausnahmslos in den Silberlinien liegen. Ebenfalls ein *genetisches* Verhältnis besteht zwischen Basalkorn und Cilie.

Mit Rücksicht auf das Basalkorn ist noch folgendes zu bemerken bzw. nachzutragen. Wie schon früher angegeben, finden sich die Basalkörner in Stoßpunkten von Silberlinien, die entweder an und für sich — wie bei den engmaschigen Gittern, vorhanden sind, oder durch das Auftreten der Verteilerlinie bzw. des Zweiliniestreifens in der nötigen Anzahl gebildet werden können. Beim Zweiliniestreifen ist nun in vielen Fällen zu sehen, wie knapp vor einem Basalkorn die beiden, im Zweiliniestreifen vereinigten Fibrillen in einem kleinen Kreis auseinander-treten, die *Zirkularfibrillen* (KLEIN, 4) bilden, und dort, wo sie sich

wieder, und zwar in einem Stoßpunkt vereinigten, ein Basalkorn liegt (z. B. *Euplotes*; KLEIN, 4). Sehr oft, vielleicht immer, liegt nun nicht nur das Basalkorn allein in seinem solchen Stoßpunkt, sondern außer ihm meist noch zwei andere Körper, die keine Cilien bilden und *Nebenkörner* (KLEIN, 6) benannt wurden. Diese Nebenkörner, die zwischen Basalkorn und Silberliniensystem geschaltet sind, in Beziehung zu beiden Gebilden stehen, sie in Relation zueinander setzen, werden ebenfalls zu den *Relationskörnern* gerechnet. Basalkorn und die demselben anliegenden Nebenkörner bilden den *Basalkornapparat* der Cilie. Das Basalkorn kann, wenn die Cilie abgeworfen wird, mit ihr vereinigt bleiben, also aus dem Basalkornapparat sich lösen (z. B. bei *Colpidium*; KLEIN, 6). Zurück bleiben dann die Nebenkörner, die von den beiden Ästen der Zirkularfibrille verbunden werden. Interessant ist, daß durch das Silberliniensystem auch noch Basalkörner angelegt werden, die keine Cilien mehr bilden und die Rudimenten, *Basalkornrudimenten* (KLEIN, 2—10) entsprechen. Durch das Auftreten der Basalkornrudimente lassen sich Cilienkleider, die heute sehr ausgefallen anmuten (*Ctenostomidae* usw.; KLEIN, 7), auf „normale“ Typen zurückführen. Durch die Bildung von Basalkornrudimenten erhalten sich im Silberliniensystem die Spuren früherer phylogenetischer Zustände.

Jede Cilie besitzt ihr Basalkorn bzw. ihren Basalkornapparat, gleichgültig, ob sie als freie Einzelcilie, oder in einem Aggregat, oder schließlich als Derivat, z. B. als Tastborste, auftritt. In allen diesen Fällen ist das Basalkorn der Bildner der Cilie.

Nach diesem dem Basalkorn gewidmeten Exkurs ist nun wieder auf das Verhalten des Silberliniensystems während der Teilung zurückzukommen. Es ist klar, daß bei der Teilung eines Tieres, da sich dessen Silberliniensystem verdoppelt, dieses System weitgehenden Umformungen unterworfen sein wird. Der fibrilläre Bestand des Systems des Muttertieres wird sich entsprechend vermehren müssen, einerseits um überall dort vorhanden zu sein, wo neue Basalkörner entstehen sollen und andererseits, um alle jene Formationen bilden zu können, die das gegebene *eine* System zu zwei solchen Systemen ergänzen. Am geringsten ist diese Notwendigkeit bei engmaschigen Gittern, da bei ihnen, wegen ihrer gleichmäßigen Verteilung über den ganzen Körper, von vornherein die nötigen Silberlinien überall vorhanden sind. Erst bei den Streifensystemen ergibt sich die betreffende Notwendigkeit recht eigentlich, und zwar in um so höheren Maße, je ausgesprochener der Typus eines Streifensystems vorliegt, d. h. je mehr die indirekten, d. h. keine Relationskörner führenden Fibrillen reduziert sind.

Die Fähigkeit der Silberlinien, während des Teilungsvorganges sich entsprechend vermehren zu können, beruht auf *Wachstum* und *Neubildung*. Beide Vorgänge sind an das vorhandene Silberliniensystem gebunden. Für die Neubildung von Silberlinien ist dies nicht von vorn-

herein selbstverständlich, da es ja auch möglich wäre, daß an irgendeiner von Silberlinien freien Stelle und ohne Zusammenhang mit solchen Neubildungen auftreten könnten, was jedoch tatsächlich *nie* der Fall ist.

Wenn Silberlinien neu entstehen, so kann man in jedem Falle feststellen, daß dieser Bildungsprozeß von den bereits vorhandenen Silberlinien ausgeht. Es bildet die betreffende Silberlinie an einer bestimmten Stelle eine vorerst schwache Ausstrahlung argentophiler Substanz, die noch nicht eigentlich das geschlossene Gefüge einer Fibrille aufweist, sondern vorläufig nur aus kleinsten, dicht aneinanderliegenden Körnchen bzw. Tröpfchen besteht. Es läßt sich immer feststellen, daß diese erste Fibrillenanlage *zwischen den Waben des Alveolarsaumes*, in den *Wabenzwischenräumen*, ihren Weg findet, in dieser Beziehung an den Wabensaum gebunden ist: aus der Gesamtheit der den Wabensaum ausmachenden Wabenzüge kommen diejenigen, die an dem betreffenden Ort in der betreffenden Richtung ziehen, für die Neubildung in Betracht, die dann *zwischen* ihnen erfolgt. Diese von der vorhandenen Silberlinie ausgehende Neubildung macht den Eindruck, als würde durch *Entmischung* aus dem Zwischenwabenplasma jene argentophile Substanz frei, die in der neu entstehenden Silberlinie Verwendung findet.

Das feinkörnige Gefüge der ersten Anlage einer Silberlinie wird nach und nach dichter. Die Verdichtungen des Gefüges, die von seiten der vorhandenen, die ganze Bildung anregenden Silberlinie aus ihren Ursprung nimmt, liefert schließlich eine, vorerst nur aus argentophiler Substanz bestehende Fibrille, eine *Profifibrille*. Erst später kommt es innerhalb dieser Profifibrille zur Differenzierung der zweiten, für die kombiniert gebaute Silberlinie charakteristischen Komponente und noch später erfolgt eine eventuelle Bündelbildung. Die kombiniert gebaute Silberlinie der Streifensysteme bildet sich also über das Stadium der Profifibrille, wodurch diese als die *Vorstufe* der kombiniert gebauten Silberlinie erscheint.

Hat sich so gezeigt, daß zwischen Profifibrille und kombiniert gebauter Silberlinie ein besonderes Verhältnis insoferne besteht, als die erstere die Vorstufe der kombiniert gebauten Silberlinie ist, was soviel besagt, als daß das Bauelement der Streifensysteme aus demjenigen der engmaschigen Gitter hervorgeht, so ist das Merkwürdige an diesem Verhältnis, daß es auch *umkehrbar, reversibel* ist. Dies kommt so zum Ausdruck, daß nicht nur einzelne kombiniert gebaute Silberlinien auf die Stufe der Profifibrille regredieren können, sondern unter gewissen Umständen *ganze Streifensysteme auf die Stufe des engmaschigen Gitters regredieren*. Es kommt vor, daß Tiere, die für gewöhnlich ausgesprochene Streifensysteme tragen, unter Umständen ein engmaschiges Gitter aufweisen. Die Anordnung der Relationskörner wird durch diesen Systemwechsel nicht berührt, da das engmaschige Gitter ja so enge Maschen aufweist und somit das Ektoplasma mit einem derart dichten Silberliniennetz

überzieht, daß überall an den entsprechenden, von Relationskörnern eingenommenen Stellen Silberlinien zu liegen kommen. Nichtsdestoweniger geht aus diesen Verhältnissen hervor, daß nicht nur das engmaschige Gitter, sondern auch das Streifensystem entsprechende Lagebeziehungen zum Wabensaum besitzt, da andernfalls die Profibrillen des engmaschigen Gitters gegebenenfalls doch an den Relationskörnern vorbeiziehen könnten. Diese Beziehungen ergaben sich ja bereits für beide Systemtypen, denn die Profibrillen entstehen und verlaufen nur in den Zwischenwabenzügen und die kombiniert gebauten Silberlinien entstehen als Profibrille. Die Regression eines Streifensystems geht übrigens nicht diskontinuierlich vor sich, also nicht so, daß zuerst das Streifensystem verschwindet, die Relationskörner übrig bleiben und schließlich das engmaschige Gitter da ist, vielmehr bleibt die *Kontinuität* des Silberliniensystems immer gewahrt: in dem Maße wie das Streifensystem sich verändert, bildet sich das engmaschige Gitter, und die Relationskörner sind während der ganzen, oft sehr kurzen Dauer dieser Umwandlungsprozesse immer durch eine der verschiedenen Zwischenstufen der beiden Systemtypen miteinander verbunden. Zu der geschilderten Regression eines Streifensystems auf ein engmaschiges Gitter

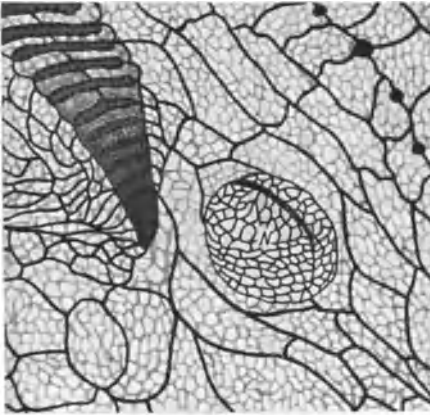


Abb. 25. Die Anlage des neuen Peristomfeldes (N) bei *Euplotes*. Das Streifensystem innerhalb der Neubildungszone ist auf die Stufe des engmaschigen Gitters regrediert. In den übrigen Partien diese Regression unvollständig. (Nach B. M. KLEIN, 1929.)

kommt es unter verschiedenen Umständen, hauptsächlich solchen, in denen das Tier ausgedehnten Um- bzw. Neubildungen ausgesetzt ist. Solche Zustände sind einmal die Teilung, dann die Enzystierung und schließlich die Regeneration. Bei der Teilung kommt es nur hier und da und dann manchmal nur zu einer teilweisen Regression an Stellen, wo kompliziertere Neubildungen im Silberliniensystem zu bewältigen sind, wie z. B. in dem auf Abb. 25 dargestellten Fall, wo das Peristomfeld bei *Euplotes* anlässlich der Teilung des Tieres neu entsteht (KLEIN, 6). In dem von der Neubildung eingenommenen

Feld ist deutlich das engmaschige Gitter zu sehen, auf welches das Streifensystem von *Euplotes* regrediert ist. Außerhalb dieses Feldes ist das engmaschige Gitter nur schwach angedeutet. Das Bild repräsentiert eine jener Übergangsstufen zwischen zwei Systemtypen, wie sie gelegentlich der Regression häufig angetroffen werden.

Sehr klar, nicht feldweise, sondern total tritt ein Rückschlag eines Streifensystems auf ein engmaschiges Gitter im Falle der Enzystierung ein. Bei *Colpoda* z. B., einem Tier, das ein ausgesprochenes Streifen-system trägt, geschieht es, daß immer dann, wenn sich die Tiere zwecks Vermehrung enzystieren, eine vollkommene Regression auf das engmaschige Gitter auftritt (KLEIN, 6). Tritt die Teilung (Abb. 26) ein, so bleibt bei den Sprößlingen das engmaschige Gitter noch fast so lange bestehen, bis sie ganz voneinander abgeschnürt sind und dann ist sehr schön zu sehen wie aus dem engmaschigen Gitter durch Reduktion entsprechender Fibrillen wieder ein Streifen-system nach und nach entsteht.

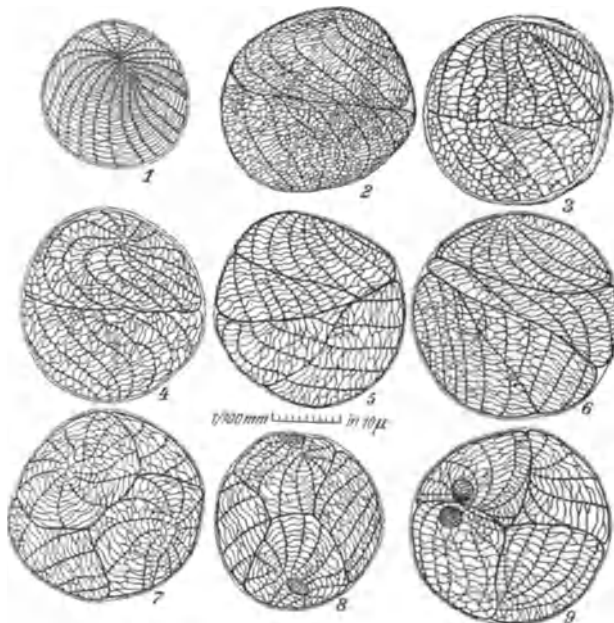


Abb. 26. Regression des Streifensystems von *Colpoda steinii* (vgl. Abb. 17, oben, Mitte) auf das engmaschige Gitter in der Teilungszyste. Auf Bild 2 ist das engmaschige Gitter typisch ausgebildet, auf den folgenden Bildern nimmt die Maschenweite nach und nach wieder zu, um schließlich auf Bild 9 wieder in ein Streifen-system überzugehen. (Nach B. M. KLEIN, 1929.)

In seltenen Fällen bleibt bei *Colpoda* das engmaschige Gitter zeitlebens bestehen (KLEIN, 6), ein Fall, der sehr schön zeigt, wie auch beim ausgewachsenen, unter gewöhnlichen Bedingungen stehenden Tier das engmaschige Gitter für das sonst vorhandene Streifen-system in jeder Beziehung vikarierend eintreten kann. Dieser Fall zeigt auch, daß so eine Regression nicht nur zeitweilig aufzutreten und anzuhalten braucht, sondern auch dauernd, oder zumindest von längerer Dauer sein kann.

Die *Regeneration* ist der dritte Fall, wo eine Regression auf das engmaschige Gitter vorkommt. Betrifft die Regeneration nur Relationskörner, so tritt eine Regression nicht auf. Handelt es sich aber um die



Wiederherstellung eines ektoplasmatischen Gebildes, das eine umfangreiche Silberlinienformation zur Basis hat, wie z. B. ein Cytostom, so geht diese Regeneration immer über ein engmaschiges Gitter vor sich, d. h. im Falle eines Streifensystems regrediert dieses manchmal nur auf dem Areal, wo die Regeneration stattfindet, auf das engmaschige Gitter (KLEIN, 6).

Bei der Regeneration von Relationskörnern, im besonderen von *Protrichozystenkörnern* (KLEIN, 4), zeigt das Silberliniensystem wieder eine andere plastische Eigenschaft, nämlich diejenige, daß sich kombiniert gebaute Silberlinien in ihre Teilfibrillen aufspalten können. Dieser

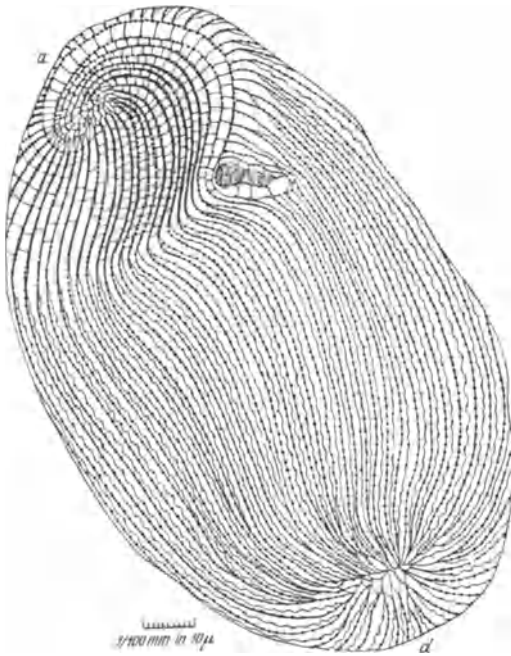


Abb. 27. Silberliniensystem von *Colpidium colpoda*. Die Meridiane I. Ordnung kenntlich durch die in regelmäßigen Abständen in ihnen liegenden Basalkörner. Die Meridiane II. Ordnung führen die, bei vorliegendem Exemplar in größeren Abständen liegenden Protrichozystenkörner. Die Meridiane II. Ordnung einfach. (Nach B. M. KLEIN, 1927.)

Fall mag bei *Colpidium colpoda* (KLEIN, 4) des näheren verfolgt werden.

Unter Protrichozystenkörnern sind die Relationskörner zu verstehen, die die Protrichozysten zum Silberliniensystem in Beziehung setzen. Protrichozysten sind jene Gebilde, die zuerst von BRESSLAU (2) als *Tenklintröpfchen* beschrieben wurden, die in der Art von Trichozysten ausgestoßen werden können und so zu Hüllenbildungen (BRESSLAU, 1 bis 8) Veranlassung geben. Da diese Gebilde aus dem gleichen Material bestehen wie die Trichozysten (SCHNEIDER), wie diese unter bestimmten Bedingungen ausgestoßen werden können und schließlich eben-

so wie die Trichozysten durch ein Relationskorn dem Silberliniensystem angeschlossen sind, durchschnittlich aber viel kleiner sind als Trichozysten, wurden sie Protrichozysten genannt (KLEIN, 4). Bei *Colpidium campylum* und *C. colpoda* sind Protrichozysten zahlreich vorhanden, und es mag an der letzteren Art untersucht werden, wie das Verhalten der Protrichozysten das Silberliniensystem beeinflusst und umgekehrt (KLEIN, 4). Bei *Colpidium colpoda* liegen die Protrichozysten bzw. Pro-

trichozystenkörner in jenen Silberlinien, die als Meridiane zweiter Ordnung neben den, die Basalkörner führenden Meridianen erster Ordnung verlaufen. Beide Meridianarten stellen Bündel kombiniert gebauter Silberlinien dar, erscheinen aber normalerweise nur als einheitliche Silberlinie. Aber auch unter normalen Verhältnissen sieht man, daß an gewissen Stellen des Silberliniensystems, hauptsächlich an dessen Polen, die Meridiane sich aufspalten und so ihren Aufbau aus Teilfibrillen zeigen. Was die Meridiane zweiter Ordnung betrifft, kommt nun ihr Aufbau aus Teilfibrillen anlässlich der Regeneration der Protrichozystenkörner außerordentlich deutlich zum Vorschein. Solange der Bestand an Protrichozysten nicht ausgestoßen ist, sind die Meridiane zweiter

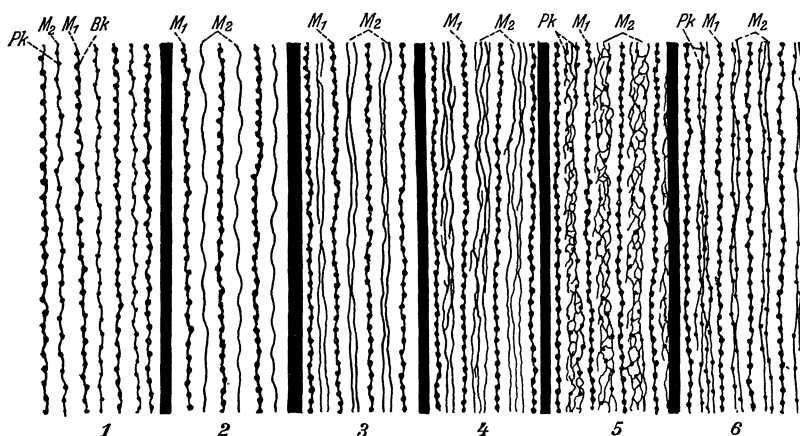


Abb. 28. Ausschnitt aus dem Silberliniensystem von 6 Exemplaren von *Colpidium colpodia*, deren Meridiane in verschiedenen Stadien der Aufteilung begriffen sind. 1 Meridiane II. Ordnung ( $M_2$ ) in Ruhe, Protrichozystenkörner ( $Pk$ ) liegen in ihnen.  $M_1$  Meridiane I. Ordnung mit den in ihnen liegenden Basalkörnern ( $Bk$ ). 2 Die Protrichozysten sind ausgestoßen, in  $M_2$  keine Protrichozystenkörner mehr. 3 Die Aufteilung von  $M_2$  in Teilfibrillen beginnt. 4 Diese Aufteilung ist weiter fortgeschritten. Die Aufteilung ist bis zum engmaschigen Gitter gediehen, gleichzeitig treten wieder die ersten Protrichozystenkörner in den Fibrillen von  $M_2$  auf. 6 —  $M_2$  enthält schon eine ziemliche Anzahl von Protrichozystenkörnern, die Fibrillen beginnen sich aneinanderzulegen, um schließlich das Stadium 1 wieder zu erreichen.

Ordnung ungeteilt und führen in sich die Protrichozystenkörner (Abb. 27). Werden die Protrichozysten ausgestoßen, was z. B. durch entsprechende Erwärmung veranlaßt werden kann, so verschwinden einmal die Protrichozystenkörner aus den Meridianen zweiter Ordnung, denn diese Relationskörner sind ebenso wie die Trichozystenkörner fest mit dem durch sie zum Silberliniensystem in Relation gesetzten Gebilden verbunden (KLEIN, 4). Die ausgestoßenen Protrichozysten werden nun in verhältnismäßig kurzer Zeit wieder gebildet, ihr Bestand wird regeneriert (KLEIN, 4; BRESSLAU, 2). Und nun treten jene Veränderungen an den Meridianen zweiter Ordnung auf, die in diesem Zusammenhange von größtem Interesse sind. Die Meridiane zweiter Ordnung beginnen sich nun in ihre Teilfibrillen aufzuspalten (Abb. 28), diese Teilfibrillen zeigen

weitere Aktivität, in dem sie miteinander Anastomosen bilden (Abb. 28), was so weit gehen kann, daß es bis zur Bildung von engmaschigen Gittern (Abb. 28) kommt. Die Tendenz, die durch diese Aufspaltung, durch dieses Auseinandertreten zum Vorschein kommt, geht dahin, die vom Meridian beherrschte Fläche möglichst zu vergrößern. Diese Tendenz wird verständlich, wenn bedacht wird, daß die neugebildeten Protrichozysten aus dem Innern gegen die Peripherie vorwandern (wie die Trichozysten; vgl. TÖNNIGES) und die Möglichkeit, mit dem Silberliniensystem in Verbindung zu kommen um so größer ist, je größer die Fläche ist, die von dem betreffenden Teil des Silberliniensystems, das in Verbindung mit den Protrichozysten treten soll, beherrscht wird. Wenn die Aufteilung der Meridiane zweiter Ordnung ihr Maximum erreicht hat, entstehen an verschiedenen Stellen wieder Protrichozystenkörner als Zeichen dafür, daß neuerlich wieder Protrichozysten an das Silberliniensystem angeschlossen sind. In dem Maße, wie die Zahl der in einem Meridian zweiter Ordnung normalerweise vorhandenen Protrichozystenkörner erreicht wird, nähern sich die auseinandergetretenen und anastomosierten Teilfibrillen einander, um schließlich, wenn die betreffende Zahl komplett ist, wieder ein Fibrillenbündel zu bilden, dessen Teilfibrillen so eng aneinander liegen, daß sie als solche nicht mehr zu unterscheiden sind.

Diese, bei der Regeneration der Protrichozystenkörner einsetzenden Vorgänge an den betreffenden Silberlinien, zeigen besonders schön die Aktivität und Plastizität des Silberliniensystems. Daß diese Bildsamkeit bei der Bildung ektoplasmatischer Organellen die Hauptrolle spielt, wurde im Vorhergehenden für sämtliche Bewegungsorganellen und deren Derivate und für das Cytostom gezeigt. Ebenso wie das Cytostom wird auch die Cytopyge (KLEIN, 4) durch das Silberliniensystem angelegt.

Da das an und für sich aktiv-plastische Silberliniensystem die Bildung der einzelnen ektoplasmatischen Formelemente beherrscht, beherrscht es deren Summe, die Form in ihrer Gesamtheit, ist also ein *formbildendes System*, soweit es die Sphäre des Ektoplasmas betrifft. Daß diese Plastizität eine Aktivität des Silberliniensystems darstellt, geht daraus hervor, daß die betreffenden Bildungsprozesse *zuerst* vom Silberliniensystem ausgehen, ohne daß andere Zellbestandteile früher diesbezügliche Veränderungen aufweisen. Die Aktivität geht auch nicht vom Kernapparat aus, da z. B. während der ersten, anlässlich der Teilung am Silberliniensystem sich abspielenden Bildungsprozesse, sowohl Mikro- wie Makronukleus noch in Ruhe ist, noch keine Spur einer beginnenden Teilung zeigt und weil z. B. während der Regenerationsvorgänge, die am Silberliniensystem ablaufen, der Kernapparat überhaupt in Ruhe bleibt. Daß der Kernapparat bei Formbildungsprozessen keine Rolle spielt, geht auch aus den Arbeiten von SOKOLOFF, DAWSON, PATTEN und WODRUFF hervor (vgl. KLEIN, 6). Auch der Wabensaum

bzw. die Zwischenwabenzüge sind es nicht, von denen die Aktivität ausgeht. Sie werden nur als Bahnen für Bildungen benutzt, die, wie bereits ausgeführt wurde, immer vom Silberliniensystem ausgehen.

Daß die Form des Tieres als Ganzes vom Silberliniensystem bestimmt wird, zeigt sich sehr schön bei sich teilenden Tieren, wo die äußere Form der Sprößlinge erst dann sich aus der Form des Muttertieres löst, wenn die entsprechenden Umbildungen am Silberliniensystem so weit fortgeschritten sind, daß sie auch jene Zone umgreifen, die sich umbilden muß, um beiden Sprößlingen ihre selbständige Form zu geben. Diese Zone findet sich vor allem am Äquator des Muttertieres. Dort muß die hintere Polbildung für den vorderen und die vordere Polbildung für den hinteren Sprößling entwickelt werden. In dem Maße, als sich diese Polbildungen vollziehen, hebt sich die Form der Sprößlinge aus derjenigen des Muttertieres hervor. Sind diese Polbildungen perfekt, ist auch die Form der Sprößlinge perfekt und die Trennung der Tiere erfolgt.

Auch die während der *Konjugation* erfolgenden, im Bereich der Verwachungszone nach und nach auftretenden Umbildungen der Form der beiden Partner beherrscht das Silberliniensystem, das ja über der Vereinigungsstelle verwächst (KLEIN, 3).

Die bisherigen Ausführungen zeigten, daß im *Silberliniensystem* ein *aktiv-plastisches, formbildendes* System vorliegt. Die Formbildungen, die durch das Silberliniensystem produziert werden, laufen so ab, daß das neu entstehende ektoplasmatische Gebilde in seiner Form immer eine *Wiederholung* darstellt: die neu entstandene Cilie wiederholt in ihrer Form die bereits vorhandenen oder vorhanden gewesenen Cilien, das neu gebildete Cytostom wiederholt in seiner Form ein vorhandenes oder vorhanden gewesenes Cytostom und so ließe sich das gleiche für alle ektoplasmatischen Gebilde anführen. Da die Gesamtheit der ektoplasmatischen Bildungen die totale Form des Tieres darstellt, so kommt es durch die formbildenden Prozesse, die im Silberliniensystem ablaufen, schließlich zur Wiederholung der Gesamtform eines Tieres, ein Fall, der bei dem Teilungsvorgang eintritt. Bei der Regeneration werden nur bestimmte, und zwar die zu ersetzenden Gebilde nach dem Vorbilde der früher vorhanden gewesenen wiederholt. Die Wiederholung einer organischen Form nach einem vorhandenem oder vorhanden gewesenen Vorbild fällt mit dem Begriff der *Vererbung* zusammen. *Das Silberliniensystem besitzt in jener aktiven Formbildung die Fähigkeit der Vererbung*, soweit ektoplasmatische Gebilde in Betracht kommen. Diese Fähigkeit kommt bei den Ciliaten um so ausschließlicher dem Silberliniensystem zu, als der Kernapparat, wie schon erwähnt, auf die formativen Vorgänge im Silberliniensystem keinen Einfluß besitzt, denn erstens setzen anläßlich der Teilung die betreffenden Vorgänge am Silberliniensystem früher ein als Teilungsvorgänge am Kernapparat eintreten, zweitens ist

es WODRUFF, PATTEN und DAWSON gelungen, mikronukleuslose Infusorienrassen bis zur 600. Generation zu züchten, deren Form wie die normaler Tiere übertragen wurde, obwohl ihnen ihre Chromosomengarnitur, ihre „Vererbungsträger“ im Kleinkern fehlten und drittens wies schon SOKOLOFF darauf hin, daß kernlose Infusorienbruchstücke auch Regenerationsfähigkeit und somit Formbildung zeigen (vgl. KLEIN, 6).

Interessant ist nun, daß die Vererbung ektoplasmatischer Gebilde durch das Silberliniensystem unmittelbar sichtbar zu machen ist und *kontinuierlich* aus dem ruhenden System einsetzt.

Weiter muß es von Interesse sein, daß gerade ein nervös-koordinierendes System auch die ektoplasmatische Formbildung bzw. die Vererbung ektoplasmatischer Formen beherrscht. Die Überschneidung, die hier vorliegt, kann dazu beitragen, Vererbung und nervöse Leistung in die entsprechende Beziehung zueinander zu setzen. Worauf schon früher hingewiesen wurde, wirkt ein nervöses System im allgemeinen als *Reizschutz*, hat also die Aufgabe, die durch Reize hervorgerufenen Erregungsgrößen abzugleichen, einen Zustand herbeizuführen, in dem das Erregungsquantum möglichst niedrig gehalten ist, was psychologisch ausgedrückt soviel bedeutet, als einen möglichst wenig Unlust betonten Zustand herbeizuführen und zu erhalten. Diese Aufgabe erfüllt das nervös-koordinierende Silberliniensystem ebenso wie das hochorganisierte Nervensystem höherer Tiere: die vom Silberliniensystem koordinierten Cilienbewegungen dienen letzten Endes nur dazu, dem Tier die Möglichkeit zu geben, aus dem Bereich äußerer Reize, die durch ihre Intensität oder ihre Qualität schädigend einwirken müßten, zu entfliehen, nach dem diese Reize rechtzeitig rezipiert worden sind. Andererseits dient die koordinierte Cilienbewegung auch dazu, Reize, die von innen kommen (die sogenannten Triebe), z. B. Hunger und dergleichen, durch Annäherung an das, dem betreffenden Trieb adäquate Objekt, zu befriedigen, aufzuheben. Sei es also nun ein von außen oder von innen einwirkender Reiz, immer führt die durch die nervös-koordinierende Leistung des Silberliniensystems bedingte Cilienarbeit dazu, die durch Reize (bzw. Triebe) hervorgerufenen Erregungsgrößen abzugleichen, jenen Zustand *wieder herzustellen*, der vor Einwirkung des betreffenden Reizes (Triebes) bestanden hat. Zeigt sich somit in der Leistung eines *nervösen* Systems die Tendenz, den, einem Reiz vorhergegangenen Zustand wieder herzustellen, zu *wiederholen*, so besteht die Leistung der Vererbung darin, organische Formen, die schon vorher bestanden haben, zu *wiederholen*. Es ist also für beide Fälle eine *Wiederholungstendenz*, das *Gemeinsame*, und dies ist wohl ein Grund, warum die beiden Funktionen, die nervöse und die vererbende, an ein und demselben organischen System, dem Silberliniensystem ablaufen können. Im Rahmen der Wiederholungstendenz liegt auch die Fähigkeit eines nervösen Systems

bzw. der reizbaren Substanz überhaupt, gewisse abgelaufene Reizeinwirkungen bzw. die durch sie bewirkten Zustände, aus deren im System hinterlassenen Spuren unter der Bedingung entsprechender Auslösung, wieder hervorzurufen, zu *reproduzieren*, zu „erinnern“. Eine *Reproduktion* abgelaufener, und zwar in der Entwicklungsreihe des betreffenden Tieres abgelaufener Zustände der Form, aus den im vererbenden System hinterlassenen Spuren<sup>1</sup> findet auch, nach deren Auslösung, in der Vererbung statt. Die aus der Wiederholungstendenz sich ableitende *Reproduktion* ist somit wieder ein für nervöses und vererbendes System *Gemeinsames*. Es ist deshalb nicht sonderbar, daß das Silberliniensystem ein *nervöses* und *vererbendes* System darstellt. Da das Silberliniensystem ein formbildendes, die Form reproduzierendes, sie vererbendes System darstellt und als solches Wiederholungstendenz und Reproduktionsfähigkeit ebenso wie ein nervöses System zeigt, so kann das Silberliniensystem auch aus diesem Grund als ein nervöses und als solches koordinierendes System angesprochen werden. Dies ist der *achte* in der Reihe der Gründe, die im vorigen Abschnitt für die nervös-koordinierende Natur des Silberliniensystems angeführt wurden (vgl. KLEIN, 6).

Als weitere Parallele ließe sich noch anführen, daß das Silberliniensystem sowohl als nervös-koordinierendes als auch als formbildend-vererbendes System gewisse Impulse *leitet*, und zwar in der ersten Bedeutung Bewegungsimpulse, in der zweiten Bedeutung Bildungsimpulse.

## V. Zusammenhänge und Vergleiche.

### a) Das Verhältnis des Silberliniensystems zum „neuromotor apparatus“.

Der von amerikanischen Forschern (SHARP, YOCOM, TAYLOR, REES u. v. a.) bei *Flagellaten* und *Ciliaten* beschriebene „*neuromotor apparatus*“ setzt sich im wesentlichen aus Fibrillen zusammen, die von den Undulipodien bzw. ihrem Basalkorn in Form von Wimperwurzeln ausgehen, und die sich für den Fall, daß ihrer mehrere bis viele in einem Tiere vorhanden sind, wie z. B. bei den Ciliaten, mit ihren freien Enden im Innern des Körpers vereinigen. An der Vereinigungsstelle findet sich manchmal eine Substanzansammlung, das „*Neuromotorium*“. Da es hier zu weit führen würde, den neuromotorischen Apparat im allgemeinen zu behandeln und das wesentliche desselben sich auch an einem einzelnen Beispiel zeigen läßt, so wird hier nur auf den neuromotorischen Apparat von *Paramecium* (REES) etwas näher eingegangen.

Wie der Name schon besagt, wird dem neuromotorischen Apparat eine *nervöse* Leistung zur Regulierung der *motorischen* Arbeit der Cilien zugeschrieben. Die morphologischen Verhältnisse, die dieser Apparat

<sup>1</sup> Daß sich im Silberliniensystem *Spuren* früherer Zustände überhaupt erhalten, dafür legen die *Basalkornrudimente* sichtbares Zeugnis ab.

aufweist, sind nun so, daß sie die Voraussetzungen für eine solche Leistung erfüllen. Bei *Paramaecium*, das hier als diesbezügliches Beispiel dienen mag, weil es die betreffenden Verhältnisse wohl am klarsten zeigt, führt von jeder Cilie, und zwar von dem proximalen Ende eine feine, fibrillenartige Plasmadifferenzierung, in der Form einer Wimperwurzel, ins Innere des Plasmas, ins Ektoplasma. Alle diese Fasern konvergieren gegen eine Stelle in der Gegend des Pharynx, wo sich eine Plasmaansammlung, das parapharyngeale Zentrum oder Neuromotorium findet. Anders ausgedrückt, entspringen alle zu den Cilien führenden Fasern aus diesem Zentrum. Aber auch die Trichozysten sind durch Fasern mit dem Neuromotorium verbunden. Es stehen somit alle koordiniert in Aktion tretenden Organellen, Cilien wie Trichozysten, über ein Zentrum miteinander in Verbindung. Diese Verbindung ist somit nicht so wie im Silberliniensystem, wo alle die betreffenden Organellen in derselben Bahn unmittelbar nacheinander geschaltet sind, sondern es besitzt jedes dieser Organellen seine eigene Bahn, die zum Neuromotorium führt und die erst über dieses, also nicht unmittelbar, die Verbindung mit den übrigen Organellen herstellt. Vom Neuromotorium aus kann also den gesamten an dasselbe gekoppelten Gebilden, gleichzeitig der gleiche Impuls zugehen.

Jede Cilie bzw. jede Trichozyste ist sonach an *zwei* Systeme angeschlossen, an ein *subpelliculäres* (v. GELEI, 6), das Silberliniensystem, und ein *intraplastisches* (v. GELEI, 6), den neuromotorischen Apparat.

Wie ist nun das Verhältnis dieser beiden Systeme zueinander bzw. zu den an sie angeschlossenen, koordiniert in Aktion tretenden Gebilden?

Das Verhältnis des *Silberliniensystems* zu den betreffenden Gebilden wurde im vorhergehenden geschildert. Das Verhältnis des *neuromotorischen Apparates* zu diesen Gebilden wird als ein nervöses angegeben. Das Verhältnis der beiden Systeme *zueinander* hat zuerst v. GELEI (6) erläutert. Nach ihm koordiniert das subpelliculäre Nervensystem, also das Silberliniensystem in reflektorisch-mechanisch-automatischer Weise, so daß der Bewegungszustand der einen Wimper als Reiz für die nächste dient, während das intraplastische Fasersystem diese Koordination mit Rücksicht auf Bewegungsrichtung der Cilien, Wellenmuster usw. verändert. Die Einflüsse beider Systeme kämen sonach zur Interferenz und in der Leistung der Cilie müßte diese Interferenz zum Ausdruck kommen. Nun wurde früher im Abschnitt über die Koordination schon hervorgehoben, daß es zwei Einflüsse sind, welche die Koordination bedingen; in erster Linie und hauptsächlich der *Koordinationsreiz* und in zweiter Linie die Wirkung des Koordinationsreizes modifizierenden *inneren Impulse*. Aus der Interferenz resultiert die tatsächliche Cilienbewegung. Silberliniensystem und neuromotorischer Apparat weisen

schon durch ihre Topik darauf hin, daß das Erstere Reize von Cilie zu Cilie, das Letztere Reize aus dem Innern leitet. Das Silberliniensystem rezipiert *äußere* Reize und beantwortet sie durch entsprechend koordinierte Cilienarbeit; der neuromotorische Apparat hingegen bringt innere Impulse, Triebreize, aus dem Innern an die Cilien bzw. an die Trichozysten usw. Die Wirkung *äußerer und innerer* Reize, denen die in die beiden reizleitenden Systeme eingeschalteten Organellen ausgesetzt sind, können zur Interferenz gelangen, so daß die jeweilige Arbeit der Cilien bzw. das jeweilige Verhalten der übrigen, den Systemen angeschlossenen Gebilde sowohl von außen als auch von innen bedingt ist: durch Koordinationsreiz und Triebreiz.

Im besonderen ist noch zu bemerken, daß, wie v. GELEI (7) zeigen konnte, die Fasern des neuromotorischen Apparates speziell mit dem *Nebenkorn* des Basalkornapparates in Verbindung treten bzw. daß das Nebenkorn eine differenzierte Endanschwellung der REESSchen Fasern darstellt. Eine Verbindung der Trichozysten mit neuromotorischen Fasern konnte v. GELEI (7) im Gegensatz zu REES bis jetzt nicht finden. Auf die Angaben JACOBSONS, die REESSchen Fasern mit ins Innere entladenen Trichozysten zu identifizieren, wurde früher bereits hingewiesen.

Die Verhältnisse, wie sie sich an einem voll entwickelten neuromotorischen Apparat zeigen, ein Fall, der bei *Paramaecium* vorliegt, lassen eine Auffassung, wie die eben gegebene, lückenlos durchführen. Die Situation ändert sich jedoch, wenn bei Ciliaten statt eines kompletten neuromotorischen Apparates nur Wimperwurzeln vorliegen, die kurz sind und sich nicht an einer Stelle vereinigen, also nicht in einem Neuromotorium enden. Dann mag es sich um einen noch nicht völlig ausgebildeten oder nicht völlig dargestellten neuromotorischen Apparat handeln. Im ersten Fall würden die Wimperwurzeln nicht einen zentralisierten Impuls den Cilien zuleiten, sondern die Cilien nur überhaupt mit den tieferen Schichten des Entoplasmas in Verbindung setzen, oder aber es kommt bei Wimperwurzeln Funktionswechsel zwischen Stütze (bei kurzen starren Wimperwurzeln), Reizleitung (bei langen sich vereinigenden Wimperwurzeln) und nutritiver Leistung vor, vielleicht sind auch die Wimperwurzeln *pluripotente* Gebilde, wie denn überhaupt die Frage der Wimperwurzeln noch nicht eindeutig beantwortet ist (vgl. den Abschnitt über die Wimperwurzeln S. 94).

In allen denjenigen Fällen, wo kein voll ausgebildeter neuromotorischer Apparat vorhanden ist, wirkte das Silberliniensystem auf Grund seiner nervös-koordinierenden Funktion allein und erhielt die inneren Impulse vom Entoplasma über eine dünne Schicht Ektoplasma, in dem es liegt.



### b) Das nervöse System der Protozoen und das Nervensystem der Metazoen.

Da das Silberliniensystem nicht nur in morphologischer Beziehung die Anforderungen erfüllt, die an ein nervöses System zu stellen sind, sondern auch, wie früher ausgeführt wurde, noch durch eine ganze Reihe anderer Gründe als ein nervöses System, als „subpelliculäres Nervensystem“ gekennzeichnet wird, so wird es nicht ohne Interesse sein, zu verfolgen, welche Beziehungen zwischen diesem subpelliculären Nervensystem der Protistenzelle und dem Nervensystem der Metazoen bestehen. Abgesehen davon, daß, wie ebenfalls früher schon hervorgehoben wurde, beide Systeme in der Grenzschicht ihre Entstehung nehmen, existieren noch mancherlei Brücken, auf denen man von einem System zum anderen gelangen kann.

Vor allem läßt sich das Silberliniensystem in Parallele setzen zum *periterminalen Netzwerk* (BOEKE, 2, 3) und zu den *Neurofibrillen*, was die folgenden Ausführungen in aller Kürze zeigen mögen.

Das Bild, das die *Silberliniengitter* im einzelligen Körper der Infusorien darbieten, *wiederholt* sich bei den *Metazoen* in jenen Zellen, in die Nervenfasern eintreten und sich im *periterminalen Netzwerk* (BOEKE, 2, 3) ausbreiten.

Daß gerade die primitivsten Formen der Silberliniensysteme, die Gitter, bei den Vielzelligen im periterminalen Netzwerk ein Gegenstück haben können, ist dadurch möglich, daß *beide* Bildungen in der *wabigen* (alveolären) Struktur des Plasmas ihre Grundlage haben. Aus der primitiven Gitterform gehen in beiden Fällen höher differenzierte Gebilde hervor, die nicht mehr an die Totalität der gegebenen Wabenstruktur gebunden sind, und zwar bei den Ciliaten die Streifensysteme, bei den Metazoen die extrazellulären leitenden Bahnen, die im periterminalen Netzwerk ihren Ursprung nehmen bzw. in demselben endigen.

Aus dem Zusammenhange mit dem Neurofibrillengerüst, der feinen Verteilung zwischen den Plasmawaben der betreffenden kontraktilen bzw. rezeptiven Zelle, den entsprechenden Degenerations- und Regenerationserscheinungen, geht die *nervöse* Natur der *periterminalen* Netze, die bei der Übertragung der Erregung eine Rolle spielen, hervor.

Was das periterminale Netzwerk mit den Silberliniengittern gemein hat, mag nun kurz und vergleichend zusammengestellt werden.

Ebenso wie das periterminale Netzwerk aus zwei Komponenten besteht, einer alveolären, protoplasmatischen, als Fortsetzung des protoplasmatischen Bestandteiles der Nervenendigung, und einer *fibrillären*, netzartigen Komponente, die sich an das Neurofibrillengefüge anschließt (BOEKE, 2, 3), ebenso liegt bei den Silberliniengittern ein Netz vor, das sich zwischen den Waben (Alveolen) des Plasmas ausbreitet und sich aus einer protoplasmatischen und, bei den weiter entwickelten Formen

(den kombiniert gebauten Fibrillen der Streifensysteme), auch aus einer fibrillären Komponente aufbaut.

Daß sich das periterminale Netzwerk im Plasma *überhaupt*, also nach *allen* Richtungen ausbreitet, im Gegensatz zum Silberliniensystem, das *nur* in der periphersten Schicht des Plasmas, dem Ektoplasma, sich verteilt, hat seinen Grund darin, daß das periterminale Netzwerk eine spezialisierte Zelle als *Ganzes*, also auch entoplasmatisch beherrscht, um sie in Beziehung zum nervösen System zu bringen, während das Silberliniensystem *nur* die im Ektoplasma liegenden Basalkörner usw. zu verbinden hat. Die Funktion der Silberlinien ist in der Ciliatenzelle, die als selbständiges Lebewesen alle Lebensfunktionen zu verrichten hat, dort *lokalisiert*, wo sie ihren Zweck zu erfüllen hat, im Ektoplasma.

Ebenso wie das periterminale Netzwerk, dient das Silberliniensystem der Erregungsleitung *in der Zelle*. Auf das periterminale Netz überträgt sich die in der Nervenfasergeleitete Erregung, so daß auf *kontinuierlicher* Bahn die Erregung bis *in die Zelle* geleitet werden kann. Umgekehrt ist das periterminale Netz die erste, sozusagen primitivste Instanz gerichteter Protoplasmadifferenzierung, die eine Erregung durch einen auf die Zelle einwirkenden Reiz leitend aufnimmt. Gleichermassen ist das Silberliniengitter so eine *erste* Instanz gerichteter Protoplasmadifferenzierung, die *in der Zelle* Erregungen zwischen den entsprechenden Organellen auf *kontinuierlicher* Bahn vermittelt. Silberliniengitter und periterminales Netzwerk sind „gerichtete Plasmadifferenzierungen“ *in der Zelle*, die wegen ihrer Verbindung mit sensiblen bzw. motorischen Teilen die Voraussetzungen erfüllen, erregungsleitend zu sein. Silberliniengitter und periterminales Netzwerk dürften so der erste morphologische Ausdruck für die Erregungsleitung *in der Zelle* sein, einmal in der Zelle der  *einzelligen* Infusorien bzw. Protozoen überhaupt, einmal in der einzelnen Zelle der *Vielzelligen*. Die Metazoen *wiederholen* im periterminalen Netzwerk die primitivste Stufe des erregungsleitenden Systems.

Wie dieses bei den Metazoen im übrigen nicht auf der Stufe des periterminalen Netzwerkes stehen geblieben ist, sondern sich weiter differenziert hat, ebenso ist das erregungsleitende System bei den Ciliaten nicht beim Silberliniengitter stehen geblieben, sondern stufenweise über weiter spezialisierte Formen zu den höchstdifferenzierten *Streifensystemen* gelangt. Bei allen diesen Differenzierungen kommt es zu einem teilweisen Abgehen von der ursprünglichen alveolären Grundlage. In dem primär nach *allen* Richtungen erfolgenden Verlauf der Fibrillen tritt eine *Hauptrichtung* auf, und zwar bei den *Metazoen* an der Stelle, wo sich die Fibrillen des periterminalen Netzwerkes zu der aus der Zelle austretenden Nervenfaservereinigen. Bei den *Ciliaten* tritt diese Richtung in den meridionalen, *in der Zelle* verlaufenden Silberlinien der Streifensysteme auf, die im ausgesprochensten Falle nur mehr wenige, senkrecht zu den Meridianen verlaufende Verbindungsfibrillen aufweisen.

Mit der „Ausrichtung“ der Silberlinien tritt immer deutlicher deren Aufbau aus mehreren Teil- bzw. Elementarfibrillen (KLEIN, 4; S. 151 und APATHY) in Erscheinung, ein Verhalten, das die Neurofibrillen der Metazoen ebenfalls zeigen. Diese Ähnlichkeit der betreffenden Gebilde erstreckt sich nun nicht nur auf ihren Aufbau, sondern auch auf die Erscheinungen bei ihrem Zugrundegehen. Geht z. B. eine motorische Endplatte zugrunde, was durch eine Schädigung der Nervenfasern eintritt, so degeneriert der periphere Abschnitt samt der Nervenendigung, und es ballt sich dabei die „argentophile Substanz“ in den Achsenzylindern und in den Endverzweigungen der motorischen Endplatten zu kleineren und größeren Tröpfchen zusammen, es tritt ein Entmischungsvorgang im kolloidalen System ein. Im Anfangsstadium dieser Degeneration sind neben diesen Tröpfchen noch die Neurofibrillen als feine blasse Striche sichtbar. Vergleicht man diese an den *Neurofibrillen* auftretenden Vorgänge mit denjenigen Vorgängen, die sich nach Schädigung an den *Silberlinien* abspielen (S. 139 und KLEIN, 4), so ergeben sich dieselben Verhältnisse: *in beiden Fällen fibrilläre Strukturen mit irgendwie an sie gebundener „argentophiler Substanz“*. Diese „argentophile Substanz“ ist, wie früher bereits angegeben, sehr labil in der *Silberlinie* und ebenso labil in der *Neurofibrille*.

Im Anschluß an das periterminale Netzwerk sei noch auf die von APATHY schon beschriebene Eigentümlichkeit der Elementarfibrillen (der Metazoen) hingewiesen, daß sie vielfach *anastomosieren*, miteinander verschmelzen und so ein diffuses Gitter (Elementargitter) bilden.

Die, das betreffende System eines Tieres bildenden Silberlinien, formen immer, wie schon erwähnt, ein *Kontinuum*. Nie sind Teile dieses Systems außer Zusammenhang untereinander. Diese Kontinuität ist sozusagen mit einem Blick zu übersehen, da meist das ganze Silberliniensystem eines Tieres — auch bei entsprechend hohen Vergrößerungen in ein einziges Gesichtsfeld des Mikroskops zu liegen kommt. Schwierigkeiten, die der Nachweis eines kontinuierlichen Zusammenhanges des neurofibrillären Gefüges bei den Metazoen verursacht, fallen hier, der leichteren Übersichtlichkeit wegen, gänzlich weg.

Die *Kontinuität* des fertigen Silberliniensystems tritt nicht unvermittelt in Erscheinung, wenn in Betracht gezogen wird, daß dieses System zwischen den Waben (S. 135 und KLEIN, 2) des Ektoplasmas *entsteht* und diese Waben *ohne* Unterbrechung, also *kontinuierlich* aneinandergesetzt sind.

Der Befund der völligen Kontinuität der Silberlinien weist für den Zusammenhang der leitenden Bahnen der Metazoen eine Richtung, die der Auffassung von APATHY, O. SCHULTZE und BOEKE (1—4) — um nur einige Autoren zu nennen, entspricht.

### c) Silberliniensystem und Interzellulärsubstanz.

Aus der früher geschilderten Tatsache, daß das Silberliniensystem in jenen Fällen, wo die sich teilenden Zellen, wie z. B. bei den kolonienbildenden Flagellaten (KLEIN, 8) im Verband miteinander bleiben, in den *zwischen* den Zellen verbleibenden *Plasmaverbindungen*, *Plasmodesmen* oder der *Interzellulärsubstanz*<sup>1</sup> von einer Zelle zur anderen übertritt, ergibt sich eine Beziehung zwischen Silberliniensystem und Interzellulärsubstanz. Eine andere, wesentliche Übereinstimmung zwischen beiden Größen ergibt sich daraus, daß Silberliniensystem und Interzellulärsubstanz *immer zwischen Plasmaeinheiten* verschiedener Ordnung sich ausbreiten, in einem Falle *zwischen den Waben des Plasmas*, im anderen *zwischen den Zellen des Organismus*: *immer* handelt es sich um Zwischensubstanz, die auch dem Silber gegenüber immer die gleiche Reaktion gibt. Für das interalveoläre Silberliniensystem wurde vorhin aus einer Reihe von Tatsachen eine *nervöse* und *formbildende* Leistung abgeleitet, für die Interzellulärsubstanz, die nach dem Vorbilde der Verhältnisse bei den kolonienbildenden Flagellaten nichts anderes als die interzellulären Partien der Silberliniensysteme der einzelnen, zu einem Gewebe zusammengeschlossenen Zellen ist, wären dieselben Leistungen wie für das Silberliniensystem charakteristisch. Tatsächlich haben manche Autoren, lange bevor die Zusammenhänge zwischen Silberliniensystem und Interzellulärsubstanz bekannt geworden sind, der Interzellulärsubstanz *leitende*, also *nervöse* Funktion zugesprochen. So z. B. REICHERT, MITROPHANOW und BRAUS. Der letztere sieht in den Plasmodesmen das *älteste, ursprünglichste Reizleitungssystem*, aus dem sich in späterer Folge das eigentliche Nervensystem differenziert hätte. O. SCHULTZE zeigte nun, daß tatsächlich während der Ontogenese des Wirbeltierkörpers Zellnetze vorhanden sind, die dadurch zustande kommen, daß die Zellen derselben sich bei ihren Teilungen nicht durchaus trennen, sondern durch *Interzellulärbrücken*, die mit der Zeit sehr lang werden können, miteinander in Verbindung bleiben und daß in *diesen Interzellulärbrücken sich nach und nach die Neurofibrillen differenzieren*.

### Literatur.

- ACH, A.: Beiträge zur Histologie des menschlichen Nebenhodens. Inaug.-Diss. Würzburg 1902.  
ALVERDES, F. (1): Studien an Infusorien. Berlin: Julius Springer 1922.  
— (2): Neue Bahnen in der Lehre vom Verhalten der niederen Organismen. Berlin: Julius Springer 1923.  
— (3): Spezielle Physiologie der Flimmer- und Geißelbewegung. Handbuch d. normal. u. pathol. Physiol. 8. Berlin: Julius Springer 1925.

<sup>1</sup> Historische und ausführliche Zusammenstellung über Interzellulärsubstanz findet sich bei PLENK.

- APATHY, ST.: Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitt. zool. Stat. Neapel **12**, 495 bis 754 (1897).
- AWERINZEW, S.: Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten. Zool. Anz. **31**, 834 bis 841 (1907).
- BALLOWITZ, E. (1): Fibrilläre Struktur und Kontraktilität. Pflügers Arch. **46**, 433—464 (1889).
- (2): Die Doppelspermatozoen der Dyticiden. Z. Zool. **60**, 458, 499 (1895).
- BANCROFT, F. W.: On the influence of the relative concentration of calcium ions on the reversal of the polar effects of the galvanic current in *Paramaecium*. J. of Physiol. **34**, 444—463 (1906).
- DE BARY, A.: Die Mycetocoen. Z. Zool. **10**, 88—175 (1860).
- BENDA, C.: (1) Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Arch. f. Anat. (physiol. Abt.) 376—383 (1899).
- (2): Über neue Darstellungsmethoden der Zentralkörperchen und die Verwandtschaft der Basalkörper der Cilien mit Zentralkörperchen. Ebenda 147—157 (1900—1901).
- BENTLER, R.: Liefert das Glykogen die Energie für den Flimmerschlag? Z. vergl. Physiol. **10**, 440—444 (1929).
- BOEKE, J. (1): Die intrazelluläre Lage der Nervenendigungen im Epithelgewebe und ihre Beziehungen zum Zellkern. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **2**, (1925).
- (2): Die Beziehungen der Nervenfasern zu den Bindegewebelementen und Tastzellen. Das periterminale Netzwerk der motorischen und sensiblen Nervenendigungen, seine morphologische und physiologische Bedeutung, Entwicklung und Regeneration. Ebenda **4**, 448—509 (1926).
- (3): Noch einmal das periterminale Netzwerk, die Struktur der motorischen Endplatte und die Bedeutung der Neurofibrille. Ebenda **7**, H. 1, 95—120 (1926).
- (4): Die morphologische Grundlage der sympathischen Innervation der quergestreiften Muskeln. Ebenda **8**, H. 3/4, 561—639 (1927).
- BOLL, F.: Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. Arch. f. Anat. Suppl., **111** (1869).
- BOZLER, E.: Über die Morphologie der Ernährungsorganelle und die Physiologie der Nahrungsaufnahme bei *Paramaecium caudatum* EHRBG. Arch. Protistenkunde **49**, 163 (1924).
- BRAUS, H.: Die Entstehung der Nervenbahnen. Verh. Ges. dtsch. Naturforsch. **93**, Vers., 1. Teil, 114—148 (1911).
- BRESSLAU, E. (1): Die Gelatinierbarkeit des Protoplasmas als Grundlage eines Verfahrens zur Schnellanfertigung gefärbter Dauerpräparate von Infusorien. Arch. Protistenkunde **43**, 467—480.
- (2): Die experimentelle Erzeugung von Hüllen bei Infusorien als Parallele zur Membranbildung bei der künstlichen Parthenogenese. Naturwiss. **9**, 57 (1921).
- (3): Ein Verfahren zur Schnellanfertigung gefärbter Dauerpräparate von Ciliaten. Verh. dtsch. zool. Ges. **26**, 39—40 (1921).
- (4): Neue Versuche und Beobachtungen über die Hüllenbildung und Hüllsubstanz der Infusorien. Ebenda 35—36 (1921).
- (5): Ein Verfahren zur Schnellanfertigung gefärbter Dauerpräparate von Infusorien und anderen Protozoen. Mikrokosmos **15**, 130—134 (1921/22).
- (6): Die Ausscheidung entgiftender Schutzstoffe bei Ciliaten. Ber. über die 9. Tagung der dtsch. Ver.igg f. Mikrobiol. 1922. Zbl. Bakter. (1. Abt.), Orig. **89**, 87—90.

- BRESSLAU, E., (7): Zur Systematik der Ciliatengattung *Colpidium*. Zool. Anz. 55, 21—28 (1922).
- (8): Hüllenbildung und Gehäusebau bei Protozoen. Mikrokosmos 16, H. 6, 97—104 (1922/23).
- (9): Zum Problem der Fibrillenbildung, Entstehung von Fasern durch Zug im lebenden Organismus. Zool. Jb. Abr. f. allg. Zool. u. Physiol. d. Tiere 45, 707—716 (1928).
- BRÜCKE, E.: Die Elementarorganismen. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. II, 44, 381—407 (1861).
- BÜTSCHLI, O. (1): Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandter Organismen. Z. Zool. 30, 205—281 (1878).
- (2): Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der sogenannten Cilioflagellaten und der *Noctiluca*. Morphol. Jb. 10, 529—577 (1885).
- (3): Protozoa. BRONNS Klassen u. Ordnungen 1, 2, 3 (1889).
- (4): Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892. 234 S.
- (5): Bemerkungen über Cyanophyceen und Bacteriaceen. Arch. Protistenkunde 1 (1902).
- BULLINGTON, E. E.: A study of spiral movement in the ciliate infusoria. Ebenda 50, 219—273 (1925).
- CARTER, G. S.: On the nervous control of the velar Cilia of the Nudibranch Veliger. Brit. J. exper. Biol. 4 (1926).
- CARTER, H. C.: On freshwater Rhizopoda of England and India. Ann. Mag. Nat. Hist. 13, 3. ser., 18—39 (1864).
- CAUSEY, L.: Mitochondria in Ciliates with especial reference to *Paramaecium caudatum* EHRBG. Univ. California Press. Berkeley California 28, Nr 13, 231—250 (1926).
- CHATTON, E. u. A. LWOFF: Imprégnation, par diffusion argentine de l'infraciliature des Ciliés marins et d'eau douce, après fixation cytologique et sans dessiccation. C. r. Soc. Biol. Paris 104, 834—836 (1930).
- CLAPAREDE et LACHMANN: Etudes sur les Infusoires et les Rhizopodes. Mém. Inst. Genevoise 5 (1858); 6 (1859); 7 (1861).
- COPELAND, M.: Locomotion in two species of the Gastropod genus Aectrion with observation on the behavior of pedal Cilia. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole 37, 126—138 (1919).
- DELLINGER, O. P.: The cilium as a key to the structure of contractile protoplasma. J. Morph. a. Physiol. 20, 171—210 (1909).
- DIERKS, K.: Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des *Stentor coeruleus*. Arch. Protistenkunde 54, 1—91 (1926).
- DOFLEIN-REICHENOW: Lehrbuch der Protozoenkunde. 5. Aufl. Jena: G. Fischer 1927.
- EBERTH: Zur Kenntnis des feineren Baues der Flimmerepithelien. Virchows Arch. 35, 477—478 (1866).
- EHRENBERG, C. G.: Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen. Leipzig: Voß 1838.
- EIMER, TH.: Weitere Nachrichten über den Bau der Zellkerne, nebst Bemerkungen über Wimperepithelien. Arch. mikrosk. Anat. 14, 94—118 (1877).
- EISMOND, J. (1): Über die Natur der sogenannten kinetischen Zentren der Zellen. Anat. Anz. 18, Erg.-H., 125—140 (1899).
- (2): Über die Natur der sogenannten kinetischen Zentren der Zellen. Verh. anat. Ges. zu Pavia 1900.

- EMBDEN, G.: Über die Bedeutung von Ionen für den Chemismus der Muskelkontraktion und den Ablauf fermentativer Reaktionen. *Naturwiss.* **2**, 985 (1923).
- ENGELMANN, TH. W. (1): Über die Flimmerbewegung. *Jena. Z. Med. u. Naturwiss.* **4**, 321—478 (1868).
- (2): Zur Anatomie und Physiologie der Flimmerzellen. *Pflügers Arch.* **23**, 505—535 (1880).
- (3): Über den faserigen Bau der kontraktilen Substanzen, mit besonderer Berücksichtigung der glatten und doppelt schräggestreiften Muskelfasern. *Ebenda* **25**, 538—565 (1881).
- ENTZ, G., jun.: Studien über Organisation und Biologie der Tintinniden. *Arch. Protistenkunde* **15**, 93—226 (1909).
- ERHARD, H.: Studien über Flimmerzellen. *Arch. exper. Zellforsch.* **4**, 310 bis 435 (1909).
- V. ERLANGER, R.: Bemerkungen über die wurmförmigen Spermatozoen von *Paludina vivipara*. *Anat. Anz.* **14**, 164—167 (1898).
- FISCHER, A.: Über die Geißeln einiger Flagellaten. *Jb. Bot.* **26**, 187—235 (1894).
- FRENZEL, J.: Zum feineren Bau des Wimperapparates. *Arch. mikrosk. Anat.* **28**, 53—80 (1886).
- FRESENIUS, G.: Beiträge zur Kenntnis mikroskopischer Organismen. *Abh. senckenberg. naturforsch. Ges.* **2**, 211—242 (1856/58).
- FUCHS, H. (1): Über das Epithel im Nebenhoden der Maus. *Anat. H.* **112**, 19, 313—345 (1902).
- (2): Über Beobachtungen an Sekret- und Flimmerzellen. *Ebenda* **25**, (1904).
- FÜRST, C. M.: Haarzellen und Flimmerzellen. *Anat. Anz.* **18**, 190—203 (1900).
- GAULE, J.: Das Flimmerepithel von *Aricia foetida*. *Arch. f. Anat. (physiol. Abt.)* **155**—160 (1881).
- V. GELEI, J. (1): Uj *Paramaecium* Szeged környékéről *Paramaecium nephridiatum*. *Allattani Közlemények* **22**, 121—159 (1925).
- (2): Cilienstruktur und Cilienbewegung. *Verh. zool. Ges. Kiel, Suppl.*, 202—213 (1926).
- (3): Zur Kenntnis des Wimperapparates. *Z. Anat.* **81**, 530—553 (1926).
- (4): Eine neue Osmium-Toluidinmethode für Protistenforschung. *Mikrokosmos* **20**, H. 5, 97—103 (1926/27).
- (5): Sensorischer Basalapparat der Tastborsten und der Syncilien bei Hypotrichen. *Zool. Anz.* **83**, 275—280 (1929).
- (6): A véglények idegrendszer. (Über das Nervensystem der Protozoen.) *Allattani Közlemények* **26**, 164—190 (1929).
- (7): Die reizleitenden Elemente der Ciliaten in naß hergestellten Silber- bzw. Goldpräparaten. *Arch. Protistenkunde* **77**, 152—174 (1932).
- GELEI, J. V. u. P. HORVATH: Eine nasse Silber- bzw. Goldmethode für die Herstellung der reizleitenden Elemente bei den Ciliaten. *Z. Mikrosk.* **48**, 9—29 (1931).
- GELLHORN, E.: Flimmer- und Geißelbewegung. *Allgemeine Physiologie. Handbuch d. normal. u. pathol. Physiol.* **8** (1), 35 (1925).
- GOETHLIN, G. F.: Inhibition of Ciliary movement in *Beroe cucumis*. *J. exper. Zool.* **31** (1920).
- GOLDSCHMIDT, R.: Lebensgeschichte der Mastigamöbe *Mastigella vitrea* usw. *Arch. Protistenkunde, Suppl.* **1**, 83 (1907).
- GRAY, J. (1): The Mechanism of Ciliary movement. *Proc. roy. Soc. Lond. (B)* **93**, 104—161 (1922).
- (2): The Mechanism of Ciliary movement. V. The Effect of Ions on the duration of beat. *Ebenda* **99**, 398—404 (1926).

- GRAY, J., (3): Ciliary Movement. Cambridge 1928.
- (4): The Mechanism of Ciliary Movement. Amer. Naturalist 63 (1929).
- GRAVE a. SCHMIDT: A Mechanism for the coordination and regulation of ciliary movement. J. Morph. a. Physiol. 40, 479—515 (1925).
- GRIESSMANN, K.: Über marine Flagellaten. Arch. Protistenkunde 32, 17—24 (1914).
- GRUBER, A.: Studien über Amöben. Z. Zool. 41, 186—225 (1885).
- GURWITSCH, A. (1): Zur Entwicklung der Flimmerzellen. Anat. Anz. 17, 49 bis 58 (1900).
- (2): Studien über Flimmerzellen. Arch. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsg. 57, 184—229 (1901).
- (3): Morphologie und Biologie der Zelle. Jena: G. Fischer 1904.
- GUTHEIL, F.: Über Wimperapparat und Mitose von Flimmerzellen. Zool. Anz. 37, 331—345 (1911).
- HAECKEL, E.: Biologische Studien. H. 1. Leipzig 1870.
- HAMBURGER, CL.: Zur Kenntnis der *Dunaliella Salma* usw. Arch. Protistenkunde 5, 111 (1905).
- HARTMANN, M.: Allgemeine Biologie. Jena: G. Fischer 1927.
- HARTREE, W. a. A. V. HILL: The Heat-production and the mechanism of the Veratrine contraction. J. of Physiol. 56, 294 (1922).
- HEIDENHAIN, M.: Über eine eigentümliche Art protoplasmatischer Knospung usw. Arch. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsg. 54, 59—67 (1899).
- HENNEGUY, L. F.: Sur les rapports des cils vibratiles avec les centrosomes. Archives microsc. 1 (1896).
- HENRY: Etude histologique de la fonction sécrétoire de l'épididyme chez les Vertébrés supérieur. Ebenda 3 (1899—1900).
- HERTWIG, O.: Die Zelle und die Gewebe. Jena: G. Fischer 1893.
- HERTWIG, R. (1): Über *Microgromia socialis*. Arch. mikrosk. Anat. 10 Suppl. 1—34 (1874).
- (2): Studien über Rhizopoden. Jena. Naturwiss. 11, 324—348 (1877).
- (3): Lehrbuch der Zoologie. 13. Aufl. Jena: G. Fischer 1922.
- HERTWIG, R. u. E. LESSER: Über Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. Arch. mikrosk. Anat. Suppl. 10, 35—243 (1874).
- HOLMGREN, N.: Über die morphologische Bedeutung des Chitins bei den Insekten. Anat. Anz. 21, Nr 14, 373—378 (1902).
- HÜRTHLE, K. u. K. WACHHOLDER: Muskelphysiologie. Histologische Struktur und optische Eigenschaften der Muskeln. BETHES Handbuch d. normal. u. pathol. Physiol. 8/1, 108ff. (1925).
- IKEDA, R.: Über das Epithel im Nebenhoden des Menschen. Anat. Anz. 29, 76—82 (1906).
- JACOBSON, J.: Fibrilläre Differenzierungen bei Ciliaten. Arch. Protistenkunde 75, 31—100.
- JIJUMA, J.: Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasser-Dendrocölen (Tricladen). Z. Zool. 40, 359—464 (1884).
- JENNINGS, H. S.: Das Verhalten der niederen Organismen. Autorisierte Übersetzung v. E. MANGOLD. Berlin und Leipzig 1910.
- JOHNSON, H. J.: A contribution to the morphologie and biologie of the Stentors. J. Morph. a. Physiol. 8, 487—562 (1893).
- JOSEPH, H.: Beiträge zur Flimmerzellen- und Zentrosomenfrage. Arb. zool. Univ. Wien 14 (1903), 80 S.
- KALMUS, H.: *Paramaecium*, das Pantoffeltierchen. Jena: G. Fischer 1931.
- TEN KATE, C. G. B. (1): Über das Fibrillensystem der Ciliaten. Zutphen: Nauta u. Co. 1926, 85 S.



- TEN KATE, C. G. B. (2): Über das Fibrillensystem der Ciliaten. 2. Das Fibrillensystem der Isotrichen. Arch. Protistenkunde **62**, 328—354 (1928).
- KLEBS, G.: Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen **1**, 233—362 (1881—85).
- KLEIN, B. M. (1): Über eine neue Eigentümlichkeit der *Pellicula* von *Chilodon uncinatus*. Zool. Anz. **67**, 1—2 (1926).
- (2): Ergebnisse mit einer Silbermethode bei Ciliaten. Arch. Protistenkunde **56**, 243—279 (1926).
- (3): Die Silberliniensysteme der Ciliaten. Ebenda **58**, 55—142 (1927).
- (4): Die Silberliniensystem der Ciliaten. Weitere Resultate. Ebenda **62**, 177—260 (1928).
- (5): Die Formbildung bei den Infusorien. Naturforscher, H. **11**, 460 bis — 468 (1928/29).
- (6): Weitere Beiträge zur Kenntnis des Silberliniensystems der Ciliaten. Arch. Protistenkunde **65**, 183—257 (1929).
- (7): Das Silberliniensystem der Ciliaten. Ebenda **69**, 235—326 (1930).
- (8): Über das Silberliniensystem einiger Flagellaten. Ebenda **72**, 404 bis 419 (1930).
- (9): Über die Zugehörigkeit gewisser Fibrillen bzw. Fibrillenkomplexe zum Silberliniensystem. Ebenda **74**, 401—417 (1931).
- (10): Über den psychischen Einfluß auf Formbildung und Veränderung des Körpers. Biol. Heilkunst 664—668 (1931).
- KÖLSCH, K.: Untersuchungen über die Zerfließungserscheinungen der ciliaten Infusorien. Zool. Jb. (Abt. f. Anat. u. Ontog.) **16**, 273—422 (1902).
- KOLACEV, A.: Über den Bau des Flimmerapparates. Arch. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsg. **76**, 349—370 (1910—11).
- KOLLOSOW, A.: Eine Untersuchungsmethode des Epithelgewebes usw. Ebenda **52**, 1—43 (1898).
- KOLTZOFF, N. K. (1): Studien über die Gestalt der Zelle. I. Ebenda **67**, 364—572 (1906).
- (2): Zur Frage der Zellgestalt. Anat. Anz. **41** (1912).
- KORSCHULT, E. u. K. HEIDER: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. Jena: G. Fischer 1902.
- KRAFT, H.: Zur Physiologie des Flimmerepithels bei Wirbeltieren. Pflügers Arch. **47**, 196—235 (1890).
- KRIJGSMAN, B. J.: Beiträge zum Problem der Geißelbewegung. Arch. Protistenkunde **52**, 478—488 (1925).
- KÜNSTLER, J.: Contribution à l'étude des Flagellés. Bull. Soc. zool. France **7**, 1—112 (1882).
- KUPPELWIESER, H.: Untersuchungen über den feineren Bau und Metamorphose des Cyphonautes. Bibliotheca zoologica **19**, H. 47 (1906).
- LANKESTER, R.: *Chlamydomyxa montana* n. sp. one of the Protozoa *Gymnomyxa*. Quart. J. microsc. Sci., N. S., **39**, 233—244 (1897).
- V. LENHOSSEK, M.: Über Flimmerzellen. Verh. anat. Ges. in Kiel. Anat. Anz., Supp. **14**, 106—128 (1898).
- LEPESCHKIN, W. W.: Über physikalisch-chemische Ursachen des Todes. Biol. Zbl. **46**, 480—492 (1926).
- LEPSY, J. (1): Über einen neuen Fall von Pseudopodienbildung der Ciliaten und zwei freischwimmende Vorticellen. Arch. Protistenkunde **47**, 55—58 (1924).
- (2): Zur Kenntnis einiger Holotrichen. Ebenda **53**, 378—406 (1926).
- LEVINE, J.: Das Unbewußte. Leipzig-Zürich-Wien 1926.
- LEYDIG, F.: Zelle und Gewebe. Bonn 1885.

- LÖFFLER, F.: Eine neue Methode zum Färben der Mikroorganismen, im besonderen ihrer Wimperhaare und Geißeln. Zbl. Bakter. 6, 209—224 (1889).
- LUDWIG, W. (1): Zur Theorie der Flimmerbewegung. (Dynamik, Nutzeffekt, Energiebilanz.) Z. vergl. Physiol. 13, 397—504 (1930).
- (2): Der Mechanismus der Flimmerbewegung. Forsch. u. Fortschr., Nr 20, 283—284 (1931).
- MACKINNON, D. L. a. F. VLÈS: On the optical properties of contractile Organs. J. roy. microsc. Soc. 553—558 (1908).
- MAIER, H. N.: Über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien. Arch. Protistenkunde 2, 73—179 (1903).
- MARCHI, P.: Beobachtungen über Wimperepithel. Arch. mikrosk. Anat. 2, 467—472 (1866).
- MEISENHEIMER, J.: Zur Morphologie der Urniere der Pulmonaten. Z. Zool. 65, 709—724 (1899).
- MERTON, H. (1): Studien über Flimmerbewegung. Pflügers Arch. 198, 1—28 (1923).
- (2): „Willkürliche“ Flimmerbewegung bei Metazoen. Biol. Zbl. 43, 157 bis 163 (1923).
- (3): Die verschiedenen Arten der Flimmerbewegung bei Metazoen. Naturwiss. 12, H. 23, 452—457 (1924).
- (4): Lebenduntersuchungen an den Zwitterdrüsen der Lungenschnecken. Z. Zellenlehre 1, 671—685 (1924).
- (5): Experimentelle Untersuchungen über das Kinoplasma der Flimmerzelle. Z. Zellforsch. 2, H. 3, 382—406 (1925).
- METALNIKOFF, S.: *Sipunculus undus*. Z. Zool. 68, 261—322 (1900).
- METZNER, R.: Untersuchungen an *Megastoma entericum* aus dem Kaninchen-darm. Z. Zool. 70, 299—320 (1901).
- P.: Zur Mechanik der Geißelbewegung. Biol. Zbl. 40, 49—87 (1920).
- MEVES, F. (1): Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen bei *Salamandra*. Arch. mikrosk. Anat. 1890.
- (2): Histogenese der Samenfäden von *Salamandra*. Ebenda 1897.
- (3): Über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Ebenda 51 (1899).
- MINOT, CH. S.: Studien an Turbellarien. Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg 3, 115—467 (1876—77).
- MITROPHANOW, P.: Über die Interzellularlücken und Interzellularbrücken im Epithel. Z. Zool. 41, 302—309 (1885).
- NERESHEIMER, E. R. (1): Über die Höhe histologischer Differenzierung bei heterotrichen Ciliaten. Arch. Protistenkunde 2, 305—325 (1903).
- (2): Nochmals über *Stentor coeruleus*. Ebenda 9 (1907).
- NUSSBAUM, M. (1): Ein Beitrag zur Lehre von der Flimmerbewegung. Arch. mikrosk. Anat. 14, 390—394 (1877).
- (2): Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. I. Ebenda 26, 485 bis 538 (1886).
- OSTWALD, W.: Periodische Erscheinungen bei der Auflösung des Chroms in Säuren. Z. physik. Chem. 35, 33 ff. (1900).
- PANTIN, C. F. A.: On the physiology of amoeboid movement. J. Mar. biol. Assoc. U. Kingd. 13, 24—69 (1923).
- PARKER, G. H. (1): The Elementary Nervous System. Philadelphia and London 1919, 229 S.
- (2): The Neurofibril Hypothese. Quart. Rev. Biol. 4, Nr 2, 155—178 (1929).
- PENARD, E.: Etudes sur les Infusoires d'eau douce. Genève 1922.

- PERRIN, W. S.: Researches upon Life-history of *Trypanosoma balbiani*. (Certes). Arch. Protistenkunde 7, 131 (1906).
- PERTHY, M.: Zur Kenntnis kleiner Lebensformen. Bern 1852.
- PETER, K.: Das Zentrum für die Flimmer- und Geißelbewegung. Anat. Anz. 15, 271—283 (1899).
- DE PETSCHENKO, B.: Sur l'appareil locomoteur de *Chromacium okenii* etc. Arch. Protistenkunde 32, 234—245 (1914).
- PLENGE, H.: Über die Verbindungen zwischen Geißel und Kern bei den Schwärmzellen der Mycetozoen und bei Flagellaten usw. Verh. naturhist. med. Ver. zu Heidelberg, N. F., 6, 217—275 (1898—1901).
- PLENK, HANN: Über argentophile Fasern (Gitterfasern) und ihre Bildungszellen. Erg. Anat. 27 (1927).
- PROWAZEK, S. (1): Protozoenstudien. II. Arb. zool. Inst. Wien 12 (1900), 58 S.
- (2): Protozoenstudien. III. *Euplotes harpa*. Ebenda 14 (1903), 8 S.
- (3): Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Arb. ksl. Gesdh.amt 5, H. 21 (1904).
- PÜTTER, A. (1): Die Flimmerbewegung. Erg. Physiol. (2. Abt.: Biophysik und Psychophysik.) 2, 10—105 (1903).
- (2): Die Reizbeantwortungen der ciliaten Infusorien. Z. allg. Physiol. 3, 406—454 (1904).
- REES, CH. W.: The neuromotor apparatus of *Paramecium*. Univ. California Publ. Zool. 20, 333—364 (1922).
- REICHERT: Beiträge zur vergleichenden Naturforschung usw. Dorpat 1845.
- ROTHERT, W.: Über das Schicksal der Cilien bei den Zoosporen der Phycomyceten. Ber. dtsh. bot. Ges. 12, 268—282 (1894).
- SAGUCHI, S.: Studies on ciliated cells. J. Morph. a. Physiol. 29 (1917).
- SAUNDERS, J. T.: The Trichocystes of *Paramecium*. Proc. Cambridge philos. Soc. 1, 249 (1925).
- SCHAUDINN, F.: Untersuchungen über den Generationswechsel von *Trichosphaerium sieboldi*. Anhang zu den Abh. preuß. Akad. Wiss., Physik-math. Kl. Berlin 1899, 93 S.
- SCHILLING, A. J.: Die Süßwasser-Peridineen. Flora oder allgem. botan. Zeitung. Neue Reihe. 49. Jahrg. der ganzen Reihe, 45. Jahrg., 220—299 (1891).
- SCHMÄHL, O.: Die Neubildung des Peristoms bei der Teilung von *Bursaria truncatella*. Arch. Protistenkunde 54, 359—422 (1926).
- SCHMIDT, W. J. (1): Über die Bedeutung polarisationsmikroskopischer Forschungen in der Zoologie. Z. Mikrosk. 40, 7—23 (1923).
- (2): Der submikroskopische Bau der tierischen Gewebe erschlossen aus der Polarisationsoptik. Arch. exper. Zellforsch. 6, 350—377 (1928).
- SCHNEIDER, W.: Die Verbreitung des Tektins bei den Ciliaten. Arch. Protistenkunde 72, 482—537 (1930).
- SCHUBERG, A.: Über Cilien und Trichocysten einiger Infusorien. Ebenda 6, 61—110 (1905).
- SCHULTZE, O.: Beiträge zur Histogenese des Nervensystems. I. Arch. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsg. 66, 41—110 (1905).
- SELIGO, A.: Untersuchungen über Flagellaten. COHNS Beitr. z. Biol. d. Pflanzen 4, 145—189 (1881).
- SHARP, R. G.: *Diplodinium ecaudatum* with an account of its neuromotor apparatus. Unif. California Publ. Zool. 13, 43—122 (1914).
- SHERRINGTON: The Integrative Action of the Nervous System. New York 1922, 411 S.

- SIMROTH, H.: Zur Kenntnis des Bewegungsapparates der Infusionstiere. Arch. mikrosk. Anat. **12**, 51—85 (1876).
- SPECK, J.: Die Protoplasmabewegung, ihre Haupttypen, ihre experimentelle Beeinflussung und ihre theoretische Bedeutung. Handbuch d. normal. u. pathol. Physiol. **8**, 1. Hälfte, 31 ff. Berlin: Julius Springer 1925.
- SPEMANN, H.: HERMANN BRAUS. Arch. Entwicklungsg. **106**, 13 ff. (1925).
- STEIN, F. (1): Die Infusionstiere auf ihre Entwicklungsgeschichte untersucht. Leipzig 1854.
- (2): Der Organismus der Infusionstiere. II. Leipzig 1867.
- STRASBURGER, E. (1): Studien über Protoplasma. Jena 1876.
- (2): Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden. Histologische Beiträge **4** (1892).
- STUART, A.: Über die Flimmerbewegung. Inaug.-Diss. 1867, 45 S.
- TAYLOR, CH. V.: Demonstration of the function of the neuromotor apparatus in *Euplotes patella* by the method of microdissection. Univ. California Publ. Zool. **19**, 403—470 (1920).
- TÖNNIGES, C.: Die Trichozysten von *Frontonia leucas* und ihr chromidialer Ursprung. Arch. Protistenkunde **32**, 298—378 (1911—1919).
- VAN TRIGT, H.: A contribution to the Physiology, of the Freshwater sponges. Leiden 1919.
- TSCHASSOWNIKOW, S.: Über Becher und Flimmerepithelzellen und ihre Beziehungen zueinander. Arch. mikrosk. Anat. **84**, 150—174 (1914).
- ULEHLA, V.: Ultramikroskopische Studien über Geißelbewegung. Biol. Zbl. **31**, 645, 657, 689, 721 (1911).
- VALENTIN, G.: Flimmerbewegung. WAGNERS Handwörterbuch der Physiol. **1** (1842).
- VERWORN, M. (1): Allgemeine Physiologie. 3. Aufl. 1901, 6. Aufl. 1915. Jena: G. Fischer 1915.
- (2): Psycho-physiologische Protistenstudien. Jena: G. Fischer 1889, 216 S.
- (3): Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung. Arch. f. Physiol. **48**, 149—180 (1891).
- VIGNON, P.: Recherches de Cytologie, Générales sur les Epitheliums. Archives de Zool., Ser. 3, **9**, 371—715 (1901).
- WALLENLÖF, H. (1): Zur Kenntnis des Neubildungs- und Resorptionsprozesses bei der Teilung der hypotrichen Infusorien. Zool. Jb., Abt. f. Anat. u. Ontog. **15**, 1—58 (1902).
- (2): Zur Kenntnis der Flimmerzellen. Z. allg. Physiol. **5**, 351—414 (1905).
- WINTREBERT, P.: C. r. Soc. Biol. Paris 1904, 1905; C. r. Acad. Sci. Paris 1920, 1921.
- WOERDMANN, M. W.: Entwicklungsmechanische Untersuchungen über die Wimperbewegung des Ektoderms von Amphibienlarven. Arch. Entw.-mechan.; Roux' Arch. **106**, 41—60 (1925).
- WOLTERECK, R.: *Trochophora*-Studien. I. Bibliotheca zoologica 1902.
- YOCOM, H. B.: The neuromotor apparatus of *Euplotes patella*. Univ. California Publ. Zool. **18**, 337—396 (1918).
- ZENKER, W.: Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien. Arch. mikrosk. Anat. **2**, 332—348 (1866).
- ZIEGLER, H. E.: Theoretisches zur Tierpsychologie und vergleichenden Neurophysiologie. Biol. Zbl. **20**, 1—16 (1900).
- ZIMMERMANN: Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. Arch. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsg. **52**, 552—706 (1898).

# Nestbau und Brutpflege bei Amphibien.

Von W. WUNDER, Breslau.

Mit 49 Abbildungen.

## Inhaltsübersicht.

	Seite
Allgemeine Betrachtungen . . . . .	180
A. Nestbau bei Amphibien . . . . .	183
1. Nester im Wasser . . . . .	183
a) Nester unter Steinen . . . . .	184
b) Nester aus Schlamm . . . . .	184
c) Schaumnester im Wasser . . . . .	186
d) Nester in kleinen austrocknenden Wasseransammlungen . . . . .	188
2. Nester außerhalb des Wassers . . . . .	188
a) Grubennest in feuchter Erde . . . . .	188
b) Eiablage in Kuchenform an Felsen . . . . .	191
c) Nester an Pflanzenblättern . . . . .	192
d) Ablauf der Entwicklung bei Amphibien außerhalb des Wassers ohne Kaulquappenstadium und ohne elterliche Brutpflege	199
B. Brutpflege bei Amphibien . . . . .	201
1. Bewachen der Eier und Jungen durch die Elterntiere . . . . .	201
2. Brutpflege auf dem elterlichen Körper . . . . .	203
a) Umhertragen der Eier an den Hinterbeinen . . . . .	203
b) Umhertragen der Eier auf der Bauchseite des Frosches . . . . .	205
c) Gelegentliches Umhertragen von Kaulquappen auf dem Rücken . . . . .	205
d) Längeres Umhertragen von Eiern und Larven auf dem Rücken . . . . .	206
e) Entwicklung der Eier in Brutbeuteln auf dem Rücken . . . . .	209
f) Entwicklung der Eier in Waben auf dem Rücken . . . . .	211
g) Entwicklung der Eier in der Schallblase des Männchens . . . . .	213
3. Lebendig gebärende Amphibien . . . . .	215
Schluß . . . . .	216
Literatur . . . . .	217

## Allgemeine Betrachtungen.

Wie ganz allgemein im Tierreich, so gilt auch für die Amphibien der Satz, daß die Zahl der Eier um so größer ist, je weniger sich die Eltern um die Nachkommen bekümmern und daß mit zunehmender Brutpflege eine Verringerung der Eizahl festgestellt werden kann. Eine Tabelle mag diese Zusammenhänge erläutern:

### Eizahl bei Amphibien

ohne Brutpflege	mit Brutpflege
1. <i>Bufo lentiginum</i> . . . . . 28000	<i>Alytes obstetricans</i> . . . . . 270
2. <i>Rana esculenta</i> . . . . . 10000	<i>Nototrema marsupiatum</i> . . . . . 200
3. <i>Bufo viridis</i> . . . . . 10000	<i>Pipa americana</i> . . . . . 60—70
4. <i>Bufo vulgaris</i> . . . . . 5000	<i>Rhacophorus reticulatus</i> . . . . . 20
5. <i>Rana temporaria</i> . . . . . 3000	<i>Rhinoderma darwini</i> . . . . . 18
6. <i>Hyla arborea</i> . . . . . 1000	<i>Nototrema pygmaeum</i> . . . . . 4—7

Die großen Unterschiede in der Eizahl bei Amphibien ohne Brutpflege hängen damit zusammen, daß die Vernichtungsziffer je nach der Laichzeit und dem Ort der Laichabgabe bei den einzelnen Arten recht verschieden ist.

Bei den Arten mit Brutpflege wird die Eizahl mit zunehmender Sorge für die Nachkommen im allgemeinen geringer (Unterschiede entsprechend der verschiedenen systematischen Stellung und Form der Brutpflege sind selbstverständlich vorhanden!). Am deutlichsten sind vielleicht die Verhältnisse bei den beiden hier angeführten *Nototrema*-Arten. *Nototrema marsupiatum* hat etwa 200 Eier und entläßt die Jungen als Larven aus dem elterlichen Körper. *Nototrema pygmaeum* liefert dagegen nur vier bis sieben fertig entwickelte Fröschen.

Im allgemeinen nimmt mit zunehmender Brutpflege auch die Größe und vor allem der Dotterreichtum der Eier zu. Diese sind dann meistens nach den Angaben von HARRISON weniger pigmentiert und sehen weiß oder gelblich aus. Eine biologische Bedeutung der verschiedenen Pigmentierung der Eier soll nach den Angaben dieses Autors für die tropischen Amphibienarten nicht nachweisbar sein, da fast unpigmentierte Eier oft grellster Belichtung ausgesetzt sind. Unter unseren einheimischen Amphibienarten fällt dagegen auf, daß diejenige Froschart, die schon sehr frühzeitig, nämlich im März oder Anfang April laicht, der Grasfrosch, tiefschwarze in große Gallerthüllen eingeschlossene Eier legt, die an die Wasseroberfläche aufsteigen, während die zur wärmeren Zeit abgelegten Eier anderer Amphibienarten wenig pigmentiert, nur mit schwachen Gallerthüllen versehen sind und am Boden liegen bleiben (siehe BREHM). Man nimmt an, daß die Eier des Grasfrosches durch Vermittlung ihres Pigmentes die Sonnenwärme besser ausnutzen können und die Gallerte soll nach BERNARD u. BRATUSCHEK dabei wie ein kleines Treibhaus wirken. Sie gestattet nämlich das ungehinderte Eindringen der Sonnenstrahlen, während die von dem Ei ausgehenden Strahlen großer Wellenlänge zurückgehalten und dem Ei als Wärme wieder zugeführt werden.

Es sind also hier durch die besonderen Einrichtungen an den Eiern für die Entwicklung der Brut günstige Verhältnisse geschaffen.

Auch die Abhängigkeit der Entwicklungsgeschwindigkeit der Eier von der Temperatur ist als eine biologisch zweckmäßige Einrichtung anzusehen, die auch unter schlechten Bedingungen noch die Entwicklung der Nachkommenschaft im Freien ermöglicht. So wissen wir, daß unter ungünstigen klimatischen Verhältnissen Froschlarven im Wasser noch als Kaulquappen überwintern und so durch die niedrige Temperatur vor allem im Hochgebirge eine starke Verlangsamung ihrer Entwicklung erfahren. Umgekehrt kann aber auch durch Temperaturerhöhung eine große Beschleunigung in der Entwicklung einsetzen. Solche Beobachtungen hat FISCHER-SIGWART am Laubfrosch (*Hyla arborea*) häufig ge-

macht (zitiert nach BRANDES-SCHOENICHEN), wenn sich die Eier in austrocknenden Pfützen entwickelten. Besonders wissen wir für einige tropische Froscharten (*Phryniscus nigricans*, *Paludicola fuscomaculata* aus Paraguay nach BUDGETT), daß sich ihre Eier im Laufe von 18 bis 24 Stunden nach dem Eintreten der Furchung zu jungen Kaulquappen verwandeln. Auch die weitere Entwicklung verläuft in den austrocknenden Pfützen geradezu überstürzt.

Die Befruchtung der Eier erfolgt bei den meisten Amphibien außerhalb des weiblichen Körpers. Bei den Anuren klammert sich das Männchen am Rücken des Weibchens fest und läßt sich von diesem oft tagelang umhertragen, um im Augenblick der Eiablage sein Sperma zu ergießen. Bei den Urodelen wird im Anschluß an Liebesspiele gewöhnlich



Abb. 1. Laich von *Rana temporaria* L. (Nach einer Photographie von W. B. und S. C. JOHNSON-LEYTONSTONE. Aus BREHMS Tierleben.)



Abb. 2. Laich von *Bufo*. (Nach einer Photographie von W. B. und S. C. JOHNSON-LEYTONSTONE. Aus BREHMS Tierleben.)

eine Spermatophore vom Männchen abgegeben und vielfach lange Zeit vor der Befruchtung der Eier in den weiblichen Körper aufgenommen. So findet z. B. beim Feuersalamander schon im Herbst die Aufnahme der Samen in den weiblichen Körper und erst im Frühjahr die Befruchtung der Eier durch die noch lebenden Samen statt.

Aus der Art der Befruchtung der Eier ergibt es sich, daß im Augenblick der Eiablage vielfach Männchen und Weibchen zugegen sind. Auch bei Anwesenheit verschiedener Frosch- und Krötenarten am gleichen Ort paarten sich nach den Beobachtungen von WIEDEMANN in der Hauptsache im Freien nur Tiere der gleichen Art und auch HINSCHKE stellte im Experiment fest, daß zwar eine Umklammerung von Männchen und Weibchen der gleichen und anderer Arten sowie z. B. selbst von einem ent-

sprechend zugeschnittenen Stück Gummischwamm möglich ist, daß aber meistens zum Schluß doch richtige Paare der gleichen Art gebildet werden.

Wie schon oben erwähnt, laichen vielfach verschiedene Froscharten zu verschiedener Zeit im Jahre. Gleichzeitig laichende Arten setzen oft die Eier an verschiedenem Ort des gleichen Gewässers oder in für die betreffende Art charakteristischer Weise ab. Einige Abbildungen mögen diese Tatsachen erläutern.

Abb. 1 zeigt die zu einem Laichklumpen verklebten Eier von *Rana temporaria*. Beim Austritt der Eier ins Wasser verquellen die gallertartigen Eihüllen. Ohne Zweifel sind bei einem solchen Laichballen die Bedingungen für die Entwicklung für die außen gelegenen Eier am günstigsten. Die inneren Eier sind nicht so gut mit Sauerstoff versorgt und gehen oft zum Teil zugrunde. Die Gallertmasse verflüssigt sich später und dient Algen als Unterlage, die Sauerstoff liefern und eine Nahrung darstellen für die ausschlüpfenden Kaulquappen.

Die Kröten laichen in Schnüren ab, wie Abb. 2 zeigt. Da die Schnüre um Pflanzen gewunden sind, sind zweifellos die Sauerstoffverhältnisse recht günstig. Dazu kommen dann ebenfalls die Vorteile, welche die schnurartige Gallerte den ausschlüpfenden Larven bietet.

Abb. 3 schließlich zeigt die einzeln an Pflanzen abgelegten Eier eines Molches. Die mächtig aufgequollene Gallerthülle ist bei der starken Vergrößerung deutlich zu erkennen.

Zweifellos sind in der besonderen Beschaffenheit der Eier und in der Eigenart der Eiablage Verhältnisse gegeben, die dem Fortbestand der einzelnen Amphibienarten günstig sind.

Wir kennen nun darüber hinaus noch eine weitergehende Fürsorge für Eier und Nachkommenschaft, die im folgenden besprochen werden soll.

## A. Nestbau bei Amphibien.

### 1. Nester im Wasser.

Das Wasser stellt den natürlichsten Ort für die Entwicklung der Amphibieneier dar. Darauf weisen schon die nur zur Sauerstoffaufnahme in

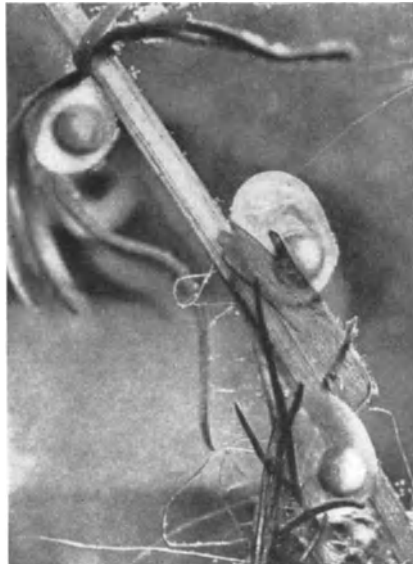


Abb. 3. Eier von Molge (*Triturus vulgaris* L., mit Gallerthülle; vergrößert. (Nach einer Aufnahme von H. HINTERBERGER. AUS WERNER.)



Flüssigkeit geeigneten Kiemen der Larven, die fast immer zu beiden Seiten des Körpers büschelförmig dicht hinter dem Kopfe abstehen. Die meisten Amphibien benötigen auch zu ihrer Entwicklung unbedingt Wasser. Von den in fertig ausgebildetem Zustand durch Lungen atmenden und auf dem Lande lebenden Tieren wird es oft auf große Entfernung hin aufgesucht zur Laichzeit. Bei unseren einheimischen Amphibienarten findet gewöhnlich keine besondere Fürsorge statt. In der je nach der Gattung und Art etwas verschiedenen und oben geschilderten Weise findet die Laichabgabe statt. Am meisten den Blicken entzogen ist der Laich der Molche, da die Eier einzeln an Pflanzenstengeln oder Blättern abgelegt werden. In einzelnen Fällen mögen auch über den Eiern Blätter zufällig beim Laichen zusammengebogen werden oder der Blattstengel mag angeknickt sein, so daß sich ein Blatt wie zum Schutze über das Ei neigt. Nach PERRIER soll *Triton viridescens* um jedes Ei die Zweige von Wasserpflanzen legen und so ein Nest formen. Auf eine eigenartige Tatsache sei hier noch verwiesen, nämlich darauf, daß von unseren einheimischen Tieren, zum wenigsten von den Fischen, Froschlaich und auch Kaulquappen so gut wie nie gefressen werden, obwohl sie massenhaft als Nahrung zur Verfügung stehen würden. Die aus Amerika bei uns eingeführte Regenbogenforelle dagegen soll mit Vorliebe Kaulquappen fressen. Möglicherweise sind bei uns die Amphibienlarven durch besondere chemische Stoffe im allgemeinen vor Feinden geschützt, die sie fressen könnten.

#### a) Nester unter Steinen.

Vor allem in den Tropen finden wir die eigenartigsten Einrichtungen zum Schutz von Eiern und Kaulquappen. Daß nicht die Trockenheit oder der Mangel an Laichplätzen an der Ausbildung dieser Besonderheiten allein schuld sein kann, geht daraus hervor, daß auch im Wasser ablaichende Tiere Schutzmaßnahmen ergreifen. So werden in einer Art *Nest unter Steinen* die Eier von vielen Amphibien einzeln oder in kleinen Mengen abgelegt. Als Beispiel seien hier genannt die amerikanischen Salamanderarten *Eurycea*, *Gyrinophilus* und *Pseudotriton*, bei denen die Eier einzeln (nach NOBLE, 7) unter Steinen im Wasser abgelegt und sogar noch vom Weibchen bewacht werden.

#### b) Nester aus Schlamm.

Richtige *Nester aus Schlamm* werden gebaut von dem wegen seines eigenartig tönenden Rufes „Schmied“ genannten brasilianischen Frosche *Hyla faber* WIED., siehe Abb. 4. Die Schilderung, welche zunächst GOELDI von den *Kraternestern* gab und seine Abbildung sind zweifellos richtig. Doch hat sich wahrscheinlich ein Irrtum eingeschlichen, was die Herstellung des Kraternestes anlangt. Nach der Auffassung von NOBLE (7) und nach dem, was wir über das Verhalten von *Hyla rosenbergi* wissen, baut nicht das Weibchen, sondern das Männchen das Nest.

Da GOELDI seine Beobachtungen zur Nachtzeit anstellte, denn die Tiere bauen nur nachts, so ist dieser Irrtum verständlich. Den Bau schildert der erste Beobachter GOELDI folgendermaßen (nach BREHM): „Wir sahen zunächst eine schwache Bewegung im Wasser, die durch etwas unter der Oberfläche Umrührendes hervorgebracht wurde. Dann sahen wir eine Masse Schlamm an die Oberfläche kommen, getragen von einem Frosch, von dem nur die beiden Hände sichtbar waren. Wieder untertauchend brachte der Frosch nach einem Augenblick abermals eine Masse Schlamm herauf, nahe der ersten. Dies wurde oftmals wiederholt, wodurch allmählich ein Ringwall sich erhob. Von Zeit zu Zeit kamen des Erbauers Kopf und Vorderkörper plötzlich mit einer Ladung Schlamm auf der entgegengesetzten Seite zum Vorschein. Aber, was uns im höchsten Maße verwunderte, war die Art und Weise, wie der Frosch seine Hände zum Glätten der Innenwand des Schlammwalles benutzte, so wie ein Maurer seine Kelle. Wenn man die Hände unter-

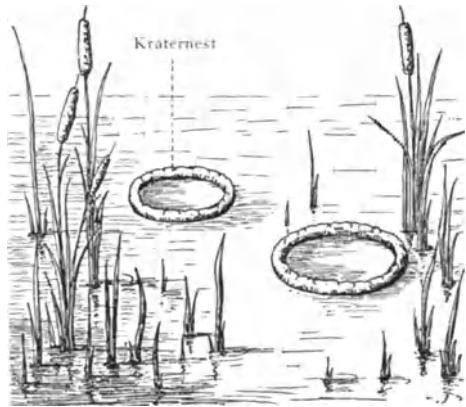


Abb. 4. Nest von *Hyla faber*. (Nach WIEDERSHEIM.)

sucht, versteht man sofort, daß sie ausgezeichnete Maurerkellen vorstellen, da die Endglieder der Finger große Erweiterungen tragen. Die sorgfältige Glättung der Wand konnte besser beobachtet werden, als der Wall höher wurde, bis er etwa 4 Zoll Höhe hatte und der Frosch dann genötigt war, aus dem Wasser zu kommen. Die Brustwehr des Walles erfuhr dieselbe sorgfältige Glättung, während die Außenseite vernachlässigt wurde. Die Nivellierung des Bodens wurde gleichzeitig mit Hilfe der Unterseite (namentlich Bauch und Kehle) und der Hände, ausgeführt. Man kann den Anblick des Walltumpels ganz gut mit dem Krater eines erloschenen Vulkanes oder aber mit einem großen mit Wasser gefüllten Suppennapf von einem Fuß Durchmesser vergleichen.“ Wie GOELDI sich ausdrückt, finden diese kreisrunden kleinen Wasserbecken „als Kinderstuben für Kaulquappen“ Verwendung. Bei dem Frosch *Hyla rosenbergi*, der dem „Schmied“ nahe verwandt ist, konnte durch genaue Beobachtung festgestellt werden, daß das Männchen allein die eigenartigen Kraternester im Schlamm erbaut. Dann ruft es mit seiner weithin tönenden Stimme das Weibchen herbei, klammert sich an dessen Rücken fest und die Eiablage in das Kraternest kann beginnen (NOBLE, 7). Die aus den Eiern schlüpfenden Kaulquappen haben riesige federförmige Kiemen,

mit denen sie an der Wasseroberfläche hängen. Ihre Verwandlung zu Fröschen vollzieht sich noch, bevor sie den Ringwall verlassen.

Die Frösche bauen übrigens nicht immer neue Nester, sondern benutzen auch schon vorhandene alte Nester. Auch kann die Ablage der Eier in kleinen Wasseransammlungen in hohlen Bäumen erfolgen, die ja letzten Endes ganz ähnliche Bassins darstellen.

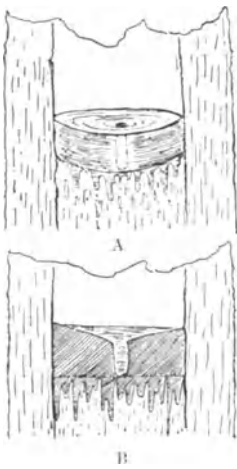


Abb. 5. Nest von *Hyla resinifectrix*. (Nach GOELDI aus HILZHEIMER.)  
A Seitenansicht; B Durchschnitt (schem.).

Die Eier einer anderen brasilianischen Froschart, *Hyla resinifectrix* GOELDI fand GOELDI (2) in hohlen Bäumen, die mit Wachs ausgedichtet waren und in denen Wasser stand. Abb. 5 zeigt die Einzelheiten. GOELDI nahm nun an, daß der Frosch eine Asthöhle mit Harz ausschmiere, das von gewissen aromatischen Bäumen, z. B. *Protium heptaphyllum*, abtropfe. Er solle das Harz selbst sammeln und mit seinen breiten Händen die Abdichtung der Hohlräume im Baum vornehmen. Durch die späteren Untersuchungen von Prof. LORENZ MÜLLER (siehe „Isis“) und von A. GOELDI stellte es sich jedoch heraus, daß die Frösche verlassene Bienennester zum Abbläuen benutzen. Die Bienen bauen also in den hohlen Bäumen die Harzböden ein. Die Frösche wären ja auch gar nicht imstande, die recht erheblichen Harzmengen zu sammeln und richtig zu verarbeiten. Die Amphibien machen sich also nur die günstige Laichgelegenheit in der Wasseransammlung zunutze. Sie laichen auch an anderen Orten ab, z. B. in einem mit Wasser gefüllten Einmachglas. Leider hat sich das Märchen von den harzverarbeitenden Fröschen in der Literatur zäh gehalten.

Wir gehen wohl nicht fehl in der Annahme, daß Eier und Kaulquappen in den Ringnestern besser vor Feinden geschützt sind als im freien Wasser.

Wir gehen wohl nicht fehl in der Annahme, daß Eier und Kaulquappen in den Ringnestern besser vor Feinden geschützt sind als im freien Wasser.

#### c) Schaumnester im Wasser.

*Schaumnester im Wasser* werden von einigen südamerikanischen Froscharten errichtet. FERNÁNDEZ stellte darüber vor allem wieder in neuerer Zeit Beobachtungen an und seiner Arbeit sind die Abb. 6 und 7 entnommen. Auch schließt sich die folgende Schilderung in der Hauptsache an seine Angaben an. Abb. 6 zeigt die hellen Schaummassen von *Paludicola fuscomaculata* STEIND., die zwischen den Wasserpflanzen über die Oberfläche ragen und hier wie Schlagsahne auf dem Kaffee schweben. Auf Abb. 7 ist von *Leptodactylus ocellatus* L. ein Nest mehr aus der Nähe photographiert. Das Männchen sitzt zunächst auf dem Rücken des Weibchens, das außer den Eiern eine eiweißartige Masse aus der Kloake abscheidet. Mit ihren Hinterfüßen schlagen die Frösche nun richtiggehend Schaum, d. h. die zähe Eiweißmasse wird mit Luftblasen

gefüllt, so daß sie an der Wasseroberfläche schwebt. In diese Masse werden die Eier abgelegt, die sich vielfach als schwarze oder bräunliche Punkte von dem weißen Schnee des Nestes abheben, in der Hauptsache jedoch nach unten sinken und am unteren Ende der Schaumschicht mit dem Wasser in Berührung bleiben. So sind sie nicht nur den Blicken



Abb. 6. Schaumnester auf dem Wasser von *Paludicola fuscomaculata* STEIND. (AUS FERNÁNDEZ.)

entzogen, sondern jedenfalls auch vor Tierfraß geschützt. Das Schaum-schlagen selbst soll später an Hand der Abb. 15 genau geschildert werden bei einer anderen Froschart (siehe S. 194). Das Pärchen sitzt in der Mitte der Schaummasse und an dieser Stelle bleibt meistens ein Loch auch beim fertigen Nest bestehen. Das Weibchen hat sozusagen ringförmig um sich



Abb. 7. Schaumnest von *Leptodactylus ocellatus* L. (AUS FERNÁNDEZ.)

die Schaum- und Eimasse abgelegt. Das Nest von *Leptodactylus ocellatus* L. hat einen Durchmesser von 25—30 cm und eine Höhe von 5 cm. Die Schaummasse verflüssigt sich, wenn die Kaulquappen ausgeschlüpft sind und sie soll diesen zum Teil als Nahrung dienen. Wahrscheinlich siedeln sich jedoch auch Algenarten hier an, die als Nahrung der Froschlarven

in Frage kommen. Bei *Paludicola fuscomaculata* STEIND. geht die Entwicklung der Kaulquappen im Schaumnest in 18—24 Stunden vor sich. Nach der Angabe von FERNÁNDEZ halten sich die Eltern vielfach in der Nähe der Schaumnester auf, um die Eier zu bewachen. Dieser Autor bildet auf dem Wasser befindliche Schaumnester folgender argentinischer Frösche ab:

*Leptodactylus ocellatus* L., *Leptodactylus gracilis* DUM. et BIBR., *Paludicola fuscomaculata* STEIND., *Paludicola cinerea* COPE (*P. alpina* ANDERSSON), *Ceratophrys americana* DUM. et BIBR.

Auch der in Panama lebende Frosch *Eupemphix pustulosus* LAICHT in Schaumnestern auf dem Wasser (NOBLE, 7), ebenso *Eupemphix trinitatis* BOUL. nach NETTING.

d) Nester in kleinen austrocknenden Wasseransammlungen.

Nahe verwandte Froscharten laichen nicht in größeren Wasseransammlungen, sondern in *kleinen rasch austrocknenden Pfützen* in der Nähe eines Tümpels oder Baches. So bringt *Leptodactylus pentadactylus* L. seine Schaumnester außer im freien Wasser auch gelegentlich in Wasseransammlungen in hohlen Bäumen unter oder auch in kleinen Wasseransammlungen, die bald vertrocknen (NOBLE, 6). *Leptodactylus mystacinus* BURM. laicht in Vertiefungen in der Nähe des Wassers, von wo durch Regengüsse die Kaulquappen in benachbarte Bäche oder Ströme getragen werden. Bleibt der Regen längere Zeit aus, so scharen sich die Kaulquappen an der feuchtesten Stelle der Vertiefung zu Klumpen zusammen und verringern dadurch die Oberfläche. Sie können gewöhnlich bis zum Eintreffen des Regens in diesem Zustand verharren (BARBOUR, 2). Auch für *Leptodactylus typhonius* DAUD. (*Leptodactylus albilabris* BÖTTGER) wird von BRANDES u. SCHOENICHEN unter den Schaumnest bauenden gewöhnlich im Wasser laichenden Fröschen ein ähnliches Verhalten angegeben.

## 2. Nester außerhalb des Wassers.

Schaummassen halten, wie wir gesehen haben, die Froscheier auch dann leicht feucht, wenn Vertrocknungsgefahr in einer geringen Wasseransammlung gegeben ist. Der Schaum spielt nun auch vor allem eine wichtige Rolle, wenn die Frösche von vornherein außerhalb des Wassers ihre Eier ablegen.

a) Grubennest in feuchter Erde.

Der japanische Ruderfrosch *Rhacophorus schlegelii* GTHR. gräbt sich in dem weichen, schlammigen Boden der Sümpfe oder Reisfelder zur Fortpflanzungszeit *in der Erde* ein. Der Vorgang vollzieht sich am Abend und das Weibchen trägt dabei das viel kleinere Männchen auf dem Rücken. Das Weibchen wühlt sich zunächst durch einen kurzen

senkrechten Gang in die Tiefe und formt dann ein kugelförmiges Loch von 6—9 cm Durchmesser. Es stellt sich dabei hoch, dreht sich dauernd um sich selbst und glättet mit seinem Bauch die Wand. Bei dieser Tätigkeit wird der Zugangskanal zur unterirdischen Höhle wieder verstopft, so daß schließlich das Pärchen völlig im Dunkeln sitzt, um hier während der Nacht abzulaichen. Die frisch abgelegten Eier sind von einer klebrigen Hülle umgeben. Das Weibchen legt die ausgestreckten Hinterfüße auf die Eier, wobei etwas von der Klebmasse daran hängen bleibt. Als dünnes durchsichtiges Häutchen spannt sich der Klebstoff zwischen den Beinen aus, um bei den weiteren Bewegungen der Beine zu einem Luftbläschen von 5—10 mm Durchmesser zusammenzusinken.

Durch rasche ununterbrochene Bewegung mit den Hinterbeinen bereitet so das Weibchen eine schneeartige Schaummasse, in welcher schließlich die Eier liegen. Nach der Ablage und Befruchtung der Eier gräbt das Weibchen wieder einen Ausgang aus der Grube schräg abwärts zum Wasser gerichtet. Die Anlage des Nestes findet stets an einem Ufer statt. Die in Schaum eingehüllte Eimasse bleibt sich dann selbst über-

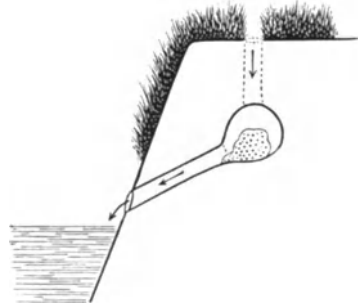


Abb. 8. Schema der Bruthöhle von *Rhacophorus schlegelii* mit Zu- und Ausgang. (Aus BRANDES und SCHOENICHEN.)



Abb. 9. *Rhacophorus schlegelii* L., in der Begattung begriffen. Hinter beiden Tieren liegt die ausgeschiedene, die Eier umhüllende Schaummasse. Der Pfeil zeigt die Stelle an, wo die Wand der Höhle später durchbrochen wird. (Aus WIEDERSHEIM.)

lassen. Langsam verflüssigt sich der Schaum, während sich die Eier entwickeln. Schließlich gleitet die nach abwärts fließende elastisch-klebrige Masse mit den inzwischen ausgeschlüpften Kaulquappen durch den gleichen schrägen Gang nach abwärts und ins Wasser, durch den die Eltern das Höhlennest verlassen haben. Abb. 8 stellt in schematischer

Weise die Anordnung des Nestes mit seinen Kanälen, Abb. 9 ein Nest mit ablaichendem Froschpaar dar. In ähnlicher Weise laicht in Erdhöhlen unter Steinen der brasilianische Frosch *Cystignathus mystaceus* (*Rana mystacea* SPIX). WIEDERSHEIM schreibt darüber:

„Dieser Frosch laicht nicht in den Pfützen selbst, sondern macht in ihrer Nähe, aber immer noch innerhalb der Grenzen, bis zu denen das Wasser nach heftigem Regenwetter steigen kann, unter Steinen, faulenden Baumstämmen usw. eine Höhlung ungefähr so groß wie ein gewöhn-



Abb. 10. Eigelege von *Hemisus marmoratum* in einer grubenformigen Vertiefung einer Sandbank.  
(Aus WAGER.)

licher Tassenkopf. Diese füllt er mit einem weißen, zähen Schaume aus, der die größte Ähnlichkeit mit recht festem Schaume aus geschlagenem Eiweiß hat. In der Mitte dieser Schaummasse befinden sich die fahlgelben Eier. Die jungen Larven besitzen zuerst die Farbe der Eier und zeigen äußere Kiemen, werden jedoch bald auf der Oberseite dunkler und später grünlich braun, unten grauweiß, fast silberweiß, so daß sie in ihrem Habitus den Larven der *Rana esculenta* nicht unähnlich sind, nur scheint bei ihnen die Schwanzflosse nicht ganz so stark entwickelt zu sein. Steigt das Wasser der Pfütze bis an das Nest, so begeben sie sich in jene und unterscheiden sich ferner in der Lebensweise nicht von den Larven der anderen Batrachier.“

In neuerer Zeit hat WAGER (2) an der südafrikanischen Froschart *Hemisus marmoratum* PETERS interessante Beobachtungen ganz ähnlicher Art gemacht, wie sie von dem japanischen Ruderfrosch wiedergegeben sind.

Die Eier werden von *Hemisus marmoratum* abgelegt in einem Nest in der Erde von kugelförmiger Gestalt mit wohlgeglätteter Wandung und einem Durchmesser von 2 Zoll. Das Nest ist 3—10 Zoll von der Wasseroberfläche entfernt. Gewöhnlich betrug der Abstand jedoch nur 5 Zoll. Sandige mit Pflanzen bewachsene oder mit feuchtem Laub bedeckte Stellen wurden beim Nestbau bevorzugt. Der Sand muß feucht sein und die Feuchtigkeit auch längere Zeit halten. Männchen und Weibchen wurden gefunden kurz vor der Eiablage. Das Männchen umklammerte das Weibchen, auf dessen Rücken sitzend, und ließ auch in der Gefangenschaft über 10 Tage lang nicht los. In feuchten Sand gesetzt, begann das Weibchen bald zu graben, indem es die Kopfspitze in den Sand steckte und mit den Hinterbeinen lebhaft arbeitete. Das Männchen war dabei völlig teilnahmslos. Die Weibchen üben nach den Angaben von WAGER (2) Brutpflege. Sie wurden in der Nesthöhle gefunden, wie sie mit ihrem Leib die Eier bedeckten. An leeren Nestern konnte ein zum Wasser führender Kanal festgestellt werden, der nach WAGER erst dann vom Weibchen gegraben werden soll, wenn die Kaulquappen schlüpfen. Dies ist am achten oder neunten Tage der Fall. Die Eizahl beträgt 150 bis 200 Stück. Ihr Durchmesser wird mit 2 mm und die Dicke der Gallert-hülle mit 3—4 mm angegeben. Schaum ist offenbar in diesem Fall nicht um die Eier vorhanden. Abb. 10 zeigt eine grubenförmige Vertiefung in einer Sandbank mit einem Eigelege von *Hemisus marmoratum*.

#### b) Eiablage in Kuchenform an Felsen.

Während in den bisher geschilderten Fällen die Eier durch die Feuchtigkeit der Umgebung oder durch die Schaummasse am Austrocknen verhindert war, beschreibt WAGER (2) einen anderen Fall von Laichabgabe eines südafrikanischen Frosches, bei dem die Eimasse zu einem steifen gallertartigen Kuchen verklebt. *Natalobatrachus bonebergi* HEWITT legt die  $1\frac{1}{2}$  Zoll langen, 1 Zoll breiten und  $\frac{1}{4}$  Zoll dicken verklebten Eimassen mit Vorliebe an Felsen ab, die an Wasserläufen überhängen. Der Abstand der Gelege von der Wasseroberfläche betrug 3, 5, 12—15 Fuß. Abb. 11 zeigt eine solche Felswand mit drei Eigelegen. Über der obersten Eimasse sitzt ein Weibchen, das in dieser Stellung lange Zeit vollkommen ruhig verharrte und im Lichtbild festgehalten werden konnte. Im Umkreis von fünf Fuß wurden vier Männchen angetroffen. Die Eiablage selbst konnte nicht bei diesem Tier beobachtet werden. Die Eizahl eines Geleges betrug gewöhnlich 80. Sie schwankte jedoch zwischen 75 und 95. Die Eier sind an einem Pol stark schwarz pigmentiert und am anderen hell. Der Eidurchmesser betrug 1,5—2 mm. Die Dicke der



Gallertschale 4 mm. Die Aufzucht von Gelegen, die in Wasser gebracht wurden, glückte nicht. Die Entwicklung kann offenbar nur unter den besonders eigenartigen Bedingungen in der feuchten Luft vonstatten

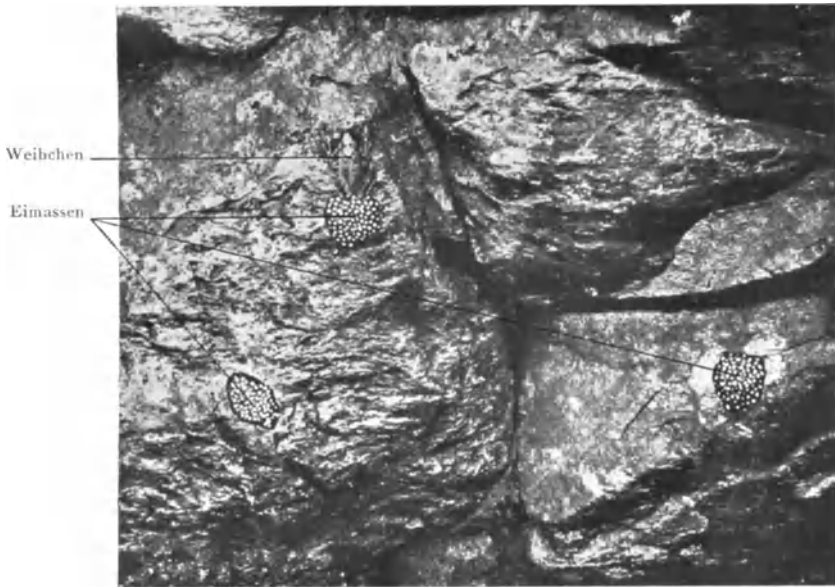


Abb. 11. Eigelege von *Natalobatrachus bonebergi* HEWITT an Felsen über dem Wasser. Über der obersten Eimasse sitzt das Weibchen. (Aus WAGER.)

gehen. Am natürlichen Fundort, dem oben abgebildeten Felsen, verflüssigte sich die Gallerte nach sechs Tagen und hing nach abwärts. Am siebenten Tage tropfte sie nach unten zu aus und die inzwischen geschlüpften Kaulquappen gelangten so ins Wasser.

#### c) Nester an Pflanzenblättern.

Die gleiche Froschart (*Natalobatrachus bonebergi*) legt gelegentlich ihre Eikuchen auch auf Blättern über dem Wasser ab, wie das auf Abb. 12 dargestellt ist. Von hier tropft dann die verflüssigte Gallerte ebenso ins Wasser wie von den überhängenden Felswänden.

Feuchtes, auf der Erde liegendes Laub in der Nähe des Wassers ist als Laichplatz sehr gesucht von dem südafrikanischen Frosch *Hylambates natalensis* A. SMITH, wie WAGER (2) schildert. Abb. 13 stellt eine Eimasse dieses Amphibiums auf einer Unterlage feuchten Laubes dar. Die Eizahl beträgt 180—185 Stück. Die Vegetation war in allen Fällen an den betreffenden Orten dicht und die Feuchtigkeit so groß, daß die Eier für einige Wochen vor dem Austrocknen geschützt waren. Die jungen Kaulquappen hielten in einem Experiment sechs Wochen auf dem Trocknen aus, bevor sie ins Wasser gesetzt wurden. Es wurden übrigens auch

Gelege gefunden in der Blattachse einer Lilie, auf feuchtem Schlamm und auf einem alten feuchten modernden Sack. Frösche, die sich vorzugsweise auf Bäumen in den Tropen aufhalten, legen ihre Eier auch gern an den Blättern in eigenartigen Nestern ab. Besonders eingehend ist die

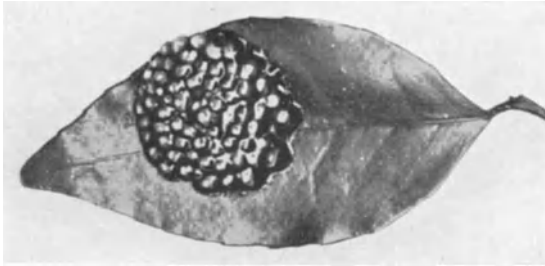


Abb. 12. Eigelege von *Natalobatrachus bonebergi* HEWITT auf einem Blatt. (Aus WAGER.)

Biologie des javanischen Flugfrosches *Polypedates reinwardtii* GRAV. VON SIEDLECKI untersucht worden. Die Tiere fallen durch ihre Gestalt auf, siehe Abb. 14, die ihnen in hervorragendem Maße das Klettern auf Bäumen, das Festsaugen auf der Unterlage sowie ein Herabschweben



Abb. 13. Eimasse von *Hylambates natalensis* A. SMITH zwischen feuchtem Laub abgelegt. (Aus WAGER.)

in der Luft mit Hilfe der als Fallschirm wirkenden Flughäute gestattet. Die Geschlechter finden sich am Abend durch ihre Lockrufe. Das Männchen stößt einen lauten Ton aus, der ihm den malayischen Namen „Ding-dong“ eingetragen hat. Das doppelt so große Weibchen antwortet mit schwacher an das Quaken unseres Grasfrosches erinnernder

Stimme. Je näher die beiden Geschlechter zusammenkommen, desto lebhafter werden die Lockrufe. Sie hören nach ihrer Vereinigung plötz-

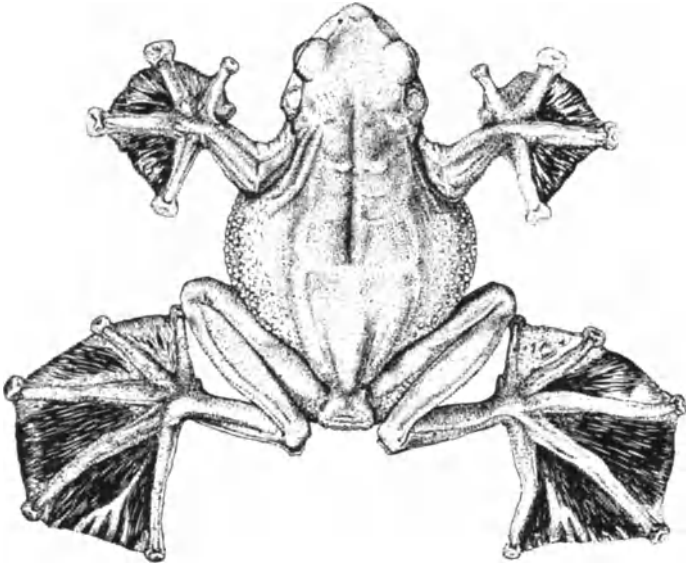


Abb. 14. Der javanische Flugfrosch *Polypedates reinwardtii* GRAV. (Aus SIEDLECKI.)

lich auf. Während des ganzen Kopulationsaktes sind die Tiere stumm. Alle Einzelheiten der Eiablage konnten von SIEDLECKI im Laboratorium in Buitenzorg beobachtet werden.

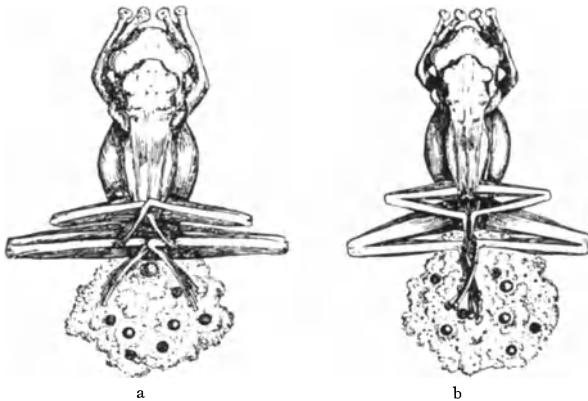


Abb. 15. Pärchen des javanischen Flugfrosches *Polypedates reinwardtii* GRAV. während der Eiablage. a Die Beine über den Rücken geschlagen; b beim Schaumschlagen. (Skizze nach dem Leben aus SIEDLECKI.)

Das Männchen umklammerte das Weibchen mit den Vorderbeinen unter den Achseln und verharrte so die ganze Nacht. Obwohl schon abends um 9 Uhr die Paarung erfolgt war, fand die Eiablage erst gegen

6 Uhr morgens statt. Auch im Freien wurden am frühen Morgen frisch abgelegte Eiballen gefunden. „Das Weibchen wandert“, wie SIEDLECKI schildert, „mit dem auf seinem Rücken reitenden Männchen auf den Zweigen der Sträucher und sucht ein zur Eiablage passendes Blatt auf; dann befestigt es sich stark mit den Vorderfüßen, an denen die Haftballen mächtig entwickelt sind, entweder auf der Oberfläche eines großen aber nicht zu steifen Blattes oder zwischen einigen kleineren Blättern. Erst dann beginnt die Eierablage und die gleichzeitige Befruchtung derselben. Dieser Vorgang verläuft auf ähnliche Weise, wie es bei *Polyp. schlegeli* von IKEDA beschrieben worden ist. Beide kopulierende Tiere (siehe Abb. 15a u. b) biegen die langen Hinterbeine stark nach oben um, so, daß das Tibiotarsalgelenk auf den Rücken hoch über der Analöffnung zu liegen kommt. Das Weibchen kann manchmal die Fersen bis über den Rücken des Männchens umbiegen. Nachdem die Tiere diese Stellung angenommen haben, wird ein Ei in einer schleimigen Masse abgelegt in demselben Moment ergießt das Männchen die Samenflüssigkeit und sofort beginnen beide Tiere gleichzeitig und gleichmäßig die Hinterbeine zu bewegen, so daß die Fersen den Rücken streichen und die Füße in den Eierschleim eingetaucht werden. Die Bewegungen werden rasch ausgeführt und es wird dadurch die schleimige Substanz um die Eier zum Schaum geschlagen. Jetzt bleiben die Tiere eine Weile ruhig mit den Beinen auf dem Rücken sitzen; dann wird ein neues Ei abgelegt und die Bewegungen wiederholen sich von neuem. Auf diese Weise werden etwa 60—90 Eier in  $\frac{1}{2}$ —1 Stunde abgelegt und ein Schaumklumpen von 5—7 cm Durchmesser befruchtet; manchmal werden auch einige leere Eihüllen oder unreife Eier mit abgelegt.“

SIEDLECKI konnte feststellen, daß die Männchen sehr leicht bei Störungen die Kopulation unterbrechen. Ein Weibchen jedoch, das in Eiablage begriffen war, ließ sich dadurch nicht stören, sondern legte auch ohne Männchen die Eier weiter ab und schlug ganz normal Schaum. Er schließt daraus, daß nicht der Berührungszreiz durch das Männchen am Rücken und dessen Bewegung als auslösender Faktor für die Eiablage

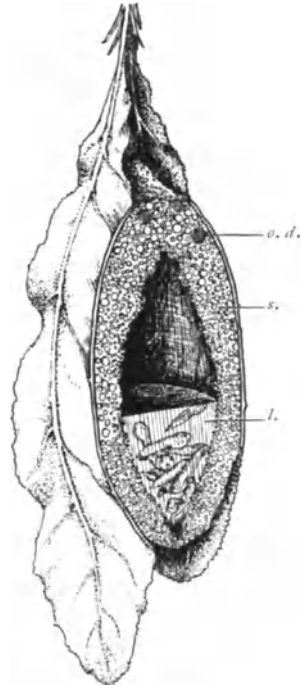


Abb. 16. Halbschematischer Schnitt durch den Laich des javanischen Flugfrosches *Polyypedates reinwardtii* GRAV. 4 Tage nach der Eiablage. *l.* Die aus den Eihüllen ergossene Flüssigkeit mit den Larven. *s.* Der schaumige äußere Schleim. *o. d.* degeneriertes Ei. (Aus SIEDLECKI.)

in Frage kommt, daß vielmehr die Veränderungen des Geschlechtsapparates des Weibchens während der Eiablage reflektorisch die weiteren Betätigungen bedingen.

Das Weibchen betastet nach der Eiablage und nach der Loslösung des Männchens mit seinen flach ausgebreiteten Hinterbeinen den großen Schaumklumpen mit den Eiern von allen Seiten. Dadurch nimmt er regelmäßige eiförmige Gestalt an. Dann nähert es die umliegenden Blätter mit seinen langen Beinen der Laichmasse und preßt sie fest an, so daß sie an der klebrigen Substanz haften bleiben. Gewöhnlich werden zwei



Abb. 17. Nest von *Chiromantis rufescens* GUNTHER.  
(AUS AHL).

Blätter dabei benutzt. Die Masse kann jedoch auch an einem Blatt befestigt sein. Die Blattränder werden dann häufig so umgebogen, daß der Laich möglichst allseitig umschlossen ist. Die Eier nehmen in der Schaummasse eine charakteristische Lage ein. An der Oberfläche der Schaummasse, die an der Luft erhärtet, fehlen sie und liegen im Innern konzentriert. Hier verflüssigt sich während der weiteren Eientwicklung der Schaum, so daß die schlüpfenden Kaulquappen in der Flüssigkeit umgeben von einer weichen und einer erhärteten Schaummasse eine Zeitlang umherschwimmen können. Über der Flüssigkeit im Innern bildet sich außerdem ein luftgefüllter Raum. Die Einzelheiten sind aus Abb. 16 zu ersehen. Die Befreiung der Tiere aus diesem Miniaturaquarium erfolgt am raschesten bei Regen, da dann die Außenhülle erweicht. Die Flüssigkeit enthält offenbar hauptsächlich

Mucin und kein Fett und keine Kohlehydrate. Sie dürfte sehr wenig Nährstoffe aufweisen. Innerhalb der Schaumhülle frisch aus dem Ei geschlüpfte Kaulquappen gehen bei direkter Überführung in Wasser unter starker Aufquellung zugrunde. Erst nachdem sie 24 Stunden im Wasser. Wahrscheinlich ist ihr starker Gehalt an zurückgehaltenen Exkrementen und die feine Beschaffenheit der Oberfläche an der Aufquellung schuld. Sie halten nämlich die Ausscheidungen im Körper zurück, um nicht die sie umgebende Flüssigkeit zu verunreinigen. Die Kaulquappen können noch bis zum vierten Tage nach dem Ausschlüpfen ohne Nah-

rung leben, da sie vom Dotter zehren. Nur in den seltensten Fällen waren die Schaumnester an Blättern dicht über dem Wasser angebracht. (Von 46 Nestern eines über Wasser!) Es muß also wohl durch die häufigen tropischen Regengüsse die aus den Nestern befreite Brut vom Regen zu größeren oder kleineren Wasseransammlungen mitgespült werden, damit die Kaulquappen weiterleben können. Auch *Phyllomedusa leucomystax* GRAV. wurde bei ähnlichem Nestbau von SIEDLECKI beobachtet.

Die afrikanische Froschart *Chiromantis rufescens* bringt ebenfalls ihre Eier in einer Schaummasse zwischen grünen Blättern unter, wie die Abb. 17 und 18 zeigen.

Die Tiere wählen jedoch zum Anbringen des Nestes Zweige, die über dem Wasser hängen, so daß die ausschlüpfenden Kaulquappen gleich in ihr richtiges Element geraten. 200 Eier oder mehr werden in einer Schaummasse abgelegt. Das Weibchen biegt benachbarte Blätter zusammen, die durch den erhärtenden äußeren Schaum verklebt werden. Die Kaulquappen, die keine äußeren Kiemen besitzen, fallen nach einigen Tagen ins Wasser (WIEDERSHEIM, BRANDES-SCHOENICHEN). BARBOUR (2) vergleicht das mit harter Hülle versehene Nest mit einem Cocon.

WITTE führt folgende bisher bekannten Schaumnester an Blättern bauende Chirmantisarten auf: *Chiromantis kachowskii* NICK. (Abessinien), *Chiromantis kelleri* BOETGR. (Somaliland), *Chiromantis rufescens* GÜNTHER (trop. Afrika in großen Wäldern), *Chiromantis petersii* BOUL. (Somaliland-Transvaal), *Chiromantis xerampelina* PETERS (Transvaal).

Nach PROCTER war ein Teil der Nester weit vom Wasser entfernt fern und es wird in diesem Fall möglicherweise die Entwicklung beschleunigt und in der Nestflüssigkeit vollendet.

Schaumnester an Blättern über dem Wasser werden in der Literatur



Abb. 18. Laubnest des südafrikanischen Frosches *Chiromantis* spec. (Aus PROCTER.)

noch angegeben für *Philautus vittatus* SMITH 1924, *Rhacophorus leucomystax* GRAV. NOBLE (7), und schließlich für den sogenannten Bananlaubfrosch *Hyla nebulosa* SPIX. Letzterer legt, wie GOELDI entdeckte, seine in weiße Schaummassen eingehüllten Eier ähnlich wie „Kuckucksspeichel“ der Schaumzikaden an der Innenseite faulender Bananenblätter ab (BREHM).



Abb. 19. Nest von *Phyllomedusa iheringii*. Die Eimassen sind zwischen Blättern abgelegt. (Aus WIEDERSHEIM.)

langen und 15—20 mm dicken Eierballen gerollt, mit dem sie verkleben. Durch eine unten freibleibende Öffnung fallen die geschlüpften Kaulquappen dann ins Wasser (Abb. 19). In besonders kunstvolle tütenförmige Nester legt der südamerikanische Frosch *Phyllomedusa hypochondralis* COPE seine Eier ab. Auch er bringt die Eiklumpen an Blättern über der Wasseroberfläche an.

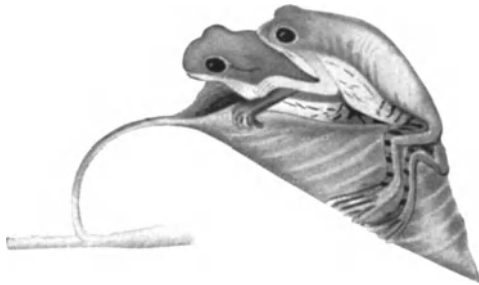


Abb. 20. Pärchen des südamerikanischen Frosches *Phyllomedusa hypochondralis* COPE bei der Eiablage in einer selbstgeformten Blättüte. Das Männchen sitzt auf dem Rücken des Weibchens. Beide Tiere biegen mit den Hinterbeinen die Blattränder zusammen. Während der Eiablage rücken die Tiere gegen die Blattbasis zu vor. (Aus BUDGETT.)

Eine Reihe südamerikanischer Froscharten legt ebenfalls ihre Eier zwischen Blättern über dem Wasser ab, doch wird von ihnen keine Schaummasse abgeschieden. Schon sehr lange bekannt ist das Verhalten des südbrasilianischen Frosches *Phyllomedusa iheringii* BLGR. Zwei benachbarte Blätter werden gewöhnlich um den 50 mm

Das Weibchen trägt vor der Eiablage das Männchen auf dem Rücken herum. Männchen und Weibchen halten die Ränder eines Blattes nahe der Spitze mit ihren Hinterbeinen zusammen, das Weibchen legt in den Grund der so gebildeten Tüte eine Portion Eier ab,

die vom Männchen befruchtet werden (Abb. 20). Die klebrige Eischale hält die Blattränder zusammen. Die Tiere kriechen dann weiter gegen die Blattbasis zu und das Weibchen legt neue Eimassen, bis im Laufe von ungefähr  $\frac{3}{4}$  Stunden das Blatt mit etwa 50 Eiern gefüllt ist. Das Pärchen kann dann noch eine zweite Blättüte mit Eiern füllen.

Bei den südamerikanischen Fröschen der Gattung *Phyllomedusa* wird kein Schaum produziert, sondern nur die klebrigen Eihüllen halten die Blattränder zusammen.

Als eine Art Schutzrichtung ist wohl die Tatsache aufzufassen, daß bei *Phyllomedusa bourmeisteri* und *Phyllomedusa sawagei* oben und unten an der abgelegten Masse leere Eikapseln abgegeben werden, welche die übrigen Eier vor der starken Besonnung schützen.

Auch für *Agalychnis squirelli* wird von BARBOUR (2) eine Nestbildung ähnlich wie bei *Phyllomedusa* angegeben. Der in Panama lebende Frosch *Centrolenella parabambae* wählt zur Eiablage die Unterseite von Blättern, die sich 5—20 Fuß über dem Wasser befinden.

Nach DUNN (1) ist auch das Nest von *Hyla uranochroa* ähnlich wie das von *Phyllomedusa* gebaut.

#### d) Ablauf der Entwicklung bei Amphibien außerhalb des Wassers ohne Kaulquappenstadium und ohne elterliche Brutpflege.

Als eine Anpassung mancher tropischer Frösche an besondere Verhältnisse ist die Aufgabe des Kaulquappenstadiums und die direkte Entwicklung von Fröschen aus dem Ei anzusehen. Eine starke Beschleunigung der Entwicklung bei Austrocknungsgefahr ist ja nichts Ungewöhnliches. Auch kennen wir eigentümliche Einrichtungen, die eine rasche Entwicklung einiger weniger Kaulquappen unter ungünstigen Bedingungen auf Kosten anderer Tiere der gleichen oder anderer Arten ermöglichen. Die in kleinsten Wasseransammlungen in Blattachsen von Landpflanzen abgelegten Eier von einer Hylaart aus Jamaika und von *Hoplophryne* lassen mit mächtigen Mundgliedmaßen ausgerüstete Kaulquappen ausschlüpfen, von denen



Abb. 21. Entwicklungsstadien von *Hylodes martinicensis*.  
(Nach PETERS. AUS BRANDES UND SCHOENICHEN.)

einige wenige auf Kosten der anderen sich rasch entwickeln, indem sie ihre Geschwister oder Kaulquappen anderer Froscharten am gleichen Ort aufzehren. Die Kiemen der Tiere sind nur schwach entwickelt und die Entwicklung ist äußerst beschleunigt (NOBLE, 7).

Am meisten Aufsehen erregte jedoch schon bald nach ihrem Bekanntwerden die Lebensgeschichte des Antillenfrosches *Hylodes martinicensis* TSCH. Im Jahre 1870 beobachtete BELLO auf einem Lilienblatt 30 in einer baumwollartigen Hülle steckende angeklebte Eier. Die Mutter hielt sich



in der Nähe auf. Wenige Tage danach waren die fertigen Fröschen aus den Eiern geschlüpft. Abb. 21 zeigt nach PETERS die einzelnen Entwicklungsphasen. Schon am siebenten Tage verschwinden innerhalb der Eihülle die Kiemen, am neunten Tage der Schwanz und am zehnten Tage ist der Frosch fertig ausgebildet. Ganz entsprechend ist die Entwicklung von *Rana opisthodon* BLGR. Bei dieser Froschart kommen Kiemen und Schwanz überhaupt nicht zur Ausbildung und ein Eizahn zum Sprengen der Schale ist vorhanden (siehe Abb. 22). Die Faltenbildungen rechts und links auf der Bauchseite deutete WIEDERSHEIM als Atemfalten. NOBLES (6) histologische Untersuchung hat jedoch gezeigt, daß sie offenbar mit der Atmung in Folge ihres Baues nichts zu tun haben, son-

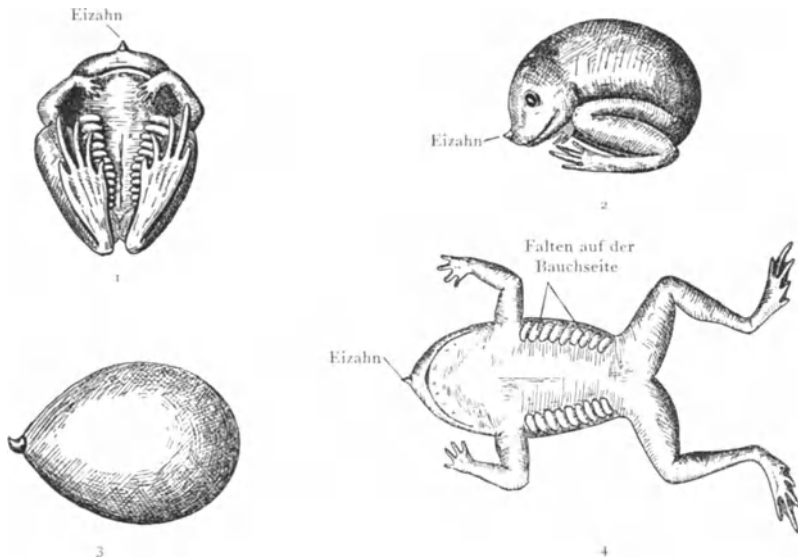


Abb. 22. *Rana opisthodon*, Entwicklungsstadien aus den Eiern; 1—3 vor dem Ausschlüpfen; 4 frisch geschlüpft. 1 von unten gesehen, 2 von der Seite gesehen, 3 das Junge hat mit dem Eizahn die Eischale bereits durchbohrt, 4 frisch geschlüpfter Frosch von der Bauchseite gesehen. (Aus WIEDERSHEIM.)

dern daß sie auf den raschen Dotterverbrauch zurückzuführen sind. Für folgende Amphibien wird noch direkte Entwicklung angegeben: *Liopelma hochstetteri* FITZ, Neuseeland, BARBOUR (1), *Eleutherodactylus auriculatus*, Antillenfrosch, BREHM, *Eleutherodactylus luteolus*, BARBOUR (1), *Discodeles opisthodon*, NOBLE (7), *Cornufer guentheri*, NOBLE (7), *Breviceps*, Südafrika, NOBLE (7), *Arthroleptis lighfootii*, Südafrika, NOBLE (7), *Anhydrophryne rattrai* HEWITT, Südafrika, PROCTER.

Wenn sich an geschützten, etwas feuchten Orten die kleinen Frösche direkt aus dem Ei entwickeln können, so bedeutet das natürlich in den Tropen mit ihrer ungleichmäßigen Bewässerung einen sehr großen Vorteil. So sehen wir, daß auch in diesen Fällen die Eizahl verhältnismäßig gering ist.

## B. Brutpflege bei Amphibien.

### 1. Bewachen der Eier und Jungen durch die Elterntiere.

Schon in dem vorhergehenden wurden einige Fälle erwähnt, in denen Frösche auch nach der Ablage der Eier sich um diese kümmern und es soll hier nochmals eine Zusammenstellung folgen.

WAGER (1, 2) gibt für folgende südafrikanische Froscharten an, daß sich die Weibchen in der Nähe der Eier aufhalten oder die Eier bewachen: *Hemisus marmoratum* HEWITT, *Natalobatrachus boneberg*. HEWITT. — FERNÁNDEZ konnte beobachten, daß die Weibchen folgender südamerikanischer Froscharten ihre Schaumnester bewachen: *Paludicola fuscomaculata* STEIND., *Paludicola cinerea* COPE, *Leptodactylus ocellatus* L.

Weitere Angaben über das Bewachen der Eier durch die Eltern beziehen sich auf Urodelen.

KERBERT beschreibt das Verhalten des japanischen Riesensalamanders *Megalobatrachus maximus* SCHLEGEL (*Cryptobranchus japonicus* v. D. HOEVEN). Die Eier hängen rosenkranzartig durch eine gallertige Schnur zusammen (siehe Abb. 23). 500 Eier wurden in einem Gelege gezählt. Das Männchen wühlt eine Vertiefung, in welcher das Weibchen ablaicht. Dann werden die Eier befruchtet und vom Männchen bewacht. Dieses zeichnet sich schon vor der Eiablage durch eine starke Erregung aus gegenüber dem ruhigeren Weibchen. Die abgelegten Eier werden vom Männchen nicht mehr verlassen. Es kriecht vielfach zwischen den Eisträngen durch und bleibt dann von der Eiermasse umhüllt liegen oder es legt sich neben den Eiern hin. Durch pendelnde Bewegungen des Körpers werden die Eier von Zeit zu Zeit

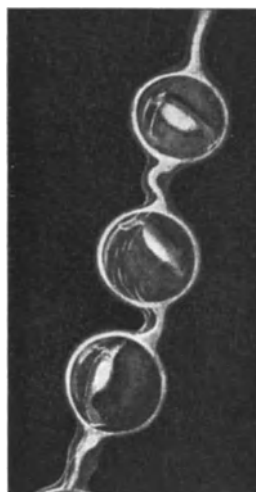


Abb. 23. Drei Eikapseln von *Megalobatrachus maximus* SCHLEGEL, mit Embryonen am 60. Tag der Entwicklung. (Aus KERBERT.)

in Bewegung versetzt und so mit frischem sauerstoffreichem Wasser versorgt. In dem von KERBERT beobachteten Falle mußte das Weibchen aus dem Aquarium entfernt werden, da das Männchen jedesmal, wenn es sich den Eiern näherte, wild auf das Weibchen losstürzte und es vertrieb. Auch die ausgeschlüpfte Brut wird noch bewacht. In neuerer Zeit hat TAGO KATSUYA Beobachtungen an dem japanischen Riesensalamander angestellt und die Angaben KERBERTS bestätigt. Er konnte auch das Adoptieren von Eisträngen durch ein Männchen beobachten. Die Brutdauer erstreckt sich über 2—3 Wochen.

Während bei der Gattung der Cryptobranchiden das Männchen die Brutpflege treibt, bewacht bei der nordamerikanischen Salamandergattung der Plethodontiden das Weibchen die Eier.

Das Weibchen des nordamerikanischen Salamanders *Eurycea* legt die Eier einzeln unter Steinen ab und hält sich in der Nähe auf. Das gleiche gilt für die Gattung *Gyrinophilus* sowie für *Pseudotriton ruber*, NOBLE (7).

Der Alligatorsalamander *Autodax lugubris* legt die Eier in Erdlöcher oder Baumhöhlen und schlingt sich dabei die Eischnüre öfter um den Körper (PERRIER).

Der nordamerikanische braune Bachsalamander *Desmognathus fus-*

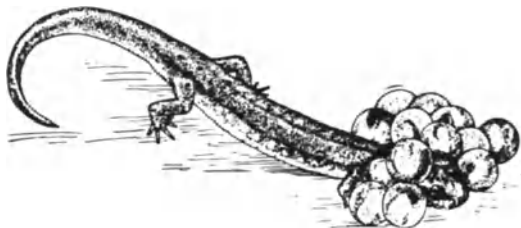


Abb. 24. Weibchen von *Desmognathus fuscus* RAF., die Eier bewachend. (Aus NOBLE.)

*cus* RAF. legt die Eier in einer langen Schnur ab, die sich das Weibchen rosenkranzartig um das Vorderende des Körpers schlingt. Die einzelnen Eier hängen „wie die Kinderballons in einem Bündel in der Hand eines Straßenverkäufers“ zusammen. Die Befestigung am Körper des Weibchens ist nur lose und das Tier kann während der Nacht die Eier ab-

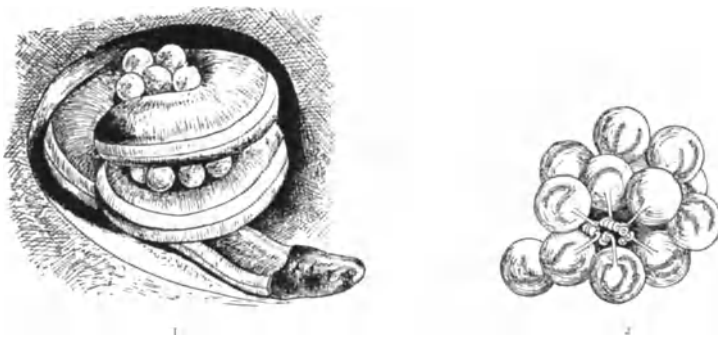


Abb. 25. *Ichthyophis glutinosa*. 1 Das Weibchen mit seinem Körper die Eier umschlingend. 2 Eier und Eischnüre. (Aus WIEDERSHEIM.)

streifen und auf Nahrungssuche gehen. Abb. 24 stellt ein Weibchen von *Desmognathus fuscus* dar, das die Eier bewacht.

Auch die Eier der schlangenartigen Blindwühlen hängen bei manchen Arten mit ihren Schnüren in einem Paket zusammen. Sie werden vom Weibchen durch mehrere Windungen des Körpers umschlungen und bewacht, wie dies Abb. 25A u. B für *Ichthyophis glutinosa* L. zeigt. Die Vettern SARASIN beobachteten in Ceylon, daß die Eier nicht nur vom mütterlichen Körper feucht gehalten, sondern daß sie offenbar auch von

hier ernährt werden. Sie vergrößern sich während der Bebrütung um das Doppelte und sind am Ende der Brutzeit viermal so schwer als am Anfang. Durch die glasartige Eihaut sieht man die Bewegungen der Embryonen, welche lange büschelförmige äußere Kiemen besitzen. GOELDI (1) konnte in Brasilien ähnliche Feststellungen an der Ringelwühle *Siphonops annulatus* anstellen. Unter einem alten Baumstrunk auf einer sehr trockenen Halde fand sich ein Muttertier, das ein Gelege von sechs großen Eiern umschlang. Diese hingen durch eine Schnur zusammen und man konnte die bereits wohl entwickelten Embryonen mit ihren großen äußeren Kiemen sehr gut erkennen.

Auch bei den Erdwühlen der Seychellen, *Hypogeophis rostratus* CUV. und *Hypogeophis alternans* STEJN. findet die gleiche Art der Brutpflege statt nach BRAUER.

Für *Amphiuma means* GARDINER, den nordamerikanischen Aalmolch, macht WIEDERSHEIM entsprechende Angaben. Das Weibchen ist schraubenförmig um den Eiklumpen gewickelt, der aus zwei rosenkranz-ähnlichen Strängen besteht.

## 2. Brutpflege auf dem elterlichen Körper.

a) **Umhertragen der Eier an den Hinterbeinen** durch das Männchen der Geburtshelferkröte *Alytes obstetricans* LAUR. Unter den europäischen Amphibien weist die Geburtshelferkröte oder Feßlerkröte *Alytes obstetricans* LAUR. die interessanteste Brutpflege auf. Während sonst

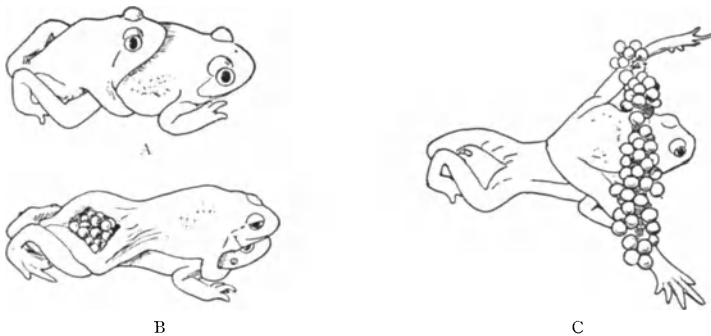


Abb. 26. Paarung und Eiablage bei *Alytes obstetricans* LAUR. (Nach BOULENGER. AUS REMANE.) A Das Männchen erklettert den Rücken des Weibchens; B das Männchen zieht die Eischnüre aus dem Körper des Weibchens und C Überstreifen der Eischnüre über die Hinterbeine des Männchens.

die Krötenarten ihre Eischnüre ins Wasser ablegen, streift sich hier das Männchen die Eier um die Hinterbeine und trägt sie auf dem Lande umher. Die einzelnen Phasen dieses Vorganges mögen durch die Abb. 26 veranschaulicht werden. Das Männchen klammert sich zunächst auf dem Rücken des Weibchens an. Es klettert nun, wie bei B dargestellt ist, ganz weit nach vorn und umgreift die Halsgegend des Weibchens mit seinen Vorderbeinen. Mit den beiden mittleren Zehen des einen Hin-

terbeines ergreift es dann die in einer Schnur vom Weibchen abgelaideten Eier, streckt den Fuß aus und zieht so die Eischnur weiter aus dem Körper des Weibchens heraus. Dann vollzieht sich der gleiche Vorgang mit dem zweiten Hinterfuß und so wird abwechselnd bald mit dem einen und bald mit dem anderen Hinterbein an der Eischnur gezogen, bis diese vollkommen abgegangen ist. Die Eier werden vom Männchen befruchtet und gleichzeitig in mehreren achterförmigen Schlingen um die Schenkel gewunden. Die Eier liegen in der Gallertmasse der Schnur in Abständen von etwa 1 cm. Sie können jedoch bis zu 7 cm voneinander entfernt sein. Zwischen den Eiern wird die Gallerte beim Trocknen fadenförmig verdünnt. Gleichzeitig schnüren sich die Stränge an den Hinterbeinen fest (Abb. 27) und können dabei tiefe Furchen in der Muskulatur erzeugen.

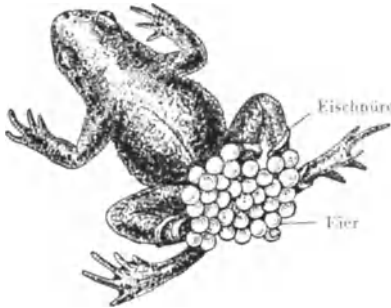


Abb. 27. Männliche Geburtshelferkröte mit Eiern.  
(Aus WIEDERSHEIM.)

Der Eiballen enthält bis zu 120 dunkle Eier, die von dem Männchen mehrere Wochen umhergetragen werden. Über Tag verkriechen sich die Kröten in der Erde, wo sie sich vielfach Gänge graben. KAMMERER konnte feststellen, daß die Männchen ihr Verhalten zur Brutpflegezeit in keiner Weise gegenüber sonst ändern, und daß sie auch mit den Eiern regelmäßig ins Wasser gehen. Sind die Larven weit genug entwickelt, dann

bohren sie sich bei dieser Gelegenheit durch die Eischale, um die weitere Entwicklung als Kaulquappen im Wasser durchzumachen. Die Eischnüren lösen sich auch im Wasser zu dieser Zeit von den Hinterbeinen der Kröte.

Die Weibchen legen in Etappen mit Zwischenräumen während der Laichzeit ihren Eivorrat ab. Die Männchen sollen Kämpfe untereinander ausfechten und sich um die Weibchen streiten. Hauptsächlich KAMMERER hat der Fortpflanzungsbiologie der Geburtshelferkröte seine Aufmerksamkeit zugewandt und auch sehr interessante Versuche mit diesen Tieren zur Laichzeit durchgeführt.

Die Krötenmännchen können bei Störungen ihren Laich verlieren und es läßt sich zeigen, daß sich auch ohne die Fürsorge des Vaters, entsprechende Bedingungen vorausgesetzt, Kaulquappen züchten lassen. Schon LATASTE stellte, wie KAMMERER erwähnt, fest, daß sich unter feuchtem Moos aufbewahrte und jeden Abend etwas in Wasser getauchte Eier ganz wie vom Vater versorgt entwickeln. KAMMERER untersuchte die genaueren Feuchtigkeits- und Lichtbedingungen, unter denen sich Eier mit und ohne Männchen entwickeln. Auch konnte er die Eier sowohl auf dem Lande allein als auch im Wasser allein zur vollkommenen

Entwicklung bringen. Es schlüpfen die Kaulquappen gleichzeitig, wenn man ähnlich, wie das die Kröte beim Schwimmen im Wasser macht, die Eier stark erschüttert.

Zweifellos sind die Eier durch das brutpflegende Männchen geschützt und sie können sich bei dem gewöhnlichen Verhalten der Kröte bei günstigen Licht- und Feuchtigkeitsverhältnissen entwickeln. Es ist weder die Körpertemperatur des Männchens von Einfluß, noch findet Abgabe von Nahrung durch die Haut an die Eier statt.

b) **Umhertragen der Eier auf der Bauchseite des Frosches.** Für den auf Neuguinea lebenden Frosch *Mantophryne robusta* BLGR. hat BOULENGER eine Brutpflege ähnlich wie bei der Geburtshelferkröte beschrieben. Das Männchen schlingt sich die Eischnüren mit den etwa 17 Stück 6—7 mm großen Eiern um die Vorderbeine und preßt den Eiklumpen seiner Bauchseite an. Die in den Eiern sich entwickelnden Jungen haben keine Kiemen, dagegen einen wohlentwickelten Schwanz, der als Atemorgan dienen soll.

Eine in Madagaskar lebende, nicht genauer bestimmte Rappiaart soll nach BRANDES u. SCHOENICHEN ebenfalls die Laichschnur um die Vorderbeine gewickelt tragen.

Das Weibchen des auf Ceylon lebenden Ruderfrosches *Rhacophorus reticulatus* GTHR. trägt etwa 20 hanfkorngroße zu einer Scheibe verklebte Eier auf der Bauchseite, wie auf Abb. 28 zu sehen ist. Die Eier sind nur äußerlich festgeheftet. Sie hinterlassen zwar nach dem Ausschlüpfen der Jungen schwache Eindrücke auf der Bauchhaut, doch besteht keine engere Beziehung zum mütterlichen Körper (WIEDERSHEIM; BRANDES u. SCHOENICHEN.)



Abb. 28. Eiertragendes Weibchen von *Rhacophorus reticulatus* GTHR. (Nach GUNTHER. AUS MEISENHEIMER.)

c) **Gelegentliches Umhertragen von Kaulquappen auf dem Rücken.** Für verschiedene Froscharten wird ein sehr eigenartiges Verhalten angegeben. Sie sollen nämlich in austrocknende Pfützen gehen, woselbst sich ihre Kaulquappen an dem Rücken festsaugen, um sich zu einem benachbarten, günstigeren Gewässer tragen zu lassen.

Über *Phyllobates trinitatis* GUNN. wird berichtet (BARBOUR, 2; WIEDERSHEIM; NOBLE, 7), daß das Männchen des südamerikanischen Frosches seine mit dem Mund am Rücken festgesaugten Kaulquappen von einem Wohngewässer in das andere tragen soll. Von *Prostherapis subpunctatus* COPE aus Kolumbien macht BÜRGER die gleiche Angabe.

KAPPLER berichtet über die südamerikanischen Amphibien *Dendrobates trinitatis* SPIX: Der Frosch sucht seine Kaulquappen auf und bringt sie nach anderen Pfützen. Er setzt sich zu diesem Zweck ins Wasser. Die Larven saugen sich an, so daß ein Frosch oft 12—18 Kaulquappen von 6—7 mm Länge als Gürtel umherträgt. Das Geschlecht des larventra-

genden Tieres ist noch nicht ganz sicher bekannt, doch scheint es das Männchen zu sein. BRANDES u. SCHOENICHEN machen entsprechende Angaben für *Dendrobates tinctorius* SCHNEID.

d) Längeres Umhertragen von Eiern und Larven auf dem Rücken.



Abb. 29. Larventragendes Männchen von *Arthroleptis seychellensis*. (Nach BRAUER. Aus MEISENHEIMER.)



Abb. 30. *Hylodes lineatus*. Das Weibchen trägt die Larven auf dem Rücken umher. (Aus WIEDERSHEIM.)

BRAUER hat auf den Seychellen einen bodenbewohnenden Frosch gefangen, *Arthroleptis (Sooglossus) seychellensis* BÖTTG., der neun Kaulquappen auf dem Rücken trug. Siehe Abb. 29, die nach dem fixierten



Abb. 31. Eiertragendes Weibchen von *Hyla evansi*. (Aus MEISENHEIMER.)

Tier, von dem einige Kaulquappen abgefallen waren, hergestellt ist. Später konnte dann durch weitere Funde wahrscheinlich gemacht werden, daß hier nicht nur vorübergehend die Kaulquappen am Rücken des Elterntieres ansitzen und von einem Tümpel zum andern transportiert werden. BRAUER fand nämlich einen Frosch, welcher einer Eimasse aufsaß, aus der später sich festsaugende Kaulquappen auskrochen. Diese halten sich mit dem Bauch fest und machen wahrscheinlich ihre ganze Entwicklung auf dem Rücken des Elterntieres — es ist wohl das Männchen — durch. Die Rückenhaut scheidet eine stark klebrige Masse ab, die die Anheftung erleichtert. Die Kaulquappen besitzen keine Kiemen und atmen wohl zunächst mit der

Haut und später durch Lungen. Sie haben einen langen Schwanz, der ihnen beim Überkriechen auf den Rücken des Frosches dienlich sein soll.

Bei dem in Abb. 30 dargestellten Fall trägt das Weibchen des in Nie-

derländisch-Guayana heimischen Frosches *Hylodes lineatus* nach WYMAN 12—30 Kaulquappen auf dem Rücken. Diese saugen sich hier fest und sind alle mit dem Kopf nach der Mittellinie orientiert, während ihre Schwänze nach außen hinten gerichtet sind. Die äußeren Kiemen waren bereits verschwunden und die Lungen in Ausbildung begriffen. Auch hier dürfte es sich nicht nur um einen vorübergehenden Aufenthalt der

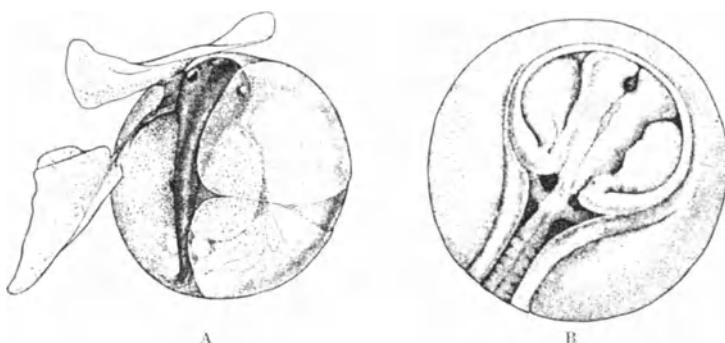


Abb. 32. A Embryo von *Cryptobatrachus evansi* mit vier blattartigen Kiemen, von denen zwei anliegen und zwei abstehen. B Embryo von *Nototrema monticola*, von einem großen Kiemenblatt mantelartig bis auf das Rückenmark eingehüllt. (Aus NOBLE.)

Jungen auf dem Rücken des Weibchens handeln, sondern wahrscheinlich vollzieht sich hier die Entwicklung vom Ei an auf dem elterlichen Körper.

Bei den verschiedensten anderen Froscharten wissen wir, daß bereits die Eier vom Weibchen auf dem Rücken umhergetragen werden. Als Beispiel sei hier zunächst angeführt *Hyla evansi* BOULENGER (siehe Abb. 31). Das Weibchen dieses in Britisch-Guayana lebenden Frosches trägt 22 Eier von 8—9 mm Durchmesser auf dem Rücken, die schwache sechseckige Eindrücke auf der Rückenhaut hinterlassen. Ganz Entsprechendes gilt nach BARBOUR (2) für *Cryptobatrachus fuhrmanni*. NOBLE (7)



Abb. 33. Weibchen des brasilianischen Frosches *Hyla goeldii* BOULENGER, das seine Eier auf dem Rücken umherträgt. Ein seitlicher Hautwulst verhindert das Abgleiten der Eier. (Aus BARBOUR.)

gibt für *Cryptobatrachus evansi* an, daß die Eier mit ihrer klebrigen Eikapsel am Rücken des Frosches anhängen. Der Rücken ist nicht verändert und liefert weder Sauerstoff noch Nahrung. Abb. 32 A zeigt die merkwürdigen blattartigen Kiemen, welche wir bei den Embryonen innerhalb der Eihülle antreffen. Auf dem Bilde stehen auf der einen Seite die 2 Kiemenblätter auf ihren Stielchen ab, während sie auf der anderen Seite dem Körper anliegen. Es ist klar, daß derartige blattartige der Eihülle angepreßte Kiemen dem Gasaustausch in vollendeter



Weise dienen können, Wir werden sehen, daß sie in verschiedenartigster Ausbildung vorkommen und weit verbreitet sind.

Während bei den bisher betrachteten Formen die Eier höchstens auf dem Froschrücken schwache Eindrücke hinterließen und während im übrigen keine besonderen Einrichtungen zum Schutze oder zur Ernährung der Embryonen anzutreffen waren, kommen wir nun zu einer weiterentwickelten Gruppe Brutpflegender Frösche.

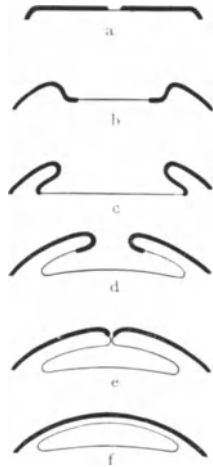


Abb. 34. Schema der vermutlichen Entstehung der Rückentasche bei *Nototrema*. (Nach BRANDES und SCHOENICHEN.)

Bei den südamerikanischen Froscharten der Gattung Panzerköpfe (Hemiphractiden), nämlich: *Hyla goeldii* BOULENGER, *Hyla evansi* und *Ceratohyla bubalus* ESPADA erhebt sich rings am Rande des Rückens ein häutiger Saum, der die Rückenegend des Frosches in eine zum Tragen der Eier besonders geeignete Schüssel umwandelt. Abb. 33 stellt die Verhältnisse für *Hyla goeldii* BOULENGER dar. Gleichzeitig mit der Saumbildung sind eine Verringerung der Eierzahl sowie Einrichtungen der Sauerstoffversorgung und der Ernährung der Eier festzustellen. Das Weibchen des Palmenfrosches *Ceratohyla bubalus* ESPADA trägt nur 9 Eier von je 10 mm Durchmesser auf dem Rücken, von denen bereits jedes einen kleinen Frosch ausschlüpfen läßt. Der Embryo ist mit der

Bauchseite dem Rücken der Mutter zugewendet und durch zwei Stränge mit den großen blattförmigen Kiemen verbunden. Die Rückenhaut ist so dünn, daß die Dornfortsätze der Rückenwirbel Eindrücke in dem



Abb. 35. Weibchen von *Nototrema pygmaeum* mit gefüllter Bruttasche. A Bei geschlossener, B bei künstlich geöffneter Langsnaht. (Nach BRANDES und SCHOENICHEN. AUS MEISENHEIMER.)

Dotter hinterlassen. Nach BARBOUR stellt die äußerst dünne, stark durchblutete und seitlich die Eier umgreifende Rückenhaut ein Nahrungs- und Atmungsorgan für die in Entwicklung begriffenen Eier dar. Sie wird nach dem Ausschlüpfen der Fröschen abgestoßen.

e) **Entwicklung der Eier in Brutbeuteln auf dem Rücken.** Aus der soeben geschilderten schüsselförmigen Rückenhaut brutpflegender Frösche



Abb. 36. *Nototrema marsupiatum* D. B. Weibchen mit geöffneter Rückentasche. Die zahlreichen Eier sind zu sehen.  
(AUS BRANDES und SCHOENICHEN.)

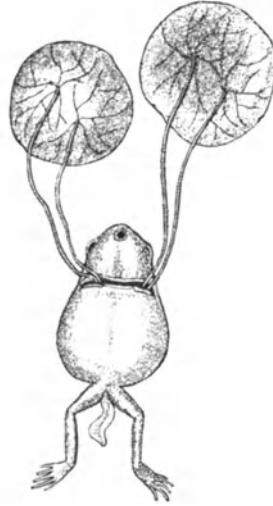


Abb. 37. *Nototrema oviferum* WEINL. Larve aus der Bruttasche. Die Kiemen sind zu großen Scheiben umgebildet, welche jederseits durch zwei Blutgefäße mit dem Körper in Verbindung stehen.  
(NACH BRANDES und SCHOENICHEN. AUS PERRIER.)

können wir uns nach einem von BRANDES u. SCHOENICHEN gegebenen Schema sehr gut die Entstehung der am Froschrücken gelegenen Brutbeutel vorstellen. Abb. 34 zeigt, wie sich die seitlichen Hautfalten immer mehr nach oben verlängern und nach der Mitte zusammenstreben. Es kann so vom Steißbein bis zum Nacken nur noch ein Schlitz am Rücken offen bleiben, durch den die Eier wahrscheinlich vom Männchen in die beiden Abteilungen der Rückentasche bei der Befruchtung geschoben werden.

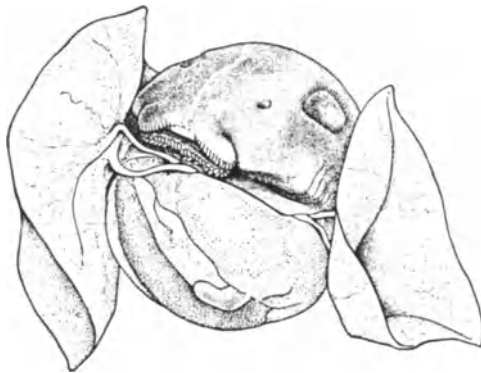


Abb. 38. Reife Larve aus dem Sack von *Nototrema marsupiatum* mit zwei schüsselförmigen Kiemen. (AUS NOBLE.)

Abb. 35 zeigt ein Weibchen des südamerikanischen Zwergbeutel-frosches *Nototrema pygmaeum* BTTGR. Bei A ist der Längsschlitz im Brutbeutel geschlossen. Die mächtig großen in sehr geringer Zahl vor-

handenen Eier (4—7 Stück) buchten die Beutelhaut aus. Bei *B* ist die Beutelhaut künstlich nach der Seite auseinandergezogen, so daß der Schlitz weit geöffnet ist und die großen Eier zu sehen sind. Der Rückenschlitz kann schließlich entsprechend dem Schema auf Abb. 34f in der Hauptsache zuwachsen, so daß nur noch in der Gegend der Steißbeinspitze eine kleine Öffnung als Zugang in den Beutel bleibt. Auf Abb. 36 ist der Taschenfrosch *Nototrema marsupiatum* D. B. dargestellt mit ein-

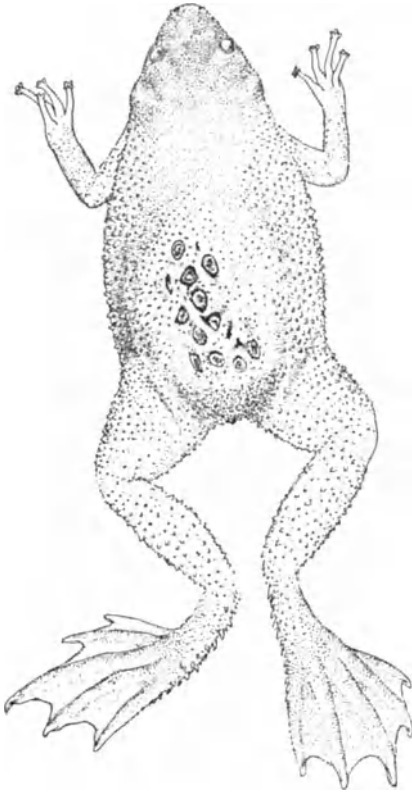


Abb. 39. Weibchen von *Prototipa aspera* mit Larven in den Waben des Rückens. (Nach NOBLE.)

seitig geöffnetem Brutbeutel, um die große Eizahl (gegen 200 Stück) und die wabenartige Felderung der Haut zu zeigen. Ähnlich wie bei *Cryptobranchus* treffen wir bei vielen Beutelfröschen eigenartige blattförmige Kiemen. Die Larve von *Nototrema oviferum* WEINL. hat jederseits nur eine scheibenförmig ausgebildete Kieme, die durch zwei Blutgefäße mit dem Körper in Verbindung steht (siehe Abb. 37). Mächtige schüsselförmige Kiemen sind auch auf Abb. 38 von *Nototrema marsupiatum* D. B. zu sehen. Bei *Nototrema monticola* endlich (vgl. Abb. 32B, S. 207) sind die Kiemen von rechts und von links zu einem großen mantelartigen Blatt verschmolzen, das den embryonalen Körper bis auf das Rückenmark einhüllt. Die stark mit Blutgefäßen versorgten, der Eihülle dicht anliegenden Kiemenblätter sind, wie schon oben erwähnt, als ideale Atemorgane anzusehen.

Bei den folgenden südamerikanischen Froscharten sind beutelartige Einstülpungen der Rückenhaut beim Weibchen bekannt: *Nototrema*, Synonyma: *Gastrotheca* und *Notodelphys*; *Nototrema marsupiatum* D. B., Taschenfrosch Ecuador und Peru; *Nototrema plumbeum* BLGR., bleifarber Taschenfrosch, Ecuador; *Nototrema testudineum* ESPADA, Schidkrötenfrosch, Ecuador und Peru; *Nototrema oviferum* WEINL., Eierträger, Mittelamerika; *Nototrema cornutum* BLGR., gehörnter Beutelfrosch, Ecuador; *Nototrema fissipes* BLGR., Spaltfußbeutelfrosch, Brasilien; *Noto-*

*trema pygnaeum* BTGR., Zwergbeutelkroete, Venezuela; *Amphignathodon guentheri* BLGR., Schiebbrustkroete, Ecuador.

Soweit die Entwicklung nur bis zum Kaulquappenstadium in der Bruttasche erfolgte, sind zahlreiche Eier vorhanden. Schlüpfen jedoch

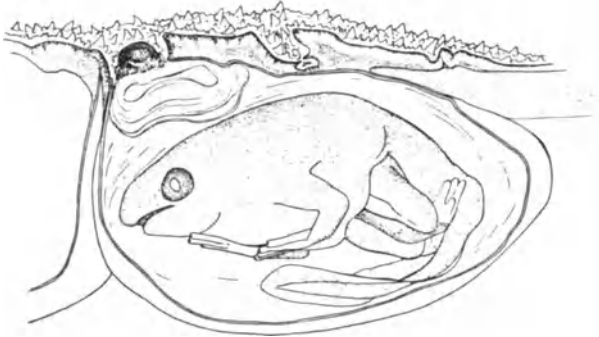


Abb. 40. Vertikalschnitt durch eine Wabe von *Protopipa aspera*. (Nach NOBLE.)

fertige Frösche aus, so ist die Eizahl sehr gering. Als Beispiel für diese Tatsache mag folgender Vergleich dienen: Es schlüpfen: *Nototrema marsupiatum* D. B.: Kaulquappen 200 Stück, dagegen *Nototrema pygnaeum* BTGR.: Frösche 4—7 Stück.

f) **Entwicklung der Eier in Waben auf dem Rücken.** Die in Südamerika heimischen Wabenkroeten besitzen eine Rückenhaut von warzenartiger Beschaffenheit, in welche sich die Eier einsenken, um in enge Beziehung zum mütterlichen Körper zu treten. Eine Art Vorstufe stellt die noch wenig bekannte *Protopipa aspera* dar, auf welche sich Abb. 39 und 40 beziehen. Das Weibchen trägt nur verhältnismäßig wenige Waben auf dem Rücken und die Beziehungen zwischen dem embryonalen und dem elterlichen Körper sind noch recht locker, wie ein Vergleich von Abb. 40



Abb. 41. Weibchen der *Pipa americana* unmittelbar nach der Eiablage mit noch vorgestülptem Eileiter.

(Nach BARTLETT. AUS MEISEMHEIMER.)

mit Abb. 42 wohl am besten zeigt. Am eingehendsten studiert sind die Verhältnisse bei *Pipa americana* LAUR. Im Jahre 1895 und 1896 konnte von SCLADER und BARTLETT im Londoner Zoologischen Garten die Fortpflanzungsbiologie dieser Tiere genau studiert werden. Vor der Eiablage waren noch keine Waben auf der Rückenhaut des Weibchens zu sehen.

Die Tiere traten in Kopula, wobei das Männchen das Weibchen in der Körpermitte umklammerte. Bei der Eiablage stülpte das Weibchen seine Kloake in Form eines mächtigen Sackes aus und legte damit unter der Bauchseite des in Begattungsstellung verharrenden Männchens die Eier auf den eigenen Rücken ab. Das Männchen beteiligt sich insofern an dem Abbläuen, als es die Eier einzeln aus dem Legeschlauch herauspreßt,

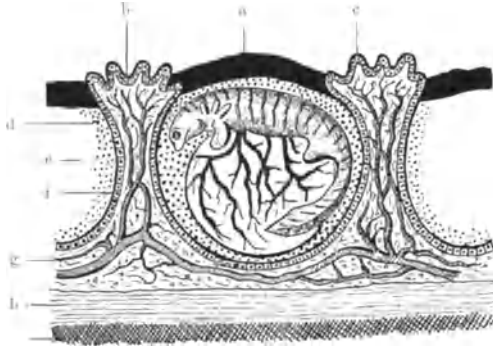


Abb. 42. Ein Embryo von *Pipa dorsigera* mit großem Dottersack in der Hauttasche liegend (halb schematisch). a Deckel der Bruttasche; b Scheidewand zwischen den einzelnen Waben; c Epidermispapillen auf dem freien Rand der Scheidewände; d umhüllende Gelatinemasse; e Muskulatur; f eingestülpte Epidermis; g Corium der Haut; h subkutaner Lymphraum. (Aus WIEDERSHEIM.)

wobei sich die 40—114 Eier gleichmäßig über den Rücken des Weibchens verteilen. Abb. 41 zeigt ein Weibchen der Wabenkröte, das gerade abgelaicht hat und bei dem die Kloake noch ausgestülpt ist. Nach dem Laichakt ist der Eilegeapparat vielfach entzündet und er schrumpft erst wieder langsam ein, um sich schließlich vollkommen in den Körper zurückzuziehen. Das Männchen verläßt gleich nach der Eiablage den Rücken des Weibchens. BOULENGER (1) nimmt an, daß zuerst das Männchen den Samen in den Kloakenschlauch ergießt, so daß die Eier im Körperinnern des Weibchens mit dem Samen zusammentreffen und schon befruchtet abgelegt würden.



Abb. 43. Larve der *Pipa dorsigera*. (Aus WIEDERSHEIM.)

Nach der Auffassung von LEYDIG gelangen die Eier in Hautdrüsen, in welche sie sich einsenken. KLINKERSTRÖM spricht jedoch bei der großen Drüsenarmut von einfacher Hauteinsenkung. Es bilden sich nun Wabenwände, die die eingesenkten Eier umschließen und die durch ihre zahlreichen Blutgefäße Sauerstoff und Nahrungsstoffe für die Embryonen liefern (Abb. 42). Jede Zelle wird von einem braunen Horndeckelchen verschlossen, das jedenfalls aus der an der Luft vertrocknenden Eischale entsteht. Die Larven machen ihre ganze Entwicklung in

den Waben durch. Sie durchlaufen ein Kaulquappenstadium, auf dem sie einen sehr langen, dünnen, stark mit feinsten Blutgefäßen versorgten Schwanz besitzen. Jedenfalls dient dieses Organ zur Atmung und zur

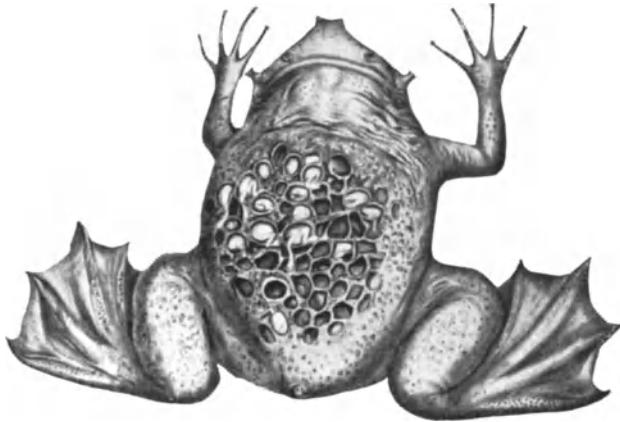


Abb. 44. Weibchen der Wabenkröte *Pipa americana* mit Jungen.  
(Aus HESSE-DOPLEIN. Nach MEISENHEIMER.)

Resorption von Nahrung (siehe Abb. 43). Wie WYMAN feststellen konnte, nehmen die Keimlinge im Brutraum an Gewicht zu. Auf dem Anfangsstadium wogen sie 2,95 g, um ein Endgewicht von 3,37 g zu erreichen. Es muß also eine Nahrungsaufnahme aus dem mütterlichen Körper erfolgen. Abb. 44 zeigt die spätere Ausbildung der Waben, Abb. 45 das Ausschlüpfen der jungen, fertigentwickelten Fröschen.



Abb. 45. Wabenkröte mit Jungen, welche ausschlüpfen.  
(Aus WIEDERSHEIM.)

g) **Entwicklung der Eier in der Schallblase des Männchens.** In der Literatur ist die Angabe zu finden, daß eine Froschart — und zwar *Leptopelis brevirostris* — *Hylambates brevirostris* die Eier ins Maul nehme und ähnlich ausbrüte, wie dies bei den Maulbrütern

unter den Fischen geschieht. Diese auf BOULENGER zurückgehende Angabe beruht nach NOBLE (5, 7) auf einem Irrtum und eine solche Art der Brutpflege kommt bei Amphibien nicht vor. Nicht weniger

interessant ist jedoch die Erbrütung von vollkommen entwickelten Fröschen in der Schallblase des chilenischen Nasen- oder Schnabelfrosches *Rhinoderma darwini* D. B. Aus Abb. 46 sind die Verhältnisse

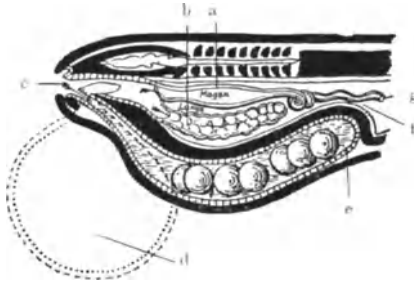


Abb. 46. *Rhinoderma darwini* D. B. Schematischer Längsschnitt durch den vorderen Rumpfabschnitt. (Nach WIEDERSHEIM. Aus HILZHEIMER-HAEMPEL.) a Magen; b Lungen; c Zugang zum Kehlsack; d Kehlsack, wie er beim Schreiakt ausgedehnt zu denken ist; e der zum Brutsack umgewandelte Kehlsack mit Eiern; f Körperhöhle; g Darmkanal.

nach einem Schema zu ersehen. Der ventral gelegene und von der Mundhöhle aus erreichbare Kehlsack dient sonst als Luftbehälter für die Lauterzeugung. Zur Brutzeit werden hier die Eier und jungen Frösche untergebracht. Der Kehlsack ist zunächst klein und er dehnt sich mit der Zunahme der Zahl der Eier und mit dem Wachstum der Jungen immer mehr aus.

Die vom Weibchen einzeln abgelegten Eier werden nach der Angabe von BÜRGER vom Männchen befruchtet und in den Kehlsack aufgenommen. Nach NOBLE betrug die größte Zahl der hier vorgefundenen Larven 17. Die Frösche machen im Kehlsack die ganze Entwicklung durch und verlassen ihn erst als fertig ausgebildete Tiere. Abb. 47 zeigt ein Männchen mit zwei jungen Fröschen in der Schallblase. Die Eier sind sehr groß (Durchmesser etwa 5 mm) und dotterreich. Die Entwicklung erfolgt jedoch nicht allein auf Kosten des Dotters, sondern es werden auch Nahrungs-

stoffe und Sauerstoff vom elterlichen Körper aufgenommen. Äußere Kiemen fehlen der Larve, dagegen ist der Schwanz groß, dünn und stark durchblutet und dient wahrscheinlich als Atmungs- und Resorptions-



Abb. 47. *Rhinoderma darwini* D. B. Männchen mit zwei weitentwickelten Jungen im aufgeschnittenen Kehlsack (Schallblase). (Aus NOBLE.)

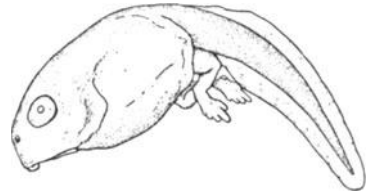


Abb. 48. Larve von *Rhinoderma darwini* D. B. Sie zeigt keine äußeren Kiemen, jedoch einen wohlentwickelten Schwanz, der wahrscheinlich als Atemorgan funktioniert. (Aus NOBLE.)

stoffe und Sauerstoff vom elterlichen Körper aufgenommen. Äußere Kiemen fehlen der Larve, dagegen ist der Schwanz groß, dünn und stark durchblutet und dient wahrscheinlich als Atmungs- und Resorptions-

organ (siehe Abb. 48). Er wird noch innerhalb der Schallblase wieder vollkommen rückgebildet und die Ausbildung fertiger Fröschen erfolgt hier. BÜRGER konnte feststellen, daß sich offenbar das Körper-epithel der Larven von dem anderer Amphibien unterscheidet und zur osmotischen Nahrungsaufnahme besonders befähigt ist. Die Geburt der jungen Fröschen geht ohne große Beschwerden für den Vater und unter aktiver Beteiligung der kleinen Tiere auf dem Wege über den weitdehnbaren Schallblaseneingang und die Mundhöhle des alten Frosches vor sich. Eine Art Kindspeck soll nach dem Ausstoßen der Jungen ebenfalls nach außen befördert werden. — BÜRGER macht noch die interessante Beobachtung, daß diese Froschart monogam ist.

### 3. Lebendiggebärende Amphibien.

Die lebendiggebärende Blindwühle Südamerikas, *Thyphlonectes compressicauda* D. B. hat Larven mit langen blattartigen Kiemen, welche ähnlich wie bei den Amphibien mit direkter Froschentwicklung aus dem Ei wichtige und sehr eigenartig gestaltete Atemorgane darstellen (siehe Abb. 49).

Eine ganze Reihe von Salamandern hält die Eier im Ovidukt zurück, um erst fertig entwickelte junge Tiere nach außen zu entlassen. Es sei

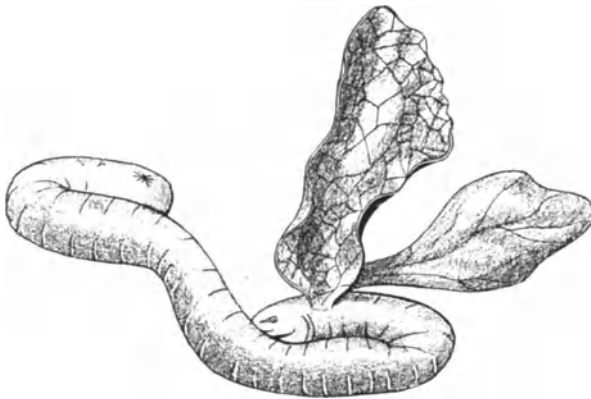


Abb. 49. Larve von *Thyphlonectes compressicauda*. (Nach SARASIN. Aus PERRIER.) Die Kiemen sind als mächtige Blätter ausgebildet.

hier nach NOBLE angeführt: Der europäische Höhlensalamander *Hydromantes*, der neotropische Salamander *Oedipus*, der südeuropäische braune Höhlensalamander *Spelerpes fuscus* BONAPARTE.

Am besten sind die Verhältnisse bekannt beim Alpensalamander *Salamandra atra* LAUR. und beim Grottenolm *Proteus anguineus* LAUR.

Beim Alpensalamander werden nach KAMMERER ungefähr aus beiden Eierstöcken zusammen 30—40 Eier geliefert, die wahrscheinlich alle befruchtet werden. Aber nur ein Ei in jedem der beiden Eileiter —



vermutlich jenes, das dem Ausgang in die Kloake am nächsten zu liegen kommt — bringt seine Entwicklung zu Ende. Die anderen zerfließen nach einigen Entwicklungsschritten zu einem Brei, der von dem bevorzugten Keimling als Nahrung verschluckt wird. Die Tiere wachsen bei dieser Kost bis zu einer Länge von 45—50 mm heran. Die Kiemen verschwinden schon vor der Geburt. Die beiden Jungen eines Weibchens sind gewöhnlich gleich groß.

Auch der Grottenolm ist unter bestimmten Bedingungen lebendiggebärend, wie KAMMERER zeigen konnte, und er scheint sich dann ebenso zu verhalten wie der Alpensalamander.

KAMMERER (1) glückte es, den Feuersalamander *Salamandra maculosa* LAUR. ebenfalls zum Zurückhalten der Eier im Eileiter dadurch zu nötigen, daß er ihm keine Möglichkeit bot, die Jungen ins Wasser abzusetzen. In diesem Falle wurden an Stelle der gewöhnlich in einer Anzahl bis zu 50 auf dem Larvenstadium entlassenen Jungen nur zwei vollentwickelte kiemenlose Vollmolche geboren, wie dies normalerweise bei *Salamandra atra* LAUR. der Fall ist.

Nach NOBLE (7) gibt es einen einzigen lebendiggebärenden Frosch, nämlich in Afrika, *Nectophrynoïdes tornieri* NOBLE. Die beiden Ovidukte sind bei ihm zu einem breiten reichlich mit Gefäßen versorgten Uterus bicornis vereint. Der Schwanz der Kaulquappe ist lang, dünn und stark mit feinsten Blutgefäßen versorgt. Wahrscheinlich dient er als Atemorgan. Die sonst so charakteristischen Kaulquappenmundteile fehlen. Besondere Ernährungseinrichtungen konnten nicht festgestellt werden. Die Frösche entwickeln sich auf Kosten der Dottersubstanz, die sie in ihren großen gelben Eiern mitbringen. Oft sind bei einem Frosch 100 Junge im Uterus. Es muß innere Befruchtung der Eier stattfinden, doch kennt man keine Übertragungseinrichtungen für den Samen.

### Schluß.

Überblicken wir die Gesamtheit des hier zu dem Kapitel Nestbau und Brutpflege bei Amphibien zusammengetragenen Materials, so ergibt sich ein außerordentlich buntes Bild, wie es sicherlich viele Leser von vornherein gar nicht erwartet hätten. Trotz der Mannigfaltigkeit kann man aber nicht von einer Regellosigkeit sprechen. Sicherlich ist es kein Zufall, daß gerade in den Tropen die Amphibien Nester innerhalb und außerhalb des Wassers bauen oder die Eier auf beziehungsweise in ihren Körper nehmen oder lebendiggebärend werden. Ist doch die Brut bei Amphibien normalerweise auf das Leben im Wasser angewiesen und bieten sich doch in dieser Hinsicht in den Tropen besondere Schwierigkeiten. Sowohl durch die Trockenheit als auch durch plötzlich einsetzende starke Regengüsse drohen für die Wassertiere große Gefahren. Dazu kommt noch die starke Besiedlung vorübergehender Wasseransammlungen mit verschiedenartigsten Feinden. Man wird sich vielleicht wun-

dern, daß trotz der vielen äußerst reizvollen Fragen auf diesem Gebiet noch so manches Rätsel zu lösen ist. Das hängt mit der Empfindlichkeit des Materials zusammen, das sich oft schwer fangen, schlecht transportieren und meist nicht längere Zeit in Terrarien halten läßt. Weiterhin besteht aber unzweifelhaft auch eine große Schwierigkeit für die Anstellung von Experimenten mit Tieren während der Laichzeit vor allem in den Tropen.

### Literatur.

- AGAR, W. E.: The Nesting habits of the Tree-frog *Phyllomedusa sawagii*. Proc. zool. Soc. Lond. 1909.
- AHL, E. (1): Amphibia and Reptilia; in: OPPENHEIMER u. PINCUSSEN: Tabulae Biol. 1930.
- (2): Amphibia, Anuren. III. Polypedatidae; in: SCHULZE u. KÜKENTHAL, Tierreich, Lfg 55.
- ANDREWS, E. A.: The Frogs and pitcher plants. Science (N.Y.) 67 (1928).
- BARBOUR, TH. (1): Notes on Reptils and Amphibians from Panama Acc. Papers of the Mus. Zool. Michigan 1923.
- (2): Reptiles and Amphibians their habits and Adaptations Boston. New York 1926.
- BARTLETT, A. D.: Breeding of the Surinam water-toad. Proc. zool. Soc. Lond. 1896.
- BLANCHARD, F. N.: The stimulus of the breeding migration of the Spotted Salamander, *Amblystoma maculatum* SHAW. Amer. Naturalist 64. New York 1930.
- BOULENGER, G. A. (1): Nursing habits of two south-american frogs. Proc. zool. Soc. Lond. 1895.
- (2): New tree-frog of the genus *Hyla*. Ebenda 1904.
- (3): Accouplement et ponte de l'Alyte accoucheur, *Alytes obstetricans*. Bull. Acad. Méd. Belg. 1912.
- BRANDES, G. u. W. SCHOENICHEN: Die Brutpflege der schwanzlosen Batrachier. Abh. naturforsch. Ges. 22. Halle 1901.
- BRAUER, A.: Ein neuer Fall von Brutpflege bei Fröschen. Zool. Jb., Abt. f. System. 12 (1898).
- BREDER, C. M. JR.: Nests of some Tropical Frogs. Zool. Soc. Bull. New York 30 (1927).
- Brehms Tierleben, herausgeg. von ZUR STRASSEN. 4. Leipzig und Wien 1912.
- BUDGETT, J. S.: Notes on the Batrachians of the Paraguayan Chaco. Quart. J. microsc. Sci. 42 (1899).
- BÜRGER, OTTO: Die Brutpflege von *Rhinoderma darwini*. Z. Zool. 82 (1905).
- DE BUSSY: Die ersten Entwicklungsstadien von *Megalobatrachus maximus*. Zool. Anz. 28 (1905).
- CUMMINS, H.: The role of Voice and Coloration in Spring Migration and sex recognition in frogs. J. of exper. Zool. 3 L. Philadelphia 1920.
- DEIXNER, OTTO: Einiges über Brutpflege bei Amphibien. Wschr. f. Aquar.-kde 21 (1924).
- DOVER, C.: Notes on the Fauna of Pitcher-Plants from Singapore Island. J. Malayan Br. Asiatic. Soc. 6 (1928).
- DUNN, E. R. (1): Some Panamanian Frogs. Acc. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan. 1924.
- (2): The Salamanders of the Family Hynobiidae. Proc. amer. Acad. Arts Sci. Boston 58 (1923).

- DUNN, E. R.: (3): The Breeding Habits of Salamanders and their Bearing on Phylogeny. *Copeia* 115. New York 1923.
- (4): The Frogs of Jamaica. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.* 38 (1926).
- V. FEJERVARY-LANGH, A. M.: Biologische Beobachtungen an europäischen Braunfröschen. *Verh. zool. bot. Ges. Wien* 1921.
- FERNÁNDEZ, K. y M.: Sobre la Biología y Reproducción de Algunos Batracios Argentinos. *Ann. Soc. Cient. Argentina* 91. Buenos Aires 1921.
- FISCHER-SIGWART: Biologische Beobachtungen an unseren Amphibien. II. *Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich* 63 (1898).
- FITZSIMMONS, V. u. G. DAM: Some observations on the breeding habits of *Breviceps*. *Ann. Trans. Mus.* 13 (1929).
- GOELDI, E. A. (1): Über die Entwicklung von *Siphonops annulatus*. *Zool. Jb., Abt. f. System.* 12 (1899).
- (2): Description of *Hyla resinificatrix* GOELDI a new Amazonian treefrog peculiar for its breeding habits. *Proc. zool. Soc. Lond.* 1907.
- GÜNTHER, A.: Propagation of some Ceylonese tree-frogs. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 17 (1876).
- HARRISON, L. (1): Note on the Pigmentation of Frogs' eggs. *Proc. Linnean Soc. N. S. Wales. Sydney* 1921.
- (2): On the breeding habits of some Australian frogs. *Austral. Zool.* 3. Sydney 1922.
- HEWITT, J.: Descriptions of new and little-known Lizards and Batrachians from South Africa. *Ann. S. Africa Mus.* 20. Cape Town 1926.
- HINSCHKE, GEORG: Über Brunst- und Kopulationsreaktionen des *Bufo vulgaris*. *Z. vergl. Physiol.* 4 (1926).
- HIRZEL, HEINRICH: Zur Kenntnis der intrauterinen Entwicklung von *Salamandra atra*. *Jena. Z. Naturwiss.* 45 (1909).
- HOWES, G. B.: Gular brood-pouch of *Rhinoderma darwini*. *Proc. zool. Soc. Lond.* 1888.
- „Isis“ München. Über *Hyla resinificatrix* GOELDI. *Bl. Aquar.kde* 35 (1924).
- JAENSCH, P. A.: Beobachtungen über das Auskriechen der Larven von *Rana arvalis* und *fusca* und die Funktion des Stirndrüsenstreifens. *Anat. Anz.* 53. Jena 1921.
- KAMMERER, PAUL (1): Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von *Salamandra atra* und *maculosa*. *Arch. Entw.mechan.* 17 (1903).
- (2): Experimentelle Veränderung der Fortpflanzungstätigkeit bei der Geburtshelferkröte *Alytes obstetricans* und Laubfrosch (*Hyla arborea*). *Ebenda* 22 (1906).
- KAUFMAN, L.: Über die Degenerationserscheinungen während der intrauterinen Entwicklung bei *Salamandra maculosa*. *Ebenda* 37 (1913).
- KEHL, R.: Action d'un extrait d'hypophyse antérieure de Mammifère sur la ponte des Batraciens. *C. r. Soc. Biol. Paris* 103 (1930).
- KERBERT: Zur Fortpflanzung von *Megalobatrachus maxim.* *Zool. Anz.* 27 (1904).
- LANTZ, L. A.: Einiges über Lebensweise und Fortpflanzung von *Amblystoma opacum* GRAV. *Bl. Aquar.kde* 41. Stuttgart 1930.
- LEYDIG, F.: Bruträume der Wabenkröte. *Zool. Anz.* 19 (1896).
- MEISENHEIMER, J.: Geschlecht und Geschlechter im Tierreich. I. Jena 1921.
- MÜLLER, L.: *Abh. bayr. Akad. Wiss., Math.-physik. Kl. XXVI, 1. Abh.* München.
- MERTENS, R., Bemerkungen über die von Herrn Dr. H. RHODE aus Brasilien mitgebrachten Froschlurche und Eidechsen. *Bl. Aquar.kde* 37. Stuttgart 1926.

- NETTING, M. G.: The systematic status and breeding habits of *Eupemphix trinitatis* BOULENGER. Ann. Carnegie Mus. Pittsburgh 19 (1930).
- NEUMANN, CARL W.: Brutpflege und Elternfürsorge im Tierreich. Wege u. Wissen 74. Berlin: Ullstein 1927.
- NOBLE, C. K. (1): A Search for the Marsupial frog. Natur. History 21. New York 1921.
- (2): Voice as a Factor in the Mating of Batrachians. Science (N. Y.) 58 (1923).
- (3): In pursuit of the Giant Tree Frog. J. Mus. Nat. Hist. 23. New York 1923.
- (4): Contributions to the Herpetology of the Belgian Congo. Bull. amer. Mus. Nat. Hist. 49 (1924).
- (5): The Buccal brooding habits of the African frog *Leptopelis brevirostris*. Copeia. New York 1926.
- (6): The value of life history data in the study of the evolution of the Amphibia. Ann. Acad. Sci. New York 30 (1927).
- (7): The Biology of the Amphibia. New York-London 1931.
- NUSBAUM, JOSEF: Ein Fall einer Viviparität beim *Proteus anguineus*. Biol. Zbl. 27 (1907).
- OKADA, J. u. U. KAWANO: The two varieties of *Polypedates schlegelii*. Jap. J. of Zool. 2. Tokyo 1928.
- PARKER, H. W. u. O. WETTSTEIN: A new Coecilian from South Brazil. Ann. Mag. Nat. Hist. 4.
- PERRIER, E.: Traité de Zoologie. Fasc. VII. Les Batraciens. Paris 1925.
- POWER, J. H.: Recent advances in our Knowledge of the South African Amphibia. South Afric. J. Sci. 26. Cape Town 1929.
- POWER, J. H. a. W. ROSE: Notes on the Habits and life-histories of some cape insula Anura. Trans. roy. Soc. S. Africa 17. Cape Town 1929.
- PROCTER, J. B.: Notes on the Nests of some African Frogs. Proc. zool. Soc. Lond. 1925.
- REMANE, A.: Amphibia; in: SCHULZE: Biologie der Tiere Deutschlands.
- ROSE, W.: Some field Notes on the Batrachia of the Cape Peninsula. Ann. S. Africa Mus. 20. Cape Town 1926.
- SARASIN, P. u. F.: Ergebnisse naturwiss. Forschungen auf Ceylon. II. Wiesbaden 1887—1890.
- SASAKI, M.: On a Japanese Salamander in Lake Kuttarush which propagates like the Axolotl. J. Coll. Agr. Hokkaido Imp. Univ. Sapporo 15 (1924).
- SIEDLECKI, M.: Zur Kenntnis des javanischen Flugfrosches. Biol. Zbl. 29 (1909).
- SPENGEL, J. W.: Die Fortpflanzung des *Rhinoderma darwini*. Z. Zool. 29 (1877).
- TAGO, KATSUYA: Notes on the habits and life history of *Megalobatrachus japonicus*. 10. Kongr. internat. Zool. Budapest. 1929.
- UNTERSTEIN, W.: Bemerkungen zur Fortpflanzung von *Desmognathus fuscus* RAF. Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin. 1929/30.
- DE VILLIERS, C. G. S.: Some observations on the breeding habits of the Anura of the Stellenbosch Flats in particular of *Cacosternum capense* and *Bufo angusticeps*. Ann. Trans. Mus. 13 (1929).
- WAGER, V. A. (1): The breeding habits and life histories of some of the Transvaal Amphibia. Trans. roy. Soc. S. Africa 17 (1929).
- (2): The breeding habits and life histories of two rare South-Afr. Amphibia. Ebenda 19 (1930).

- WEBER, A.: La fécondation chez la salamandre alpestre. C. r. Assoc. Anat. Paris **17** (1922).
- WEINLAND, D. F.: Über den Beutelfrosch. Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol. **1854**.
- WERNER, F. (1): Über Brutpflege bei den Amphibien. Verh. zool.-bot. Ges. Wien **48** (1894).
- (2): Amphibia; in: KÜKENTHAL, W. u. THILO KRUMBACH: Handbuch d. Zoologie **6**, 2. Hälfte.
- WETTSTEIN-WESTERSHEIM, OTTO: Brutpflege bei Amphibien. Naturforscher **2** (1925).
- WIEDEMANN, E.: Beobachtung über Paarung und Färbung von Braunfröschen. Abh. Ber. pomm. naturforsch. Ges. Stettin **10** (1929).
- WIEDERSHEIM: Brutpflege bei niederen Wirbeltieren. Biol. Zbl. **20** (1900).
- DE WITTE, G. F.: Un Batracien interessant du Congo Belge-Chiromantis. Rev. zool. afr. **15**. Bruxelles 1927.
- WUNDERER, HANS: Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte des Alpensalamanders. Zool. Jb., Abt. f. System. **28** (1910).

# Grundlinien einer allgemeinen Ökologie der Diatomeen.

Von R. W. KOLBE, Berlin-Dahlem.

Mit 11 Abbildungen.

## Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung . . . . .	222
A. Die Biotope . . . . .	223
I. Das Salzwasser . . . . .	224
1. Das Meer . . . . .	224
2. Das Brackwasser . . . . .	226
3. Das Solwasser . . . . .	227
II. Das Süßwasser . . . . .	229
1. Seen und Weiher . . . . .	229
2. Flüsse . . . . .	232
3. Bäche . . . . .	233
4. Quellen . . . . .	234
5. Moore . . . . .	235
6. Thermalgewässer . . . . .	238
7. Abwässer . . . . .	240
8. Ephemere Gewässer . . . . .	242
III. Standorte außerhalb des Wassers . . . . .	245
1. Aerisch-aquatische Standorte (amphibische Diatomeen) . . . . .	248
a) Hygropetrische Standorte . . . . .	248
b) Höhlen und Halbhöhlen . . . . .	249
c) Schnee und Eis . . . . .	251
d) Gezeitenzone, Brandungs- und Spritzzone . . . . .	254
2. Aerische Standorte (atmosphärische Diatomeen) . . . . .	258
a) Erde (edaphische Diatomeen) . . . . .	258
b) Felsen (endolithische Diatomeen) . . . . .	260
c) Moose (bryophytische Diatomeen) . . . . .	261
d) Blätter (epiphyllische Diatomeen) . . . . .	263
B. Analyse der ökologischen Faktoren . . . . .	264
1. NaCl-Gehalt . . . . .	264
2. Kieselsäure . . . . .	273
3. Aktuelle Reaktion . . . . .	276
4. Calcium . . . . .	277
5. Stickstoff und Phosphor . . . . .	280
6. Eisen . . . . .	283
7. Organische Stoffe . . . . .	284
8. Giftstoffe . . . . .	287
9. Schwefelwasserstoff . . . . .	289
10. Sauerstoff . . . . .	291
11. Kohlensäure . . . . .	293
12. Licht . . . . .	294

13. Temperatur . . . . .	297
14. Trockenheit . . . . .	301
15. Wind . . . . .	302
C. Morphologische und biologische Anpassungen an die Umwelt . .	304
I. Das Plankton . . . . .	304
II. Das Neuston . . . . .	312
III. Das Benthos . . . . .	314
1. Freilebende Grundformen . . . . .	316
2. Farblose (und blaue) Diatomeen . . . . .	317
3. Epiphyten . . . . .	319
4. Saprophytismus, Symbiose und Parasitismus . . . . .	321
D. Allgemeine Bemerkungen zur Biologie, Ökologie und Soziologie der Diatomeen . . . . .	323
1. Periodizität . . . . .	323
2. Massenentwicklungen . . . . .	326
3. Wanderungen . . . . .	328
4. Sukzessionen . . . . .	332
5. Kosmopoliten, Ubiquisten, Endemismen, Relikten . . . . .	335
6. Assoziationen . . . . .	337
Literatur . . . . .	338

## Einleitung.

Seit der ersten, im Jahre 1817 erschienenen und speziell den Diatomeen gewidmeten Abhandlung von NITZSCH haben die Kieselalgen in steigendem Maße das Interesse der Forscher gefesselt. Während über die Systematik und Morphologie eine umfangreiche Literatur vorliegt, und in den letzten Jahren erfreulicherweise auch die Entwicklungsgeschichte der Kieselalgen neue Anregungen empfangt, befindet sich unsere Kenntnis über die Ökologie dieser Algengruppe (wie auch so mancher anderer) noch im Anfangsstadium. Einschlägige Angaben sind in der Literatur verstreut, und zwar nicht nur in der Fachliteratur, sondern auch in Arbeiten anderer biologischer Disziplinen, insbesondere der Limnologie und Meereskunde.

Eine zusammenfassende Darstellung der Probleme der Diatomeenökologie unter Berücksichtigung des bisher Bekannten fehlt noch und scheint im Interesse der allgemeinen Orientierung zeitgemäß und nützlich. Als der Herr Herausgeber mich aufforderte, eine Bearbeitung in diesem Sinne zu übernehmen, nahm ich sie daher gern an, obwohl ich mir darüber klar war, daß es beinahe unmöglich ist, diese Aufgabe einigermaßen erschöpfend zu lösen. Der knappe Umfang der Arbeit läßt es geboten erscheinen, zugunsten der allgemeinen Grundlinien auf Einzelheiten zu verzichten, dafür aber das Literaturverzeichnis möglichst vollständig zu gestalten. Auf besonderen Wunsch des Herausgebers wurde tunlichst auf die Lücken unserer Kenntnisse und auf akute Probleme hingewiesen. Leider machen diese Hinweise einen wesentlichen Teil der Arbeit aus. Eine zusammenhängende Darstellung der heterogenen Fragenkomplexe der Diatomeenökologie bringt es mit sich, daß auch allge-

meinere, in das Gebiet der Hydrobiologie fallende Probleme behandelt werden mußten.

Die Anordnung des Stoffes geschah in der Weise, daß zunächst im Abschnitt A die hauptsächlichsten Biotope der Kieselalgen zusammengestellt und in ihrer Gesamterscheinung kurz charakterisiert wurden; im

Abschnitt B wurden die wichtigsten physikalisch-chemischen Milieufaktoren — soweit sie für die Autökologie der Diatomeen in Betracht kommen — behandelt;

Abschnitt C beschäftigt sich mit den morphologisch-biologischen Anpassungen der Kieselalgen und im

Abschnitt D werden einige allgemeinere Fragen über die Biologie und Soziologie der Diatomeen kurz gestreift.

Bei dieser Anordnung ist es leider nicht zu vermeiden, daß Wiederholungen in diesen drei Abschnitten hin und wieder vorkommen müssen.

Bei der Ausführung der Arbeit habe ich von vielen Seiten freundliche Unterstützung erfahren, die mir meine Aufgabe wesentlich erleichterte; ich danke an dieser Stelle herzlichst meinen in- und ausländischen Freunden und Fachgenossen für ihre Anregungen, Angaben und Überlassung von schwer zugänglicher Literatur.

## A. Die Biotope.

Der Übersichtlichkeit halber ist es praktisch, die außerordentlich vielgestaltigen Biotope zunächst in größere Gruppen zu gliedern, wobei es allerdings nicht zu umgehen ist, daß die Kriterien, nach denen die Gruppierung vorgenommen wird, etwas willkürlich herausgegriffen und einseitig betont sind. Doch spielt diese Willkür gerade in diesem Falle kaum eine große Rolle, da es im Grunde einerlei ist, nach welchen Gesichtspunkten die Lebensräume geordnet werden, wenn nur die hauptsächlichsten Biotope sich auf  $\pm$  natürliche Weise in dem Schema unterbringen lassen.

Wir unterscheiden die folgenden großen Gruppen von Biotopen:

- A. das Salzwasser,
- B. das Süßwasser,
- C. Standorte außerhalb des Wassers.

Nach unseren Erfahrungen scheint es uns, daß zunächst die Gegenüberstellung von Standorten des Süß- und Salzwassers den Verhältnissen in der Natur gerecht wird. Weniger natürlich wird die Abtrennung der „Standorte außerhalb des Wassers“ erscheinen, da unter diesen Begriff recht heterogene Biotope des Süß- und Salzwassers fallen. Doch mehrten sich in der neueren Literatur die Anzeichen dafür, daß Kieselalgen, die den ständigen Kontakt mit größeren Wassermassen verloren haben, häufig recht fest gefügte Biozosen bilden und trotz der Verschiedenheit der Biotope manche gemeinsamen Züge aufweisen.



## I. Das Salzwasser.

### 1. Das Meer.

Für die ökologische Betrachtungsweise ist es vorteilhafter, wenn wir uns nicht streng an den geographischen Begriff des Meeres halten und solche Gewässer, deren Wasser einen Salzgehalt von weniger als etwa 30‰ aufweist (wie z. B. die Ostsee und das Kaspische Meer) ausschließen. Ökologisch würden diese Gewässer als Brackwasserbecken anzusprechen sein.

Die Einschränkung wird dadurch gerechtfertigt, daß die eigentlichen Meere im allgemeinen eine in großen Zügen habituell ähnliche Diatomeenflora aufweisen.

Das Meer ist dem Umfange nach das größte zusammenhängende Biotop. Nicht nur, daß die Flächenausdehnung des Weltmeeres viel größer ist als die der Festlandmassen, sondern es fehlen auch die auf dem festen Lande verbreiteten völlig vegetationslosen Gebiete (wasserlose Wüsten u. a.) — das Meer bietet den Diatomeen überall Daseinsmöglichkeiten. Natürlich kommen für die Kieselalgen als autotrophe Pflanzen nur die oberen durchleuchteten Schichten der Meere in Betracht, doch reicht infolge der größeren Durchsichtigkeit des Meerwassers (besonders der tropischen Meere) auch der verfügbare Lebensraum im Meer tiefer als in den Binnengewässern.

Abgesehen von den viel größeren Ausmaßen unterscheidet sich das Meer von den Binnengewässern bekanntlich durch den höheren Gehalt an gelösten Salzen, die größere Tiefe, die größere Transparenz des Wassers, die Gezeiten, die stärkere Wellenbewegung und die wesentlich ausgedehnteren Strömungen. Alle anderen Faktoren sind in ökologischer Beziehung von geringerer Bedeutung.

Zweifellos ist der *hohe Salzgehalt* des Meerwassers als der weitaus wichtigste ökologische Faktor zu bewerten, der in erster Linie der marinen Flora und Fauna das ihr eigentümliche Gepräge verleiht. Es gibt nur wenige Organismen, die sowohl im Süßwasser als im Meerwasser leben können; unter den Diatomeen ist es meines Wissens nur *Bacillaria paradoxa*. Versetzt man marine Diatomeen plötzlich ins Süßwasser oder setzt die Konzentration des Meerwassers herab, so gehen sie nach kurzer Zeit unter Plasmoptyseerscheinungen zugrunde, wie dies BROCKMANN (1906) und früher KARSTEN (1897) gezeigt haben. Aber auch eine allmähliche Konzentrationsänderung scheinen nur wenige Formen zu vertragen. Näheres hierüber vgl. Abschnitt B: Der NaCl-Gehalt. Der Salzgehalt des Meerwassers unterliegt im allgemeinen nur verhältnismäßig geringen Schwankungen, die aber trotz ihrer Geringfügigkeit in ökologischer Beziehung große Wirkungen auslösen können, da manche Formen wahrscheinlich nur auf bestimmte Konzentrationen eingestellt sind. Das Wasser der Ozeane enthält zwischen 36 und 37‰ gelöste Salze, während

die sogenannten Mittelmeere (z. B. Rotes Meer) und Buchten mit schmalen Zugängen höhere Salzkonzentrationen (etwa bis 40<sup>0</sup>/100) aufweisen können.

Die große *Transparenz* des Meerwassers (insbesondere der tropischen Meere) bedingt es, daß noch in etwa 300 m Tiefe viele Planktondiatomeen leben (*Asteromphalus*, *Coscinodiscus*, *Planktoniella* u. a., vgl. STEUER 1910). Über das Vorkommen lebender benthonischer Kieselalgen aus ähnlichen Tiefen liegen noch keine Angaben vor.

Durch die *Gezeiten* der Meere wird ein  $\pm$  breiter Streifen der Küsten zweimal täglich abwechselnd benetzt und freigelegt. An felsigen Ufern können sich innerhalb dieser Gezeitenzone oder Litoralregion (KJELLMANN 1878) solche Algen ansiedeln, die sich an eine zeitweilige Austrocknung anpassen konnten (vgl. Abschnitt: Gezeitenzone).

Noch weitergehend an Trockenheit angepaßte Algen können die durch die *Wellenbewegung* gebildete Brandungs- und Spritzzone bewohnen. Die Wellenbewegung hat auch einen *gewissen* Einfluß auf die Vertikalbewegung und vertikale Verteilung der Planktonformen.

Die *Strömungen* spielen im Leben des Meeres eine wichtige Rolle. In breiten Strömen wird das Meerwasser einer bestimmten Region auf weite Entfernungen befördert und die Lebewesen — in erster Linie das Plankton — mitgeführt. Es können dadurch beispielsweise tropische Kieselalgen bis weit in subarktische und subantarktische Zonen und umgekehrt gelangen, bis sie durch Ab- oder Zunahme der Temperatur oder andere widrige Faktoren zugrunde gehen (vgl. CLEVE 1897 und 1901). Daß ein solcher ständiger „Massentransport“ für die geographische Verbreitung der Diatomeen von höchster Bedeutung ist, leuchtet ohne weiteres ein. Mit der Beförderung durch Meeresströmungen hängt auch die eigenartige — wenn auch nicht mehr in das Kapitel der Ökologie gehörende — Erscheinung zusammen, daß man zuweilen in marinen Grundproben Schalen solcher Diatomeen findet, die in dem gegebenen Gebiet nicht vorkommen. So lotete die *Deutsche Südpolar-Expedition* in der Subantarktis einen Diatomeenschlamm, der vorwiegend aus Schalen von *Fragilariopsis obliquocostata* und *Fragilaria linearis* bestand. Diese Formen leben viel weiter südlich auf dem Eise des Schelfmeeres und kommen an den obigen Lotstellen im Plankton nicht vor. Proben vom Grunde des Schelfmeeres (Antarktis) selbst enthielten nur sehr spärliche Mengen der genannten Arten, und die Erklärung dieser merkwürdigen Tatsache ist darin zu suchen, daß Eisschollen des Schelfmeeres nach deren Lockerung bei Eintritt der warmen Jahreszeit sofort von Meeresströmungen erfaßt und nordwärts getrieben wurden. Hier schmolzen sie allmählich, und die Diatomeen gelangten ins wärmere Wasser, wo sie abstarben. Die abgestorbenen und absinkenden Schalen wurden durch die Strömung immer weiter nach Norden befördert, bis sie nach einer weiten Reise in der Subantarktis abgelagert wurden (vgl. HEIDEN u. KOLBE 1927).

Die obige kurze Charakterisierung einiger spezifischer Eigenschaften des Meeres ist natürlich durchaus nicht erschöpfend. Eine genauere kritische Besprechung der vielgestaltigen Kräfte, die im Meer zusammenwirken, würde den Rahmen dieser Arbeit weit übersteigen. Es wurden daher nur solche Faktoren herausgegriffen, die für die Ökologie der Diatomeen von Bedeutung und dem Meere eigen sind. Temperaturverhältnisse,  $p_H$ , Gehalt an  $O_2$ ,  $CO_2$ , N, P und andere Faktoren, die im Meer ebenso wie in Süßwasserbecken berücksichtigt werden müssen, sollen in Abschnitt B gemeinsam besprochen werden.

## 2. Das Brackwasser.

Während die Salzkonzentration der eigentlichen Meere sich innerhalb verhältnismäßig geringer Grenzen bewegt (30—40‰), gibt es in der Natur eine große Anzahl recht heterogener Gewässer mit geringerem Salzgehalt, die man gewöhnlich unter dem Namen Brackwasser zusammenfaßt; man braucht nur an die Mündungsgebiete von Flüssen, ausgesüßte Buchten, Salinen, versalzene Flüsse, Salzquellen u. a. zu erinnern. In diesen Gewässern wechselt natürlich nicht nur die Gesamtkonzentration der gelösten Stoffe, sondern auch deren Zusammensetzung. Im allgemeinen sind aber die Hauptkomponenten des Brackwassers die gleichen, die auch im Meerwasser vorkommen. Es sind vor allem die Chloride und Sulfate des Natrium, Magnesium, Kalium, Calcium, während das Calciumkarbonat, das Magnesiumbromür und einige andere Salze quantitativ stark zurücktreten.

Die Brackgewässer niederer Salzkonzentration leiten allmählich über zum Süßwasser. Da dieses ja auch gelöste Salze enthält, so ist es definitorisch schwierig, eine scharfe Grenze zwischen Brack- und Süßwasser zu ziehen. Verschiedene Autoren haben es versucht; wir zitieren nur HEIDEN (1914), REDECKE (1922), CLEVE-EULER (1922). Auf Grund vergleichender Standortsuntersuchungen sind wir zur Überzeugung gelangt, daß man die Diatomeen in Bezug auf ihre Anpassung an verschiedene Salzkonzentrationen einteilen kann in:

*Euhalobien*, d. h. solche Formen, die Gewässer mit einem Salzgehalt von etwa 30—40‰ bewohnen;

*Mesohalobien*, d. h. Arten, die in Gewässern leben, deren Salzgehalt sich etwa in den Grenzen zwischen 5—20‰ bewegt, und

*Oligohalobien*, die Gewässer mit darunterliegendem Salzgehalt bevorzugen.

Dieses Schema ergibt auch ungefähre Anhaltspunkte für die ökologische Einteilung der Brackgewässer. Genaueres hierüber wird im Abschnitt B: NaCl-Gehalt gebracht werden.

Man kann bei Brackgewässern unterscheiden zwischen:

1. solchen, die mit dem Meer in offener Verbindung stehen, wie z. B.

ausgesüßte Meeresbuchten, Küstenseen, Haffs, Fjorde und Mündungsgebiete von Flüssen, sowie

2. solchen Brackgewässern, die vom Meer abgetrennt und häufig von diesem weit entfernt sind. Zu dieser Gruppe gehören die Salzseen und die mannigfaltigen Binnenlandsalzstellen, z. B. Salzquellen, durch natürliche Ursachen oder durch die Industrie versalzene Flüsse, Salzsümpfe und ähnliche Gewässer. Auch eine Anzahl künstlicher, erst vom Menschen geschaffener Gewässer müssen hierzu gerechnet werden: Abflüsse von Kaliwerken, Gewässer chemischer Fabriken und Gradierwerke, sofern die Konzentration dieser Wässer 40<sup>0</sup>/<sub>00</sub> nicht überschreitet; anderenfalls wären sie unter die Solwässer einzuordnen.

Man muß diese beiden Gruppen von Biotopen auseinanderhalten, und zwar nicht nur aus dem Grunde, daß die chemische Zusammensetzung ihres Wassers gewöhnlich verschieden ist (die mit dem Meere in Verbindung stehenden Gewässer führen verdünntes Meerwasser, während die Zusammensetzung der Binnenlandsalzstellen häufig beträchtlich abweichend ist), sondern auch aus pflanzengeographischen Gesichtspunkten. Die Gewässer der ersten Gruppe erhalten dauernd eine unmittelbare Zuwanderung aus dem Meere; ihre Diatomeenflora ist in der Regel recht reichhaltig und steht unter dem Zeichen des Konkurrenzkampfes; ferner fehlen ihr in der Regel die eigentlichen Mesohalobien (siehe unten); in den uns bekannten Fällen handelte es sich bei diesen Standorten vorwiegend um Gemische von Oligo- und Euhalobien. Die Besiedelung der binnenländischen Salzstellen, die meistens durch Zugvögel, Wind, menschliche Einflüsse (Schiffahrt) usw. vollzogen wird, ist vielfach vom Zufall und ferner vom Alter der Salzstelle und nur zum Teil von deren Entfernung vom Meer abhängig. Geologisch alte Salzstellen weisen daher gewöhnlich eine reichhaltigere Artenliste von Mesohalobien auf, während neue Brackgewässer häufig nur von wenigen Brackwasserarten bewohnt werden. Diese wenigen Arten treten dann zuweilen in so großen Mengen auf, daß man von Massenentwicklungen sprechen kann. Über die Gründe wird im Abschnitt D: Massenentwicklungen berichtet werden.

Anhangsweise soll noch

### 3. Das Solwasser

erwähnt werden.

Als Solwasser wollen wir jedes Wasser bezeichnen, dessen Salzkonzentration 40<sup>0</sup>/<sub>00</sub> übersteigt. Wenn dies auch eine Begrenzung des üblichen Begriffes bedeutet (unter diesen fallen auch Wässer mit einer Konzentration unter 40<sup>0</sup>/<sub>00</sub>), so fällt das nicht ins Gewicht, da die meisten im Sprachgebrauch mit „Sol“ bezeichneten Wässer tatsächlich eine höhere Salzkonzentration aufweisen. Zu den Solgewässern gehören sowohl natürliche (viele Salzseen) als auch künstliche (Abflüsse von Gradierwerken, Sammelbecken der Kaliindustrie).

Die Solgewässer werden von einer artenarmen, interessanten Diatomeenflora bevölkert, wenigstens solange nicht die Salzkonzentration gewisse, bisher noch nicht exakt festgestellte Grenzen übersteigt. HUSTEDT (1930) berichtet, daß er im „gesättigten“ Salzwasser des Baskuntschaksees keine Diatomeen mehr feststellen konnte; dagegen fand WISLOUCH (1924) noch 18 Diatomeenarten in salinen Gewässern der Krim — allerdings bei einer Dichte des Wassers von nur 7—15° Bé. HUSTEDT (1925) konnte in hochkonzentrierten Abflüssen von Salinen bei einem Salzgehalt von 9% *Amphora coffeaeformis*, *Navicula longirostris*, *Nitzschia epithemioides*, *Nitzschia frustulum* nachweisen. Infolge Fehlens von Konkurrenten treten die an hohe Konzentrationen angepaßten Formen in Solgewässern gewöhnlich in Massentwicklungen auf. So berichtet KRASSKE (1927) über das Massenvorkommen von *Navicula longirostris*, *Nitzschia epithemioides* und *Navicula cincta* var. *Heußleri* in einer Sole von etwa 10% NaCl-Gehalt. Wir konnten in dem Sammelbecken für die Endlaugung des Kaliwerkes Wintershall (mit einem Salzgehalt zwischen 3—6%) eine ungeheure Vegetation von *Navicula gregaria* beobachten: der Grund, die gemauerten Wände, ja selbst auf dem Wasser treibende Gegenstände (Holzstücke, Pflanzenreste) waren von schleimigen braunen Überzügen bedeckt, die aus „Reinkulturen“ der genannten Art bestanden.

Infolge der Konstanz des Vorkommens der gleichen Formen in Solgewässern ist es vielleicht vorteilhaft, dem Halobiensystem der Diatomeen eine Gruppe der *Polyhalobien* (KOLBE 1927 und KRASSKE 1927) anzugliedern.

Für die zukünftige Forschung liegen auf diesem Gebiet zwei dankbare Aufgaben vor: die Feststellung der Zusammensetzung und Konstanz der polyhaloben Diatomeengruppe in ihrer Abhängigkeit von der Konzentration der Solwässer sowie die Bestimmung der maximalen Salzkonzentration, bei der das Leben der Diatomeen überhaupt noch möglich ist. Nach den bisherigen Angaben scheint es, daß einige andere Algen (*Dunaliella*, *Aphanothece*, *Phormidium*) besser als Diatomeen an extrem hohe Salzkonzentrationen angepaßt sind.

Die Literatur über die Diatomeenflora der drei Biotope: Meer, Brack- und Solwasser ist außerordentlich ungleichmäßig verteilt. Über die Diatomeen des Meeres liegt ein sehr umfangreiches Schrifttum (allerdings hauptsächlich systematischen Charakters mit eingestreuten ökologischen Bemerkungen) vor, so daß es unmöglich ist, allein die systematisch-floristischen Arbeiten der letzten Jahre auch nur annähernd vollständig anzuführen. Es sei auf die Literaturzusammenstellungen bei HUSTEDT (1927 ff.) und vor allem v. WETTSTEIN (1913, 1914) und SCHMIDT (1924) verwiesen. Die ältere Literatur ist bei DE TONI (1891—1894) ziemlich erschöpfend behandelt. Die Arbeiten über das Brack- und Solwasser sind dagegen zur Zeit noch recht spärlich und in der Hauptsache im vorliegenden Abschnitt und in Kapitel „NaCl-Gehalt“ angeführt.

## II. Das Süßwasser.

### 1. Seen und Weiher.

Wenn man seit FOREL (1892) den *See* als „eine allseitig geschlossene, in einer Vertiefung des Bodens befindliche, mit dem Meer nicht in direkter Verbindung stehende, stagnierende Wassermasse“ bezeichnet, so müssen wir als Folge unseres Einteilungsprinzips uns an dieser Stelle nur auf die Süßwasserbecken beschränken, die dieser Definition entsprechen. Wir können hier nicht auf die genaueren morphologischen und hydrographischen Einzelheiten der Seen eingehen und verweisen diesbezüglich auf THIENEMANN (1925), LENZ (1928) und BREHM (1930). Als Wohngebiete für Diatomeen kommen bei den Seen außer dem freien Wasser (dem Pelagial) das ganze Litoral und teilweise (bis zu einer gewissen Tiefe, in die das Licht noch dringen kann) das Profundal in Betracht. Insbesondere ist es das Litoral, das die artenreichste Diatomeenflora eines Sees birgt, und innerhalb dieser Region bieten die sogenannte Schar und die obersten Teile der Halde den meisten epiphytischen und Grundformen die günstigsten Lebensbedingungen. Die Abschnitte der Schar und Halde, die nicht mehr durch den Wellengang betroffen werden und bei entsprechender Bodenbeschaffenheit das Auftreten von ausgedehnten Beständen von *Phragmites*, *Scirpus*, *Typha* und in noch tieferem Wasser von *Potamogeton*arten, *Myriophyllum*, *Ceratophyllum*, *Nymphaea*, *Nuphar*, *Chara* u. a. m. ermöglichen, werden häufig als „Pflanzenregion“ oder „Vegetationszone“ bezeichnet. Das freie Wasser beherbergt die gewöhnlich sehr individuenreiche, aber relativ artenarme Planktonflora, während das Sublitoral und Profundal (im Sinne von THIENEMANN 1925) von einer arten- und individuenarmen Diatomeengesellschaft bevölkert ist.

In physikalisch-chemischer Beziehung wechselt der Charakter eines Sees in Abhängigkeit von dessen morphologischen Verhältnissen, der geographischen und Höhenlage, dem Klima, dem Substrat, der Umgebung und seiner Lebewelt in der mannigfachsten Weise. Alle diese Momente stehen zueinander in komplizierten Wechselbeziehungen. Um in definitiver Hinsicht Klarheit zu schaffen, versuchte man seit längerer Zeit gewisse Eigenschaften der Seen herauszugreifen und die Seen je nach der Ausbildung dieser Eigenschaften zu gliedern. Die Schwierigkeit liegt natürlich in der richtigen Auswahl derjenigen physikalisch-chemischen Faktoren, die das Gesamtbild eines Sees am besten widerspiegeln unter besonderer Berücksichtigung von dessen Lebewelt. Es ist das Verdienst von THIENEMANN (1920) und NAUMANN (1921), eine wirklich brauchbare biologische Seetypenlehre begründet zu haben. Die genannten Autoren gliedern die Seen nach deren Gehalt an gelösten Nährstoffen und den Sauerstoffverhältnissen in drei Typen:

1. den *eutrophen* Typus,
 

Charakteristik	{	Wasser: reich an mineralischen Nährstoffen, Planktonentwicklung: reich, Grundschlamm: Gytjtja, fäulnisfähig, Tiefenwasser: sauerstoffarm.
----------------	---	--
  
2. den *oligotrophen* Typus,
 

Charakteristik	{	Wasser: nährstoffarm, Planktonentwicklung: gering, Grundschlamm: vorwiegend mineralisch, kaum fäulnisfähig, Tiefenwasser: sauerstoffreich.
----------------	---	---
  
3. den *dystrophen* Typus,
 

Charakteristik	{	Wasser: arm an mineralischen Nährstoffen, dagegen reich an Humusstoffen, daher gelb bis braun, Planktonentwicklung: gering, Grundschlamm: Dy (Humuskolloide), oxydationsfähig, Tiefenwasser: sauerstoffarm.
----------------	---	--

Natürlich stellt dies dreigliedrige Schema nur ideale Grenzfälle von Seetypen dar; es hat sich aber in der Folge als überaus fruchtbar erwiesen und konnte sich auch bis heute trotz vieler anderer Vorschläge behaupten. Bei der Beurteilung der Seen müssen neben den oben geschilderten Momenten noch eine Anzahl anderer wichtiger Milieufaktoren berücksichtigt werden, wie Cl,  $p_H$ ,  $SiO_2$ , Temperaturverhältnisse u. a. m.; für die *allgemeine* Charakteristik eines Sees haben sich aber die Grundlinien von THIENEMANN und NAUMANN vorzüglich bewährt.

Die Bodenablagerungen der Seen, die zu einem großen Teil biogen sind, stehen in direkter Beziehung zum Seetypus. NAUMANN (1921) unterscheidet zwei Haupttypen von Bodenablagerungen: Gytjtja = Faulschlamm bei eutrophen Seen und Dy = an Humuskolloiden reicher Torfschlamm bei dystrophen Seen; beide Ablagerungen enthalten viel organische Substanz und bedingen durch ihre Fäulnis bzw. Oxydation eine  $\pm$  bedeutende Sauerstoffzehrung des Tiefenwassers. Der Schlamm oligotropher Seen ist dagegen arm an organischer Substanz, so daß sich keine starken Fäulnisprozesse abspielen und das Tiefenwasser sauerstoffreich bleibt.

Die obigen Ausführungen können natürlich nur einen allgemeinen Überblick geben. Die moderne Limnologie verfügt über eine außerordentlich reiche Literatur über die geschilderten Fragen, die zur Zeit im Mittelpunkt des wissenschaftlichen Interesses stehen. Es wäre unmöglich, auch nur einen Teil der Arbeiten zu zitieren, und daher sei im übrigen auf die drei Handbücher verwiesen: THIENEMANN (1925), LENZ (1928) und BREHM (1930), ferner auf die Bearbeitung von UTERMÖHL (1925), die alle umfangreiche Verzeichnisse der limnologischen Literatur bringen.

Daß die verschiedenen Seetypen und deren Wohngebiete sich auch in

der Zusammensetzung ihrer Diatomeenflora widerspiegeln, unterliegt keinem Zweifel. Es fehlt aber bisher eine umfangreichere Zusammenstellung, aus der man die für die einzelnen Seetypen charakteristischen Diatomeen feststellen könnte. Am besten ist man bisher über die Planktonformen unterrichtet, da Planktonuntersuchungen von jeher beliebt waren. Doch stößt man auch hier auf große Schwierigkeiten: Einzelbefunde sagen noch nicht viel aus, da man die jahreszeitlichen Änderungen des Planktons berücksichtigen muß, ehe man allgemeine Schlüsse ziehen darf. Es können mithin nur Planktonuntersuchungen, die sich über längere Zeiträume erstrecken, zu Vergleichszwecken herangezogen werden. Und solche Vergleichsmaterialien gibt es nicht allzu viele.

Die benthonischen Kieselalgen sind von jahreszeitlichen Schwankungen weniger abhängig als die Planktonformen; sie sind ferner derber gebaut, so daß nach dem Absterben ihre Kieselpanzer schwerer aufgelöst werden als diejenigen der Planktondiatomeen. Die einmalige Untersuchung der oberen Schlammschichten (unter Berücksichtigung auch der leeren Kieselskelette) gibt bereits einen guten Überblick der *gesamten* benthonischen Diatomeenflora eines Sees, vorausgesetzt, daß man eine genügende Zahl von Standorten heranzieht. Meines Erachtens sollten gerade die benthonischen Kieselalgen zur Charakterisierung der einzelnen Seetypen mit herangezogen werden. Leider ist bisher wenig in dieser Hinsicht getan worden, wie auch überhaupt die Bestimmungen der Schlamm-diatomeen eines Sees — gemessen an den vielen Planktonuntersuchungen — zu den Seltenheiten gehören<sup>1</sup>.

Die *Weiher* (wir schließen uns hier THIENEMANN 1925 an, der die früher übliche Bezeichnung „Teich“ für die künstlichen Gewässer dieses Typus vorbehält) unterscheiden sich von den Seen grundsätzlich nur durch ihre geringere Tiefe. Sie sind gewöhnlich in ihrer Gesamtausdehnung von amphibischen und submersen Kormophyten besiedelt. Der ganze Weiher ist daher mit der Pflanzenregion eines Sees vergleichbar. Nach dem vorliegenden Material deckt sich die Diatomeenflora der Weiher mit derjenigen der Vegetationszone entsprechender Seen; auch bei den Weihern unterscheidet man einen oligotrophen, eutrophen und dystrophen Typus (NORDQUIST 1921). Eine Profundalflora fehlt stets, eine Sublitoralflora (im Sinne THIENEMANN'S 1925) gewöhnlich, auch das Plankton weist infolge der abweichenden Thermik eigene Züge auf.

Einen Sonderfall bilden kleine, von Bäumen umstandene und häufig von *Lemna* (zum Teil auch von *Riccia*) bedeckte *Waldweiher*. Durch die außerordentlich starke Beschattung (Bäume und *Lemna*-Decke) und die energische Eutrophierung durch abfallendes Laub werden hier ganz eigenartige Verhältnisse geschaffen. Eine eigentliche Planktonproduk-

<sup>1</sup> Eine genauere Kennzeichnung der Bewohner der verschiedenen Biotope der Seen (u. a. Gewässer) wird im Abschnitt C gegeben.



tion fehlt fast vollkommen, der Boden ist mit einem schwarzen stinkenden Faulschlamm bedeckt, der in der Hauptsache aus verwesenden Blättern gebildet wird und eine reiche Bakterienflora, aber eine arme Algenflora aufweist. Infolge der Algenarmut werden diese Gewässer von Botanikern gewöhnlich gemieden, so daß Angaben über diese Biotope kaum vorhanden sind. Dabei ist ihre Algen- und insbesondere ihre Diatomeenflora, wenn auch nicht individuen-, so doch ziemlich artenreich (laut einer noch unveröffentlichten Mitteilung von Herrn Dr. H. BETHGE); sie birgt viele Formen, die sonst nur vereinzelt angetroffen werden, so daß hier vielleicht eine Spezialanpassung an geringe Lichtintensität und hohen Schwefelwasserstoffgehalt vorliegt.

Viele größere Waldgewässer nehmen Humussubstanzen aus dem Waldboden auf. Ihr Wasser erhält eine braune Farbe, und ihrem ganzen Charakter nach nähern sie sich dystrophen Gewässern, wenn auch ihre Bodenablagerungen nicht aus Dy, sondern aus halbverfaultem Laub bestehen. Eine normale Fäulnis wird wohl durch den hohen Gehalt des Wassers an Humussäuren unmöglich gemacht. Diese Gewässer können ziemlich eutroph und daher planktonreich sein. KOPPE (1924) bezeichnet sie als *Waldhumusseen* und betrachtet diesen Gewässertypus mit Recht als Übergang zwischen eutrophen und dystrophen Gewässern.

## 2. Flüsse.

Die in ökologischer Beziehung ausschlaggebende Eigenschaft der Flüsse ist ohne Zweifel deren Strömung. Die dadurch hervorgerufene  $\pm$  energische Durchmischung des Wassers, die ständige Verschiebung und Umlagerung der oberen Bodenschichten rufen Lebensbedingungen hervor, die sich von denen stehender Gewässer in manchen wesentlichen Zügen unterscheiden. Auch die Thermik und der Gehalt an gelösten Gasen ist bei den Flüssen infolge der Wasserbewegung wesentlich anders als bei stagnierenden Gewässern. Hinzu kommt der Umstand, daß die größeren Flüsse häufig durch Seen hindurchströmen, Nebenflüsse (die ihrerseits stehende Gewässer passieren können), Bäche, Abwässer von Siedelungen und Fabriken aufnehmen und die aufgenommenen Organismen, Schwebestoffe und gelöste Substanzen in inniger Durchmischung auf weite Strecken befördern<sup>1</sup>.

Diese Eigenart der Flüsse kommt auch im Charakter ihrer Lebewelt zum Ausdruck. Dem *Flußplankton* fehlen solche Formen, die nur ihm zukommen; wengleich die verbreitetsten Formen der Seen in ihm vor-

<sup>1</sup> Natürlich können auch Seen Zuflüsse von recht heterogener Beschaffenheit aufnehmen. Jedoch ist die Art der Aufnahme wesentlich verschieden. Nach Eintritt eines Zuflusses in die ruhende Wassermasse eines Sees tritt Sedimentierung ein, ökologisch anders eingestellte Organismen können kurz nach der Einführung absterben und absinken, und der Bereich solcher fremden Einwirkungen bleibt auf verhältnismäßig kleine Zonen lokalisiert, ohne die ganze Masse des Sees zu berühren.

herrschen, so treten daneben häufig Elemente auf, die von den Zuflüssen stammen oder auf deren Einfluß zurückzuführen sind. Das *Potamoplankton* ist mithin ein Mischplankton, das die Einwirkungen der Zuflüsse widerspiegelt. Charakteristisch für das Plankton der Flüsse ist ferner dessen Gehalt an mineralischem und organischem Detritus, dessen Absinken durch die Strömung  $\pm$  stark gehindert wird. Alle diese Erscheinungen sind in hohem Maße von der Strömungsgeschwindigkeit abhängig, und in Grenzfällen können tiefe, langsam strömende Flüsse streckenweise ausgesprochenen Seecharakter annehmen.

Die benthonische Diatomeenflora der Flüsse ist im allgemeinen, besonders bei stärkerer Strömung, nur schwach entwickelt. Meistens fehlt infolge der Strömung die typische Pflanzenregion des Litorals, so daß die epiphytischen Formen sich häufig nur auf Steine, Dämme, Pfahlwerk und schwimmende Gegenstände (*Periphyton* nach BEHNING 1928) u. a. ansiedeln können. Die Schlammflora kann infolge der von der Strömung verursachten Bewegung und Verlagerung der Bodenpartikel auch nur zu einer beschränkten Entfaltung kommen; häufig ist der Grund schnellfließender Ströme sandig oder steinig.

Anders liegen die Verhältnisse in stillen Flußbuchten und Altwässern. Diese können in jeder Beziehung mit Weihern verglichen werden, und deren Diatomeenflora ist mit derjenigen der letzteren ziemlich identisch: diese Gewässer gehören in ökologischer Beziehung nicht mehr dem Flußgebiet an.

Über weitere Einzelheiten vgl. die neueren Arbeiten von KRIEGER (1927) und BEHNING (1928); beide Werke bringen reichhaltige Literaturverzeichnisse.

### 3. Bäche.

Den Flüssen gegenüber zeichnen sich die Bäche vor allem durch geringere Wasserführung und höhere Strömungsgeschwindigkeit aus. Morphologisch betrachtet sind die Bäche sehr verschieden gestaltet und derselbe Bach kann in der Gesamtheit seiner einzelnen Abschnitte ein recht buntes Bild bieten, ehe er in einen Fluß einmündet oder selbst zum Fluß wird. Im Gebirge ist der Bach durch starkes Gefälle, unregelmäßig geformte Ufer und Boden, steinigen oder grobkiesigen Grund gekennzeichnet. Schlammablagerungen sowie höhere Pflanzen fehlen in der Regel gänzlich („Forellenregion“ der Zoologen). Die Wassertemperatur ist gewöhnlich niedrig, der Sauerstoffgehalt sehr hoch. Von Diatomeen können sich in dieser Region vor allem solche Formen ansiedeln, die in Schleimpolstern leben, gestielt sind oder Fäden bilden (z. B. *Gomphonema olivaceum* u. a. *Gomphonema*- und *Cymbella*-Arten, Achnantheen, *Diatoma*, *Ceratoneis*) und hauptsächlich in flächenhaften Überzügen den Steinen des Bachbettes aufsitzen. Freibewegliche Grundformen sind kaum vorhanden, gewöhnlich nur auf die tiefen Stellen beschränkt, und auch ein eigentliches Plankton fehlt vollkommen.

In der Ebene ändert sich das Bild des Baches erheblich: das Gefälle ist geringer, die Bodengestaltung regelmäßiger, der Grund nimmt in steigendem Maße schlammigen Charakter an. Es treten in dieser Region bereits viele untergetauchte und amphibische Phanerogamen auf. Häufig sind die Ufer des Baches mit Bäumen und Sträuchern bestanden und beschatten das Bachbett in  $\pm$  erheblichem Maße. In dieser sogenannten „Äschenregion“ der Zoologen (vgl. STEINMANN 1915) ist die Diatomeenflora sehr viel reichhaltiger durch das Hinzutreten von benthonischen Schlammformen und solchen Epiphyten, die in der vorangehenden Region (Forellenbach) sich nicht behaupten konnten. In bezug auf die Grunddiatomeen können manche Bäche die Flüsse übertreffen. Dies hat wohl einen zweifachen Grund: erstens führen die Bäche im allgemeinen weniger Detritus als Flüsse, es findet also das beständige Bedecken der oberen Schlammschichten nicht statt und die Schlammflora kann zu einer ruhigeren Entfaltung gelangen. Zweitens spielen ohne Zweifel die Lichtverhältnisse eine bedeutende Rolle: infolge der geringen Tiefe und relativen Klarheit des Wassers wird der Grund viel intensiver beleuchtet als in den Flüssen mit ihrer größeren Tiefe und Trübung des Wassers. Das Plankton fehlt aber den Bächen auch in der Äschenregion vollkommen oder fast vollkommen.

Einen Sonderfall bilden die *Abzugsgräben*. Sie führen gewöhnlich langsam fließendes bis stehendes Wasser und nähern sich bereits — besonders da viele Gräben zeitweilig austrocknen — ganz anderen Gewässertypen. Das wesentlichste Charakteristikum der Abzugsgräben ist ihr abweichender Chemismus. Da die meisten Gräben von Wasser gespeist werden, das durch verschiedene Bodenarten (saure, humöse, gedüngte) durchsickern mußte, enthält dieses gewöhnlich sehr viel gelöste Stoffe; häufig werden auch Abwässer der mannigfaltigsten Art in die Gräben eingeleitet. In ökologischer Beziehung spielt der Chemismus der Gräben eine größere Rolle als die physikalischen Faktoren, und die Diatomeenflora dieser Gewässer ist daher nicht einheitlich.

KRIEGER (1927) unterscheidet eine Anzahl von Typen der Bäche und Gräben, deren Erörterung hier zu weit führen würde.

Von botanischer Seite wurden in neuerer Zeit die Bäche untersucht von GAIDUKOV (1925) im Gebiet der Oka, KRIEGER (1927) im Havelgebiet und BUDDÉ (1928); auf die letztere monographische Arbeit sei besonders hingewiesen, da sie als die erste eingehende botanische Untersuchung des Forellenbaches gelten darf. Vgl. ferner die zoologischen Untersuchungen von Bächen durch STEINMANN (1907) und THIENEMANN (1912).

Nur wenig zu sagen ist über die

#### 4. Quellen.

Nach STEINMANN (1915) und THIENEMANN (1926) unterscheidet man drei Typen von Quellen:

1. Limnokrenen, d. h. Tümpelquellen,
2. Rheokrenen, d. h. Sturzquellen, und
3. Helokrenen, d. h. Sicker- oder Sumpfsquellen.

Charakteristisch für alle drei Quellentypen ist die energische Durchlüftung des Wassers, eine im Verhältnis zum Bach viel schwächere Strömung und vor allem eine sehr gleichbleibende niedrige Wassertemperatur. Andere Momente, die von Zoologen betont werden, wie z. B. die direkte Verbindung der Quelle mit unterirdischen Gewässern, wodurch viele Höhlenbewohner in die Quellen gelangen, sind für unsere Betrachtungen ohne Bedeutung.

Die Diatomeenflora der Quellen ist nach den wenigen und zerstreuten Angaben der Fachliteratur als sehr dürftig zu bezeichnen. Die Limnokrenen können noch am ehesten den Kieselalgen günstigere Lebensbedingungen bieten. Auffallend ist das sehr häufige Auftreten von *Diatoma hiemale* var. *mesodon* (aber auch der typischen Form); dies ist wohl mit der niedrigen Temperatur des Quellwassers in Beziehung zu bringen, da es sich in diesem Falle um typische kaltstenotherme Formen handelt, die auch in anderen kalten Gewässern vorkommen.

### 5. Moore.

Ihrer Entstehungsgeschichte und Morphologie nach teilt man die Moore in zwei scharf gesonderte Gruppen ein:

1. die Flachmoore,
2. die Hochmoore.

1. *Das Flachmoor*, eine eutrophe Formation nasser Torfböden, entsteht unter gegebenen Vorbedingungen als erste Etappe des Verlandungsprozesses eines Gewässers und hält sich als solche nicht lange, indem es über die Formation des Bruchwaldes schließlich in ein Hochmoor übergeht. Dieses kann unter Umständen als Klimaxformation bestehen bleiben, in unseren Breiten aber setzt es in der Regel die Sukzessionsreihe fort, die den Wald als Schlußglied hat.

Die charakteristischen Milieufaktoren des Flachmoores, die für die Besiedelung durch Diatomeen hauptsächlich in Frage kommen, sind:

1. wenige und flache Wasseransammlungen; hauptsächlich feuchter bis nasser Boden;
2. die Benetzung wird durch das Grundwasser bewirkt, das Wasser enthält daher relativ viel gelöste Mineralstoffe;
3. das Wasser und der Boden sind gewöhnlich von neutraler bis schwach saurer Reaktion.

Über die ziemlich reiche Diatomeenflora der Flachmoore sind wir noch nicht gut unterrichtet. Dies liegt weniger daran, daß Flachmoore nicht auf Diatomeen durchforscht wurden, sondern weil die Standortsbezeichnungen zu ungenau sind. Häufig findet man Vermerke „Sumpf, Sumpfgräben, Wiesengräben, sumpfige Wiese“, ohne daraus schließen zu

können, ob es sich im gegebenen Falle um ein echtes Flachmoor handelt, dessen Feststellung überhaupt nicht immer einfach ist. Man kann daher mit dem vorhandenen floristischen Material zunächst nicht viel anfangen, und es ist zu hoffen, daß recht bald typische Flachmoore auf ihre Diatomeenflora systematisch untersucht werden. Es sei bei dieser Gelegenheit auf die vorzügliche Bearbeitung von STEINECKE (1916b) hingewiesen, der als einer der wenigen auch ein Flachmoor gründlich durchforscht hat.

Die Formation des Bruchwaldes ist viel wasserärmer, als die vorhergehende, und — wenn man sie bisher auch nicht besonders auf ihre Kieselalgen untersucht hat — so ist auch kaum zu erwarten, daß dies Biotop den Diatomeen zusagende Lebensbedingungen bietet. Höchstwahrscheinlich dürfte sich die Diatomeenflora des Bruchwaldes auf die atmophytischen Moos- und Erdbewohner beschränken.

Anders liegt der Fall bei dem

2. *Hochmoor*. Das Hochmoor verdankt seine Entstehung dem üppigen Wachstum von *Sphagnum*-Arten, das ermöglicht wird durch eine genügende Nährsalzarmut (insbesondere Kalkarmut) des Substrates. Die Torfmoose nehmen das Vielfache ihres Trockengewichtes an Wasser auf und halten es dauernd schwammartig fest. Das gesamte Wasser eines Hochmoores stammt aus der Atmosphäre und ist daher ebenfalls äußerst nährsalzarm. Durch den Kontakt des Wassers mit abgestorbenen *Sphagnum*-Teilen gelangen organische Substanzen in dieses, zum Teil als Kolloide (Humussäure), zum Teil in echter Lösung (Fulvosäure); es erhält eine gelbbraune Farbe und reagiert  $\pm$  stark sauer. Die wichtigsten Milieufaktoren sind mithin:

1. große Mengen kapillar festgehaltenen Wassers;
  2. das Wasser enthält sehr wenig gelöste Nährsalze, dagegen Gehalt an Humusstoffen;
  3. die Reaktion des Wassers ist sauer bis stark sauer ( $p_H$  bis etwa 3,5).
- Daneben ist noch auf die Sauerstoff- und Kalkarmut des Humuswassers und die eigenartigen Temperaturverhältnisse hinzuweisen.

Ökologisch wie floristisch sind die Hochmoore außerordentlich charakteristisch und haben von jeher das Interesse der Forscher auf sich gelenkt.

Auch die Diatomeenflora der Hochmoore ist von einer ausgesprochenen Eigenart. Glücklicherweise sind die Hochmoore in bezug auf deren Kieselalgen auch viel eingehender studiert, als so manche andere Biotope. Von neueren Arbeiten, die zum Teil reichhaltige Literaturverzeichnisse über frühere Publikationen bringen, seien genannt: STEINECKE (1915, 1916, 1924, 1927), KRIEGER (1929), GAMS (1927; die Bestimmung der Kieselalgen geschah durch HUSTEDT), MAGDEBURG (1925, 1926), MESSIKOMMER (1927a, 1927b, 1928); ferner ist eine große Zahl von Florenlisten der Hochmoore in der allgemeinen Diatomeenliteratur zerstreut.

Die Diatomeenflora der Hochmoore ist nicht artenreich und wohl in hohem Maße von der Nährstoffarmut und der aktuellen Reaktion (Wasserstoffionenkonzentration) der Standorte beeinflusst (vgl. auch SKADOWSKY 1923); mit sinkenden  $p_{\text{H}}$ -Werten verringert sich auch die Zahl der „sphagnophilen“ Kieselalgen ziemlich rasch, bis nur noch wenige besonders resistente Arten verbleiben<sup>1</sup>. Nach KRIEGER (1929), der den Einfluß der aktuellen Reaktion auf die Diatomeen in seinem Untersuchungsgebiet studierte, gehören zu solchen säurebeständigen Arten (bis  $p_{\text{H}} = 3-4$ ): *Tabellaria flocculosa*, *Eunotia exigua*, *Pinnularia subcapitata* und *Navicula subtilissima*; die letztere Art ist vielleicht als eine Charakterform zu werten, die sich ausschließlich auf Hochmoore beschränkt. Bei etwas höheren  $p_{\text{H}}$ -Werten treten eine größere Zahl Eunotien, Pinnularien u. a. m. auf.

In engster Verwandtschaft zu den Mooren stehen noch zwei Typen von kleineren Biotopen, die als Standorte von Diatomeen in Frage kommen und anhangsweise erwähnt werden sollen.

Die *Schneetälchen*. Diese in der alpinen Stufe befindlichen Vertiefungen und Mulden sind während des größten Teiles des Jahres von Schnee erfüllt; nach der Schneeschmelze bleiben sie von Wasser getränkt und bilden kleine anmoorige Stellen. Über deren Diatomeenflora ist meines Wissens noch nichts veröffentlicht worden, doch verdanke ich Herrn Dr. H. BEGER die freundliche Mitteilung, daß er wiederholt eine große Anzahl nicht näher bestimmter Diatomeen (vorherrschend die kaltstenotherme *Melosira distans*) in Schneetälchen vorfand.

Die *nasse Randzone* gewisser in Talmulden gelegener Hochmoore besteht nach HUECK (1925) aus einem schmalen Gürtel zwischen dem — meist diluvialen — Randhang und dem eigentlichen Moor. Sie ist dadurch gekennzeichnet, daß das von ihr festgehaltene Wasser mit Nährsalzen angereichert ist und einen höheren  $p_{\text{H}}$ -Koeffizienten aufweist. KRIEGER (1929) untersuchte die nasse Randzone des Diebelsees und fand eine vom inneren Hochmoor wesentlich verschiedene, viel reichere Diatomeenflora. STEINECKE (1916) erwähnt unter den von ihm untersuchten Biotopen des Zehlaubruches einen „Phragmitessumpf am Hochmoorrand“; aus seiner Beschreibung glauben wir schließen zu können, daß dieser Standort zu der typischen „nassen Randzone“ gehört. Und in der Tat fällt die Fundliste dieses Standortes durch ihre Reichhaltigkeit auf: sie enthält die meisten Formen (insbesondere Diatomeen) aller Standorte des Zehlaubruches.

Streng genommen, verlassen wir bei einigen Standorten der Moore (nämlich bei den Sphagnummoosen, an denen die Diatomeen kapillare Wasserschichten bewohnen) bereits die rein aquatischen Biotope. Manche

<sup>1</sup> Diese Erscheinung bestätigt eine Erfahrungsregel: je extremer die Lebensbedingungen, um so ärmer die Artenzahl. Korrelativ kann die Individuenzahl der wenigen Arten sehr groß sein.

sphagnophile Diatomeen stehen schon auf der Grenze zwischen hydro- und atmophytischer Lebensweise: wir nähern uns den in einem später folgenden Kapitel besprochenen Standorten außerhalb des Wassers.

### 6. Thermalgewässer.

Wenn es bei den Hochmooren die chemischen Eigenschaften und das  $p_{\text{H}}$  des Wassers waren, die dem Biotop ihren Stempel aufdrückten, so sind es bei den Thermalgewässern in erster Linie ihre abweichenden Temperaturverhältnisse. Es gibt — vor allem in Gebieten vulkanischer Tätigkeit — eine ungeheure Anzahl von Quellen und Geisern, deren Wasser alle möglichen Temperaturen zwischen Lufttemperatur und Siedepunkt aufweisen kann. Schon seit langem weiß man, daß selbst dampfend heiße Quellen nicht alles Lebens bar sind: manche zeigen im Gegenteil eine überaus starke Entwicklung von Cyanophyceen und Bakterien, die die Wände, den Grund und die Steine der Quellen mit zusammenhängenden Überzügen oder flottierenden Massen bekleiden. Über die Temperaturen des Wassers, in dem die Algen gedeihen, herrschten in früherer Zeit vielfach irrige Anschauungen — die Messungen fielen im allgemeinen zu hoch aus. So glaubte man an die Existenz von Algen bei Wassertemperaturen von  $93^{\circ}$  (DAVIS 1897), während nach MOLISCH (1926), der die Thermen Japans eingehend untersuchte, die Höchsttemperatur für Algen  $69^{\circ}$  und für Bakterien  $77,5^{\circ}$  beträgt. In Abhängigkeit von der Wassertemperatur gliedert VOUX (1923) die Thermen in:

kalte Thermen (Hypothermen)	mit einer Wassertemperatur unter $18^{\circ}$
lauwarme Thermen (Hilarothermen)	„ „ „ von $18-30^{\circ}$
warme Thermen (Euthermen)	„ „ „ „ $30-50^{\circ}$
heiße Thermen (Akrothermen)	„ „ „ „ $50-70^{\circ}$
dampfende Thermen (Hyperthermen)	„ „ „ über $70^{\circ}$ .

Nun ist noch zu bemerken, daß nur wenige Thermen ein „normales“ Wasser mit einem geringen Gehalt an gelösten Stoffen und Gasen führen; die meisten Thermalgewässer haben einen  $\pm$  hohen Gehalt an Salzen und führen häufig Schwefelwasserstoff und Kohlendioxyd. Natürlich müssen auch diese ökologischen Faktoren bei jeder Untersuchung in Betracht gezogen werden.

Die in den Thermen vorherrschenden pflanzlichen Organismen sind, wie bereits erwähnt, die Bakterien und (wo die Quellen Tageslicht erhalten) die Cyanophyceen. Die früheren Beobachter beschränkten sich bei der Bestimmung der Thermalorganismen auch ausschließlich auf diese beiden, eigentlich sogar nur auf die letztere Gruppe (HANSRIG 1884 und frühere; von späteren SCHMIDLE 1902 und ELENKIN 1914), als die für Thermen charakteristischen Pflanzen. Daß die Diatomeen der Thermen so lange vernachlässigt wurden, ist eigentlich unbegreiflich, denn diese Algengruppe ist in vielen nicht extrem heißen Quellen gut ver-

treten, wenn sie auch gegenüber den vorerwähnten an Bedeutung zurücksteht.

MOLISCH (1926) fand in 18 japanischen Thermalquellen Kieselalgen:

bei 4 Quellen betrug die Wassertemperatur	18—30°
„ 7 „ „ „ „ „	30—40°
„ 6 „ „ „ „ „	40—50°
„ 1 „ „ „ „ „	51°.

Wie man aus dieser Zusammenstellung ersieht, wagen sich die Diatomeen selbst in das Gebiet der Akrothermen. Die Bestimmung der von MOLISCH gesammelten Kieselalgen steht noch aus. SPRENGER (1930) untersuchte die Kieselalgen der Thermen von Karlsbad, die beträchtliche Mengen von Chloriden und Sulfaten (z. B. Sprudel: Cl—1440,6 mg, SO<sub>3</sub>—632,2 mg pro Liter); leider gibt er nicht die Temperaturen der Entnahmestellen an. Er fand eine reiche Diatomeenflora (68 Formen) und konnte ferner einen deutlichen mesohaloben Einschlag in der Kieselalgenpopulation nachweisen, der mit dem relativ hohen Salzgehalt der Standorte in Einklang steht.

Von sonstigen neueren Arbeiten, die die Diatomeenflora der Thermen berücksichtigen, seien noch drei erwähnt. WEST (1902) notiert eine größere Anzahl von Kieselalgen aus heißen Quellen von Island. Dabei sind die Temperaturen, bei denen die Diatomeen leben sollen, so hoch angegeben (bis 85°), und das Vorkommen einiger Formen (z. B. der sphagnophilen *Frustulia rhomboides* bei 55°, *Melosira distans* bei 55°, ferner *Navicula oblonga* bei 61°) so gänzlich unwahrscheinlich, daß man vermuten muß, daß nur leere Schalen vorgelegen haben, die zufällig in die Quelle gelangt waren. STRÖM (1921) gibt für Thermalquellen aus Spitzbergen (t°—20—28,3°) sieben Diatomeenarten an; die Bestimmungen sind aber so unsicher, daß man sich kein Bild über die Zusammensetzung der Diatomeenflora dieser Standorte machen kann. GALLIK (1932) untersuchte Thermen mit einer Wassertemperatur von etwa 30—40°; die von ihm aufgestellte Liste der Kieselalgen umfaßt 24 Formen, die zu den banaleren Arten gehören.

An Hand des vorhandenen Materiales kann man mit Bestimmtheit sagen, daß Diatomeen in Thermalgewässern eine gewisse Rolle spielen und sogar noch in Akrothermen zu leben vermögen. Das Material reicht aber nicht aus, um die Konstanz- und Frequenzverhältnisse der einzelnen Arten studieren zu können. Ob die Diatomeen der heißen Quellen eine ausgesprochene ökologische Gruppe bilden, kann noch nicht entschieden werden. Nach den wenigen sicheren Angaben erscheint es eher, daß die Bewohner der Thermen sich aus den eurytopen Formen des Süß- und Brackwassers zusammensetzen.

Literaturangaben über Thermalorganismen (allerdings insbesondere Cyanophyceen) finden sich bei ELENKIN (1914) und MOLISCH (1926); ältere Literatur bringt SPRENGER (1930).



### 7. Die Abwässer.

Die durch Abwässer verunreinigten Gewässer bilden eine im morphologischen Sinne durchaus uneinheitliche Gruppe von Biotopen. Gewöhnlich sind es Kanäle, Flüsse, Bäche, in welche das Abwasser eingeleitet wird. Das Abwasser entsteht stets durch die unmittelbare Einwirkung des Menschen in einer  $\pm$  bedeutenden Verschmutzung eines an sich reinen Wassers durch organische oder anorganische Stoffe.

Die *organischen* Abwässer bestehen aus den Abgängen menschlicher Wohnstätten und gewisser Industrien (Zuckerfabriken, Gerbereien, Schlächtereien und Abdeckereien, Brennereien, Papierfabriken u. a. m.). Das Gemeinsame aller organischen Abwässer besteht darin, daß sie abbaufähige (fäulnisfähige) Stoffe in gelöster und ungelöster Form enthalten. Nach dem Einleiten der organischen Abwässer in ein (gewöhnlich fließendes) Gewässer, ein Klärbecken oder Rieselfeld setzt bekanntlich der natürliche Vorgang der Selbstreinigung ein, indem zunächst die hochmolekularen organischen Verbindungen durch die Tätigkeit von Organismen, vorwiegend von Bakterien abgebaut und unter Entwicklung von  $H_2S$ ,  $CH_4$ ,  $CO_2$  u. a. Gasen allmählich in anorganische Verbindungen übergeführt werden. An einer bestimmten Stufe der Entlastung des Wassers von organischen Verbindungen können sich die ersten Pioniere unter den autotrophen Pflanzen (zuerst Cyanophyceen) ansiedeln und durch ihre assimilatorische Tätigkeit ( $O_2$ -Entwicklung) den Selbstreinigungsprozeß weiter fördern. Bei einer hierdurch erreichten gewissen Durchlüftung des Wassers findet eine reiche Entwicklung von Protozoen statt, welche sich zum großen Teil von den Fäulnisbakterien ernähren. Auf dieser Stufe sind die organischen Substanzen der Abwässer bereits in der Hauptsache mineralisiert, das Wasser sauerstoffhaltig und kann nunmehr auch von der höheren Pflanzen- und Tierwelt bewohnt werden. Auf diese (nur in den größten Zügen angedeutete) Weise ist es möglich, daß ein Fluß — nach dem Passieren einer Stadt und der Aufnahme aller ihrer Abwässer — nach einer verhältnismäßig kurzen Strecke wieder ebenso rein wird wie in seinem Oberlauf.

Im Verlauf der eben skizzierten Selbstreinigung eines Gewässers kann man verschiedene Phasen der abklingenden Verunreinigung unterscheiden, die räumlich bestimmte Zonen des Gewässers beherrschen. Eine jede derartige Zone bietet bestimmten, zum Teil recht charakteristischen Tieren und Pflanzen (den *Saprobien*) Existenzmöglichkeiten. Auf dem Zusammenhang zwischen dem Grad der Verunreinigung eines Wassers und dessen Organismenwelt fußt das von KOLKWITZ u. MARSSON (1908) vorgeschlagene *Saprobien*system (Polysaprobien,  $\alpha$ -Meso- und  $\beta$ -Meso-saprobien, Oligosaprobien, Katharobien), das eine hohe Bedeutung für die Praxis der Beurteilung des Wassers erlangte (vgl. Teil B dieser Arbeit, Abschnitt 7, Organische Substanzen).

Unter den Diatomeen gibt es nur verhältnismäßig wenige Bewohner

verunreinigter Gewässer, was wohl auf ein bestimmtes Sauerstoffbedürfnis der Kieselalgen zurückzuführen ist. Man findet sie daher auch erst in der Zone der abklingenden Selbstreinigung; so kennt man unter den Diatomeen keine Polysaprobien, nur vereinzelte  $\alpha$ -Mesosaprobien und bereits ziemlich viele, wenn auch nicht sehr typische  $\beta$ -Mesosaprobien (vgl. KOLKWITZ u. MARSSON 1908).

Einen Sonderfall bildet die sogenannte *Selbstverunreinigung* der Gewässer. Nach Massenentwicklungen gewisser Organismen (z. B. bestimmter Planktonformen eines Sees) kann aus verschiedenen Ursachen, wie Temperaturrückgang oder -zunahme, Auftreten von Parasiten, ein plötzliches Massensterben eintreten. Die abgestorbenen Organismen gehen dann in Fäulnis über und können Teile des Gewässers  $\pm$  stark verunreinigen. Es tritt dann auch in diesen Fällen eine (gewöhnlich lokalisierte und schnell verlaufende) Selbstreinigung ähnlich der oben geschilderten ein. In ruhigen flachen Buchten sich energisch entwickelnde Fadenalgen (Algenwatten) und submerse Phanerogamen können bei ungewöhnlicher und lang andauernder Hitze ebenfalls in großen Mengen absterben und durch ihre Fäulnis das Wasser ihres Standortes verunreinigen. Sehr häufig tritt ferner die Selbstverunreinigung der Gewässer im Herbst und Winter auf: die Eisdecke hindert den freien Zutritt des Sauerstoffes, eine große Anzahl Organismen stirbt ab und alle Fäulnisprozesse verlaufen verlangsamt und nicht in normaler Weise. Nach Abschmelzen der Eisdecke ist das Gewässer mit halb- oder unzersetzten organischen Stoffen angereichert, die dann erst auf dem Wege der Selbstreinigung entfernt werden.

Die *anorganischen* Abwässer sind in der Hauptsache Abfallprodukte von Kaliwerken, chemischen Fabriken, Hüttenwerken u. a. und enthalten im wesentlichen mineralische Salze, Säuren, Alkalien, die nicht abbaufähig sind; nach dem Einleiten dieser Abwässer in natürliche Gewässer findet daher lediglich eine — je nach der Wasserführung des aufnehmenden Gewässers —  $\pm$  weitgehende Verdünnung statt. Da die freien Säuren und Alkalien bald auf die eine oder andere Weise gebunden werden, so treten in den aufnehmenden Gewässern (den sogenannten Vorflutern) schließlich beinahe nur Salze auf — das Gewässer wird in höherem oder geringerem Maße „versalzen“. Die weitaus häufigsten Salze sind hierbei, jedenfalls in Deutschland, die Chloride und Sulfate des Na, Mg, Ca, während die Karbonate, Nitrate und Phosphate quantitativ zurücktreten.

Die Wirkung der Versalzung der Gewässer auf deren Diatomeenflora ist bereits im Abschnitt A 2 „Das Brackwasser“ kurz geschildert worden. Sie äußert sich darin, daß ein Teil der das Gewässer bewohnenden Oligohalobien ausstirbt und nur die salzresistenteren Formen fortbestehen; die halophilen Formen unter ihnen können zu einer üppigen Entwicklung stimuliert werden. Dieses Stadium schlugen wir vor als

*Interphase* zu bezeichnen (KOLBE 1927). Nach längerer oder kürzerer Zeit findet eine passive Einwanderung von Mesohalobien und unter Umständen sogar von Euhalobien statt, und schließlich wird das Gewässer als Endstadium eine rein mesohalobe Flora oder eine Mischflora von Meso- und Oligohalobien aufweisen. Den Ablauf dieser Sukzession und den Charakter der Endstufe bestimmt hauptsächlich die Art und der Grad der Versalzung.

Die Versalzung der Gewässer kann unter Umständen den normalen Verlauf ihrer Selbstreinigung empfindlich stören, indem sie die Entwicklung der Saprobien hemmt oder unterdrückt. In besonderem Maße tun dies gewisse organische schwer abbaubare Stoffe, wie z. B. die Phenole. Man kann in solchen Fällen von einer Vergiftung der Gewässer sprechen. Derartige Fälle gehören glücklicherweise zu den Ausnahmen, und in den meisten Kulturstaaten sind behördliche Maßnahmen getroffen, um die absolute und relative (im Verhältnis zur Wasserführung des Vorfluters) Menge der abzuleitenden schädlichen Stoffe in bestimmten Grenzen zu halten.

Aus der sehr umfangreichen und zersplitterten Literatur über Abwässer und deren Organismen nenne ich nur die nachstehenden grundlegenden Arbeiten: KOLKWITZ u. MARSSON (1908 und 1909, 1, KOLKWITZ (1911) und KOLKWITZ (1922, Abschnitt VI).

### 8. Ephemere Gewässer.

Unter diesem Sammelbegriff wollen wir alle die vielen heterogenen Kleingewässer zusammenfassen, die sich durch geringe Größe, periodische Austrocknung, Zufälligkeit ihres Auftretens und relativ kurze Existenzdauer auszeichnen. Sie bilden eine bunt zusammengewürfelte Gruppe, sind kaum durch gemeinsame Faktoren charakterisiert und wurden nur aus den genannten formalen Gründen hier vereinigt.

Eine Aufzählung der unendlich vielgestaltigen Kleinbiotope, die von Diatomeen besiedelt sind oder besiedelt sein können, ist wohl kaum möglich. Wenn unten einige wichtigere Typen angeführt sind, so geschah dies hauptsächlich in der Absicht, eine Anregung für die planmäßige Untersuchung dieser von Botanikern noch sehr vernachlässigten Gewässerchen zu geben. In Bezug auf deren Diatomeenflora ist noch sehr wenig Sicheres bekannt; für die Erwähnung der einzelnen Typen war für uns maßgebend, daß die Gegenwart lebender Diatomeen in dem betreffenden Gewässertypus überhaupt festgestellt wurde.

Als ephemere Gewässer können betrachtet werden:

1. Schmelzwassertümpel, Regenlachen, Radspuren u. a. m.
2. Offene Gefäße im Freien stehend, wie z. B. Tonnen, Weihwasserbecken.
3. Brunnentröge, Springbrunnen, Zisternen.
4. Lehmgruben.

5. Baumhöhlen und Astgabeln.
6. Hängende Aquarien.
7. Schleimflüsse von Bäumen.

1. Schmelzwassertümpel u. a. Wenngleich diese Gewässer ursprünglich von atmosphärischem Niederschlagswasser angefüllt waren, so nimmt das Wasser aus dem Boden Stoffe auf, und ein größerer Tümpel kann unter Umständen ziemlich eutroph werden und manchen Diatomeenarten Lebensmöglichkeiten bieten. Bedingung ist aber eine genügend lange Existenzdauer, die bei genügender Tiefe des Tümpels in vielen Klimaten gewährleistet ist. Trotz ungünstigen Bedingungen tritt aber selbst bei den kleinsten und kurzlebigen Gewässern dieser Art (Radsuren) zuweilen eine Massentwicklung von Diatomeen auf. So bedeckt sich der Grund von Radsuren in lehmigen und kalkhaltigen Böden zuweilen mit einem zusammenhängenden, braunen Anflug, der ausschließlich aus Diatomeen gebildet ist. In einem solchen Falle (Wiener Wald) konnten wir *Nitzschia linearis* als Ursache der Erscheinung feststellen, doch werden wahrscheinlich meistens Massentwicklungen edaphischer Diatomeen die Überzüge verursachen.

2. Offene, im Freien stehende Gefäße unterscheiden sich von den obigen Biotopen durch ihre größere Nährsalzarmut, da hier meistens reines Regenwasser aufgefangen wird. Entsprechend wird man nur auf einzelne anspruchslose Arten rechnen können. In einer riesigen *Tridacna*-Schale, die früher als Taufbecken benutzt wurde, fanden wir Achnantheen und *Nitzschia*-Arten (hier enthielt das Wasser aber doch wohl Ca und organische Substanzen).

3. Brunnenröge, Springbrunnen, Zisternen. Diese von Leitungs- und Quellwasser erfüllten Behälter bieten im allgemeinen viel günstigere Lebensbedingungen als die vorstehenden Biotope. Über diese Kleingewässer findet man in der floristischen Fachliteratur auch vielfach Angaben. Die Diatomeenflora wird entsprechend dem Wasser, den Temperaturverhältnissen (z. B. sehr günstigen bei ständigem Durchfluß) und anderen Faktoren ein sehr wechselndes Bild zeigen. Als Beispiel führen wir die floristische Zusammensetzung des Besatzes an einem alten Steinbrunnen in Vacha (Werratal) nach der Häufigkeit geordnet an: *Fragilaria pinnata*, *Fragilaria intermedia*, *Nitzschia dissipata*, *Cymbella ventricosa*, *Denticula crassula*, *Nitzschia linearis*, *Microneis minutissima*, *Cymbella microcephala*, *Nitzschia palea*, *Synedra ulna*, *Amphora ovalis* var. *pediculus*.

4. Die Lehmgruben, die man in kleineren Ausmaßen in Deutschland nur mehr selten sieht, konnte ich in Rußland und Finnland häufig beobachten. Diese gewöhnlich ziemlich tiefen Gruben sind, da das Wasser durch das Substrat auf besondere Art eutrophiert wird, als ein Sonderfall der Tümpel hinzustellen und zuweilen wahre Fundgruben interessanter Formen. So konnte WISLOUCH gerade in Lehmgruben ganz eigenartige, in den übrigen Gewässern der Umgebung von St. Petersburg nicht auf-

zufindende Chrysomonaden beobachten. Ich fand an diesen Standorten seltene Diatomeen, doch besitze ich nicht mehr die Fundlisten und kann eine eingehende Untersuchung dieser Biotope nur wärmstens empfehlen.

5. Die Baumhöhlen und Astgabeln als Standorte für Diatomeen sollen nur kurz gestreift werden. Bis auf einen fraglichen Fund einer *Nitzschia*-Art in einer Baumhöhle (vielleicht handelt es sich um die atmophytische *Hantzschia amphioxys*?) kennen wir keine weiteren Angaben in der Literatur. Da diese Biotope eine immerhin beachtliche Fauna beherbergen (vgl. z. B. BREHM 1930, S. 190/191), ist es nicht unwahrscheinlich, daß sich Diatomeen dort auch regelmäßiger einstellen können.

6. Die hängenden Aquarien. Mit diesem Namen bezeichnet BREHM (1925/1926) die in neuerer Zeit wiederholt studierten eigenartigen Wasserbehälter höherer Pflanzen, die CHODAT (1917) „marécages suspendus“ und „citernes végétales“ genannt hatte. Es handelt sich in erster Linie um die Blattrosetten der Bromeliaceen (die bei vielen Arten beträchtliche Wassermengen aufnehmen und längere Zeit halten können), die „Kannen“ der *Nepenthes*-Arten und die Blattscheiden gewisser Pflanzen; wahrscheinlich wird man auch die sonderbaren, von ihren eigenen Wurzeln durchzogenen Schlauchblätter von *Dischidia* hierzu rechnen müssen. Das Vorkommen von Diatomeen — ohne Angabe der Arten — in den Blattrosetten der Bromeliaceen meldet CHODAT (1917). In einigen Arbeiten, von denen wir nur eine herausgreifen (1927), berichtet VAN OYE über eigenartige Standorte von Diatomeen in den Tropen. Er fand im belgischen Kongogebiet in Blattrosetten von *Billbergia pallida*, *Aregelia spectabilis*, *Aechmea spicata*, ferner in den Blattscheiden von *Ravenala madagascariensis* die folgenden Kieselalgen: *Diatoma vulgare*, *Navicula pelliculosa*, *Navicula cuspidata*, *Neidium affine*, *Synedra delicatissima* (?), *Pinnularia lata* (vielleicht liegt hier die atmophytische *P. borealis* vor?).

ALPATOFF beobachtete Diatomeen in den Blattscheiden großer europäischer Umbelliferen, besonders von *Angelica silvestris*. Da — laut CHODAT (a. a. O.) — das Rosettenwasser sicher organische Substanzen enthält, wird man von vornherein saprophile *Nitzschia*-Arten an derartigen Standorten erwarten können.

Eine Zusammenstellung der bisher in Blattrosetten gefundenen Algen bringt PICADO (1913).

7. Die Schleimflüsse erscheinen am ausgeprägtesten an den Stümpfen abgesägter Bäume, während des Frühjahrs-Saftflusses. Die Schnittstellen solcher Bäume, deren Saft beträchtliche Mengen von Kohlehydraten und Pflanzenschleimen enthält (Ahorn, Birke), bedecken sich nach kurzer Zeit mit schlüpfrigen weißen, grauen oder rosa Massen, die aus Hefen, Bakterien, Pilzen und Chlorophyceen (vor allem *Chlorella*-Arten) bestehen und unter Umständen wochenlang andauern können.

NADSON (1923) erwähnt kurz *Navicula*-Arten, die er in Schleimflüssen gesehen hatte; auch ich konnte in Rußland an diesen Standorten regelmäßig Diatomeen beobachten und zwar zuweilen in beträchtlicher Menge. Leider mußten meine Aufzeichnungen in Rußland zurückgelassen werden und ich empfehle den Fachgenossen die Nachprüfung dieser Beobachtungen, die in physiologischer und ökologischer Beziehung um so interessanter sein müssen, als es sich hier um natürliche Biotope mit einem hohen Gehalt von *bestimmten* Gruppen organischer Substanzen handelt.

Es würde zu weit führen, wenn man die vielen  $\pm$  zufälligen Biotope, die sich in geschlossenen Räumen darbieten, besprechen wollte. Dazu gehören z. B. die Glasaquarien (vgl. manche Angaben in der Fachliteratur z. B. KRASSKE 1925), die durch Schwitzwasser ständig feuchten Glasscheiben der Gewächshäuser, die feuchten Gänge der Warmhäuser (ich sah die bekannten, häufig an diesen Stellen auftretenden Kolonien von *Porphyridium cruentum* von braunen, ringförmigen Diatomeenan-sammlungen umgeben), die Wasserpflanzenbecken der botanischen Gärten (*Victoria regia*-Becken!) und viele andere mehr. Die meisten dieser Biotope sind in bezug auf deren Diatomeenflora noch wissenschaftliches Neuland.

Streng genommen gehören viele der oben beschriebenen Biotope schon nicht mehr zu den hydrotischen Standorten, sondern in den nächsten Abschnitt (Standorte außerhalb des Wassers). Wir behandelten sie trotzdem als ephemere Gewässer, da das Charakteristikum dieser Standorte ihre Vergänglichkeit ist.

### III. Standorte außerhalb des Wassers.

Das gemeinsame Charakteristikum aller bisher besprochenen Biotope bestand in erster Linie darin, daß die sie bewohnenden Diatomeen ständig und allseitig von Wasser umgeben waren. Die Kieselalgen können sich aber zum Teil recht weitgehend an anders geartete Verhältnisse anpassen und sozusagen aus ihrem ureigenen Element auswandern, wie es auch viele andere Algen tun. Von einer rein hydrophytischen Lebensweise ausgehend, können die Diatomeen in immer steigendem Maße den ständigen Kontakt mit größeren Wassermengen verlieren, um sich mit kapillaren Wasserhäutchen zu begnügen, die schließlich auch während langer Trockenheitsperioden verschwinden können. Als Beispiel einer solchen extremen Anpassung mögen die moosbewohnenden Diatomeen dienen: so konnte BEGER (1927) in Moosen, die auf Dächern, Felsen und Baumstämmen wuchsen und nur während kurzer Regenperioden benetzt wurden, noch eine relativ reiche Diatomeenflora nachweisen.

Zwischen den Lebensbedingungen bzw. Standorten hydrophytischer und extrem an das Luftleben angepaßter Formen gibt es natürlich eine

Reihe von Zwischenstufen. Bei einigen Standorten ist es sogar schwer zu entscheiden, zu welcher Gruppe von Biotopen sie gehören, und es ist beinahe Geschmacksache, ob man z. B. Schnee und Eis oder die hygropetrischen Standorte zu den hydrotischen oder aerischen Biotopen rechnet. Um aber durch zu weitgehende Unterteilung nicht die Übersicht zu verlieren, wollen wir rein formal verfahren und alle Standorte, die nicht mit größeren Wassermengen in Berührung stehen und eine gewisse Beständigkeit aufweisen, als *Standorte außerhalb des Wassers* bezeichnen. Die weniger extremen Standorte dieser Gruppe sind — wie gesagt — recht heterogener Natur, besitzen aber das eine gemeinsame Moment, daß sie wenigstens zu gewissen Zeiten nur von  $\pm$  dünnen Wasserschichten benetzt werden. Man kann diese Biotope als *aerisch-aquatische* Standorte und die sie bewohnenden Kieselalgen als *amphibische* Formen bezeichnen.

Zu den aerisch-aquatischen Standorten gehören die folgenden:

- a) hygropetrische Standorte,
- b) Höhlen und Halbhöhlen,
- c) Schnee und Eis,
- d) Gezeitenzone, Brandungs- und Spritzzone.

Ebenso heterogen wie die Standorte in ökologischer Beziehung ist auch die amphibische Diatomeenflora; Ähnlichkeiten sind nur bei a) und b) zu konstatieren.

Im Gegensatz zu den aerisch-aquatischen Standorten weisen die nachfolgend beschriebenen Standortstypen, die man als *aerische Biotope* bezeichnen kann, viele gemeinsame Züge auf. In verschiedener Abstufung sind es:

lang anhaltende und  $\pm$  jäh einsetzende Trockenheit,  
starke und plötzliche Temperaturschwankungen,  
kapillare Wasserschichten während der Benetzungsperiode.

Eine Anpassung an diese drei Bedingungen kommt einer weitgehenden Anpassung an das Luftleben gleich. Entsprechend den ähnlichen Lebensbedingungen ist auch die Zusammensetzung der Diatomeenflora der aerischen Standorte recht ähnlich: *Navicula contenta* ist z. B. an allen aerischen Standorten vertreten; *Melosira Dickiei* tritt sowohl als endolithische Form wie auch als Bewohnerin von Moosrasen auf; *Hantzschia amphioxys* lebt in der Erde und in Moospolstern. Alle Bewohner aerischer Standorte zeichnen sich durch sehr geringe Größe aus — sie gehören mit zu den kleinsten Diatomeen; alle diese  $\pm$  extrem an das Luftleben (oder besser gesagt: an Trockenheit) angepaßten Algen werden nach neueren Vorschlägen von BRANDT und STOCKMAYER (1925) und BEGER (1927) als *atmophytische* Formen bezeichnet<sup>1</sup>. Da die Kenntnis dieser Formen noch

<sup>1</sup> Der Auffassung HUSTEDTS (1930), daß die meisten atmophytischen Arten „ihre optimalen Lebensbedingungen doch in größeren Wasseransammlungen haben“, müssen wir vom ökologischen Standpunkt aus entschieden

recht lückenhaft ist, zweifeln wir nicht, daß viele Arten übersehen oder — besonders von früheren Beobachtern — falsch bestimmt worden sind, und daß mit fortschreitender Kenntnis noch viel mehr gemeinsame Züge zwischen Moosbewohnern, edaphischen, endolithischen und epiphyllischen Formen gefunden werden; in besonderem Maße gilt dies für die letzte — wahrscheinlich kleine und lokal beschränkte — Gruppe der blattbewohnenden Kieselalgen.

Diese Gemeinsamkeit der Lebensbedingungen innerhalb aller aerischen Standorte wie auch die Ähnlichkeit in der Zusammensetzung ihrer Kieselalgenflora erheischt es wohl, den ursprünglich etwas enger geprägten Begriff der atmophytischen Algen auch auf die endolithischen, edaphischen und epiphyllischen Formen auszudehnen.

Für die Moosdiatomeen (eventuell mit Einschluß der wenigen Flechten- und Rindenbewohner) schlage ich den Namen *bryophytische* Arten vor; die Biozönose wäre demnach mit dem Namen *Diatometum bryophyticum* zu bezeichnen. KRASSKE (1929) schlug für felsensbewohnende Formen die Bezeichnung *Bacillarietum endolithicum* vor. Nachdem in neuerer Zeit vielfach Bestrebungen zu verzeichnen sind, die unzweckmäßige und nicht den Prioritätsregeln entsprechende Bezeichnung *Bacillariales* durch die Klassenbezeichnung *Diatomeae* zu verdrängen (oder ähnliche Namen vgl. OLTMANN'S 1923, KOLBE 1927, KARSTEN 1928, HUSTEDT 1930 u. a.), wäre es richtiger, auch in diesem Falle die Bezeichnung *Diatometum endolithicum* zu gebrauchen. Für die erdbewohnenden Arten käme die Bezeichnung *Diatometum edaphicum* und für die anhangsweise erwähnten blattbewohnenden Formen der Name *Diatometum epiphyllicum* in Frage.

Die Gruppe von  $\pm$  extrem trockenen Standorten wollen wir *aerische Biotope* nennen; die Bewohner dieser Standorte fassen wir als *atmophytische* Arten im weiteren Sinne auf und gliedern sie in der Stufenfolge ihrer graduellen Anpassung an das Luftleben wie folgt:

Atmophytische Diatomeen im weiteren Sinne:

- a) edaphische Formen (Erdbewohner),
- b) bryophytische Formen (Moosbewohner),
- c) endolithische Formen (Felsensbewohner),
- d) epiphyllische Formen (Blattbewohner).

entgegengetreten. Die typischen Atmophyten haben ihre Hauptverbreitung an aerischen Standorten und schwerlich wird man an aquatischen Biotopen solche Individuenzahlen dieser Formen feststellen können, wie z. B. in Moosen. Die Stetigkeit und Frequenz dieser Formen an aerischen Standorten ist bemerkenswert, so daß nach den Anschauungen der modernen Pflanzengeographie kein Zweifel darüber möglich ist, daß eine ausgesprochene Anpassung an das Luftleben (und an die optimale Bedingungen bietenden aerischen Standorte) vorliegt, selbst wenn auch die betreffenden Formen ursprünglich dem Wasser entstammten.



## 1. Aerisch-aquatische Standorte.

### a) Die hygropetrischen Standorte.

Häufig trifft man im Gebirge (hauptsächlich im Urgestein) auf senkrechte Felsflächen, die durch von oben langsam herabrieselndes Wasser feucht gehalten werden bzw. feuchte  $\pm$  breite streifenförmige Rinnsale aufweisen. Befinden sich derartige überrieselte Felsen in windgeschützter Nordlage, so sind sie vor dem Austrocknen ziemlich gut gesichert, und auch die Lichtverhältnisse begünstigen die Entwicklung einer reichen Lebewelt, die hauptsächlich aus Diatomeen, Moosen, Grün- und Spaltalgen sowie Flagellaten (*Chromulina Rosanoffii*) gebildet wird. Die ziemlich charakteristische Tierwelt solcher Rinnsale bezeichnet THIENEMANN als *Fauna hygropetrica*, und wir wollen diesen treffenden Ausdruck auch auf das Biotop selbst anwenden, indem wir für die Standorte denselben Namen wählen.

Die hygropetrischen Standorte bilden einen der Übergänge zwischen aerischen und aquatischen Biotopen, indem deren Wasserschicht nur eine geringe Dicke besitzt und infolge der großen Berührungsfläche mit der Atmosphäre einen hohen O<sub>2</sub>-Gehalt aufweist. Nach THIENEMANN können gewisse Trichopteren- und Dipterenlarven nur unter diesen Verhältnissen leben und gehen zugrunde, wenn die Wasserschicht stärker wird.

Eingehende Untersuchungen über die Algen und im besonderen die Diatomeen der hygropetrischen Standorte verdanken wir SCHORLER (1914) und SCHADE (1923). SCHORLER untersuchte die hygropetrischen Standorte der Sandsteinfelsen der Sächsischen Schweiz und beschreibt sie als „dunkelbraune bis 2 m breite Längsstreifen, die sich schon aus einiger Entfernung scharf von dem hellen Sandstein abheben. Auch die Längenausdehnung ist recht verschieden, sie kann ein oder auch mehrere Meter betragen. Die Streifen und Flächen werden durch einen schokoladebraunen Schlamm hervorgerufen, der entweder in ganz dünner Schicht, oder in einer mehrere Millimeter dicken Lage dem nassen Felsen aufliegt und sich ausschließlich aus Diatomeen zusammensetzt“. Zuweilen werden die Diatomeenstreifen von grünen Lebermoosrasen (*Haplozia* und *Diplophyllum*) oder von Beständen von *Gloeocystis* eingerahmt. Auf dem Oberflächenhäutchen über den Diatomeen entwickeln sich nicht selten Massen der schönen Leuchtalge (*Chromulina Rosanoffii*).

Merkwürdigerweise gehören die Diatomeen der hygropetrischen Standorte der Sächsischen Schweiz nicht zu den gestielten Formen (*Gomphonema*, *Cynibella*); nach SCHORLER ist die häufigste Kieselalge *Fragilaria virescens*, eine bänderbildende Art. Das reiche Gewirr der Bänder aber gewährleistet der Form trotz ständig herabrieselnden Wassers einen genügenden Halt. Außer der genannten Art notiert SCHORLER noch eine

größere Zahl anderer Formen, die teils bestandbildend auftreten, teils zerstreut vorkommen. Nach den Leitformen unterscheiden SCHORLER und SCHADE fünf Subassoziationen:

- a) das *Fragilarietum virescentis*,
- b) das *Pinnularietum borealis*,
- c) das *Pinnularietum appendiculatae*,
- d) das *Frustulietum saxonicae*,
- e) das *Melosiretum Roeseanae*,

daneben werden *Eunotia*-, *Navicula*- und *Tabellaria*-Arten und weitere Vertreter der Gattungen *Pinnularia* und *Melosira* verzeichnet. Ohne hier auf die Frage einzugehen, ob es berechtigt ist, im gegebenen Falle von Subassoziationen zu sprechen, wollen wir bemerken, daß zwei der bestandbildenden Arten (*Pinnularia borealis* und wahrscheinlich *Melosira Roeseana*) zu den ausgesprochenen Atmophyten (siehe diese) gehören, während *Frustulia saxonica* hauptsächlich als sphagnophile Art bekannt ist. Dies entspricht unserer eingangs ausgesprochenen Auffassung, daß die hygropetrischen Standorte sich in ökologischer Beziehung den aerischen Biotopen nähern.

Es sei ferner noch bemerkt, daß KRASSKE (1929) die Richtigkeit der Bestimmung von *Fragilaria virescens* durch SCHORLER anzweifelt. Eine Nachuntersuchung von Material der gleichen Standorte zeigte, daß die bänderbildende und äußerlich der genannten Form sehr ähnliche Kieselalge eine koloniebildende *Navicula* ist, die KRASSKE als *Navicula fragilarioides* beschrieb; sie ist anscheinend atmophytisch, was — nach den sonstigen Standorten zu urteilen — von *Fragilaria virescens* nicht behauptet werden kann. Es müßten daher die in letzter Zeit gemeldeten aerischen Standorte dieser Form (vgl. BEGER 1927, 1928 u. a.) daraufhin revidiert werden.

Obgleich in der Fachliteratur als Standort einzelner Formen verschiedentlich überrieselte Felsen angegeben werden, wäre es sehr erwünscht, die hygropetrischen Standorte auf ihre Diatomeenflora systematisch zu untersuchen, um weitere Aufschlüsse über die floristische Zusammensetzung dieser interessanten Biozönose zu gewinnen.

#### b) Höhlen und Halbhöhlen.

Ein eigenartiges, leider noch wenig systematisch erforschtes Biotop bilden die Höhlen und Halbhöhlen (und ähnliche Standorte). Sie werden im allgemeinen durch Grundwasser gespeist<sup>1</sup>; ihre auffälligste physika-

<sup>1</sup> THIENEMANN (1925) nimmt wohl die Anwesenheit des Grundwassers zum Anlaß, um die Bewohner der Höhlen im Kapitel über das Grundwasser zu behandeln. Ich möchte mich dieser Einteilung nicht anschließen. Das Grundwasser verliert im allgemeinen seine spezifischen Eigenschaften (in erster Linie seinen vom Oberflächenwasser abweichenden Gasgehalt, wodurch weitere Reaktionen ausgelöst werden) bei dem Austritt in die freie

lische Eigentümlichkeit ist ohne Zweifel die darin herrschende  $\pm$  vollkommene Dunkelheit.

In solchen Höhlen, die absolut dunkel sind, können zwar heterotrophe Pflanzen (Pilze, Bakterien) und eine ganze Reihe zum Teil besonders organisierter Tiere (es sei nur an die Pigmentlosigkeit und Augenverkümmern bei Höhlentieren erinnert) gedeihen, autotrophe Pflanzen müssen hingegen fehlen.

Anders liegen die Verhältnisse, wenn — wie dies häufig der Fall ist — geringe Lichtmengen durch Spalten und Öffnungen in die Höhlen gelangen. MORTON u. GAMS (1921) schreiben: „... schon die kleinsten Lichtmengen rufen Gewächse auf den Plan, die nicht minder interessant sind als die blinde Tierwelt der lichtlosen Tiefe, die schon länger die Aufmerksamkeit der Forscher erregt hat.“ Es ist bekannt, daß Moose und Algen von allen grünen Pflanzen mit den geringsten Lichtmengen vorlieb nehmen können. Moose gehen bis  $\frac{1}{2000}$  (*Leskeella*), Algen (*Gloeocapsa*-, *Protococcus*-Arten) bis etwa  $\frac{1}{2500}$  relativer Lichtmenge (LÄMMERMEYER 1911 und BRAUN-BLANQUET 1928). Leider liegen noch keine Angaben über den minimalen Lichtgenuß bei Diatomeen vor, doch beweist schon das Vorkommen in Höhlen ihre Anspruchslosigkeit in dieser Beziehung.

Die schwachbeleuchteten Höhlen bieten den Diatomeen mancherlei Standorte. Meistens werden es wohl die ständig durch Sickerwasser befeuchteten Höhlenwände sein, die anspruchslosen atmophytischen Formen Existenzmöglichkeiten bieten, und in der Tat gehören die meisten bisher beobachteten „Höhlendiatomeen“ dieser Gruppe an. Doch werden auch manche Höhlengewässer submers lebende (hydrophytische) Kieselalgen beherbergen. Die Liste der in Höhlen bzw. Halbhöhlen gesammelten Diatomeen umfaßt noch nicht viele Arten, und über deren Stetigkeitsverhältnisse kann man sich vorläufig kein Bild machen. Es sind bisher verzeichnet worden:

*Rhopalodia gibberula*, *Navicula ambigua*, *Surirella* spec., *Nitzschia thermalis*, (PEDICINO 1867) in Thermalhöhlen auf feuchten Wänden; *Surirella spiralis*, *Campylodiscus hibernicus* var. *noricus* (HERIBAUD 1893) in Höhlen der Auvergne; *Melosira Roeseana*, *Fragilaria virescens*, *Pinnularia borealis*, *Hantzschia amphioxys* (SCHRÖDER 1914) in einer Höhle des Zobten.

HUSTEDT (1922) fand in Höhlen und Grotten des Zobten in drei Proben die nachstehenden Diatomeen:

1. *Melosira Roeseana* (dominierend), *Navicula Kotschyi* (dominierend), *Pinnularia borealis*;

2. *Eunotia bigibba*, *Navicula contenta*, *Pinnularia borealis*;

Atmosphäre, was in Höhlen stets der Fall ist. Das Höhlenwasser ist daher von Oberflächenwässern chemisch nur unwesentlich verschieden, was auch in der Zusammensetzung seiner Diatomeenflora deutlich zum Ausdruck kommt.

3. *Fragilaria construens* var. *venter* (massenhaft), *Navicula perpusilla* (sehr häufig), häufig: *Microneis lanceolata*, *Caloneis Schroederi*, *Diploneis ovalis* var. *oblongella*, *Pinnularia nodosa*, vereinzelt: *Eunotia praerupta*, *Eunotia gracilis*, *Cocconeis placentula*, *Diploneis ovalis*, *Caloneis fasciata*, *Frustulia vulgaris*, *Navicula pseudobacillum*, *Pinnularia lata* und var. *lactestrata*, *Pinnularia borealis*, *Pinnularia stauroptera*, *Pinnularia viridis*, *Stauroneis acuta*, *Stauroneis Smithii*, *Cymbella aspera*, *Cymbella ventricosa*, *Gomphonema subclavatum*, *Nitzschia dissipata*, *Nitzschia frustulum*.

MORTON u. GAMS (1925) verzeichnen in einem Besatz aus der Lurhöhle bei Peggau *Fragilaria pinnata* und vereinzelte, nicht näher bestimmte Individuen anderer Gattungen (z. B. *Pinnularia*).

BEGER (1928) notiert aus „Balmen“ der Unteraaralp, des Aarbodens und der Oberaaralp: *Navicula perpusilla*, *Eunotia praerupta*, *Melosira Roeseana*, *Frustulia saxonica*, *Hantzschia amphioxys*, *Microneis minutissima* (an allen drei Standorten), *Pinnularia Brebissonii*, *Navicula contenta*, *Pinnularia borealis*, *Pinnularia parva* (an zwei Standorten) und *Tetracyclus Braunii*, *Eunotia bigibba*, *Melosira Dickiei*, *Microneis exigua*, *Eunotia pectinalis*, *Pinnularia subcapitata* (an einem Standort).

Eine weitere Standortsangabe verdanken wir Herrn Professor GEORGE WEST. Dieser Forscher teilte uns brieflich mit, daß er an den Wänden einer Höhle bei Aberdeen ungeheure Mengen von *Melosira Dickiei* („beinahe in Reinkultur“) fand. Herr G. KRASSKE fand (laut freundlicher brieflicher Mitteilung) im Karlsstollen am Meißner 14 m vom Mundloch entfernt in Moorsrasen (*Fissidens pusillus*) Massen von *Melosira Dickiei* und *Navicula contenta*.

Aus dieser Zusammenstellung kann man deutlich sehen, daß atmosphytische Formen hervortreten und an den meisten Standorten vorhanden sind (vgl. z. B. *Pinnularia borealis* und *Melosira Roeseana*). Ob dies nur dem Umstand zuzuschreiben ist, daß die Überzüge an den Höhlenwänden häufiger als eventuelle benthonische Formen größerer unterirdischer Wasseransammlungen und daher öfter untersucht worden sind, bleibt dahingestellt. Hoffentlich setzen bald weitere Untersuchungen ein, die neues Material über die interessante Biozönose der Höhlen-diatomeen bringen werden.

Besonders erwünscht wäre es, die Zusammenhänge zwischen Lichtintensität und dem Gedeihen der einzelnen Formen oder Assoziationen zu klären, denn man kann wohl a priori annehmen, daß gerade bei dieser Biozönose das Licht ein ausschlaggebender selektiver Faktor ist.

### c) Schnee und Eis.

Die extrem frigidophilen Algen erregten schon seit langem die Aufmerksamkeit der Beobachter, da die Verfärbung ihrer Standorte zu den auffälligsten Erscheinungen einer sonst wenig farbenreichen Umgebung (Firnfelder des Hochgebirges, Eis der polaren Regionen) gehört. Zwi-

schen den beiden Gruppen von Biotopen besteht zunächst ein prinzipieller Unterschied in physikalisch-chemischer Beziehung: der Schnee gehört als Form des atmosphärischen Wassers zu den Süßwasserbiotopen, während das Eis, das die biogenen Verfärbungen zeigt, im allgemeinen Meerwassereis ist. Es ist wahr, daß z. B. das Inlandeis von Grönland Süßwassereis ist; in der Antarktis besteht der Eisgürtel des Kontinents aber aus einem komplizierten Gefüge von Süßwasser- und Meerwassereis. Wenn man die Untersuchungsergebnisse der Polarexpeditionen sichtet, so sieht man, daß die weitaus meisten Diatomeen, die die Verfärbung des *Eises* hervorriefen, Meer- oder Brackwasserformen sind, so daß der obige Schluß nahe liegt und es sehr möglich ist, daß die wenigen Proben, die Süßwasserformen enthalten, von gefärbtem *Schnee* stammen, selbst wenn sie nicht immer als solche bezeichnet sind.

Die Algenflora des *Schnees* ruft je nach Vorherrschen der einen oder anderen Algengruppe oder -art ganz verschiedene Färbungen hervor. Man kennt heute roten (der häufigste Fall), grünen, gelben, braunen und schwarzen Schnee. Die Hauptkomponenten der Schneevalgenflora sind Flagellaten, Chlorophyceen, Desmidiaceen und Peridineen; Diatomeen treten an Art- und Individuenzahl stark zurück, ebenso Cyanophyceen. Die Schneevalgen befinden sich hauptsächlich auf der Oberfläche des Firnschnees und dringen nur wenige Zentimeter tief ein. Ihre Entwicklungszeit fällt in die warmen Monate, und augenscheinlich leben sie in der kapillaren Wasserschicht des schmelzenden feuchten Schnees. Dabei vertragen manche von ihnen auch keine wesentlich höheren Temperaturen: nach CHODAT (1913) geht *Chlamydomonas nivalis* (die berühmte „Blutalge“) schon bei  $+4^{\circ}$  zugrunde, während sie für Abkühlungen bis  $-36^{\circ}$  unempfindlich bleibt.

Die Flagellaten, Chlorophyceen, Peridineen und Desmidiaceen (die beiden letzteren nur durch je eine Art vertreten) des Schnees sind oft und gründlich untersucht worden, und man kann sie wohl als gut charakterisierte, spezifische Kryophyten bezeichnen; für die Biozönose des Schnees ist von CHODAT (1902) der wenig glückliche Name Kryoplankton vorgeschlagen worden — wenig glücklich, weil das charakteristische Kennzeichen aller Planktonorganismen: die schwebende Lebensweise in diesem Falle nicht vorhanden ist.

Über die kryophytischen Diatomeen ist bisher nur verhältnismäßig wenig veröffentlicht worden. Zudem sind die älteren Bestimmungen (z. B. WITROCK 1883, LAGERHEIM 1894) nicht zuverlässig genug, und bei den meisten neueren Arbeiten fehlt die Bestimmung der Diatomeen überhaupt (vgl. STRÖM 1923), oder es wird kein scharfer Unterschied zwischen lebenden Individuen und leeren Schalen oder Schalenfragmenten gemacht. Insbesondere gilt dies von den neueren Arbeiten über den gefärbten Schnee polarer Regionen: gewöhnlich finden sich im Material sowohl typische Oligohalobien, z. B. *Pinnularia borealis*, *Amphora ovalis*,

neben ausgesprochenen Euhalobien, wie *Triceratium*, *Coscinodiscus* u. a. (vgl. FRITSCH 1908). Sicher können die Vertreter beider Gruppen nicht dasselbe Biotop bewohnen. Es ist anzunehmen, daß die marinen Arten nur zufällig in die betreffenden Materialien hineingebracht worden sind, und daß es sich um keine autochthonen Organismen handelt, doch läßt sich vorderhand noch keine exakte Entscheidung treffen. Wahrscheinlich hängt die Unsicherheit der Angaben mit der Seltenheit der Diatomeen im gefärbten Schnee zusammen. Die von FRITSCH (1908) gebrachten mikrophotographischen Aufnahmen lassen entschieden darauf schließen. Bei dem Stande unserer Kenntnis läßt es sich also noch nicht übersehen, ob die Kieselalgen des Schnees auch spezifisch frigidophil oder kryophil sind oder nur zu den anspruchslosen eurytopen — vielleicht den atmophytischen — Arten gehören. Betreffs neuerer Literatur vgl. HUBER-PESTALOZZI (1926); ältere Literatur bringt WITTRÖCK (1883).

Wesentlich besser sind wir über die Diatomeen unterrichtet, die in polaren Regionen die Verfärbung des *Eises* hervorrufen. Beinahe alle Polarforscher berichten über verschiedenartige Verfärbungen des Eises, die auch — wie die Untersuchungen lehrten — in der Hauptsache durch Kieselalgen verursacht werden. Die verschiedenen Arten des Auftretens solcher Verfärbungen werden wie folgt beschrieben:

1. Unregelmäßige krusten- oder staubartige (nach dem Ausspruch von BLESSING, einem Begleiter NANSSENS: zuweilen spinnwebartige, vgl. GRAN 1904) Überzüge auf dem Eis;
2. flottierende, schleimige Massen in den Kanälchen zwischen den Schollen des Treibeises, die zuweilen die ganze Breite der Kanäle überbrücken;
3. stellenweise Verfärbung des klaren Eises (in der Masse);
4. braune Ansammlungen an der Unterseite des Eises;
5. eigenartige kreisförmige Flecke am Grunde flacher Schmelzwasseransammlungen auf der Oberfläche des Eises;
6. braune Überzüge auf dem sogenannten „Eisfuß“ der Schollen, etwa 1—2' unter dem Wasserspiegel.

Die Erscheinungen sind augenscheinlich recht auffallend; sie sind oft zum Teil sehr anschaulich geschildert und von vielen Algologen eingehend untersucht worden (vgl. z. B. GRAN 1904, der eine ausführliche Literaturliste bringt; von neueren Autoren siehe MEUNIER 1907, CARLSON 1913, HEIDEN u. KOLBE 1927, MEISTER 1930 u. a. m.). Häufig wurden diese Massen, und zwar speziell die Typen 1 und 4 auch mit dem Namen „Kryokonit“ (von *Κρύος* = Eis und *Κόνις* = mit Staub erfüllen — also etwa Eisstaub) bezeichnet; im allgemeinen faßt man unter diesem Begriff mineralische Verfärbungen des Eises zusammen. v. DRYGALSKI (1905) führte für die Ansammlungen unter der Wasseroberfläche (Standorte 2, 3, 5, 6) die Bezeichnung „Kajauslek“ ein, die aus der Eskimosprache entlehnt ist und soviel wie „Eisschlamm“ bedeutet.

Während bei 1 und 3 die Diatomeen zum großen Teil allochthonen Ursprungs sind (bei 3 hauptsächlich eingefrorene Planktonformen) und die flottierenden Massen (2 vorwiegend *Melosira*-Arten, insbesondere *Melosira hyperborea*) kaum zu den eigentlichen Eisdiatomeen zu rechnen sind, bilden die Ansammlungen 4 und 5 sehr charakteristische Erscheinungen, auf die etwas näher einzugehen ist. NANSEN (in GRAN 1904) schildert, daß während des polaren Sommers sich an vielen Stellen der flachen Schmelztümpel auf dem Eise braune kreisförmige Flecken bilden, die in wenigen Tagen einen Durchmesser von 1" und darüber annehmen. Durch die Wirkung der Insolation sinken diese Flecke in das klare Eis ein, und es bilden sich schließlich im Eise bis zu mehrere Zoll tiefe, streng zylindrische Löcher, deren Boden mit dem braunen Diatomeenbrei angefüllt ist. Es sei noch erwähnt, daß die Schmelzwassertümpel nicht immer Meerwasser normaler Konzentration führen: BLESSING (a. a. O.) erwähnt Schmelzwassertümpel mit leicht brackischem Wasser von nur einigen Zehnteln Prozent Seesalzgehalt, allerdings nur nach roher Bestimmung.

V. DRYGALSKI (1905) und einige neuere Autoren (z. B. CARLSON 1913) beschreiben einen analogen Vorgang an der Unterseite des Eises, insbesondere der klaren Ränder der Eisschollen. Auch hier bilden sich braune Ansammlungen, die — vielleicht infolge der Assimilationstätigkeit der Kieselalgen — einen gewissen Auftrieb haben und unter dem Einfluß der Sonnenstrahlung sich von unten nach oben in das Eis einschmelzen.

GRAN (1904) bringt ausführliche Artenlisten für alle sechs Gruppen von Standorten; die meisten Formen (74!) sind an den Standortstypen 4 und 5 gefunden worden. Es handelt sich hierbei um solche Arten, die zum Teil zu den Litoralformen gehören, zum Teil wahrscheinlich nur auf das Polareis beschränkt sind. Es scheint sich hier also mit ziemlicher Sicherheit um eine wohlausgeprägte ökologische Gruppe von begrenzter Verbreitung zu handeln.

#### d) Gezeitenzone, Brandungs- und Spritzzone.

Unter „Gezeitenzone“ versteht man die Region zwischen der Flutmarke (dem Stand des Hochwassers bei Flut) und der Ebbemarke (dem Stand des Niedrigwassers bei Ebbe). Die Zone wird mithin täglich zweimal abwechselnd benetzt und  $\pm$  ausgetrocknet. KJELLMANN (1878) nannte sie „Litoralregion“, doch wird man wohl besser die obige, jetzt gebräuchlichere Bezeichnung anwenden, um Unklarheiten zu vermeiden. Bei den Binnengewässern versteht man nämlich unter „Litoralzone“ gewöhnlich den Bereich zwischen dem Strande und der Seehalde bzw. dem Seeboden.

Die Spritz- und Brandungszone (Supralitoralregion) liegen über der Gezeitenzone und werden nur gelegentlich von den Wellen bzw. Spritzern

der Meeresbrandung erreicht. Im allgemeinen gehen Gezeiten-, Brandungs- und Spritzzone lückenlos ineinander über, und nur in besonders günstigen Fällen wird man sie  $\pm$  scharf auseinanderhalten können. Die Gezeitenzone ist breiter und charakteristischer bei Küsten mit flacherem Gefälle, während die Supralitoralregion sich am ausgeprägtesten an exponierten Steilküsten ausbilden kann.

Die Bewohner der genannten Zonen, insbesondere der letzterwähnten, müssen natürlich in hohem Maße die Fähigkeit besitzen, lange Trockenheitsperioden und schnelle Änderung der Temperatur und der Salzkonzentration des sie umgebenden Mediums zu ertragen. Trotzdem sind sehr viele Grün-, Braun- und Rotalgen bekannt, die an einigermaßen günstigen Standorten innerhalb dieser Zonen leben. Jeder Besucher der steinigen oder felsigen Meeresküsten kennt die ungeheuren Tang- und Algenwälder, die zur Ebbezeit freigelegt werden. BERTHOLD (1882) zeigte, daß *Bangia* und *Porphyra* selbst nach 14 tägiger Austrocknung nicht absterben; FUNK (1927) berichtet, daß im Golf von Neapel (wo allerdings die Niveaudifferenz zwischen Ebbe und Flut höchstens 50 cm beträgt) an vielen Standorten größere in der Gezeitenzone vorkommende Algen häufig dicht mit epiphytischen Diatomeen bedeckt waren.

Leider hat man noch keine planmäßigen Untersuchungen darüber angestellt, ob marine Diatomeen sich an die Verhältnisse der Gezeiten- und Supralitoralzone angepaßt haben. In der Literatur finden sich unseres Wissens keine diesbezüglichen Angaben. Trotzdem dürfte es durchaus wahrscheinlich sein, daß unter dem Schutze der größeren Algen Diatomeen auch unter diesen außergewöhnlichen Bedingungen gedeihen, ähnlich den Diatomeen der Moospolster des Festlandes.

Ob es tatsächlich unter den marinen Kieselalgen eine ebenso ausgesprochen an das Luftleben angepaßte Gruppe gibt wie bei den Süßwasserdiatomeen, ist noch nicht bekannt und der Untersuchung wert. In der Gezeitenzone von Helgoland haben wir häufig derbere koloniebildende Diatomeen (*Amphipleura rutilans*, *Homoeocladia*-Arten) beobachtet, ohne sicher zu sein, ob es sich nicht nur um Zufallsfunde handelte. Im Gegensatz zu diesen Epiphyten, die gewöhnlich an Steinen, Balkenwerk, aber auch an den Haftscheiben und Krallen von Brauntangen befestigt sind, steht eine eigenartige freibewegliche Lebewelt des Sandes der Gezeitenzone. Sie ruft zuweilen auffallende Verfärbungen des Sandes hervor, die nur während der Ebbe kommen und vergehen. Da diese Erscheinung noch wenig erforscht worden ist, sei es uns gestattet näher darauf einzugehen.

Während eines Aufenthaltes auf Helgoland beobachteten wir während der Ebbe, daß der vor kurzem freigelegte, noch feuchte Sand des Strandes im sogenannten „Kriegshafen“ vor unseren Augen stellenweise eine gelbbraunliche Färbung annahm. Die Verfärbung war nicht gleichmäßig, sondern verlief in unregelmäßigen Wellenlinien, die bei genauerer Be-



trachtung sichtbar ihre Form und Lage zu wechseln schienen. Kleine Rinnsale, die von zurückfließendem Wasser gebildet wurden, waren von der Erscheinung nicht betroffen. Der verfärbte Sand war nur feucht, nicht glänzend-naß und mindestens 2 m von dem zurückweichenden Wasserspiegel entfernt, so daß er nicht von den Wellen gespült war. Während Proben des Sandes von einigen Stellen genommen wurden, ging die Erscheinung zurück und war wenige Minuten nach ihrem Auftreten spurlos verschwunden. Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß der gelbbraune Belag ausschließlich aus ungeheuren Mengen einer sehr kleinen, lebhaft beweglichen Kieselalge, *Amphora* spec. (wahrscheinlich einer neuen Art), gebildet war. In einer gleichzeitig geschöpften Meerwasserprobe konnte die Diatomee nicht nachgewiesen werden. Es liegt daher die Erklärung nahe, daß die Kieselalge sich entweder in den oberflächlichen, submersen Sandschichten aufhielt und erst nach Freilegung des Sandes herausgekrochen war oder vielleicht von den zurückweichenden Ebbewellen von Tangen und anderen festen Gegenständen abgespült wurde (letzteres sehr unwahrscheinlich, da keine solchen Objekte in der Nähe waren); das Verschwinden der Farbflecke kann wohl nur so gedeutet werden, daß die Diatomeen — nachdem ein bestimmter Feuchtigkeitsgrad auf der freigelegten Oberfläche unterschritten ist — sich in den Sand zurückziehen.

Eine ähnliche Erscheinung ist bereits von HERDMAN (1920—1924) an der Küste der Insel Man wiederholt genau beobachtet worden. Als Hauptursache des Phänomens führt HERDMAN Dinoflagellaten (von denen die Autorin über 40 Arten beschreibt) und Diatomeen (genannt werden nur „*Navicula*, *Pleurossigma*, and others“) an. Die Autorin hatte später Gelegenheit, dieselbe Erscheinung an der nordamerikanischen Küste (Woods Hole, Massachusetts) zu sehen und notiert annähernd die gleichen Dinoflagellaten, ohne Diatomeen zu erwähnen.

Es scheint sich also um ein weit verbreitetes, aber wenig bemerktes Phänomen zu handeln, das eine größere Beachtung verdient. Wenngleich man die hier in Frage kommenden Diatomeen kaum als luftlebig bezeichnen kann, so ist die Erscheinung so wesentlich an die Gezeitenzone gebunden, daß sie an dieser Stelle erwähnt wurde.

In der eigentlichen *Brandungs- und Spritzzone* konnten wir bisher keine Diatomeen finden, dagegen hat — laut freundlicher mündlicher Mitteilung — Herr Dr. O. CH. SCHMIDT, Berlin, gelegentlich seiner Untersuchungen über die Algenvegetation der Azoren in der Brandungs- und Spritzzone einiger Steilküsten dieser Inselgruppe neben anderen Algen auch zuweilen nicht näher bestimmte Diatomeen beobachtet. Daß an diesen Standorten die Bedingungen für das Auftreten von Diatomeen günstiger sind als an den meisten europäischen Küsten, ist schon dadurch bedingt, daß die Inseln unmittelbar aus großer Tiefe aufsteigen und die Brandung dort stärker und vor allem konstanter ist.

Wenn in solchen besonders günstigen Fällen auch das Vorkommen von Diatomeen im Supralitoral verbürgt ist, so haben wir bei dem völligen Fehlen von weiteren Angaben in der Literatur doch den subjektiven Eindruck, daß die marinen Kieselalgen sich nicht so gut dem Luftleben anpassen konnten, wie die Süßwasserdiatomeen. Dies dürfte, wenigstens in vielen Fällen, damit zusammenhängen, daß die Diatomeen der Supralitoralregion nicht nur der Trockenheit, sondern auch Regengüssen ausgesetzt sind. Es ist durchaus möglich, daß die auslaugende Wirkung des Regens für die euhaloben Diatomeen verhängnisvoller ist als die Trockenheit (vgl. hierzu auch GEMEINHARDT 1932). Dafür spricht, daß GEMEINHARDT (a. a. O.) an der niederschlagsreichen Küste von Norwegen keinerlei Diatomeen in der Brandungs- und Spritzzone finden konnte, während in dem relativ trockenen Klima der Azoren (vgl. oben) sich Kieselalgen in der Supralitoralregion vorfanden.

Den Süßwasserbecken fehlt natürlich infolge der Abwesenheit von Gezeiten eine „Litoralzone“ im Sinne KJELLMANNS. Auch die Brandungs- und Spritzzone ist wohl kaum je so ausgebildet wie am Meeresufer<sup>1</sup>. Doch gibt es auch bei Binnenseen zuweilen Uferstellen, die eine gewisse Ähnlichkeit mit der Spritzzone der felsigen Meeresküste haben und Kieselalgen Lebensmöglichkeiten bieten können. So ist — um ein Beispiel anzuführen — die steilabfallende Granitwand des NO-Ufers eines kleinen, dem Winde exponierten Sees (Forosjön) bei Skuru (Finnland) innerhalb der von Brandungsspritzern erreichbaren Zone dicht mit zusammenhängenden Moospolstern bedeckt, die von Diatomeen bewohnt sind; neben leeren Schalen von Planktonformen, die vom Moos als „Filtrerrückstand“ zurückbehalten waren, bildeten charakteristische atmo-phytische Formen die Hauptmasse der Kieselalgen<sup>2</sup>. In einer größeren Arbeit macht HURTER (1928) beachtenswerte Vorschläge für die Einführung einiger neuer Begriffe (Dauertauchzone, Dauertrockenzone, Spiegelschwankungszone).

Auf einen Typus von Standorten des Süßwassers sei noch ausdrücklich hingewiesen, der große Analogien zu der Gezeitenzone der Meere aufweist: die *Wände von Schleusen*. Diese — gewöhnlich aus Beton, Stein

<sup>1</sup> Viele Autoren (z. B. HUSTEDT 1930, SCHULZ 1931 u. a.) erwähnen die Abwesenheit polsterbildender oder gestielter Formen (*Cymbella*, *Gomphonema*, *Microneis*) in der Brandungszone von Seen. Soweit mir bekannt, kommen diese Formen nur auf solchen Unterlagen vor, die nur bei Wellengang freigelegt, sonst aber vom Wasser bedeckt sind. Diese Region deckt sich nun bestimmt nicht mit dem Begriff der Brandungszone der Meere, da deren Hauptmerkmal — die nur gelegentliche Benetzung bei sonst andauernder Freilegung — fehlt.

<sup>2</sup> HURTER (1928) glaubt die Möglichkeit der Besiedlung der Spritzzone bei Süßwasserseen ableugnen zu müssen; nach obigem Beispiel und dem anderer exponierter Seen läßt sich ein so allgemein ablehnender Standpunkt wohl nicht rechtfertigen.

oder Holz ausgeführten — Wandflächen werden beim Anfüllen der Schleusenammern benetzt, um beim Ablassen des Wassers unter Umständen viele Stunden lang freizuliegen. Die Atmosphäre der Schleusenammern ist, besonders bei kleinen Anlagen, dampfgesättigt, so daß eine vollkommene Austrocknung kaum oder selten stattfindet. Dies ist wohl der Grund, daß im allgemeinen die Schleusenwände von einer reichen Diatomeenflora bevölkert werden. Wenn auch der Besatz von Schleusenwänden des öfteren untersucht wurde, so liegt unseres Wissens noch keine zusammenfassende Bearbeitung vor. Dies ist um so bedauerlicher, als es sehr interessant wäre, festzustellen, inwieweit die Diatomeenflora dieser Standorte gemeinsame Züge mit den atmophytischen Diatomeen aufweist, oder ob hier eine eigene Lebensgemeinschaft vorliegt, die sich an eine amphibische Lebensweise angepaßt hat.

Wenn in diesem Abschnitt wenig Positives gesagt werden konnte und wiederholt das Fehlen von ökologischen Untersuchungen der beschriebenen eigenartigen Biotope festgestellt werden mußte, so möge die Hoffnung ausgesprochen werden, daß zukünftige Arbeiten bald unsere Kenntnis über die Diatomeen (insbesondere die marinen Diatomeen) der Gezeitenregion sowie der Brandungs- und Spritzzone bereichern mögen.

## 2. Aerische Standorte (atmophytische Diatomeen).

### a) Erde (edaphische Diatomeen).

Es ist schon seit langer Zeit bekannt, daß der Erdboden von vielen niederen Pflanzen bevölkert ist, von denen z. B. die verschiedenen Nitratbildner eine hervorragende Rolle im Haushalt der Natur spielen. EHRENBURG (1854) und GREGORY (1856) haben bereits Diatomeen auf und zum Teil auch *in* feuchter Erde gefunden, doch erst die neuere Zeit vertiefte unsere Kenntnis von der eigenartigen Algengesellschaft, die auch solche Böden bewohnt, welche man früher für steril hielt.

DEBY (1879) war wohl der erste, der klar erkannte, daß eine ausgesprochen terrestrische Algengesellschaft existiert<sup>1</sup>. Aber erst ESMARCH (1911, 1914), FRANÇÉ (1912, 1913) und vor allem PETERSEN (1915) gaben den Anstoß zu einem eingehenderen Studium der aerischen (atmophytischen) Algen. Von solchen neueren Arbeiten, die sich auch mit den erdbewohnenden Diatomeen beschäftigen, seien nur MOORE u. KARRER (1919), BRISTOL (1920), MOORE u. CARTER (1926) und PETERSEN (1928) genannt. Dank dieser Arbeiten, vor allem aber der hervorragenden Untersuchungen des letztgenannten Autors, ist unsere Kenntnis der edaphischen (wir lehnen uns hier an die von FRANÇÉ vorgeschlagene Bezeichnung an) Kieselalgen bereits gut gefördert.

<sup>1</sup> Er spricht ziemlich deutlich über das Vorhandensein einer ökologischen Gruppe der aerisch lebenden Diatomeen und unterscheidet bereits „diatomées muscicoles“ und „diatomées terrestres“.

Die Erde als Biotop ist dadurch gekennzeichnet, daß sie während längerer Perioden  $\pm$  stark austrocknet; wenigstens in ihren oberen Schichten. Die edaphischen Algen müssen also in hohem Maße die Fähigkeit besitzen, Trockenperioden zu vertragen, wenngleich sie in dieser Beziehung von den bryophytischen und epiphyllischen Kieselalgen übertriften werden. Die Erde wird hauptsächlich von drei Algengruppen bewohnt: den Cyanophyceen, den Diatomeen und den Chlorophyceen (neben den algenähnlichen Moosprotonemen), wobei die ersten beiden Gruppen in bezug auf Frequenz und Stetigkeit vorherrschen. Es scheint nach BRISTOL (1920) insofern eine Wechselbeziehung zu bestehen, als viel Cyanophyceen enthaltende Böden nur wenig Diatomeen aufweisen und umgekehrt.

Im allgemeinen werden die oberen Erdschichten bevorzugt, doch hat man auch (MOORE u. CARTER 1926) in einer Tiefe von etwa 3 m lebende Algen gefunden, aber keine Diatomeen; FRANÇÉ (1912) hat lebende Individuen von *Hantzschia* und *Navicula* in einer Tiefe von 1 m feststellen können. In etwa 10 cm Tiefe ist die Häufigkeit der Algen noch ungefähr ebenso groß wie an der Oberfläche — die Diatomeen sind allerdings mehr auf die obersten Schichten beschränkt —, während mit zunehmender Tiefe die Arten- und Individuenzahl abnimmt. Es wäre eine dankbare Aufgabe zu konstatieren, bis zu welcher Tiefe Diatomeen überhaupt noch angetroffen werden.

In bezug auf die Diatomeengesellschaften der verschiedenen Bodenarten ist man noch nicht gut unterrichtet: allgemein scheint es, daß Waldboden weniger Diatomeen enthält, als Acker- und Gartenboden. PETERSEN (1928) zeigte, daß stark überdüngte (mit Vogelkot bedeckte oder mit Urin getränkte) Böden keine Diatomeen enthalten. Schwächer gedüngte Standorte weisen dagegen besondere Züge in ihrer Diatomeenflora auf, und PETERSEN glaubt, einige edaphische Kieselalgen (*Navicula nitrophila*, *Navicula atomus* und zum Teil *Navicula mutica*) als *nitrophil* ansprechen zu können. Saure Böden zeigen in ihrer Diatomeenflora einen deutlichen Einschlag von Hochmoorformen. Sogar Chausseen werden (allerdings im feuchten Klima Islands) nach PETERSEN von Diatomeen bewohnt.

Die edaphischen Diatomeen zeichnen sich durch ihre geringe Größe aus. Nach Ansicht von PETERSEN (1915 und 1926) und BRISTOL (1920), die sich auf Versuche von HEDLUND (1913) stützen, können kleine Formen die Austrocknung besser überstehen als größere. Auffallend ist es, daß die edaphischen Diatomeen beinahe ausschließlich der Ordnung der Pennales angehören, im Besitz einer Raphe und daher frei beweglich sind. Daraus schließt PETERSEN (a. a. O.) wohl mit Recht, daß sie die Möglichkeit haben, während der Trockenperioden tiefere, feuchtere Bodenschichten aufzusuchen. Direkte Versuche stehen in dieser Richtung noch aus.

Zu den stetigsten edaphischen Diatomeen, die in beinahe allen Böden in großen Mengen auftreten, gehört *Hantzschia amphioxys*; weitere außerordentlich konstante Erdbewohner sind *Navicula mutica*, *N. atomus*, *N. contenta f. biceps*, *Pinnularia Balfouriana*, *P. Brebissonii* und zum Teil *P. borealis*. Daneben ist eine große Anzahl weiterer Diatomeen in der Erde gefunden worden. Miss BRISTOL (1920) kultivierte etwa 20 Formen, PETERSEN (1928) erwähnt über 70, von denen allerdings viele wohl nur als Zufallsfunde zu werten sind.

Die meisten edaphischen Diatomeen sind ausgesprochen eurytop und finden sich daher auch gelegentlich an anderen Standorten, insbesondere an den noch zu besprechenden Biotopen (Moose, Felsen, Blätter). Doch ist die qualitative und quantitative Zusammensetzung der Diatomeenflora dieser Standorte trotz der Identität der Hauptkomponenten deutlich verschieden. So tritt z. B. *Pinnularia borealis* in der Erde gegenüber anderen Formen zurück, während sie in Moospolstern vorherrscht; die Artenzahl, die in der Erde noch recht bedeutend war, reduziert sich hier beträchtlich u. a. m. Es erfolgt mithin graduell eine Auslese der strengeren atmophytischen Formen. (Betreffs einschlägiger Literatur-vgl. PETERSEN [1928].)

Es sei zum Schluß noch auf drei Arbeiten hingewiesen: KOFFMANN (1918, 1929) und OLSSON (1929), die sich mit der Technik der Untersuchung von Erdorganismen beschäftigen; obgleich Fragen der Methodik eigentlich nicht zum Thema der vorliegenden Arbeit gehören, so weisen wir auf die genannten Untersuchungen hin, da der Erscheinungsort der Arbeiten es möglich macht, daß sie von Biologen übersehen werden.

#### b) Felsen (endolithische Diatomeen).

Die erste exaktere Kenntnis dieser eigenartigen Biozönose verdanken wir KRASSKE (1929), nachdem schon SCHADE (1923) auf das Vorhandensein leerer Diatomeenschalen im Gestein des Elbsandsteingebirges hingewiesen hatte. KRASSKE untersuchte Gesteinsproben aus der Sächsischen Schweiz. Der Standort wird wie folgt beschrieben:

„An völlig freiliegenden und äußerlich pflanzenleeren Steilfelsen mit N-Lage tritt das *Pleurococcetum endolithicum* auf. 1—2 mm unter der Felloberfläche erstreckt sich in großem Umfange eine 1 mm dicke grüne Algenschicht . . . Äußerlich macht sie sich durch Farbe nicht bemerkbar, erst Hammer und Meißel fördern sie zutage.“

Bereits SCHADE (1923) beschrieb an diesen Standorten endolithische Grünalgen und Cyanophyceen, und von letzterem Autor stammt die Bezeichnung der Assoziation (*Pleurococcetum endolithicum*). KRASSKE (1929) fand in den Gesteinsproben in einer 1—2 mm, hier und da auch bis 1 cm tief liegenden, 1 mm dicken, der Oberfläche parallel laufenden grünen Schicht zwischen den Algenkugeln (*Pleurococcus*) massenhaft Diatomeen. Es konnte „einwandfrei nachgewiesen werden, daß die meisten Indivi-

duen lebten (lebender Inhalt, zum Teil Ortsbewegung)“. Fünf Arten waren es, die in beinahe allen Proben reichlich vertreten waren: *Melosira Dickiei* THW., *Navicula contenta* GR., *Navicula Soehrensii* KRS., *Navicula Krasskei* HUST., *Eunotia fallax* var. *gracillima* KRS., durchwegs kleine bis kleinste Formen, die wohl größtenteils dem Luftleben angepaßt sind<sup>1</sup>. KRASSKE bezeichnet die Assoziation als *Bacillarietum endolithicum*<sup>2</sup> und glaubt, daß die Diatomeen dieser Gruppe soweit in das Gestein eindringen, „daß ihnen die sommerliche Hitze nicht schaden, aber das zur Assimilation nötige Licht sie noch erreichen kann“. Uns scheint es, daß das Eindringen in das Gestein neben dem Schutz vor der Hitze den genannten Algen in allererster Linie eine Sicherung vor dem weitgehenden Austrocknen gewährt.

### c) Moose (bryophytische Diatomeen).

Die in Moospolstern lebenden Diatomeen haben bereits seit etwa 50 Jahren (DEBY 1879) das Interesse der Forscher erregt, doch kann man mit den älteren Veröffentlichungen nicht viel anfangen, schon wegen der unbestimmten Fundortsangaben, wie „zwischen Moosen, zwischen feuchten Moosrasen“. Viele solcher Angaben beziehen sich auf untergetauchte oder ständig mit Wasser gesättigte Sphagnumpolster, die natürlich ganz andere Lebensbedingungen bieten, als die aerisch lebenden Moose, die allein für unsere Betrachtungen in Frage kommen. Erst in neuerer Zeit hat man angefangen, diese Biozönosen planmäßig zu untersuchen. BEGER (1927 und 1928) gebührt das Verdienst, die Moosdiatomeen nicht nur systematisch, sondern auch in bezug auf ihre Ökologie und Soziologie studiert zu haben.

Nach BEGER (1927) leben die Moosdiatomeen hauptsächlich in den Erd- und Humusteilen, die den Rhizoiden und unteren Stengelteilen der Moose anhaften. Sie „bilden also eine Tischgenossenschaft mit den Moosen und verhalten sich zu diesen, wie die makroskopisch sichtbare pflanzliche Bodendecke eines Waldes zu den die Oberschicht bildenden Bäumen“ (BEGER 1927). Auch ökologisch und mikroklimatisch darf man wohl den Vergleich ausdehnen. Die Moose schützen die Kieselalgen bis zu einem gewissen Grade vor dem Austrocknen und gefährlicher Erhitzung; andererseits müssen sich die Diatomeen infolge der Beschattung durch die Moose mit viel geringerem Lichtgenuß begnügen. Diesbezügliche direkte Messungen stehen noch aus. Nicht immer braucht das erdige Substrat vorhanden zu sein, denn BEGER und andere Autoren

<sup>1</sup> Von den beiden erstgenannten Formen kann man dies mit Bestimmtheit sagen, da sie zu den charakteristischen und häufigen atmophytischen Arten zählen; über die ökologischen Verhältnisse der drei letzten ist noch wenig bekannt.

<sup>2</sup> Aus früher (vgl. S. 247) geschilderten Gründen halten wir hierfür die Bezeichnung *Diatometum endolithicum* für zweckmäßiger.

berichten auch über Diatomeen aus Moosen, die von Baumrinden, Dächern usw. stammten.

Überraschend ist die relative Dichte der Besiedelung der Moospolster durch Diatomeen. BEGER (1927) kommt auf Grund einer von ihm entwickelten Methodik zu folgenden ungefähren Zahlenwerten:

In einem Polster von *Hypnum cupressiforme*, auf einer Eiche wachsend, betrug die Zahl der Diatomeenzellen pro 1 qcm Moosfläche: 240, in einem Polster von *Diplophyllum albicans*, auf einer feuchtschattigen Felswand wachsend, pro 1 qcm Moosfläche: 11000 (!) Diatomeenzellen.

Wie die edaphischen Formen, so zeichnen sich auch die Moosdiatomeen durch auffallend geringe Größe aus. Es scheint, als ob die Moosrasen immer nur die kleineren und kleinsten Rassen einer gegebenen — auch submers gedeihenden — Art beherbergen. Diese Tatsache dürfte für alle atmophytischen Kieselalgen bezeichnend sein, denn auch bei edaphischen und endolithischen (vielleicht auch bei epiphyllischen) Diatomeen trifft man hauptsächlich kleine Formen an. Sicher scheint es zu sein, daß in der Anpassung an Trockenheit die Diatomeen nicht so weit gehen können, wie die Moose. Wenigstens berichtet BEGER (1927) über eine Anzahl extrem xerischer Moose von exponierten Standorten, die keinerlei Diatomeen enthielten. Ebenso fehlten Diatomeen in den Polstern derber langstengeliger und hochwüchsiger Moose — hier wahrscheinlich infolge zu großer Beschattung. In diesen beiden Fällen scheinen die Grenzen der Anpassung der Moosdiatomeen an die beiden ökologischen Hauptfaktoren dieser Gruppe — Trockenheit und Lichtmangel — erreicht bzw. überschritten zu sein. Die Wirkung des dritten Faktors — der Erwärmung des Substrates — sieht BEGER (1927) darin, daß „die Moose der durchschnittlich kühlen, feuchten und rohhumusreichen Urgesteinsböden die Kieselalgen in reichlicherer und auch artenreicherer Menge bieten, als die Moose der leicht erwärmbaren, trockeneren und rohhumusärmeren Kalkböden“. Zu bestimmten Moosarten oder -assoziationen stehen die Moosdiatomeen auf keinen Fall in einem unmittelbaren Abhängigkeitsverhältnis.

BEGER (1927) unterscheidet innerhalb der Gruppe der bryophytischen Diatomeen drei soziologische Typen, von denen der zweite in drei untereinander nicht ganz gleichwertige Fazies zerfällt:

1. den xerotischen Typus;
2. den mesophilen Typus mit
  - a) der Fazies in feuchtstehenden Moosen natürlicher Standorte,
  - b) der Fazies in Brunnenmoosen,
  - c) der Fazies der Bergstufe;
3. den hydrotischen Typus.

Eine interessante Tabelle der Konstanzverhältnisse der diese soziologischen Typen charakterisierenden Arten gibt BEGER (1928, S. 402).

Die bryophytischen (und wahrscheinlich überhaupt alle atmophyti-

schen) Diatomeen bilden wohl infolge ihrer strengen ökologischen Auslese eine derart fest umrissene Assoziation, daß der Breitengrad des Standortes kaum von Bedeutung ist. Vom hohen Norden bis zu den Tropen sind es wahrscheinlich hauptsächlich die gleichen Arten, die Moospolster, Felsen und Erde bewohnen. So hat KRIEGER (1930) in Moosen aus Kamerun die typischen bryophytischen Arten, die BEGER für Europa registrierte und PETERSEN (1928) in Island beobachtete, wiedergefunden. Als akzessorische Arten treten nur *Stauroneis Frauenfeldtiana* und *Melosira undulata* hinzu, die KRIEGER als „tropische Beigabe“ ansieht.

Es scheint, daß die merkwürdige und noch nicht ganz geklärte Erscheinung der Bildung von sogenannten „inneren Schalen“ bei den Moosdiatomeen öfters beobachtet wurde. Nach KRASSKE (1927), BEGER (1927), CHOLNOKY (1928) und GEITLER (1927) dürfte dieser Vorgang auf plötzlich eintretende Schwankungen des Wassergehaltes und damit der Salzkonzentration des umgebenden Mediums zurückzuführen sein. Unter den besonderen Lebensverhältnissen der Moosdiatomeen sind wohl derartige schnelle Konzentrationsänderungen infolge Austrocknens der Moospolster und Felswände etwas durchaus Alltägliches<sup>1</sup>, und es scheint schon heute festzustehen, daß die Bildung innerer Schalen bei Moosdiatomeen und anderen atmophytischen Formen regelmäßiger oder wenigstens häufiger auftritt als bei Kieselalgen anderer Biotope.

Ein ausführliches Literaturverzeichnis über Moosdiatomeen bringt BEGER (1927 und 1928), aus welchem Grunde wir auf Zitate der älteren einschlägigen Arbeiten verzichten.

#### d) Blätter (epiphyllische Diatomeen).

Anhangsweise sei dies sonderbare Biotop kurz erwähnt, da nur wenige knappe Mitteilungen über die epiphyllische Lebensweise der Diatomeen vorliegen und den Blättern höherer Pflanzen als Standort der Kieselalgen wohl überhaupt eine untergeordnete Bedeutung zukommt.

Natürlich können die Blätter nur in äußerst feuchten Klimaten als Biotop für die Diatomeen fungieren, und in der Tat hat man bisher nur in den Tropen (West-Indien und Malayischer Archipel) epiphyllische Kieselalgen gefunden. Nur schwer wird man sich vorstellen, wie ein derartig „dürftiges“ Biotop den Diatomeen überhaupt Existenzmöglichkeiten bieten kann. Nur wenn man die anschauliche Schilderung von FRITSCH (1907) über die enorme Entwicklung von Cyanophyceen in gewissen Tropengebieten liest, wird man verstehen, daß anspruchslöse atmophytische Diatomeen auch unter solchen Bedingungen zu gedeihen vermögen. Nach FRITSCH ist die Abundanz der Spaltalgen in warmen,

<sup>1</sup> KRASSKE (1929) berichtet über die endolithisch vorkommende *Melosira Dickieii*, daß sie nur während der heißen und trockenen Jahreszeit innere Schalen ausbildet.



feuchten Tropengebieten erstaunlich (truly striking): felsige Berglehnen, ja ganze Gebirgszüge erscheinen durch Cyanophyceen (besonders durch *Scytonema myochrous* var. *chorographicum* W. u. G. S. WEST) schwarzgefärbt (daher der westindische Name *Pedras negras*); andere Blaualgen (*Porphyrosiphon*) überziehen in Netzform die Gräser feuchter Wiesen. Nach WEST (1899 usw.) bedecken *Scytonema*, *Schizothrix* u. a. die Stämme und Zweige der Bäume und bilden auf deren Blättern kleine Rasen.

Im Schutze dieser Cyanophyceenrasen kann sich nun eine Diatomeenflora entwickeln, die nach den vorhandenen äußerst spärlichen Mitteilungen als sehr bescheiden bezeichnet werden muß. Die Verhältnisse liegen also — in einem kleineren Maßstabe — ähnlich wie bei den Moosdiatomeen, nur daß hier die Cyanophyceen die Rolle der Moose übernehmen. Da man neuerdings annimmt, daß die Blaualgen atmosphärischen Stickstoff zu assimilieren vermögen, können vielleicht die epiphyllischen Diatomeen sogar die Vorteile einer gewissen, wenn auch einseitigen Stickstoffdüngung genießen.

Es bleibt noch zu untersuchen, ob nicht an besonders günstigen Standorten Kieselalgen auch unmittelbar auf Blättern leben können. Ferner fehlen die Angaben darüber, ob die epiphyllischen Diatomeen auch die Blattoberseiten bewohnen oder sich durch Bevorzugung der Blattunterseite vor unmittelbarer Sonnenbestrahlung schützen, ob sie nur an schattigen Standorten vorkommen u. a. m.

Bis jetzt sind (insbesondere durch WEST 1899, zum Teil auch durch VAN OYE) unseres Wissens nur die nachstehenden Diatomeen auf Blättern gefunden worden: *Navicula contenta* f. *biceps*, *Achnanthidium lanceolatum*, *Nitzschia dissipata*, *Eunotia gracilis*, *Diploneis elliptica*.

Die meisten dieser Formen sind ganz allgemein verbreitete Atmophyten; ob die epiphyllische Diatomeenflora in ihrer spezifischen Zusammensetzung eigene Züge aufweist, läßt sich bei der Spärlichkeit der vorhandenen Angaben natürlich noch nicht entscheiden.

## B. Analyse der ökologischen Faktoren.

### 1. Der NaCl-Gehalt.

Von allen Milieufaktoren möchten wir den Salzgehalt des Wassers als denjenigen bezeichnen, der die einschneidendsten Veränderungen in der Diatomeenflora der Gewässer hervorruft. Vergleicht man die beiden großen Biotope des Meeres und der süßen Gewässer des Festlandes, die sich in der Hauptsache durch ihren Gehalt an gelösten Chloriden voneinander unterscheiden, so muß man zwangsläufig zu diesem Schluß gelangen. Auf beiden Seiten stehen selbständige, ungeheuer artenreiche Diatomeenfloren einander gegenüber, die scheinbar wenig Beziehungen zueinander haben; keine beiden Biotopen gemeinsame Art (von ver-

schwindenden Ausnahmen abgesehen, wie *Bacillaria paradoxa*) schlägt gewissermaßen eine Brücke zwischen ihnen. Gewiß gibt es auch andere Standortstypen, die in ihren Floren wenig gemeinsame Züge besitzen — man denke z. B. an den Gegensatz zwischen den Bewohnern eutropher Seen und den atmophytischen Kieselalgen, oder den Hochmoordiatomeen. Aber die Floren der beiden letztgenannten Standortstypen sind artenarme Anpassungen an extrem ungünstige Lebensbedingungen, während bei der Gegenüberstellung: Meer-, Süßwasser wir es im allgemeinen mit gleichwertigen, gleich günstige Existenzmöglichkeiten bietenden Biotopen zu tun haben, was schon durch ihren Artenreichtum angezeigt wird.

Wenn wir als Kapitelüberschrift „NaCl-Gehalt“ und nicht die — etwas unverbindlichere — „Salzgehalt“ wählen, so sind wir uns bewußt, eine zwar präzisere Definition gewählt, aber den Boden experimentell festgelegter Tatsachen verlassen zu haben. Wir wollen versuchen nachzuweisen, daß wir uns hierbei wohl nicht zu weit ins Ungewisse begaben.

Es ist bekannt, daß das *Meerwasser* nicht nur die Chloride des Na und Mg (zusammen etwa 88% des Gesamtsalzgehaltes) enthält, sondern auch die Sulfate des Mg, Ca, ferner  $\text{CaCO}_3$  und  $\text{MgBr}_2$  (letzteres nur 0,2% des Gesamtsalzgehaltes) neben Spuren anderer Substanzen. Außer dem Meer muß man aber auch eine Reihe salziger Biotope des Festlandes berücksichtigen, deren Wasser eine vom Meerwasser zum Teil wesentlich abweichende und je nach den Standortverhältnissen wechselnde Zusammensetzung hat; es muß daher als gewagt erscheinen, aus der Fülle der verschiedenen Salze gerade das Kochsalz herauszugreifen und es als den maßgebenden Milieufaktor zu bezeichnen.

Die grundlegenden Untersuchungen von RICHTER (1909) haben für die marine *Nitzschia putrida* den Beweis erbracht, daß diese Kieselalge das Natrium als spezifisches und notwendiges *Nährelement* bedarf; ferner, daß von den beiden Komponenten des Kochsalzes es ausschließlich auf das Na ankommt und alle anderen in äquimolaren Mengen zugesetzten Kationen keine Wirkung hatten; daß von einer Reihe von Natriumsalzen das NaCl die günstigste Wirkung auf die Entwicklung der Kulturen zeigte und in weitem Abstände  $\text{NaNO}_3$  folgte, während die anderen Anionen schädigend wirkten. Aus diesen Versuchen geht deutlich hervor, daß wenigstens die untersuchte marine Art gerade das Kochsalz als eins der unbedingt notwendigen Nährsalze braucht, wenn sie auch nur das Na zu ihrem Aufbau bzw. ihrem Stoffwechsel verwendet. Es kann eingewendet werden, daß bisher nur zwei Arten (neben der genannten *Nitzschia*) in dieser Beziehung exakt untersucht wurden und daß den Ergebnissen von RICHTER manche Resultate moderner kolloidchemischer Untersuchungen entgegenstehen. Aus den lyotropen Reihen (TROENDLE 1918) wäre z. B. zu schließen, daß von den An-

ionen  $\text{SO}_4^{--}$ , von den Kationen  $\text{Mg}^{++}$  und  $\text{Ca}^{++}$  geringere Giftwirkungen zeigen müßten, als  $\text{Cl}^-$  und  $\text{Na}^+$ .

Und dennoch bestätigen die Beobachtungen, die man an natürlichen Salzstandorten macht, durchaus die Resultate RICHTERS: überall, wo Kochsalz in größeren Mengen gelöst ist, treten Salzwasserdiatomeen auf, deren ökologischer Typus (vgl. unten) etwa dem  $\text{NaCl}$ -Standard entspricht, und fehlen, wenn — wie es in einzelnen Fällen vorkommt — die Versalzung durch andere Salze hervorgerufen wurde<sup>1</sup>. Da das  $\text{NaCl}$  eins der verbreitetsten Salze auch in den Binnengewässern ist und in den verschiedensten Konzentrationen auftritt, kann man die Nachprüfung auf breiter Basis ausführen, und sie dürfte wohl stets positiv ausfallen; leider führen nur nicht alle Beobachter die Analysen des Standortwassers aus.

Eine Einschränkung müssen wir aber doch machen: nach unseren Erfahrungen an vielen Salzstellen des Binnenlandes scheint unter Umständen doch das zweithäufigste Chlorid des Binnenlandes  $\text{MgCl}_2$  das  $\text{NaCl}$  bis zu einem gewissen Grade ersetzen zu können. In solchen Wässern, in denen neben  $\text{NaCl}$  auch  $\text{MgCl}_2$  (und zwar vorherrschend) enthalten war, lebten Formen, die ihrem ökologischen Typus nach an eine  $\text{NaCl}$ -Konzentration angepaßt sind, die der Summe der beiden Komponenten  $\text{NaCl} + \text{MgCl}_2$  entspräche. Für rohe vergleichende Untersuchungen von Binnenstandorten kann man daher auch den leicht zu bestimmenden Chlorgehalt als Indikator für die Versalzung benutzen und die unbequeme Bestimmung des  $\text{Na}$  bzw. der übrigen Kationen umgehen. Dieses Verfahren ist insofern nicht zu ungenau, als an den Salzstellen des Binnenlandes nur in den seltensten Fällen Chloride anderer Kationen als des  $\text{Na}$  und des  $\text{Mg}$  auftreten, und in der Praxis erhielten wir bei Sichtung der halischen (STOCKER 1928) Standorte nach ihren Chlorzahlen gut übereinstimmende ökologische Relationen.

Eingangs wurde auf den großen Unterschied in der Diatomeenflora des Meeres und des Süßwassers hingewiesen. Zwischen diesen beiden extremen Standortstypen gibt es unzählige Zwischenstufen, deren Wasser niedrigere  $\text{NaCl}$ -Konzentrationen als das Meerwasser aufweist. Ein solches Wasser wird allgemein als *Brackwasser* bezeichnet, bei welcher Definition die obere und untere Grenze außerordentlich verschwommen erscheinen. Auch das Brackwasser wird von einer ziemlich artenreichen Diatomeenflora bewohnt. Die Kieselalgenflora des Brackwassers kann aus drei Komponenten zusammengesetzt werden: 1. den euryhalinen

<sup>1</sup> Ein solcher Fall liegt z. B. bei dem Alaunsee bei Komotau vor, der einen Alaungehalt von etwa 1% haben soll. SPRENGER (1931) fand trotz dieser relativ hohen Versalzung keinerlei Vertreter des Brackwassers vor, sondern nur zwei anspruchslose eurytope Oligohalobien: *Eunotia exigua* var. *compacta* und *Nitzschia thermalis* var. *minor*.

Formen des Meeres, 2. den euryhalinen<sup>1</sup> Formen des Süßwassers und 3. solchen Formen, die vorwiegend oder ausschließlich das Brackwasser bewohnen, den mesohaloben Arten (vgl. unten). Das Überwiegen der einen oder anderen Gruppe wird in der Hauptsache durch den NaCl-Gehalt des Brackwassers bedingt. Ganz allgemein kann man in der Stufenfolge der Gewässer vom Süßwasser bis zum Meerwasser eine Anzahl Diatomeengesellschaften unterscheiden, die alle in einem direkten Abhängigkeitsverhältnis zum Salzgehalt ihres Standortes stehen. Wenden wir uns zur Betrachtung dieser ökologischen Gruppen, wobei zunächst einige ökologische Begriffe erläutert werden sollen.

*Euryhaline Formen.* Bereits RICHTER (1906 und 1909) zeigte an drei rein kultivierten Diatomeen, daß sie sich ziemlich weitgehend an verschiedene NaCl-Konzentrationen anpassen können: Zwei Süßwasserdiatomeen (*Navicula minuscula* und *Nitzschia palea*), die am besten ohne Kochsalzzusatz gediehen, konnten noch bis 1,5 % NaCl gut vertragen, um bei Zusatz von 2% NaCl abzusterben; die marine *Nitzschia putrida*, deren NaCl-Optimum bei 2—3% liegt, vertrug noch NaCl-Konzentrationen von minimal etwa 0,3% und maximal etwa 6% NaCl. Es muß bemerkt werden, daß die Ergebnisse der Versuche an absoluten Reinkulturen nicht ohne weiteres auf die Verhältnisse in der freien Natur übertragen werden können. An natürlichen Standorten muß mit der Gegenwart von Feinden und Konkurrenten gerechnet werden, und es ist wohl ziemlich sicher, daß bei den Grenzkonzentrationen, die in vitro noch ertragen wurden, dieselbe Form im Freien nicht mehr auftreten wird. Daher ist auch der Kreis der euryhalinen Formen ziemlich beschränkt, und wir finden in der Natur nur verhältnismäßig wenige Formen, die sehr große Schwankungen des Salzgehaltes vertragen. Aus diesem Grunde gibt es auch — wie anfangs erwähnt wurde — kaum Formen, die im Meer und im Süßwasser leben können, wohl aber solche, die in einem dieser Biotope und im Brackwasser gedeihen.

*Halophile Formen.* Ein in biologischer Beziehung eigenartiges Verhalten zeigen einige euryhaline Formen des Süßwassers. Sie werden durch geringe Salzmengen in ihrer Entwicklung stimuliert und erreichen an entsprechenden Standorten unter Umständen enorme Individuenzahlen. Dabei kann man sie in ökologischer Hinsicht auf keinen Fall etwa zu den mesohaloben Formen rechnen, denn sie haben ihr Hauptverbreitungsgebiet im Süßwasser und gehören zu den ständigen Bewohnern von Seen und anderen süßen Gewässern des Binnenlandes. Zu solchen Formen rechne ich z. B. *Caloneis amphibiaena*, *Cyclotella Meneghiniana*, *Diatoma elongatum*, *Epithemia sorex*, *Epithemia turgida*, *Gom-*

<sup>1</sup> Als euryhaline Arten werden allgemein solche bezeichnet, die subjektiv wenig empfindlich für Schwankungen der Salzkonzentration sind; im Gegensatz zu diesen Formen nennt man stenohaline Formen solche, die an engere Grenzen des Salzgehaltes gebunden sind.

*phonema parvulum*, *Navicula pusilla*, *Nitzschia inconspicua*, *Nitzschia microcephala* u. a. Nur diese „salzliebenden“ Süßwasserformen bezeichnen wir als *halophil* im Gegensatz zu vielen Autoren, die diesen Ausdruck ganz allgemein und unbestimmt für alle Formen anwenden, die im Brackwasser vorkommen.

Ob es auch unter den marinen Formen einen Parallelfall gibt (daß nämlich marine Arten bei Abnahme der Salzkonzentration zu besonderer Entwicklung angeregt werden), ist uns nicht bekannt. Jedenfalls sind viele marine Diatomeen euryhalin und können in Brackgewässern von verhältnismäßig niederer Salzkonzentration leben. Nur für eine Art — *Bacillaria paradoxa* (paradox also nicht nur im morphologischen, sondern auch im ökologischen Sinne!) — ist es erwiesen, daß sie sowohl im Meer, wie im reinen Süßwasser lebt, und es entsteht die Frage, in welchem Biotop sie eigentlich beheimatet ist. Russische, „meeresferne“ Autoren haben sie als Charakterform der Flüsse bezeichnet. Dies ist nun sicher nicht der Fall: wenn man sich die Massenentwicklungen dieser Kieselalge im Meer vergegenwärtigt, wie z. B. in der Nordsee bei Helgoland, wo sie zuzeiten das Plankton beherrscht, und diese Hochproduktionen mit dem spärlichen Vorkommen im Flußplankton vergleicht, so ist man geneigt, *Bacillaria paradoxa* unbedenklich zu den Meeresformen, den Euhalobien zu stellen. Hierfür spricht noch eine Beobachtung, die ich der freundlichen Mitteilung von Herrn Dr. BETHGE verdanke: bei jahrelanger ständiger Untersuchung des Havelplanktons bemerkte er, daß das Jahresmaximum von *B. paradoxa* gewöhnlich in die Zeit kurz nach dem Passieren von Zugvögeln auf ihrer Reise nach dem Norden oder Süden fiel; bald darauf war die Form aus dem Plankton ganz verschwunden. Dies mag ein zufälliges Zusammentreffen mit der Vegetationsperiode dieser Form sein, es kann aber auch zur Stütze unserer Annahme von der marinen Herkunft dieser Kieselalge dienen. Im letzteren Fall könnte man die Erklärung darin suchen, daß *B. paradoxa* jedes Jahr durch Zugvögel ins Süßwasser verschleppt wird (hierüber siehe Abschnitt: Wanderungen), eine Zeitlang dort vegetieren kann, aber sich nicht dauernd an die veränderten Lebensbedingungen anzupassen vermag.

*Mesohalobe (Brackwasser-) Formen.* Es sind dies solche Formen, die im allgemeinen im reinen Süßwasser einerseits und im Meere andererseits überhaupt nicht vorkommen. Manche von ihnen zeigen Beziehungen zum Meere, dem sie wohl übrigens alle ursprünglich entstammen: die Mesohalobien dürften an niedere Salzkonzentrationen (wahrscheinlich genotypisch) angepaßte Meeresformen sein. Einige Autoren stellen die Existenz der eigentlichen Mesohalobien in Abrede und halten sie für euryhaline Meeresformen. In dieser Streitfrage kann nur die soziologische Methodik entscheiden: ist die Abundanz und Stetigkeit einer Art im Brackwasser größer als im Meer, so ist sie als eine mesohalobe Form

aufzufassen. Es kommt nur darauf an eine möglichst große Zahl von Untersuchungen gut definierter Standorte durchzuführen, die sich gerade in der letzten Zeit erfreulicherweise zu mehren beginnen. Um ein paar Beispiele typischer Mesohalobien zu geben, nenne ich: *Amphiprora paludosa*, *Nitzschia apiculata*, *Amphora coffaeiformis*, *Navicula salinarum*, *Navicula pygmaea*, *Achmanthidium brevipes* var. *intermedia*.

Es sei nochmals betont (vgl. S. 227), daß Mündungsgebiete von Flüssen vielfach nicht zu den Standorten typischer Mesohalobien gehören, was wohl mit den eigenartigen, mit den Gezeiten zusammenhängenden Lebensbedingungen in Beziehung steht. Diese Standorte zeigten in den uns bekannten Fällen eine Diatomeenflora, die sich hauptsächlich aus Vertretern der Oligo- und Euhalobien zusammensetzte, während ausgesprochene Mesohalobien fehlten.

*Oligohalobe (Süßwasser-) Formen.* Die Reinkulturversuche RICHTERS (1906) erstreckten sich auch auf Vertreter des Süßwassers. Für *Nitzschia palea* und *Navicula minuscula* wurde nachgewiesen, daß sie am besten im „kochsalzfreien“ Gelatinemedium gedeihen. Dies wird allerdings cum grano salis zu verstehen sein (hier im buchstäblichen Sinne), denn Spuren von NaCl werden im Kulturmedium ohne ganz besondere Vorsichtsmaßregeln stets vorhanden sein. Das Versuchsergebnis ist also so zu deuten: die Süßwasserdiatomeen (jedenfalls die beiden untersuchten) können sich mit minimalen Mengen von NaCl begnügen, während nach RICHTER (1909) marine Kieselalgen größere Mengen dieses Salzes für ihren Stoffwechsel erfordern.

*Anpassungen an extrem geringe Salzmengen.* Daß die Süßwasserdiatomeen eine artenreiche Gruppe bilden, die — von verschiedensten physikalisch-chemischen Faktoren beeinflusst — in viele zum Teil gut unterscheidbare Fazies zerfällt, ist allgemein bekannt. Neben der schon besprochenen halophilen Gruppe läßt sich noch eine Fazies der Oligohalobien in Beziehung zum Salzgehalt bringen, wenn auch nur formal. Es sind dies die Formen, die auf minimale Nährstoffmengen eingestellt sind und solche Gewässer bewohnen, wie einerseits extrem oligotrophe Seen, andererseits Torfmoore usw. Diese Gewässer sind durch ganz verschiedenartige physikalisch-chemische Eigenschaften gekennzeichnet, besitzen aber einen gemeinsamen Faktor: den äußerst geringen Gehalt an gelösten Salzen, vor allem an NaCl. Es sind im Verhältnis zum Artenreichtum der übrigen großen Biotope nur recht wenige aber zum Teil recht charakteristische Formen, die nur ausnahmsweise an anderen Standorten zu finden sind. KOLBE (1927) schlug vor, sie in formalen Zusammenhang mit deren Anpassung an den Salzgehalt der Gewässer zu bringen und als halophobe Arten zu bezeichnen. Es sei aber betont, daß die halophoben Arten keine natürliche Gesellschaft bilden und sicher eher an andere Milieufaktoren ( $p_H$ , organische Substanzen usw.), als an

den NaCl-Gehalt der Standorte gebunden sind. Als Beispiele nenne ich: *Navicula subtilissima*, *Frustulia rhomboides* var. *saxonica*, *Pinnularia subcapitata*, *Tabellaria flocculosa*, viele Eunotien.

Die marinen Formen oder Euhalobien sind an den ziemlich konstanten Salzgehalt der Meere angepaßt und bilden eine (in Bezug auf die NaCl-Konzentration) recht einheitliche Gruppe. Die innerhalb dieser Gruppe vorhandenen Verschiedenheiten in der Zusammensetzung der Diatomeenflora sind durch solche Milieufaktoren, wie Nährstoffe, Temperatur, Licht u. a., aber nicht durch den NaCl-Standard bedingt.

Die Polyhalobien (KOLBE 1927 und KRASSKE 1927). In manchen Salinen kann die NaCl-Konzentration die des Meerwassers weit übersteigen; an solchen Standorten findet man gewöhnlich eine eintönige, artenarme, aber individuenreiche Diatomeenflora vor. Obgleich noch nicht viele Untersuchungen über solche Standorte vorliegen, so scheint es doch schon gesichert, daß die Zusammensetzung ihrer Kieselalgenflora eigene Züge aufweist. Sollten außer der bisher nur an derartigen Stellen beobachteten *Navicula longirostris* noch weitere Spezialformen hinzukommen und die übrigen Florenelemente eine genügende Stetigkeit zeigen, so ist die Zusammenfassung solcher Formen zu einer polyhaloben Gruppe gerechtfertigt.

Wenn man auf die vielen ökologischen Gruppen zurückblickt, die das eine gemeinsam haben, nämlich daß sie alle mit dem NaCl-Gehalt ihrer Standorte in ursächlichem Zusammenhange stehen, so regt sich der Wunsch nach einer klaren und natürlichen Sichtung und Ordnung. Es hat in dieser Beziehung auch nicht an Versuchen gefehlt; ich erinnere nur an HEIDEN (1902), REDECKE (1922), CLEVE-EULER (1922), die jedoch alle unseres Erachtens den natürlichen Verhältnissen nicht ganz gerecht werden. Die sonst so brauchbare Dreiteilung (Poly-, Meso- und Oligotypus nach NAUMANN, oder halobionte, halophile und haloxene Arten, nach THIENEMANN) erweist sich hier als zu grob. KOLBE (1927) schlug nach ausgedehnten vergleichenden Standortstudien das nachstehende

#### *System der Halobien*

vor.

In Bezug auf ihre Ansprüche an den Salzgehalt der Standorte werden die Diatomeen eingeteilt in:

1. Polyhalobien,
2. Euhalobien,
3. Mesohalobien,
4. Oligohalobien: diese werden unterteilt in:
  - a) halophile,
  - b) indifferente,
  - c) halophobe Formen.

Die Übergänge zwischen den einzelnen Hauptgruppen vermitteln euryhaline Formen, während stenohaline Arten ihre zugehörigen Gruppen charakterisieren.

Die *Euhalobien* haben ihr Entwicklungsoptimum und ihr Hauptverbreitungsgebiet in Gewässern mit 30—40‰ Totalsalzgehalt (entsprechend einem NaCl-Gehalt von 17—20‰) also in Meeren (*Polyhalobien* in darüberliegenden Konzentrationen);

die *Mesohalobien* bewohnen Gewässer mit etwa 5—20‰ Totalsalzgehalt (2—15‰ NaCl) und

die *Oligohalobien* haben ihr Hauptverbreitungsgebiet in Gewässern mit geringerem Salzgehalt.

*Halophile* Arten sind Süßwasserformen, die in leicht brackischen Gewässern Massenentwicklung zeigen können.

Zu den *indifferenten* Formen gehört die große Masse der in der Diatomeenliteratur als „Süßwasserarten“ bezeichneten Kieselalgen.

*Halophobe* Formen sind extrem stenohalin und salzfeindlich. Im übrigen wurden diese Gruppen oben bereits näher geschildert.

Die oben angeführten Zahlenangaben bedeuten nur grobe Annäherungswerte und dienen zur ungefähren Orientierung. Genauere Werte sind kaum zu ermitteln und auch unnötig, da die Gruppen sich biologisch besser definieren lassen als chemisch.

Das nachstehende Schema erläutert graphisch die Zusammenhänge zwischen dem Salzgehalt der Biotope und den Entwicklungsmaxima der einzelnen ökologischen Gruppen.

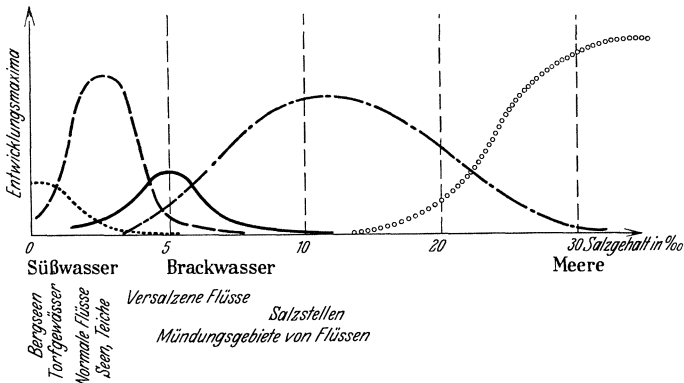


Abb. 1. Nach KOLBE.

Bezüglich der Einzelheiten verweisen wir auf die zitierte Arbeit (KOLBE 1927); ebenso betreffs Zweck und Anwendung des Systems.

Das System der Halobien kann natürlich auch auf andere Organismen, sofern sie in ebenso enger Beziehung zum NaCl-Gehalt der Standorte stehen, ohne weiteres angewandt werden.



Eine Anzahl Forscher haben in ihren Arbeiten das Halobiensystem zur besseren Charakterisierung der untersuchten Gewässer angewandt (KRASSKE 1927, SCHULZ 1928, KOLBE u. TIEGS 1929, PETERSEN 1930, KLOCK 1930, SPRENGER 1930, WORONICHIN 1930, BUDE 1930, 1931, KISSELEW 1931 u. a.); durch ihre Untersuchungen ist die ökologische Stellung vieler Kieselalgen weiter aufgeklärt worden.

Es kann als gesichert gelten, daß die Diatomeen (insbesondere gewisse Leitformen) feine *Indikatoren* für den Salzgehalt ihrer Standorte darstellen, was für die Praxis der Gewässerkunde nicht ohne Wert ist, da auch intermittierende Versalzungen in Industriegebieten nicht selten sind und in diesen Fällen die ökologische Analyse mit Vorteil die chemische ergänzt.

Der Übergang aus dem Süß- in das Salzwasser oder umgekehrt ist auch für die anpassungsfähigen (euryhalinen) Formen wahrscheinlich ein gewaltsamer Prozeß, der unter Umständen auch morphologische Veränderungen hervorrufen kann. In den beobachteten Fällen (HUSTEDT 1925, KOLBE 1927, KRASSKE 1927) konnte nachgewiesen werden, daß bei einem bestimmten Formenkreise die im Süßwasser lebenden Individuen sich häufig durch kopfige Abschnürungen der Enden und kürzere

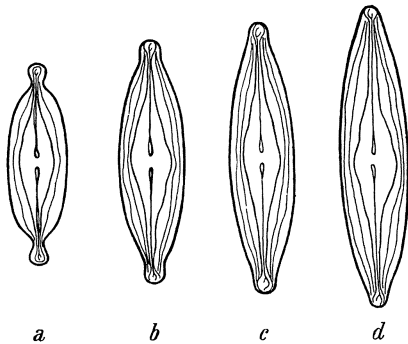


Abb. 2. Abhängigkeit der Schalenform vom Salzgehalt der Standorte. Übergang von *Caloneis amphibaena* f. *typica* (a) von Süßwasserstandorten zur var. *aequata* (d), die bisher nur in Salzgewässern gefunden wurde. b und c Übergangsformen von schwach salzigen (1300—1900 mg Cl/l) Standorten; d aus dem Krummen See (etwa 9000 mg Cl/l). Original.

Längs(Apikal)achsen von ihren im Salzwasser lebenden Verwandten auszeichneten. Die extremen Glieder einer derartigen Formenreihe können unter Umständen einander recht unähnlich und als „gute“ Arten beschrieben werden, wenn man die Zwischenformen nicht kennt. Der Formenkreis von *Caloneis amphibaena* liefert hierfür ein gutes Beispiel (Abb. 2).

Kaum einer der übrigen Milieufaktoren übt einen so augenfälligen Einfluß auf die Verteilung der Diatomeen aus, wie der NaCl-Standard, und schwerlich wird man einen *einzelnen* Faktor in

seinen Wirkungen besser gegen die übrigen abgrenzen können, wie gerade diesen. Wenn auch nach dem oben Geschilderten die Bedeutung des NaCl als ökologischer Faktor offensichtlich ist, so bleibt in *physiologischer* Beziehung noch manches unklar. Trotz der Versuche RICHTERS (1906, 1909), welche die Notwendigkeit des Na als Nährstoff ergaben, ist es noch eine offene Frage, inwieweit NaCl *ausschließlich als trophischer Faktor* fungiert, oder ob daneben *seine kolloidchemische Wirkung* auf

die Diatomeenzelle zu berücksichtigen ist. Bei dem großen Interesse, das die moderne Pflanzenphysiologie den komplizierten Ionenwirkungen der Salze zuwendet, ist es zu hoffen, daß die Forschung sich auch dieser Frage annimmt.

## 2. Kieselsäure.

Trotzdem es seit beinahe einem Jahrhundert richtig erkannt ist, daß die Diatomeen Kieselsäure in ihren Membranen ablagern (nach den neuesten Untersuchungen von LIEBISCH 1929 wird die Diatomeenzelle von zwei Hüllen umschlossen: einer Pektinmembran und einer Kieselsäuremembran, welche die eigentliche Schale bildet), ist merkwürdigerweise die Notwendigkeit dieser Verbindung als Nährstoff für die Kieselsäure lange bezweifelt worden<sup>1</sup>. Erst RICHTER (1906) erbrachte den exakten Nachweis, daß  $\text{SiO}_2$  für die *normale* Entwicklung der Diatomeen absolut notwendig ist. Die Kieselsäure wurde in seinen Kulturen in der Form von Calciumsilikat geboten. In neuerer Zeit konnte BRIEGER (1924) zeigen, daß *Fragilaria pinnata* var. *elliptica* sogar kolloidale Kieselsäure verarbeiten kann: *Fragilaria*-Kolonien konnten sich durch fast die ganze Dicke des Substrats ( $\text{SiO}_2$ -Gel) „durchfressen“. Man muß also jedenfalls die Kieselsäure zu den trophischen Faktoren der Gewässer rechnen.

Die Kieselsäure bzw. gewisse Silikate sind in den Gewässern ganz außerordentlich verbreitet, wenn auch infolge ihrer Schwerlöslichkeit in nur geringer Verdünnung zu erwarten. So ist z. B. der Gehalt des Wassers an Kieselsäure im Hallstätter See 1,4—2,2, im Genfer See 3,7, in der Donau 4,8, in der Elbe 9,9, im Unter-Počernitzer Teich 12 und im Lac de la Girotte sogar bis 32 mg/l (STEUER 1910 und HALBFASS 1923). RUTTNER (1931) gibt für den tropischen See Ranu Klindugan auf Java ein Maximum von 97 mg/l an. Meistens steigt der Gehalt der Kieselsäure von der Oberfläche zur Tiefe an, wo er die höchsten Werte erreicht. Die  $\text{SiO}_2$ -Zahl für den Lac de la Girotte gilt für die Tiefe von 95 m; gleichzeitig waren im Oberflächenwasser nur 2 mg/l gelöster Kieselsäure vorhanden. Diese Erscheinung wird dadurch erklärt, daß die absinkenden Schalen der abgestorbenen Planktondiatomeen in der

<sup>1</sup> In jüngster Zeit veröffentlichten BACHERACH u. LEFÈVRE (1929) höchst überraschende Ergebnisse ihrer Untersuchungen über die Rolle der Kieselsäure. Diese Forscher behaupten, daß die Diatomeen ihren Kieselpanzer *verhältnismäßig leicht verlieren können*, trotz Kultur auf Si-haltigem Agar. Bei manchen Arten wird die Kieselmembran schon nach einer Woche, bei anderen erst nach Jahren bis zum vollkommenen Verlust reduziert. BACHERACH u. LEFÈVRE konnten solche panzerlosen Diatomeen bis zu 13 Monaten in Kultur halten. Die Originalarbeit war mir leider nicht zugänglich; ich verdanke deren Referat einer Arbeit von PIA (1931) und kann noch keine Stellung zu diesen merkwürdigen Beobachtungen nehmen. Ehe die Ergebnisse von BACHERACH u. LEFÈVRE nicht nachgeprüft und bestätigt worden sind, wird man gut tun, sie mit einer gewissen Skepsis zu betrachten.

Tiefe allmählich gelöst werden. Es tritt also während der Sommerstagnation (vgl. Abschnitt Temperatur) in den oberen Wasserschichten (dem Epilimnion) durch die Entwicklung der Planktondiatomeen ein  $\text{SiO}_2$ -Mangel, in den tiefen Schichten (dem Hypolimnion) ein  $\text{SiO}_2$ -Überfluß während der Produktionsperiode in der wärmeren Jahreszeit ein. Durch die Herbstzirkulation wird wieder ein Ausgleich geschaffen, so daß bei Wiedereintritt der wärmeren Jahreszeit und zum Teil schon im Herbst das Spiel von neuem beginnen kann.

Es steht wohl außer Zweifel, daß die  $\text{SiO}_2$ -lösende Fähigkeit des Wassers von dessen chemischer Natur abhängt und je nach dem Gewässertypus verschieden ist. Es scheint, daß ein gewisser Zusammenhang zwischen dem Kalk- und  $\text{SiO}_2$ -Gehalt des Wassers besteht, indem Ca-haltige Gewässer eine stärker lösende Wirkung auf Diatomeenschalen<sup>1</sup> ausüben. Diese Annahme wird bestätigt durch die Tatsache, daß der Grundschlamm der Seen mit höherem Ca-Gehalt nur wenige, zudem stark korrodierte Schalen aufweist. Ferner zeigen Gewässer mit hohem  $\text{SiO}_2$ -Gehalt gewöhnlich auch einen hohen Ca-Gehalt: so hatte das Tiefenwasser des oben erwähnten Lac de la Girotte einen Gehalt von CaO von 136 mg/l.

Auf einen weiteren interessanten Fall der korrodierenden Wirkung gewisser Wässer sei noch hingewiesen: KRIEGER (1929) beobachtete bei der Untersuchung von Bohrprofilen eines Hochmoors, daß in den oberen 8 m der Ablagerungen überhaupt keine Diatomeenschalen vorhanden waren, aber in Tiefen über 8 m reichlich auftraten. Membranen von Chlorophyceen konnten schon von 3 m ab nachgewiesen werden, und es ist daher anzunehmen, daß die Schalen der Diatomeen jener Perioden entweder im Wasser oder im Grundschlamm aufgelöst wurden. Von ähnlichen Erfahrungen berichten schwedische Forscher.

Das Meerwasser enthält nur Spuren gelöster Kieselsäure, was ja auch schon dadurch erklärlich ist, daß infolge der großen Tiefe der Meere die abgesunkenen Diatomeenschalen, Radiolarienskelette u. a. dem Stoffhaushalt des Meeres entzogen sind, und die Anreicherung des Wassers an  $\text{SiO}_2$  vorwiegend an den Küsten erfolgen kann. In der Hochsee ist  $\text{SiO}_2$  ein ausgesprochener Minimumfaktor. Dies ist — im Verein mit anderen trophischen Faktoren — eine der Ursachen, daß die Flachsee viel organismenreicher ist als die Tiefsee. Im Zusammenhang mit der  $\text{SiO}_2$ -Armut des Meerwassers steht es wohl, daß die marinen Planktonformen, insbesondere die Hochseep plankter, durchwegs zartere Kieselpanzer aufweisen, als etwa die Kieselalgen des Süßwasserplanktons.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Kieselsäure für die Dia-

---

<sup>1</sup> Natürlich werden nur die von abgestorbenen Diatomeen stammenden Kieselenskelette gelöst.

tomeen ein wichtiger trophischer Faktor ist, daß der Gehalt an gelöster  $\text{SiO}_2$  in den Gewässern periodischen Schwankungen unterliegt und die Kieselsäure zum Minimumfaktor im Stoffhaushalt der Gewässer werden kann.

Die beiden vorstehenden Milieufaktoren konnte man noch mit einer gewissen Berechtigung gesondert betrachten. Beide Verbindungen sind chemisch stabil und unterliegen kaum der Beeinflussung durch das Wechselspiel der übrigen Faktoren. Der NaCl-Gehalt eines Süßwassersees hängt nicht ab von dem  $p_{\text{H}}$  des Wassers, vermag es auch selbst nicht abzuändern und ist von der Oberfläche bis zur Tiefe meistens  $\pm$  gleichmäßig. Wenn auch das NaCl — als trophischer Faktor bei den Diatomeen — in den Stoffkreislauf einbezogen wird, so ist es jedenfalls bei den Salzwässern stets im Überfluß im Wasser vorhanden. Bei der Kieselsäure liegen die Verhältnisse bereits etwas anders: infolge der geschilderten Schichtung der gelösten  $\text{SiO}_2$  (Verbrauch im Epilimnion, Überfluß durch Lösung toter Diatomeenschalen im Hypolimnion) wird sie in die Frühlings- und Herbstzirkulation der Gewässer einbezogen. Vielleicht (in den Meeren sehr wahrscheinlich) spielt sie häufig auch in den Süßgewässern die Rolle eines Minimumfaktors und bestimmt daher mit die jahreszeitliche Diatomeenproduktion. Der  $\text{SiO}_2$ -Standard ist damit zwar nicht von chemischen, aber doch von einem physikalischen Milieufaktor abhängig: der Thermik des Gewässers.

Bei den sieben nachstehenden Faktoren: Ca, N+P, Fe,  $p_{\text{H}}$ ,  $\text{O}_2$ ,  $\text{CO}_2$  herrscht eine derartige wechselseitige Verbundenheit, daß sie eigentlich kaum einzeln besprochen werden können. Die Wirkung eines der Faktoren wird stets gefördert, gehemmt oder aufgehoben durch das Wechselspiel der anderen. Ganz besonders eng verknüpft sind vier Faktoren: Ca,  $\text{CO}_2$ , Fe,  $p_{\text{H}}$ . Das Verhältnis zwischen Ca und  $\text{CO}_2$  bedingt (ganz grob gesprochen) die aktuelle Reaktion des Wassers, und von dieser hängt wieder in erster Linie die Menge des gelösten Eisens ab. Das Studium der Wechselwirkungen der Faktoren bildet heute einen wichtigen Zweig der limnologischen Forschung, und es ist natürlich im Rahmen dieser Arbeit unmöglich, die Rolle der einzelnen Faktoren in ihren Beziehungen zueinander einigermaßen eingehend zu behandeln. Die nachstehenden Erörterungen sollen daher nur einen orientierenden Überblick vermitteln, der stets lückenhaft bleiben muß. Genauere Angaben und ausführliche Literaturverzeichnisse findet man in den bereits häufig zitierten Arbeiten von THIENEMANN (1925), NAUMANN (1929, 1932); ferner HOELL (1928) u. a.

Zwei Milieufaktoren wurden überhaupt nicht erwähnt: K und  $\text{SO}_3$ . Das Kalium, ein notwendiger Pflanzennährstoff, wird merkwürdigerweise in der limnologischen Literatur ausgesprochen „stiefmütterlich“ behandelt, und man wird bei den Wasseranalysen nur selten auf K-Werte stoßen, was wohl zum Teil auf die unbequeme Methodik seines Nach-

weises zurückzuführen ist.  $\text{SO}_3$  tritt gewöhnlich als Gips, in speziellen Fällen daneben als  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  oder  $\text{K}_2\text{SO}_4$  auf; über die Rolle der Sulfate im Haushalt der Gewässer ist noch wenig bekannt.

### 3. Die aktuelle Reaktion.

Die aktuelle Reaktion unserer Binnengewässer wird hauptsächlich durch zwei Faktoren bedingt: den Gleichgewichtszustand des Puffersystems  $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2 : \text{H}_2\text{CO}_3$ , d. h. das Verhältnis zwischen dem Gehalt des Wassers an Calciumbikarbonat und dem gelösten Kohlendioxyd einerseits (dies gilt besonders für oligotrophe und eutrophe Seen) und dem Gehalt an freien Humussäuren (bei dystrophen Gewässern, die ja auch stets kalkarm sind) andererseits. Diese Gebundenheit der aktuellen Reaktion an die Kohlensäurebilanz bedingt die jahreszeitlichen Schwankungen des  $p_{\text{H}}$ : während der Vegetationsperiode werden durch die Assimilations-tätigkeit des Phytoplanktons große Mengen  $\text{CO}_2$  dem Epilimnion entzogen, und das  $p_{\text{H}}$  der oberen Wasserschichten erreicht höhere Werte — die Alkalinität des Oberflächenwassers steigt an. Im Hypolimnion findet der umgekehrte Prozeß statt: durch die Fäulnisprozesse wird Kohlensäure frei und das Tiefenwasser wird saurer — das  $p_{\text{H}}$  sinkt auf einen niedrigeren Wert. Während der Vollzirkulation im Herbst findet ein Ausgleich statt.

In geringerem Maße steht ferner der  $p_{\text{H}}$ -Wert der Gewässer in Beziehungen zu den Temperaturänderungen: Temperaturerhöhung bewirkt  $p_{\text{H}}$ -Erhöhung, Temperaturerniedrigung  $p_{\text{H}}$ -Erniedrigung. Wir sehen also, daß die Reaktion der Gewässer in direktem Zusammenhang steht mit den Faktoren: Ca,  $\text{CO}_2$  und zum Teil  $\text{O}_2$ .

Nach ihrer aktuellen Reaktion werden die Gewässer von SKADOWSKY (1926) eingeteilt in:

1. alkalische Gewässer mit einem  $p_{\text{H}}$  um 8,0 (bis 10,0),
2. neutrale Gewässer mit einem  $p_{\text{H}}$  um 7,0,
3. saure Gewässer mit darunterliegenden  $p_{\text{H}}$ -Werten (bis 3,2!).

Die meisten Seen der norddeutschen Tiefebene gehören dem zweiten Typus an; während der Vegetationsperiode zeigt ihr  $p_{\text{H}}$  häufig höhere Werte.

Der  $p_{\text{H}}$ -Standard ist ein wichtiger ökologischer Faktor, der aber auch sehr schwer in seiner Einzelwirkung zu beurteilen ist. Die Änderung des  $p_{\text{H}}$  einer Lösung ändert zugleich deren chemische Zusammensetzung. Man denke hierbei z. B. an das Eisen, dessen Löslichkeit — und dementsprechend auch seine Giftwirkung auf gewisse Organismen — durch den  $p_{\text{H}}$ -Wert des Wassers bedingt wird. Immerhin mehren sich die Arbeiten (hauptsächlich zoologische), die doch gerade der aktuellen Reaktion des Wassers eine größere Bedeutung zusprechen, als den sie bedingenden oder durch sie beeinflussten Faktoren.

Ganz allgemein gesprochen ist eine neutrale oder schwach alkalische

Reaktion des Wassers für die meisten Organismen zuträglicher als eine saure. So nimmt z. B. die Arten- und Individuenzahl der Diatomeen in sauren Gewässern rapide ab, und nur wenige Arten konnten sich dem extrem niedrigen  $p_H$  der Hochmoore anpassen (vgl. Abschnitt: Moore). SKADOWSKY (1926) unterscheidet steno- und euryione Organismen, je nachdem ob diese an enge Grenzen der  $p_H$ -Werte angepaßt sind, oder große Reaktionsintervalle vertragen (vgl. hierzu auch WEHRLE 1927).

Systematische Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen dem  $p_H$ -Standard und der Diatomeenflora der Gewässer sind noch äußerst spärlich. Ich kann nur KRIEGER (1929) nennen.

Wenn die aktuelle Reaktion eines Gewässers auch nur die Resultante des Zusammenspiels vieler ökologischer Faktoren darstellt, so gibt sie vielleicht den Biologen doch eine bequeme Handhabe zur provisorischen Gruppierung der Organismen, besonders wenn die Kenntnis des Zusammenhangs zwischen Seetypen und deren aktueller Reaktion besser fundiert ist. Dies wird noch durch einen praktischen Gesichtspunkt für grobe, orientierende Untersuchungen unterstützt: die Milieufaktoren Ca,  $CO_2$ , Fe stehen mit dem  $p_H$  in allernächster Beziehung, und von diesen Faktoren ist die  $p_H$ -Bestimmung zweifellos am bequemsten und schnellsten an Ort und Stelle auszuführen. Der Vergleich von  $p_H$ -Werten *gleichartiger* Gewässer gibt daher in praxi wenigstens *ungefähre* Anhaltspunkte über den Gleichgewichtszustand der übrigen drei Faktoren.

#### 4. Calcium.

Das Calcium gehört in die Reihe der für die Pflanzen unentbehrlichen Nährstoffe. Allerdings ist bekannt, daß es für manche niederen Organismen (Algen, Bakterien, Pilze) keine so wichtige Rolle spielt wie für die Kormophyten. Wie sich die Diatomeen in bezug auf das Ca verhalten, ist unseres Wissens an Reinkulturen noch nicht untersucht worden.

Die Bedeutung des Ca als trophischer Faktor tritt wahrscheinlich zurück gegenüber seiner außerordentlich wichtigen Rolle als chemischer Faktor, der zum großen Teil den Charakter eines Binnengewässers bestimmt. Als chemischer Faktor ist es in den meisten Fällen maßgebend für die aktuelle Reaktion der Gewässer, da sein lösliches Bikarbonat im Verein mit der gelösten Kohlensäure das wirksame Puffersystem  $Ca(HCO_3)_2 : H_2CO_3$  im Süßwasserhaushalt darstellt.

Ferner beeinflußt es in maßgeblicher Weise den Gehalt eines Wassers an Eisen, sofern dies nicht in komplexer Form (z. B. in Gewässern mit viel organischen Stoffen) auftritt. Über die Wirkung des Eisens vgl. Abschnitt 6. Vielleicht wird dem Ca häufig die Rolle zugeschrieben, die eigentlich dem Fe zukommt, und das Ca ist in diesen Fällen nur indirekt als „Eisenregulator“ beteiligt.

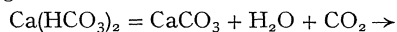
Schließlich sei noch auf die eine Rolle hingewiesen, die das Ca spielen kann, wenn unseres Wissens auch noch keine ökologischen Untersuchun-

gen darüber vorliegen, nämlich seine Rolle als antagonistischer Faktor. Es ist aus einer großen Zahl von physiologischen Untersuchungen (vgl. TROENDLE 1918, KAHO 1926 und viele andere Autoren) bekannt, daß Giftwirkungen einwertiger Ionen (z. B. des Na) durch bivalente Ionen eines anderen (an sich vielleicht ebenfalls giftigen) Elements (z. B. Ca) abgeschwächt oder gegenseitig aufgehoben werden können. Gerade bei der recht häufigen Anwesenheit beträchtlicher Mengen von NaCl mag der Kalkgehalt eines Gewässers eine Art Schutzwirkung auf solche Organismen ausüben, die keine höheren Na-Konzentrationen vertragen.

Außer in der Form des Karbonats tritt das Ca noch als Sulfat (Gips) auf; über dessen Rolle im Haushalt der Gewässer ist noch auffallend wenig bekannt. Man kennt zwar die Reduktion des Gipses durch sulfatreduzierende Bakterien, bei welchem Prozeß  $H_2S$  frei wird und seinerseits durch Schwefelbakterien verarbeitet wird. Als Endprodukt entsteht freie  $H_2SO_4$ , welche die Karbonate des Calciums wieder in Sulfate verwandelt, wodurch der Kreislauf dieser Verbindungen geschlossen wird. Diese Gruppe von Prozessen hat aber doch wohl nur eine  $\pm$  lokale Bedeutung.

Während der Gesamtkalkgehalt eines Gewässers durch geologische Faktoren bedingt ist, ist der *Kreislauf* des Ca in einem geschlossenen Becken ein äußerst komplizierter. Wir müssen uns auf eine knappe Darstellung beschränken und verweisen im übrigen auf die äußerst umfangreiche limnologische Literatur (vgl. THIENEMANN 1926, BREHM 1930).

Dem gelösten Calciumbikarbonat wird in den oberen planktonreichen Wasserschichten (dem Epilimnion), besonders bei eintretendem Mangel an gelöster Kohlensäure durch die autotrophen Planktonten (und zum Teil auch durch die höheren Pflanzen der Vegetationszone) ein Teil der Kohlensäure entzogen und diese zur Assimilation verwandt:



Das äußerst schwer lösliche Monokarbonat wird ausgefällt und sinkt in die tieferen Wasserschichten. Nun kann zweierlei geschehen: entweder wird das  $CaCO_3$  in oligotrophen Seen auf dem Seeboden abgelagert (Seekreide), oder es tritt — besonders in eutrophen Seen — in den tiefen, kohlenäurereichen Schichten ein rückläufiger Prozeß ein. Während der Sommerstagnation findet im Hypolimnion (den bodennahen, unter der Sprungschicht befindlichen Wasserschichten) durch den Verlauf der Fäulnisprozesse im Grundschlamm und teilweise auch im Bodenwasser eine Anreicherung des Wassers mit  $CO_2$  statt; bei Eintritt des Calciumkarbonats in die  $CO_2$ -reichen Schichten wird es in das Bikarbonat zurückverwandelt und verbleibt zunächst in gelöster Form im Hypolimnion. Während der Vegetationsperiode wird also durch die Tätigkeit der Organismen das Epilimnion entkalkt und das Hypolimnion angereichert. Während der im Herbst und Frühling stattfindenden Vollzirkulation gelangt infolge der Durchmischung der Wasserschichten Calcium-

bikarbonat wieder in das Epilimnion, und der Prozeß kann von neuem beginnen.

Wie ein jeder Prozeß vom Zusammenwirken verschiedener Faktoren beeinflusst wird, zeigt in eindrucksvoller Weise die von MINDER (1923) eingehend untersuchte „biogene Entkalkung“ des Zürichsees. Dem ursprünglich oligotrophen Zürichsee werden in der letzten Zeit durch den Einfluß der zunehmenden menschlichen Besiedelung seiner Ufer immer größere Mengen N- und P-haltiger Stoffe zugeführt: der See wird in steigendem Maße „eutrophiert“. Die Folge davon ist eine größere Planktonproduktion; diese wiederum führt zu einer Abscheidung von  $\text{CaCO}_3$  nach dem oben beschriebenen Schema. Der Prozeß verläuft so stürmisch (es wird jetzt jährlich ein etwa 5 mm starkes Kalksediment am Grunde gebildet und das Wasser durch Kreideteilchen von absiebbarer Größe getrübt), daß von einem Gleichgewicht des Kalkkreislaufes nicht mehr die Rede sein kann: es wird mehr Kalk abgeschieden als gelöst — das Wasser muß kalkärmer werden. Grundprofile zeigen, daß die biogene Kalkfällung erst in der jüngsten Zeit eingetreten ist und der See hat jedenfalls auf die Beeinflussung seitens des Menschen „spontan und geradezu titanenhaft reagiert“ (MINDER 1923).

In dem sommerlichen Entkalkungsprozeß spielen natürlich auch die Planktondiatomeen eine wichtige Rolle, doch nicht nur diese. In den Schleimpolstern von *Microneis minutissimum* und zwischen den Stielen von *Gomphonema olivaceum*, die den Schilfstengeln der Vegetationszone des Stechlinsees in Massen aufsaßen, konnten wir große Mengen von abgeschiedenem  $\text{CaCO}_3$  feststellen. Es sei an dieser Stelle auch eine bisher unveröffentlichte Beobachtung meines verstorbenen Freundes Professor St. WISLOUCH mitgeteilt: Von den hohen Ufern eines kleinen Sees in der Nähe des Wigry-Sees in Polen fielen im blaugrünen Wasser rundliche weiße Flecken von mehreren bis vielen Metern im Durchmesser auf. Eine nähere Untersuchung zeigte, daß es sich um große bultenförmige Erhebungen des Seebodens handelte, die durch ihre weiße Farbe gegen die dunkler gefärbten tieferen Partien abstachen. Bei genauerer Betrachtung vom Boot aus sah man, daß die Farbe kein reines Weiß war, sondern gelblich-bräunliche Verfärbungen aufwies. Eine mikroskopische Untersuchung zeigte, daß zwischen dem lockeren  $\text{CaCO}_3$ , das die Hauptmasse der Bulten bildete, eine ungeheure Menge von Diatomeen (*Cymbella*, *Diploneis*, *Navicula*-Arten) lebten. Der See war ausgesprochen oligotroph und planktonarm, und die gefundenen Kieselalgen gehörten zu den banalen, wahrscheinlich ubiquistischen Arten. WISLOUCH nahm an, daß die Diatomeen diese lokalen Kalkablagerungen durch ihre Lebensaktivität verursacht hatten.

In der Diatomeenliteratur findet man häufig Hinweise auf „kalkliebende“ Kieselalgen, und bei dem oben geschilderten Fall könnte man leicht auf die Vermutung kommen, daß es sich um solche handelte. Ohne die Möglichkeit des Bestehens besonderer kalziphilien Arten a priori in Abrede stellen zu wollen, glaube ich nicht, daß man den Einfluß des Ca-Faktors auf die Diatomeenflora eines Gewässers gesondert von den



anderen Faktoren nachweisen kann<sup>1</sup>. Wir haben oben gesehen, in welchen engen Wechselbeziehungen das Ca zu vielen anderen Milieufaktoren steht, und nur Reinkulturen von Diatomeen werden über die eventuellen Spezialanforderungen einiger Arten in bezug auf das Ca Klarheit schaffen können. Und selbst dann sind diese Ergebnisse nicht ohne weiteres auf die Verhältnisse in der freien Natur zu übertragen.

Abgesehen von gewissen Hochmoortypen ist der Kalkgehalt der Binnengewässer im allgemeinen nicht unbeträchtlich (vgl. die Zusammenstellung der Analysen bei HOELL 1928), so daß es zweifelhaft erscheint, ob das Ca öfters als Minimumfaktor auftreten kann, um so mehr als man den Ca-Anspruch der Diatomeen noch nicht kennt. Auch hierüber können nur Reinkulturen entscheiden bzw. Freilandkulturen, wie sie NAUMANN (1929) mit so schönem Erfolg bereits für die Lösung einiger Fragen der Planktonforschung anwandte.

Im Meer tritt — im Gegensatz zum Süßwasser — das Ca vorwiegend als Sulfat ( $\text{CaSO}_4$ , Gips) auf. Die von den Flüssen in das Meer eingeschwemmten Mengen von  $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$  werden wahrscheinlich durch Coccolithophorideen, Foraminiferen u. a. (daneben auch von Korallen und Mollusken) gespeichert. Deren absinkende Kalkskelette sind infolge der großen Tiefen der Weltmeere für den Stoffkreis verloren und bilden gewaltige Meeresablagerungen (Globigerinenschlamm, Pteropodenschlamm).

### 5. Stickstoff und Phosphor.

Diese beiden Elemente werden gewöhnlich bei ökologischen Betrachtungen zusammengefaßt, da die gelösten anorganischen Verbindungen des N und P im Haushalt der Gewässer manches Gemeinsame haben. Sie sind in zweierlei Hinsicht bemerkenswert: 1. die gelösten anorganischen N- und P-Verbindungen gehören zu den notwendigsten Nährstoffen der autotrophen Pflanzen, ohne die ein Aufbau der lebenden Substanz nicht möglich ist, und 2. sie treten beinahe immer — im Süßwasser wie im Meer — als Minimumfaktoren auf. Auch wenn alle übrigen ökologischen Faktoren im Überschuß vorhanden sind, was im Epilimnion in der Regel zutrifft, so wird die Pflanzenproduktion eines Gewässers doch durch seinen Gehalt an N und P bedingt, und Planktonmassenproduktionen stehen mit diesem Faktor in engster Beziehung. Der N+P-Standard ist ein trophischer Faktor in des Wortes vollster Bedeutung und nach NAUMANN (1929) „der zentrale Produktionsfaktor“ im Gewässerhaushalt. Die Freilandversuche NAUMANNs (a. a. O.) bestätigten diese Auffassung: ein Zusatz von N+P-haltigen Lösungen rief in seinen Freilandbecken bald Hochproduktionen von Organismen hervor. „Dabei ist die Lage des übrigen Milieuspektrums belanglos. Die Vegetationsfärbung tritt also

<sup>1</sup> Auffallend ist eine Tatsache: die relative Individuen- und Artenarmut der Diatomeenflora der meisten Gewässer der Kalkgebiete.

trotz z. B.  $p_{\text{H}}$ -Extreme, Eisenmangels und derartiger sonst *qualitativ* ökologisch stark produktionshemmender Faktoren unter allen Umständen ein. Es gibt nämlich eine ganze Reihe Algen, die bei genügendem Gehalt an N und P des Milieus in jeder anderen Hinsicht ganz eurytyp sind. Wir haben also aus diesen Gründen eben in dem N- und P-Standard die primären chemischen Produktionsfaktoren zu erblicken“ (NAUMANN 1929).

In den Gewässern tritt N anorganisch in der Form von Nitriten, Nitraten und Ammoniak, der Phosphor als Phosphat auf. Die Mengen sind äußerst gering und von der chemischen Analyse oft nicht ohne weiteres erfaßbar; als reichliche Mengen von Nitraten werden bereits 1 bis 2 mg/l betrachtet, oligotrophe Gewässer führen nicht oder kaum nachweisbare Mengen. Bei Phosphaten liegen die Verhältnisse ähnlich, doch sind hier die analytischen Methoden empfindlicher und genauer. Das Meerwasser ist noch viel ärmer an N- und P-Verbindungen. Als Beispiel sollen drei Werte für die Helgoländer Bucht angeführt werden, welche im Vergleich mit anderen Meeresabschnitten wegen ihrer Landnähe noch als nährstoffreich zu bezeichnen ist. Die Resultate wurden von SCHREIBER (1927) mit Hilfe seiner scharfsinnigen Methode der „physiologischen Meerwasseruntersuchung“ gewonnen:

	Salzgehalt in ‰	mg N <sub>2</sub>		mg P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	
		in cbm	in l	in cbm	in l
Elbmündung bei Kuxhaven	5,8	544	0,544	271	0,271
Am Feuerschiff Elbe I . . .	25,0	86	0,086	38	0,038
Bei Helgoland . . . . .	27,8	3	0,003	2	0,002

Wie aus den Zahlen ersichtlich, beträgt die Menge der gelösten N- und P-Verbindungen in der noch immerhin landnahen und durch den Elbstrom „gedüngten“ Helgoländer Bucht einen geringfügigen Prozentsatz der N- und P-Standard des Süßwassers.

Die anorganischen N- und P-Verbindungen der Gewässer sind teils allochthonen, teils autochthonen Ursprungs. Sowohl in Binnenseen als in das Meer werden ständig durch Flüsse, Bäche u. a. Mengen von N- und P-Verbindungen eingeführt (man denke z. B. an die Selbstreinigung der Flüsse, Abschnitt A II 7), zum Teil als organische Stoffe, die an Ort und Stelle weiter abgebaut werden, zum Teil als anorganische Salze. Bei den Binnengewässern kommt ein großer Teil des Stickstoffes der im Hypolimnion und Grundschlamm faulenden Tier- und Pflanzenleichen während der Vollzirkulation in den Stoffkreislauf zurück. Bei dem Meer ist dies infolge der bedeutenderen Tiefen und der abweichenden Thermik nur in beschränktem Maße der Fall, und der Reichtum der Ozeane an N- und P-Verbindungen steht wesentlich im Zusammenhang mit den Gebieten aufsteigenden Tiefenwassers sowie den Mündungsgebieten von Flüssen (vgl. S. 232).

Es sei noch kurz daran erinnert, daß das Meer Bakterien beherbergt, welche elementaren Stickstoff zu assimilieren vermögen (*Azotobacter*, *Clostridium*); ferner ist die Anwesenheit von nitrifizierenden Bakterien (d. h. solchen, die  $\text{NH}_3$  und  $\text{NO}_2$  zu  $\text{NO}_3$  oxydieren) erwiesen. Diesen Lebewesen stehen die sog. denitrifizierenden Mikroorganismen entgegen, welche Stickstoffverbindungen abbauen unter Ausscheidung von freiem N. Die Bedeutung dieser Vorgänge im Haushalt der Meere ist noch ungeklärt und wir verweisen diesbezüglich auf die grundlegende und zusammenfassende Arbeit von ISSATSCHENKO (1914).

In den Beziehungen zum N+P-Standard der Gewässer dürften sich die Diatomeen nicht in wesentlichen Punkten von anderen Algengruppen unterscheiden. Da der N+P-Standard einen der wichtigen Faktoren für die Trophiestufen der Gewässer (wohlgemerkt: einen von vielen!) bildet, ist es auch in diesem Falle schwer oder nicht möglich, den Einfluß des N+P-Gehaltes des Wassers auf die Diatomeen gesondert zu betrachten.

Durch die Versuche RICHTERS (1906, 1909) und MEINHOLDS (1911) ist es erwiesen, daß die Diatomeen gewisse *organische* N- und P-haltige Stoffe verarbeiten können. Es wäre sehr erwünscht, daß man sich mit der schwierigen Frage befaßte, inwieweit die Kieselalgen auch solche organischen Stoffe assimilieren können, die in den Gewässern in gelöster Form auftreten.

In der letzten Zeit sind insbesondere von Meeresforschern Bedenken laut geworden, ob tatsächlich der N+P-Standard den für die Planktonproduktion ausschlaggebenden Minimumfaktor darstellt. KREPS u. VERJBINSKAJA (1930) fanden, daß die Planktondichte in den einzelnen Abschnitten des Barentsmeeres durchaus nicht der Verteilung von N+P entspricht; ähnliches berichtete schon GRAN (1915). In einer wichtigen vorläufigen Mitteilung stellt GRAN (1931) die Vermutung auf, daß unter Umständen das Eisen im Meerwasser die Rolle des Minimumfaktors übernehmen kann, und zwar Eisen in komplexer Form (z. B. in Verbindung mit Humussäure), das auch bei alkalischer Reaktion des Mediums noch in Lösung bleibt; dies müßte die Vorbedingung sein, da ja bekanntlich das Meerwasser alkalisch reagiert. Eine Anzahl groß angelegter Versuche, die GRAN in der obigen Arbeit anführt, ergaben das verblüffende Resultat, daß Zusatz von Erdextrakt (dessen Fe-Gehalt im gegebenen Falle nach GRAN ausschlaggebend ist) zum Meerwasser eine weit höhere Planktonproduktion hervorruft, als Zusatz von N oder P. Es scheint aus diesen Versuchen einwandfrei hervorzugehen, daß die Bedeutung des Eisens, namentlich in seinen komplexen Verbindungen, als Produktionsfaktor des Meeres bisher übersehen worden ist. Das Tatsachenmaterial ist noch zu gering, um sichere Schlüsse zu ziehen, und man wird mit Interesse die Weiterentwicklung und Nachprüfung der Theorie von GRAN verfolgen.

## 6. Eisen.

Obgleich es längst bekannt war, daß auch das Fe zu den notwendigen Nährsalzen der Pflanzen gehört und in geringen Mengen den Organismen dargeboten werden muß, sind exakte Untersuchungen über die Beziehungen dieses Elements zu den Algen erst in jüngerer Zeit angestellt worden. USPENSKI u. USPENSKAJA (1925) gelang es zunächst, die schwer kultivierbaren *Volvox globator* und *Volvox minor* in absoluter Reinkultur zu erhalten und zu beweisen, daß diese Organismen an eine gewisse eng begrenzte Eisenkonzentration gebunden sind, außerhalb welcher *Volvox* nicht existieren kann.

Danach führte USPENSKI (1927) eine breit angelegte Untersuchung eines Fluß- und Bachsystems durch, wobei besonderes Gewicht auf die Erfassung des Zusammenhanges zwischen Fe-Standard und Algenflora gelegt wurde.

Auf Grund seiner Erfahrungen kam USPENSKI (1927) zu der Überzeugung, daß Eisen ein viel wichtigerer ökologischer Faktor ist, als bisher angenommen wurde, und daß der  $p_{\text{H}}$ -Standard der Gewässer nur eine sekundäre Rolle spielt, indem er die Löslichkeit des Eisens beeinflußt. Der optimale Fe-Standard schwankt für die einzelnen Arten zwischen 0,2—2,0 mg/l; eine 2—3fache Menge kann zu ausgesprochenen Vergiftungserscheinungen führen. Das dem Eisen verwandte Mangan steht in seiner physiologischen Wirkung weit hinter dem Fe zurück. Organische Substanzen paralisieren die Wirkung des Fe.

An Hand seiner Ergebnisse glaubt USPENSKI, daß die Verteilung der Algen in den Gewässern vielfach entsprechend ihren Ansprüchen an den Fe-Standard erfolgt. Der Eisenstandard der Gewässer hätte zufolge der Theorie von USPENSKI eine selektive Wirkung, ähnlich wie wir dies vom NaCl-Standard vermuten.

Auch NAUMANN (1929) schließt sich USPENSKI an und vermutet, daß „die Lage des Fe-Spektrums vor allem für die qualitative Entwicklung der Algen eine zentrale Rolle spielt“.

Will man die physiologisch-ökologische Rolle des Fe charakterisieren, so kann man sagen, daß das Fe zwar in ziemlich engen Grenzen ein trophischer Faktor ist, aber bei Unterschreitung derselben leicht zum Minimumfaktor, bei Überschreitung zum Giftfaktor werden kann. Hieraus folgt wohl seine auslesende Wirkung. GRAN (1931) glaubt dem Eisen namentlich in seinen komplexen Verbindungen eine wichtige Rolle als Milieufaktor bei der Planktonproduktion des Meeres zuschreiben zu müssen; vgl. hierzu das vorhergehende Kapitel (Stickstoff und Phosphor).

Der Kreislauf des Fe in den Gewässern ist sehr verwickelt, und viele Faktoren spielen hierbei mit. Es dürfte als sichergestellt gelten, daß infolge ihrer höheren Löslichkeit die Ferrosalze die größere Giftwirkung besitzen; sie werden bei  $\text{O}_2$ -Überschuß leicht zu Ferriverbindungen oxidiert, ausgefällt und der Wirkung auf die Organismen zum größten Teil

beraubt. In der sauerstoffarmen, CO<sub>2</sub>- und H<sub>2</sub>S-reichen Tiefe tritt aber wieder zum Teil Reduktion zu Ferrosalzen ein, und das Eisen gelangt wieder in den Kreislauf. Es verhält sich also in mancher Beziehung ähnlich dem Ca und dem P.

Daß auch gewisse „Eisenorganismen“ (Bakterien, Flagellaten, Cyanophyceen, Rhizopoden) durch Fällung und Speicherung des Fe in ihren Membranen und Gehäusen im Kreislauf des Eisens eine Rolle spielen können, sei nur nebenbei erwähnt (vgl. NAUMANN 1921, CHOLODNY 1926).

Eine Untersuchung über die Ansprüche der Diatomeen an den Eisengehalt natürlicher Gewässer hat bisher nur USPENSKI (1927) angestellt. Danach vertragen die Kieselalgen im allgemeinen eine ziemlich hohe Fe-Dosierung. *Diatoma vulgare* und *Melosira varians* sollen in ausgesprochener Weise einen höheren Fe-Standard bevorzugen (diese Feststellung kann unseres Erachtens nicht allgemein gelten: in Deutschland sind uns viele Standorte bekannt, deren Eisengehalt die üblichen Grenzen nicht übersteigt, an denen aber trotzdem eine reiche Entwicklung der genannten Algen stattfindet). Im Zusammenhang damit sei erwähnt, daß wir in den vielen eisenreichen Gewässern Finnlands eine eigenartige Diatomeengesellschaft, bestehend aus *Stauroneis phoenicenteron* und einigen großen *Pinnularia*-Arten ziemlich regelmäßig beobachteten. Diese Kieselalgen wuchsen stets in bedeutenden Mengen in Wiesen- bzw. Sumpfgräben, in denen das Eisenoxydhydrat in großen braunen Flocken abgeschieden wurde. Das p<sub>H</sub> wurde nicht bestimmt, und so ist es sehr wohl möglich, daß das Wasser nur ganz wenig Eisen enthielt, und die auf den ersten Blick siderophil erscheinenden Diatomeen in keinerlei Beziehung zum Eisengehalt des Wassers standen. Mit Standortsangaben ohne genauere Berücksichtigung der Hauptfaktoren läßt sich nach dem heutigen Stand der Ökologie eben nichts anfangen.

Trotz der glänzenden Reinkulturversuche USPENSKIS ist die Übertragung von deren Ergebnissen auf die Verhältnisse der freien Natur doch wohl nicht ohne weiteres angebracht. Die Herauslösung eines Einzel-faktors, der in Wechselwirkung mit so vielen anderen steht, ist immer außerordentlich schwierig, und die Zukunft muß über die allgemeinere Anwendung der Theorie von USPENSKI entscheiden. Es darf nicht unerwähnt bleiben, daß einige Forscher, welche die Theorie in ihrem Untersuchungsgebiet nachprüften, zu anderen Schlüssen über die Bedeutung des Fe-Standards gelangten (vgl. z. B. HOELL 1928).

## 7. Organische Stoffe.

Durch die an Hand absoluter Reinkulturen durchgeführten Versuche RICHTERS (1906, 1909) und MEINHOLDS (1911) ist es exakt nachgewiesen, daß Diatomeen fakultativ organische Stoffe verarbeiten können. Von den geprüften organischen Substanzen erwiesen sich als besonders wachstumsfördernd: in erster Linie das Leuzin, ferner Asparagin, Albu-

min, Pepton, Mannit, Glykose, Äpfelsäure, also sowohl stickstofffreie wie stickstoffhaltige Verbindungen.

Daß die Diatomeen in der freien Natur häufig Gewässer bewohnen, die organische Stoffe enthalten, ist seit langem bekannt. KOLKWITZ u. MARSSON (1908) verwandten einige Kieselalgen als Indikatoren für die  $\alpha$ - und  $\beta$ -mesosaprobe Zonen organisch verunreinigter Gewässer. Insbesondere sind es *Nitzschia*-Arten, die mit Vorliebe organische Abwässer bewohnen. So sammelten wir braune Diatomeenfladen, die beinahe ausschließlich aus Nitzschien zusammengesetzt waren, und zwar in flachem Uferwasser der Saale bei Jena unmittelbar am Ausfluß eines städtischen Gullys. Nur in der unmittelbaren Nähe der Ausflußöffnung war eine derartige Hochproduktion zu bemerken, obgleich der Charakter des Grundes in der Umgebung der gleiche war.

Bei der Deutung derartiger Befunde muß man sehr vorsichtig sein. Die Bevorzugung verunreinigter Standorte braucht nicht auf die Gegenwart organischer Stoffe zurückzuführen sein, sondern kann sich auf die (häufig im Abwasser vorhandenen) Nitrate bzw. Nitrite und Phosphate beziehen. Die Entscheidung darüber, ob und welche organischen Stoffe von Diatomeen aufgenommen werden, kann nur auf Grund von Reinkulturversuchen erfolgen, da die Gegenwart von Bakterien das Resultat beeinflussen muß. Daher geht BUDDÉ (1930) wohl entschieden zu weit, wenn er schreibt: „Versuche ergaben, daß sie (die Diatomeen) befähigt sind, Fettsäuren, Aminosäuren, Harnstoff, Skatol, Peptone u. a. zu verarbeiten.“ BUDDÉ stützt sich hierbei auf ältere Versuche von BOKORNY, LOEW, PFEIFER und EISENLOHR, die alle nicht mit bakterienfreien Reinkulturen arbeiteten, und deren Resultate daher nicht als absolut einwandfrei gelten können.

Immerhin ist es zweifellos, daß bestimmte Diatomeen organische Substanzen verarbeiten können, wenn sich auch die verschiedenen Arten in dieser Beziehung sehr ungleich verhalten dürften. Wie groß ihre Rolle bei der Selbstreinigung der Gewässer ist, läßt sich noch nicht übersehen. Jedenfalls ist bereits die Tatsache ihrer Gegenwart in den Zonen abklingender Selbstreinigung von Bedeutung, schon — wie auch BUDDÉ (a. a. O.) bemerkt — wegen ihrer Sauerstoffentwicklung.

In den Binnengewässern findet man stets einen gewissen Gehalt an gelösten organischen Stoffen vor; sogar die oligotrophen Seen zeigen einen Kaliumpermanganatverbrauch von etwa 10—25 mg/l, während bei eutrophen Seen Werte bis etwa 80 mg/l erreicht werden können. Über die Wirkung dieser gelösten organischen Substanzen auf die Diatomeen ist noch nichts Sicheres bekannt. Bei den zur Mixotrophie neigenden Arten (z. B. Nitzschien) ist es theoretisch nicht unmöglich, daß bei ungünstigen Lebensbedingungen (z. B. ungenügender Lichtintensität) die Aufnahme von C und N heterotroph aus organischen Substanzen erfolgen kann.

Neben den bisher besprochenen fäulnisfähigen (sogenannten agilen)

organischen Verbindungen muß noch eine Gruppe von organischen Stoffen — den Humusstoffen — der Moorgewässer gestreift werden. Im Gegensatz zu den agilen Stoffen sind die Humusstoffe, über deren Wesen man noch wenig unterrichtet ist, schwer angreifbar und besitzen zum Teil ausgesprochene antiseptische Eigenschaften. Obgleich diese in Moorgewässern gewöhnlich in größeren Mengen auftretenden Stoffe stickstoffhaltig sind, vermögen die Diatomeen wahrscheinlich nicht, die Humussubstanzen zur Verwertung ihres N abzubauen. Die ausgesprochenen Humusgewässer, die im übrigen sehr wenig anorganische Substanzen enthalten, sind daher physiologisch nährstoffarm und ihre Diatomeenflora trägt dementsprechend den Charakter der Anpassung an Nährstoffarmut, was schon durch die geringe Artenzahl dieser Gewässer zum Ausdruck kommt (vgl. Abschnitt A: Moore).

Außer den ausgesprochenen Moorgewässern, deren Wasser bedeutende Mengen gelöster Humusstoffe enthält, weisen auch viele andere Gewässer einen gewissen Gehalt an diesen Substanzen auf. UTERMÖHL (1925) machte auf die Bedeutung des Humusgehaltes aufmerksam und hält ihn bei der Beurteilung der Planktonproduktion der Gewässer für sehr wichtig. UTERMÖHL schlug vor, die Gewässer nach ihrem Humusgehalt in

oligohumose,  
mesohumose und  
polyhumose

Gewässer zu gliedern. USPENSKI (1927) und NAUMANN (1929) sehen die Bedeutung des Humusgehaltes in seinem Verhalten zum Eisen; da Humusstoffe eine Pufferung des Eisens bewirken, wäre demnach das letztere Element für die biologisch auslesenden Wirkungen des Humusgehaltes ausschlaggebend.

Im Meer tritt die Rolle der organischen Substanzen im allgemeinen in den Hintergrund, wenn man von den zum Teil noch hypothetischen Spuren gelöster Kohlehydrate u. a. absieht, denen PUETTER (1909) eine so große Rolle bei der Ernährung der Meeresorganismen zuschreibt. Ein Versuch an Diatomeen ist gewiß bedeutungsvoll. Bei der Kultur von *Thalassiosira* spec. in künstlichem Seewasser gedieh die Alge nicht; es brauchte jedoch nur eine geringe Menge von natürlichem Seewasser (z. B. nur 1%) zugesetzt zu werden, um die Kieselalge sofort zu einer lebhaften Entwicklung anzuregen. Zum mindesten zeigt der Versuch, daß außer den in künstlichem Seewasser beinahe vollständig enthaltenen Salzen noch Spuren anderer Stoffe im natürlichen Seewasser vorhanden sein müssen. Weitere Versuche gaben Hinweise darauf, daß es sich um organische Stoffe handelt, die augenscheinlich auch in so geringen Mengen wirksam, ja notwendig sind. Demgegenüber stehen sehr ähnliche Versuche von GRAN (1931, vgl. Abschnitt: Stickstoff und Phosphor, S. 282), welcher die stimulierende Wirkung geringerer Mengen von zugesetztem

Erdextrakt dem darin enthaltenen komplex gebundenen Eisen zuschreibt.

Es ist bedauerlich, daß seit den Versuchen RICHTERS an *Nitzschia palea*, *Nitzschia putrida* und *Navicula minuscula*, also immerhin seit über 20 Jahren, keine Studien über die Aufnahme von organischen Stoffen durch andere Diatomeen gemacht worden sind: dies hängt wohl zum Teil mit der Schwierigkeit der Gewinnung absoluter Reinkulturen bei den Diatomeen zusammen.

### 8. Giftstoffe.

An den natürlichen Standorten kommen nur verhältnismäßig wenige Giftstoffe zur Einwirkung auf die Diatomeenflora. Und in den meisten Fällen ist es nur dem Einfluß des Menschen zuzuschreiben, wenn überhaupt Giftstoffe an die natürlichen Biotope der Kieselalgen gelangen. Die giftigen Substanzen können entweder in gelöster Form die aquatischen Standorte, oder in Gasform die aerischen Standorte der Diatomeen bedrohen. Im allgemeinen ist die Giftwirkung lokalisiert und nicht bedeutend.

Die *aquatischen Standorte* sind der Wirkung giftiger Abwässer ausgesetzt. Doch sind die Mengen der Gifte, die mit den Abwässern abgehen, in der Regel so gering (im Verhältnis zur Wasserführung der sie aufnehmenden Gewässer), daß sie sofort nach Einleitung in natürliche Gewässer stark verdünnt werden und eine schädigende Wirkung auf die Kieselalgen sich nicht oder kaum bemerkbar macht. Genau genommen wirken ja die meisten Abwässer (organische wie anorganische) in größerer Menge tödlich auf die Diatomeenflora eines Gewässers, doch muß man hier wohl zwischen der durch Abwässer hervorgerufenen Milieuänderung (z. B. der bei organischen Abwässern auftretenden Sauerstoffzehrung und Bakterienentwicklung) und einer spezifischen Giftwirkung einen Unterschied machen.

Sehr deutliche Giftwirkungen machen sich nach der Einwirkung phenolhaltiger Abwässer, wie sie unter anderem die Koksschwelereien liefern, bemerkbar. In einem der — glücklicherweise sehr seltenen — Fälle wurden die Abwässer einer Schwelerei bei Bitterfeld zunächst in einen etwa 2 m breiten und 1,5 m tiefen Graben geleitet, der nach einem Laufe von etwa 2 km in einen kleinen Fluß (die FöÙe) einmündete. Da die Phenole nur schwer zersetzlich sind, erstreckte sich deren Wirkung auf eine sehr lange Strecke: etwa 5 km unterhalb der Mündung des Grabens roch der schwarzbraune weiche Schlamm des Flusses noch intensiv nach Phenol und chemisch konnte dieses noch weit flußabwärts nachgewiesen werden. Im Graben konnten so gut wie keine Organismen gefunden werden, und auch die höhere Pflanzenwelt mied die Grabenränder; sogar die weiter abseits wachsenden Gräser zeigten Vergilbungserscheinungen. Erst nach der Verdünnung durch das Flußwasser traten die ersten Organismen auf. Der Fluß war vorher durch organische Ab-



wässer leicht verunreinigt, die er normalerweise nach kurzem Laufe verarbeitet hätte. Durch den Eintritt des Phenolwassers wurde der Selbstreinigungsprozeß jäh unterbrochen und erst nach einer weiten Strecke wieder aufgenommen, nachdem die Phenole — anscheinend vom Schlamm mechanisch absorbiert oder chemisch gebunden — ihre Giftwirkung verloren hatten. Fluß und Graben waren durch Chloride und Sulfate leicht versalzen, und die sich einstellende Diatomeenflora trug ausgesprochen mesohaloben Charakter (*Thalassiosira fluviatilis*, *Synedra affinis* und *pulchella*, *Nitzschia apiculata*, *Navicula pygmaea*, *Amphora coffaeiformis*). Interessant ist die Tatsache, daß als erster Pionier — in wenigen lebenden Exemplaren bereits im Unterlauf des Grabens — sich *Amphora coffaeiformis* einstellte.

Das beschriebene Beispiel stellt einen der seltenen und immer seltener werdenden Fälle von Giftwirkung auf Flußläufe und deren Flora und Fauna dar, da die zuständigen Behörden der Kulturstaaten darauf sehen, daß die Menge der abgeleiteten giftigen Substanzen in einem gewissen, unschädlichen Verhältnis zur Wasserführung der aufnehmenden Gewässer (Vorfluter) steht.

Im Meer kommen Giftwirkungen kaum zustande, weil dessen ungeheure Wassermassen im Verein mit den Gezeiten eine sofortige unendliche Verdünnung der Giftstoffe bewirken. Immerhin mögen in flacheren Buchten gezeitenloser Meere unter Umständen Giftwirkungen nachzuweisen sein. Sehr wertvoll ist in dieser Beziehung ein Hinweis von FUNK (1927), der eine Verödung der Algenvegetation an zahlreichen Stellen des Golfes von Neapel feststellte, und zwar an solchen Stellen, wo Metallreste, namentlich Konservenbüchsen u. a. in Massen den Grund bedeckten. FUNK fand an diesen Stellen als einzige Alge *Corallina* und läßt die Frage offen, ob die Verödung auf die Giftwirkung gelöster Metallverbindungen oder auf andere Ursachen zurückzuführen ist. Wenn man bedenkt, daß das Seewasser in hohem Maße metallösende Eigenschaften besitzt, daß ferner das Mittelmeer praktisch keine Gezeiten hat und eine oligodynamische Wirkung der Schwermetalle (Sn, Cu, Pb) sich unter diesen Umständen auf größere Zonen erstrecken könnte, gewinnt die Annahme der direkten Giftwirkung an Wahrscheinlichkeit.

Bei den *aerischen Standorten* sind es in erster Linie giftige Gase, welche die atmophytischen Kieselalgen beeinflussen können. An solchen Gasen kommen vorwiegend die Rauchgase von Fabriken und Heizungen in Frage, deren giftigste und am häufigsten auftretende Anteile  $\text{SO}_2$ , Cl, HCl,  $\text{H}_2\text{S}$  sind. Diese Gase werden zwar beständig in großen Mengen erzeugt, aber gewöhnlich durch die enormen Luftmassen derartig verdünnt, daß ihre quantitative Bestimmung und der exakte Nachweis ihrer Giftwirkung auf die Vegetation zu den schwierigsten Aufgaben gehören.

Direkte Beobachtungen über die Wirkung giftiger Gase auf die atmophytischen Diatomeen sind unseres Wissens noch nicht gemacht worden.

Die Wirkung schädlicher Gase dürfte sich unseres Erachtens hauptsächlich auf die bryophytischen Diatomeen geltend machen, und hier werden wahrscheinlich zunächst die Moose (in deren Schutz die Diatomeen gedeihen und die bekanntlich auf Atmosphärien besonders stark reagieren) betroffen, so daß vielleicht der Effekt auf die Kieselalgen nur ein indirekter ist, indem erst die Moose absterben und darauf die ihres Schutzes gegen Trockenheit beraubten Kieselalgen.

Eine Sonderstellung unter den Giftstoffen nimmt der Schwefelwasserstoff ein. Da er seine Entstehung nicht nur dem Einfluß des Menschen verdankt, sondern auch in den Gewässern ein wichtiges Glied im natürlichen Kreislaufe der Stoffe bildet, soll er gesondert betrachtet werden.

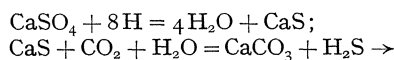
### 9. Schwefelwasserstoff.

H<sub>2</sub>S kann in süßen und salzigen Gewässern auf mannigfache Weise entstehen. Es wurde bereits in Abschnitt II (Abwässer) die Entstehung von H<sub>2</sub>S bei dem Prozeß des Abbaues der organischen Substanzen von Abwässern besprochen; doch bedeutet dieser Prozeß im allgemeinen Haushalt der Gewässer nur einen Spezialfall.

In allen natürlichen Gewässern werden Teile von abgestorbenen Tieren und Pflanzen sowie die Exkremeute der ersteren als organischer Schlamm abgelagert. Natürlich findet eine solche Ablagerung nur in ruhigen Gewässern, also in den Seen und Weihern, auch in Meeresbuchten, statt, während in Flüssen und Bächen der entstehende Schlamm meistens durch die Strömung getragen, an geeigneten ruhigen Stellen (Buchten, Altwässern) zusammengeschwemmt wird. Bei genügendem Abschluß vom Licht und geringem Gehalt an Sauerstoff, d. h. unter Bedingungen, die bei unseren eutrophen Gewässern erfüllt werden, finden im Schlamm unter Mitwirkung anaerober Bakterien gewisse Reduktionserscheinungen statt. Hierbei wird die organische Substanz zersetzt unter Bildung von H<sub>2</sub>S, daneben auch von CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub> und H.

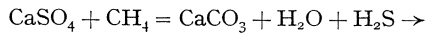
Dieser Prozeß findet in ganz großem Ausmaße in den meisten stehenden Gewässern statt; in bestimmten Fällen (saure Reaktion des Wassers bei dystrophen Gewässern) kann er allerdings behindert oder unterdrückt werden, und in extrem oligotrophen findet er aus Mangel an fäulnisfähigen Substanzen überhaupt nicht statt.

Eine weitere Entstehungsart, die man häufig in Küstengebieten antrifft, ist die Zersetzung von Gips unter dem Einfluß von *Microspira*. Hierbei wird CaSO<sub>4</sub> schließlich unter Bildung von H<sub>2</sub>S zu CaCO<sub>3</sub> reduziert. Nach BEIJERINCK (1895) verläuft der Vorgang auf folgende Weise:



Schließlich kann der Gips nach NADSON (1903, 1928) auch durch die Tätigkeit von *Bacillus mycoides* und *Bacterium vulgare* bei Gegenwart von

Methan ebenfalls in  $\text{CaCO}_3$  verwandelt werden, unter Freiwerden von  $\text{H}_2\text{S}$ :



Wenngleich der *reine* Schwefelwasserstoff für alle Organismen ein heftiges Gift sein dürfte<sup>1</sup>, so haben sich manche Lebewesen an ± hohe  $\text{H}_2\text{S}$ -Spannungen angepaßt, und manche, wie Schwefelbakterien und eine ganze Anzahl „sapropelischer“ Organismen, sind sogar auf einen bestimmten Gehalt an  $\text{H}_2\text{S}$  angewiesen. Wenn man daher von Anpassung an  $\text{H}_2\text{S}$  spricht, so ist stets doch nur die Anpassung an bestimmte  $\text{H}_2\text{S}$ -Konzentrationen gemeint.

Es ist unbekannt, bei welchen  $\text{H}_2\text{S}$ -Konzentrationen die Diatomeen noch leben können. Manche Anzeichen sprechen aber dafür, daß wenigstens einige Arten einen ziemlich hohen Gehalt von  $\text{H}_2\text{S}$  ertragen können und in dieser Beziehung wahrscheinlich resistenter sind als die Chlorophyceen und jedenfalls hierin die Konjugaten übertreffen, jedoch weniger widerstandsfähig sind als die Cyanophyceen.

Wenngleich LAUTERBORN (1915) schreibt, daß er im allgemeinen nur „zufällig verschlagene“ Kieselalgen in seinen Proben fand, so glauben wir doch, daß dies nur für seine Standorte gilt. Wenigstens haben wir sehr häufig und an verschiedenen Standorten auf der Oberfläche von schwarzem, stinkendem Faulschlamm eine überraschend individuenreiche Diatomeenflora feststellen können. Als regelmäßig an solchen Orten auftretende Formen möchte ich nennen: *Cyclotella meneghiniana* (besonders in schwach versalzten Gewässern), *Caloneis amphibaena* und einige *Nitzschia*-Arten. Sehr wahrscheinlich werden auch gewisse Surirellen, *Campylodiscus* und viele andere, in der Tiefe lebende Grundformen eine höhere  $\text{H}_2\text{S}$ -Konzentration ertragen können. Es sei ferner auf die Bemerkung BENECKES (1900) verwiesen, der auf dem von *Beggiatoa* bedeckten, schwarzen, stinkenden Schlamm der Kieler Förde häufig goldgelbe Diatomeenkolonien sah; es ist bekannt, daß das massenhafte Auftreten von *Beggiatoa* an recht hohe  $\text{H}_2\text{S}$ -Spannungen gebunden ist (vgl. BAVENDAMM 1924). Leider fehlen noch Untersuchungen darüber, und man muß sich zunächst auf diese Hinweise beschränken. MOLISCH (1926) bemerkt bei der Besprechung der Lebewelt schwefelwasserstoffhaltiger Thermen, daß zwar die Schwefelbakterien besser an hohe  $\text{H}_2\text{S}$ -Konzentrationen angepaßt sind, als Cyanophyceen und Diatomeen, „aber sicher ist, daß viele Arten von diesen in ziemlich schwefelwasserstoffreichen Wässern leben und gedeihen können. Sie vertragen Mengen von diesem Gase, die für andere Pflanzen tödlich sind“. Wenngleich auch MOLISCH

<sup>1</sup> Das Musterbeispiel für die Giftwirkung des  $\text{H}_2\text{S}$  bildet das Schwarze Meer, das von einer Tiefe von etwa 200 m an einen hohen  $\text{H}_2\text{S}$ -Gehalt aufweist, der sich bis zur Tiefe von 2500 m um fast das 20fache steigert. In diesem ungeheuren Lebensraum ist alles Leben, abgesehen von anaeroben Schwefelbakterien, erloschen.

den Gehalt an  $H_2S$  in den untersuchten Gewässern nicht bestimmt hat, so ist seine Feststellung trotzdem von höherem Wert, als alle Angaben über das Vorkommen von Kieselalgen auf oder in Faulschlamm. Man wird nämlich kaum je das  $H_2S$ -Gefälle in den direkt über dem Schlamm lagernden Wasserschichten ganz richtig bestimmen können, während bei den Thermen die ganze Wassermasse einen bestimmten, in allen Schichten  $\pm$  gleichmäßigen  $H_2S$ -Gehalt aufweisen dürfte. Dies gibt für zukünftige Untersuchungen über  $H_2S$ -Anpassungen den Fingerzeig, die  $H_2S$ -haltigen Gewässer, vor allem Thermen, besonders zu berücksichtigen.

Das *Methan* ( $CH_4$ ), das sich bei der Zersetzung organischer Stoffe (insbesondere der Zellulose) bildet, ist viel weniger wichtig, als der Schwefelwasserstoff. Zudem ist es auch nur sehr wenig wasserlöslich. Es dürfte in wesentlich abgeschwächtem Maße ähnliche Wirkungen wie  $H_2S$  besitzen, doch ist über den Einfluß dieses Gases auf die Algen, insbesondere die Kieselalgen, noch nichts bekannt.

#### 10. Der Sauerstoff.

Der Sauerstoff ist in gelöster Form in jedem Oberflächenwasser in größerer oder geringerer Menge vorhanden und gehört zu den Faktoren, die für das Leben der meisten Organismen (mit Ausnahme der anaeroben Spaltpflanzen) notwendig sind. Während die vertikale Verteilung des  $O_2$  in den Meeren im allgemeinen  $\pm$  konstant ist und nur durch Strömungen, Eismassen und dergleichen beeinflußt wird, unterliegt die Sauerstoffschichtung gewisser Seen der temperierten Zone eigenartigen, jahreszeitlichen Veränderungen, die mit der Thermik und den biologischen Vorgängen dieser Gewässer in unmittelbarer Beziehung stehen (vgl. auch Abschnitt: Temperatur); auch der Charakter der Vertikalverteilung des Sauerstoffes ist für die einzelnen Gewässertypen außerordentlich charakteristisch.

Wir sahen (vgl. Abschnitt: Seen), daß die eutrophen Seen infolge ihres nährstoffreichen Wassers eine reiche Entwicklung von Zoo- und Phytoplankton aufweisen. Die absterbenden und absinkenden Plankter lösen in den tieferen Wasserschichten eine Kette von Zersetzungsprozessen aus, die hauptsächlich durch die Tätigkeit von Bakterien eingeleitet werden. Die Prozesse sind mit einer Sauerstoffzehrung des Wassers verbunden: das Tiefenwasser der eutrophen Seen wird sauerstoffarm. Dabei sind die oberflächlichen Schichten (das Epilimnion, vgl. Abschnitt: Temperatur) sehr sauerstoffreich: der natürliche  $O_2$ -Gehalt des Epilimnions (der hauptsächlich aus der Atmosphäre stammt) kann durch die assimilatorische Tätigkeit des Phytoplanktons noch wesentlich erhöht werden (nach MINDER 1923 b bis 150% der Sättigungsgrenze). Da während der Hauptvegetationsperioden des Phytoplanktons der See sich im Zustand der thermischen Stagnation (vgl. Abschnitt: Temperatur) befindet, so ergibt

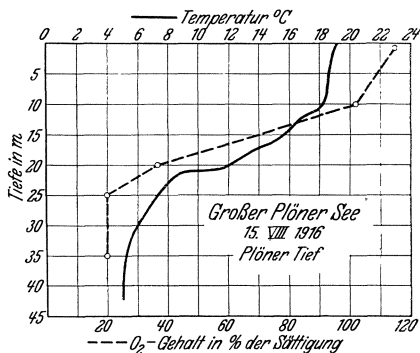


Abb. 3. Sauerstoff- und Temperaturschichtung in einem eutrophen See. (Nach THIENEMANN.)

entsprechend unbedeutenden Zersetzungserscheinungen in den tieferen Wasserschichten (dem Hypolimnion, vgl. Abschnitt: Temperatur) vermögen daher keinen wesentlichen Sauerstoffschwund hervorzurufen: das Tiefenwasser der oligotrophen Seen ist sauerstoffreich. Das Oberflächenwasser dieser Seen ist dagegen häufig sauerstoffärmer als das Epilimnion eutropher Seen, da die Assimilationsstätigkeit des schwach entwickelten Phytoplanktons keine wesentliche Anreicherung des O<sub>2</sub> hervorrufen kann. Abb. 4 zeigt die während der Sommerstagnation aufgenommene Kurve der Temperatur- und O<sub>2</sub>-Verteilung.

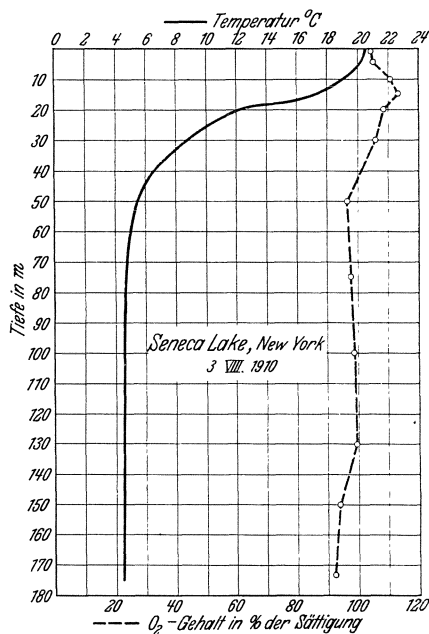


Abb. 4. Sauerstoff- und Temperaturschichtung in einem oligotrophen See. (Nach THIENEMANN.)

Organismen als durch die Oxydation der Humusstoffe bedingt. Bemerkenswert ist, daß in manchen Hochmoorgewässern schon wenige Zentimeter unter der Oberfläche das Wasser völlig sauerstofffrei ist.

sich eine Schichtung des O<sub>2</sub>, wie sie in Abb. 3 dargestellt und für eutrophe Seen bezeichnend ist.

Der Sauerstoffgehalt (unterbrochene Linie) beträgt im dargestellten Falle dicht unter der Oberfläche etwa 114%, von 25 m Tiefe an dagegen nur etwa 20% der Sättigungsgrenze.

Anders verhalten sich in dieser Beziehung die oligotrophen Seen. Die Nährstoffarmut ihres Wassers bedingt nur eine geringe Planktonentwicklung; die entsprechenden unbedeutenden Zersetzungserscheinungen in den tieferen Wasserschichten (dem Hypolimnion, vgl. Abschnitt: Temperatur) vermögen daher keinen wesentlichen Sauerstoffschwund hervorzurufen: das Tiefenwasser der oligotrophen Seen ist sauerstoffreich. Das Oberflächenwasser dieser Seen ist dagegen häufig sauerstoffärmer als das Epilimnion eutropher Seen, da die Assimilationsstätigkeit des schwach entwickelten Phytoplanktons keine wesentliche Anreicherung des O<sub>2</sub> hervorrufen kann. Abb. 4 zeigt die während der Sommerstagnation aufgenommene Kurve der Temperatur- und O<sub>2</sub>-Verteilung.

Die obersten Wasserschichten weisen einen Gehalt von etwa 105% O<sub>2</sub> auf; innerhalb der Sprungschicht (vgl. Abschnitt: Temperatur) sinkt der O<sub>2</sub>-Gehalt auf etwa 96% und beträgt selbst in einer Tiefe von 174 m noch etwa 93% der Sättigungsgrenze.

Bei den dystrophen Gewässern wird die O<sub>2</sub>-Zehrung weniger durch die Fäulnis von

Die thermische Vollzirkulation (vgl. Abschnitt: Temperatur) ruft bei den Seen bekanntlich eine Durchmischung der ganzen Wassermasse hervor. Bei den eutrophen Gewässern bewirkt dies einen  $O_2$ -Ausgleich zwischen Epilimnion und Hypolimnion und damit eine  $\pm$  einschneidende Änderung der Lebensbedingungen. Die oligotrophen Seen haben — wie oben gezeigt — auch während der Stagnation eine ziemlich gleichmäßige Verteilung des  $O_2$  in Epi- und Hypolimnion; durch die Vollzirkulation werden daher die Verhältnisse in dieser Beziehung nur wenig verändert.

Durch die Tatsache, daß tiefe oligotrophe Seen in ihrer stets kühlen Tiefenregion einen hohen  $O_2$ -Gehalt aufweisen, erklärt THIENEMANN (1925), daß einige Glazialreliktenkrebse sich bis heute in der Profundalregion bestimmter Gewässer erhalten konnten (vgl. Abschnitt: Reliktenformen).

Über die Frage, ob und inwieweit der  $O_2$ -Standard einen Einfluß auf die Verteilung der Diatomeen ausüben kann, sind wir noch nicht unterrichtet. Von zoologischer Seite (FEHLMANN 1917) ist der begründete Vorschlag gemacht worden, die Gruppen der Meso- und Oligooxybionten abzutrennen. Bei dem Stande unserer Kenntnisse ist dies bei den Diatomeen noch nicht möglich. Man kennt zwar Grunddiatomeen (*Surirella*-, *Campylodiscus*-Arten), die den Grundschlamm recht tiefer Regionen bewohnen, doch fehlen unseres Wissens Angaben über die Sauerstoffverhältnisse ihrer Standorte. Im eutrophen Mellensee fanden wir (KOLBE 1927) den Tiefenschlamm von großen Mengen von *Caloneis permagna* bewohnt; dem ganzen Charakter des Gewässers nach konnte man wohl annehmen, daß das Bodenwasser einen geringen  $O_2$ -Gehalt hatte, doch besitzen wir keine Beweise (Analysen) für diese Annahme. Auch die Thermaldiatomeen dürften infolge der hohen Wassertemperatur an niedrige Sauerstoffspannungen angepaßt sein.

### 11. Kohlensäure.

Diese für autotrophe Pflanzen unentbehrliche Verbindung ist wohl — ebenso wie der Sauerstoff — in jedem Oberflächenwasser vorhanden. Bezüglich ihres Auftretens sagt THIENEMANN (1925) treffend: „Sauerstoff und freie Kohlensäure sind im Seewasser Antipoden.“ Die Kurve der vertikalen Verteilung der  $CO_2$  in den Seen zeigt gewissermaßen ein getreues Spiegelbild der  $O_2$ -Kurve. Wie im vorigen Abschnitt bereits ausgeführt, findet bei eutrophen Seen im Gegensatz zum Sauerstoff durch die Assimilationstätigkeit der Algen im Epilimnion ein  $CO_2$ -Schwund, durch die Fäulnisprozesse im Hypolimnion eine Anreicherung statt. Der Ausgleich erfolgt ebenso wie beim  $O_2$  während der Vollzirkulation der Gewässer. In den Seen des oligotrophen Typus zeigt die  $CO_2$ -Kurve einen ähnlich geradlinigen Verlauf wie die Kurve des Sauerstoffes.

Die wichtige Beziehung der Kohlensäure zur aktuellen Reaktion der

Gewässer wurde bereits im entsprechenden Abschnitt erörtert, so daß ein weiteres Eingehen hierauf sich erübrigt.

Daß die  $\text{CO}_2$  unter natürlichen Bedingungen gelegentlich als Minimumfaktor auftreten könnte, ist wohl gänzlich ausgeschlossen, denn wo Pflanzen leben können, stellt sich auch eine Fauna ein, die für eine Produktion von  $\text{CO}_2$  in dem Maße sorgt, daß ein bestimmtes Gleichgewicht zwischen Tier- und Pflanzenwelt zustande kommt. Bei allen der Luft ausgesetzten Standorten bildet die Atmosphäre einen unendlichen Vorratsraum.

Irgendwelche Anhaltspunkte dafür, daß die Kohlensäure eine Rolle bei der Verteilung der Diatomeen spielt, bzw. daß gewisse Diatomeen sich an einen bestimmten  $\text{CO}_2$ -Standard anpassen, fehlen gänzlich, und die Bedeutung der Kohlensäure als ökologischer Faktor ist wohl auch sehr zweifelhaft. Eine übergroße  $\text{CO}_2$ -Konzentration könnte unter Umständen ein Pflanzenleben unmöglich machen, doch fehlen auch hierfür Belege. Bei Biotopen, in denen dieser Fall eintreten kann (z. B. im Profundal) spielen andere Momente (geringe Lichtintensität,  $\text{H}_2\text{S}$ , Sauerstoffarmut u. a.) wahrscheinlich eine größere Rolle.

## 12. Licht.

Ganz allgemein wird das Licht als ein für das Leben der autotrophen Pflanzen unbedingt notwendiger Faktor anerkannt. Unter einer bestimmten, für die einzelnen Arten verschiedenen Minimalintensität des Lichtes hört die Assimilationstätigkeit der autotrophen Pflanzen auf und damit die Möglichkeit des Wachstums und der Fortpflanzung.

Ob diese Anschauung für die niederen Pflanzen eine so allgemeine Anwendung finden kann, scheint uns noch nicht ganz sicher. Aus einer großen Zahl von Untersuchungen an Reinkulturen von Diatomeen und Chlorophyceen (deren Zitierung hier zu weit führen würde; wir verweisen nur auf die Zusammenstellung von OLTMANN'S 1923, Bd. 3, Org. Nahrung) weiß man, daß diese Algen sowohl im Licht, als bei Lichtabschluß sehr gut stickstofffreie wie stickstoffhaltige Substanzen verarbeiten können. Viele Algen, insbesondere auch die Diatomeen, sind ziemlich weitgehend mixotroph, und man kann sich sehr wohl vorstellen, daß diese Pflanzen bei Lichtmangel ihren Kohlenstoffbedarf aus Kohlehydraten, ihren Stickstoffbedarf aus stickstoffhaltigen organischen Substanzen decken können<sup>1</sup>. Da diese Substanzen beinahe stets in  $\pm$  geringen Mengen im Wasser, besonders im tiefen Wasser enthalten sind, wäre der Fall theoretisch nicht unmöglich, daß Diatomeen imstande sind, bei heterotropher Ernährung auch in der lichtlosen Profundalregion zu leben. Immerhin treten Bedenken auf: einige Versuche an Grünalgen

<sup>1</sup> Die älteren Untersuchungen von LOEW, BOKORNY u. a. seien hierbei nicht berücksichtigt, da diese Autoren nicht mit bakterienfreien Reinkulturen arbeiteten und bei derartigen Rohkulturen durch die Tätigkeit der Bakterien ein unkontrollierbarer Fehlerfaktor in diese Versuche eingeführt wird.

(*Chlamydomonas*, *Scenedesmus* u. a.) zeigten, daß im Dunkeln gehaltene organisch ernährte Kulturen eine viel geringere Wachstumsintensität zeigten, als im Licht gezogene, organisch oder anorganisch ernährte Kulturen. Daraus könnte man schließen, daß den Dunkelkulturen doch noch ein Faktor zur Entfaltung ihrer vollen Lebenstätigkeit fehlt, und daß wahrscheinlich die betreffenden Algen in der freien Natur bei Lichtmangel, also etwa im Profundal, zugrunde gehen würden. Dem widerspricht aber wieder die Tatsache, daß es gewisse schlammbewohnende Diatomeen (*Nitzschia putrida*) gibt, die sich so weit an eine heterotrophe Lebensweise angepaßt haben, daß sie sogar ihre Chromatophoren völlig einbüßten und augenscheinlich vom Licht unabhängig sind. Wie man sieht, sind hier noch manche Widersprüche zu klären.

Wahrscheinlich wird es sich bei den stark zur Mixotrophie neigenden Kieselalgen so verhalten, daß sie sich in der Regel autotroph ernähren und nur bei Eintritt ungünstiger Lebensbedingungen (geringer Lichtintensität u. a.) von ihrer Fähigkeit der Verwertung organischer Substanzen Gebrauch machen werden<sup>1</sup>. Doch ist dies nur eine Annahme und der weitere Ausbau der Ernährungsphysiologie der Diatomeen (unter besonderer Berücksichtigung von Dunkelkulturen) ist noch immer eine dankbare Aufgabe, zu deren Lösung in erhöhtem Maße die Bewohner des Profundals herangezogen werden sollten, wie dies bereits von BENECKE (1900) und KARSTEN (1901) getan worden ist.

Über die Wirkung des Lichtes als ökologischer Faktor für die Verteilung der Diatomeen ist noch sehr wenig Sicheres bekannt. Insbesondere ist man auch nicht unterrichtet über die durch die höhere Zenithlage der Sonne bedingte größere Lichtintensität in den Gewässern der Tropen. Allem Anschein nach ist dieser Faktor nicht von sehr einschneidender Bedeutung, dürfte sich aber immerhin darin auswirken, daß die Algen in tropischen Gewässern auch größere Tiefen bewohnen können als in den Seen der gemäßigten Zone.

In einigen Fällen kann auch das Licht als Minimumfaktor auftreten, und zwar

1. in den höheren Breiten,
2. in Höhlen und Halbhöhlen und
3. im Profundal der Seen und Meere.

<sup>1</sup> Bei der Niederschrift dieser Zeilen ersehen wir aus einer eben erschienenen Arbeit von SCHILLER (1931), daß dieser Forscher (wie auch HENTSCHEL 1928 während der Meteor-Expedition) eine kleine einzellige Alge als ständige Bewohnerin der Tiefsee feststellen konnte. Es handelt sich hier anscheinend um eine kleine Cyanophyce von gelbgrüner Farbe, die in der Adria ihr Verbreitungsmaximum (etwa 160—380 Exemplare pro Liter) in einer Tiefe von etwa 1000 m hat; im Atlantischen Ozean konnte HENTSCHEL sie noch in 4000 m Tiefe lebend antreffen. Wahrscheinlich hat man es hier mit einer autotrophen Pflanze (gelbgrüne Farbe!) zu tun, die in einer absolut lichtlosen Region und daher ausschließlich heterotroph lebt.



Über die Wirkung der geringeren Lichtintensität (bzw. des kleineren Lichteinfallswinkels) und der kürzeren Belichtungsdauer der Polargebiete auf deren Diatomeenflora weiß man noch so gut wie gar nichts, und es dürfte bei dem Stande unserer Kenntnisse kaum möglich sein, hier Zusammenhänge aufzufinden, denn der Temperaturfaktor wird in diesem Falle sicher die überragende Rolle spielen.

Obgleich auch über den Lichtgenuß der höhlenbewohnenden Kieselalgen wenig bekannt ist, so liegen gerade hier die Bedingungen für das Studium der Beziehungen der Diatomeenflora zum Licht besonders günstig: an diesen Standorten ist die Lichtintensität der ausschlaggebende Faktor, wenn die sonstigen Bedingungen für das Leben der Kieselalgen günstig sind. Gewisse Anhaltspunkte liegen schon vor, so z. B., daß *Melosira Roeseana* und andere Diatomeen an geringen Lichtgenuß angepaßt sind (vgl. Abschnitt A: Höhlen und Halbhöhlen) und für andere Algen wurden bereits Messungen der minimalen, erträglichen Lichtintensität angestellt. Die Untersuchungen von LAEMMERMEYER (1911) an natürlichen Standorten zeigten, daß Protococcoideen und Cyanophyceen noch bei Lichtintensitäten von  $\frac{1}{2500}$  zu leben vermögen.

Die Kulturversuche von SCHREIBER (1927, 1928) haben gezeigt, daß selbst solche marinen Planktondiatomeen, die in den oberen Wasserschichten leben, ihr Entwicklungsoptimum bei relativ geringen Lichtintensitäten haben. In der sogenannten dysphotischen Region der Meere (etwa von 80—350 m Tiefe, wo für unser Auge schon Dunkelheit herrscht) leben einige Diatomeen (*Planktoniella*, *Coscinodiscus*, *Asteromphalus*) sowie die Grünalge *Halosphaera*; SCHIMPER (1898) nannte diese Algen-gesellschaft „Schattenflora“. In höheren Breiten steigt die Schattenflora bezeichnenderweise infolge der geringeren Lichtintensität in höhere Wasserschichten (GRAN). KOORDERS (1901) berichtet über einige Diatomeen aus dem Tiefenschlamm (39—47 m) eines javanischen Sees mit auffallender Reduktion ihrer Chromatophoren. Es erscheint nach seiner Beschreibung allerdings nicht unmöglich, daß es sich um absterbende Kieselalgen handelte. Mit Sicherheit weiß man, daß tiefere Regionen des Profundals der Süßwasserseen von einigen wenigen Diatomeen (*Campylodiscus*, *Surirella*-Arten) bewohnt werden. Gelegentlich beobachtete andere Arten werden gewöhnlich zu den „Zufallsfunden“ gerechnet. Aus den anfangs besprochenen Gründen bezweifeln wir, ob es sich hier wirklich immer um Zufallsfunde handelt; unter Umständen kann es sich auch um normale Individuen handeln, die infolge Lichtmangels ihren C- und N-Bedarf aus den organischen Substanzen decken, die der faulende Grundschlamm in Überfülle bietet. Wir sprechen diese Vermutung aus, weil uns die Menge lebender, vollkommen normaler Diatomeen aus dem Grundschlamm (aus etwa 24 m Tiefe) des eutrophen Sees Tichoje ozero bei Narva auffiel. Allerdings müssen wir zugeben, daß dieser Fall eine

Ausnahme bildet und als allgemeine Regel gelten kann, daß die Zahl der benthonischen Kieselalgen mit der Tiefe schnell abnimmt.

### 13. Temperatur.

Der Temperaturfaktor spielt im Leben der Kieselalgen unzweifelhaft eine beträchtliche Rolle, ist aber ebenfalls sehr schwer von anderen physikalisch-chemischen Milieufaktoren zu trennen.

Die Grenzen der Temperatur, bei der Diatomeen in der freien Natur noch leben können, sind recht weit: während wir einerseits Schnee- und Eisdiatomeen kennen, die bei Temperaturen um 0° leben und sich vermehren und extrem tiefe Temperaturen (Polarregionen) überstehen können, bewohnen andere Kieselalgen Thermalgewässer mit Temperaturen von jedenfalls über 50° (vgl. Abschnitt A: Thermalgewässer).

Sowohl die atmophytischen Kieselalgen wie die Schnee- und Eisdiatomeen verhalten sich in ihrer Anpassung an die Temperaturverhältnisse ähnlich wie die Phanerogamen. Ihre Vegetation fällt mit der warmen Jahreszeit zusammen, und in der kalten Jahreszeit machen sie eine ausgesprochene Winterruhe durch. Da sie keine sichtbaren Schutzeinrichtungen gegen Kälte aufweisen, muß man annehmen, daß das Vermögen, niedere Kältegrade ohne Schaden zu ertragen, eine Eigenschaft ihres Protoplasmas ist. Der Einschluß öligler Reservestoffe mag hierbei eine bestimmte Rolle spielen, ohne daß man hierüber Genaueres weiß. Die atmophytischen Diatomeen zeigen eine große Unempfindlichkeit gegenüber extremen Temperaturen: so ist *Pinnularia borealis* und viele andere Atmophyten nicht nur eine ständige Bewohnerin von Moorsrasen der Polarregion, sondern lebt auch regelmäßig an ähnlichen Standorten tropischer Gegenden.

Bei den wasserbewohnenden Diatomeen der temperierten Zone machen sich in erster Linie die jahreszeitlichen Temperaturschwankungen bemerkbar. Betrachtet man die Diatomeenflora eines Gewässers in ihrer *Gesamtheit*, so kann man feststellen, daß die Kurve der Produktion zwei Maxima aufweist: im Frühjahr und im Herbst, wobei die Entwicklung während des Frühjahrsmaximums stets bedeutender zu sein pflegt als zur Zeit des Herbstmaximums. Die Zeiten der Maxima sind von der geographischen Lage des Standortes abhängig. Die *einzelnen* Arten verhalten sich in dieser Beziehung recht verschieden. Während die meisten Formen entweder nur ein Herbstmaximum *oder* ein Frühjahrsmaximum aufweisen, verlegen einige Formen ihre Hauptentwicklung in die Sommermonate. Zu diesen Arten gehören z. B. *Melosira granulata* und *Melosira varians*. Dies Verhalten ist bei *Melosira varians* in neuester Zeit von zwei Beobachtern an zwei ganz verschiedenen Standorten festgestellt worden, was das Resultat besonders wertvoll macht; von KRIEGER (1927) in der Havel und von BUDDE (1928) im sauerländischen Gebirgsbach. Beide Autoren haben für eine Anzahl von Formen Jahresproduktionskurven

aufgestellt; auch BETHGE (1925) gibt Jahreskurven für einige Planktonformen. Die Temperaturschwankungen bedingen nicht nur eine wechselnde Entwicklung (Häufigkeit) der Planktondiatomeen, sondern können auch das zeitweilige Verschwinden einiger Formen bewirken.

Die benthonischen Formen tieferer Gewässer unserer Breiten werden von den jahreszeitlichen Temperaturschwankungen viel weniger betroffen, ebenso wohl die Planktonformen der tropischen Gewässer. Leider fehlen noch diesbezügliche eingehendere Untersuchungen.

Die Frage über das Wärmebedürfnis der einzelnen Arten hat die Diatomologen stets interessiert. In ein besonders akutes Stadium ist sie getreten, nachdem unter Führung schwedischer Forscher die fossilen Seeablagerungen systematisch studiert werden, wobei die Diatomeen die wichtigsten Leitfossilien darstellen. Falls man über die Wärmeansprüche der einzelnen Arten sichere Kenntnis hätte, würde die Zusammensetzung der Diatomeenflora einer bestimmten Schicht auch Hinweise auf das Klima geben können, das während der Bildung dieser Schicht herrschte. Leider ist man nicht so weit, und die Ansichten über die Anpassung der Kieselalgen an bestimmte Temperaturen sind zum Teil so widersprechend, daß noch kein abschließendes Urteil zu fällen ist. So haben z. B. BACKMAN u. EULER (1922) eine Anzahl Diatomeen als „Wärmeformen“ angesprochen; gegen diese Auffassung wendet sich LUNDQUIST (1927); vgl. ferner FONTELL (1917), LUNDQUIST u. THOMASSON (1923) und HUSTEDT (1924). Man wird also gut tun, die weiteren Untersuchungen abzuwarten.

Selbst bei extremen Kaltwasser- und Thermalformen ist die Entscheidung über die Prädominanz der Temperatur als ökologischer Faktor schwer zu treffen. So gelten vielfach *Ceratoneis arcus* und *Cymbella Cesatii* als stenotherme Kaltwasserformen; die erste Form ist aber recht häufig auch in wärmeren Gewässern der Ebene angetroffen worden, und *Cymbella Cesatii* fanden wir in ungeheurer Individuenzahl in einem kleinen Zwischenmoor (Golmer Luch) bei Potsdam. Auch die Thermalflora der Diatomeen setzt sich anscheinend vorwiegend aus eurythermen und eurytopen Arten zusammen, die auch in Gewässern mit normaler Thermik vorkommen (vgl. SPRENGER 1930). QUINT (1905) hat einige Arten aus Thermalgewässern beschrieben, die anscheinend von anderen Standorten nicht bekannt sind: er gibt leider die Temperatur der von ihm untersuchten Thermen nicht an, so daß die Entscheidung, ob es sich um wirkliche Thermalformen handelt, zunächst unmöglich ist. SPRENGER (1930) fand in einem Thermalgewässer (+60°) „Reinmaterial“ von *Pinnularia appendiculata* var. *Naveana*, eine Form, die man auch von anderen Standorten kennt. Auch seine ganze Florenliste (68 Formen) weist keine typisch thermophilen Formen auf. Vgl. ferner die im Abschnitt A: „Thermalgewässer“ zitierte Literatur.

Bei den Kaltwasserformen ist stets zu bedenken, daß bei der Wahl

der Standorte nicht nur die Temperatur, sondern auch andere Momente den Ausschlag geben können. Insbesondere steht der O<sub>2</sub>-Gehalt des Wassers in engster Beziehung zur Wassertemperatur, und es ist sehr wohl möglich, daß viele „Kaltwasseranpassungen“ im Grunde genommen Anpassungen an hohen Sauerstoffgehalt sind. Die beiden Faktoren: t<sup>0</sup> und O<sub>2</sub> lassen sich eben kaum trennen.

Von höchster Wichtigkeit ist der Temperaturfaktor für die geographische Verbreitung der Diatomeen. Wir wissen, daß die polaren Gewässer andere Formen beherbergen als die Meere und Süßgewässer der temperierten Zone; die Diatomeenflora dieser letzteren unterscheidet sich wiederum in wesentlichen Zügen von derjenigen der Tropen. Wenn es auch unter den Diatomeen, ebenso wie unter anderen Algengruppen, eine große Anzahl äußerst eurytoper Formen gibt, deren Anpassungsfähigkeit so weit geht, daß sie sich in allen Klimaten ansiedeln können (Kosmopoliten, vgl. Abschnitt D), so kennt man auch schon heute eine Anzahl von Arten, von denen man mit Sicherheit sagen kann, daß sie den Tropen eigen sind und außerhalb der Wendekreise nicht mehr vorkommen. Ähnlich verhält es sich bei den Kieselalgen des hohen Nordens und Südens.

Ob und inwieweit neben der Temperatur noch andere Faktoren bei der zonalen Verteilung der Diatomeen mitsprechen, ist noch schwer zu sagen. Insbesondere wäre es interessant, festzustellen, ob das Licht in diesen Fällen nicht auch eine mitbestimmende Rolle spielt. Wir denken dabei einerseits an die große Durchsichtigkeit des Meerwassers in den Tropen, die im Verein mit der hohen Sonnenlage einen reichlichen Lichtgenuß den planktonischen und benthonischen Formen gewährleisten muß; andererseits an die lange Polarnacht und den niedrigen Stand der Sonne während des arktischen Sommers. Bei den Bewohnern tropischer Süßwasserseen muß man sich an deren so wesentlich von unseren Gewässern abweichende Thermik und den dadurch bedingten anders gearteten Chemismus erinnern.

Mit Spannung wird man daher den Ergebnissen so groß angelegter Forschungsreisen wie der Deutschen Sunda-Expedition entgegensehen<sup>1</sup>.

Eine wichtige Rolle spielt die durch jahreszeitliche Schwankungen der Temperatur verursachte *Wasserzirkulation* im Stoffkreislauf der temperierten Gewässer und beeinflusst dadurch indirekt deren Gesamtleben. Kurz angedeutet, verläuft dieser Prozeß in den Seen unserer Breiten folgendermaßen: In einem bestimmten Zeitpunkt im Frühjahr besitzt die gesamte Wassermasse eine gleichmäßige Temperatur von etwa +4° (bei welcher Temperatur das Wasser die größte Dichte hat). Mit steigender

<sup>1</sup> Der während der Niederschrift dieser Arbeit erschienene erste Bericht: RUTNER: Hydrographische und hydrochemische Beobachtungen auf Java, Sumatra und Bali (Arch. f. Hydrobiol. Suppl. 8 [1931]) konnte leider nicht mehr berücksichtigt werden.

Erwärmung der Luft erwärmen sich die oberen Wasserschichten, können aber infolge der schlechten Leitfähigkeit des Wassers ihre Wärme an die tieferen Schichten nicht abführen. Es entsteht eine ausgesprochene Wärmeschichtung, indem das erwärmte Wasser in einer  $\pm$  starken Schicht oben lagert, während das kalte Wasser in der Tiefe ruht. Die Berührungsfäche zwischen diesen Schichten zeigt ein starkes vertikales Temperaturgefälle und wird Sprungschicht genannt. Während des Sommers dauert dieser Zustand an (Sommerstagnation). Im Herbst kühlt sich das Oberflächenwasser ab; es sinkt in die Tiefe, bis es eine Schicht der gleichen Temperatur erreicht, während das darüberliegende wärmere Wasser aufsteigt (Teilzirkulation). Wenn im Herbst das Oberflächen-

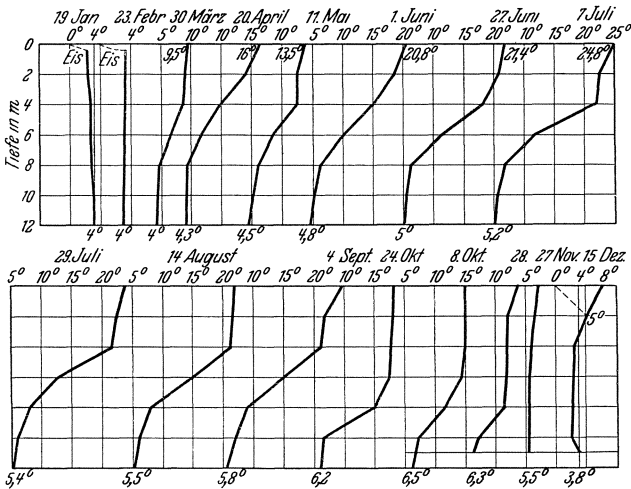


Abb. 5. Temperaturprofile aus dem großen Monticellersee. Januar und Februar zeigen (ziemlich annähernd) Homothermie; dann, infolge der sommerlichen Erwärmung, allmählich Auftreten einer Schichtung. Die Sprungschicht ist von ihrem Auftreten im März an (4—8 m) deutlich zu verfolgen; sie wird mit zunehmender Erwärmung immer ausgeprägter, sinkt gegen den Oktober immer tiefer (8—10 m) und verschwindet im November ganz. November und Dezember zeigen wieder annähernde Homothermie. (Nach HUBER-PESTALOZZI aus THIENEMANN.)

wasser sich bis auf  $+4^{\circ}$  abgekühlt hat, werden auch die untersten Wasserschichten in die Zirkulation einbezogen (Herbst-Vollzirkulation). Bei weiterer Abkühlung des Oberflächenwassers wird dessen spezifisches Gewicht leichter, und es stellt sich eine umgekehrte Schichtung ein: das kalte Wasser (unter  $+4^{\circ}$ ) lagert oben, das wärmere (etwa  $4^{\circ}$ ) in der Tiefe — der Zustand der Winterstagnation ist erreicht. Bei zunehmender Erwärmung im Frühling tritt zunächst Teilzirkulation ein, um bei einer bestimmten Temperatur des Oberflächenwassers eine (nicht sehr bedeutende) Frühjahrsvollzirkulation zu erreichen, bei welcher wieder eine vollständige Durchmischung aller Wasserschichten bewirkt wird. Die — besonders im Sommer bei tieferen Seen sehr deutlich in Erscheinung tre-

tende und während der Zirkulation verschwindende — Sprungschicht wird jetzt allgemein Metalimnion, die darüberliegende Oberflächenschicht: Epilimnion und das unter dem Metalimnion lagernde Tiefenwasser: Hypolimnion genannt.

Die Bedeutung der thermischen Zirkulation für den Haushalt der Gewässer wurde bereits bei der Besprechung der einzelnen ökologischen Faktoren gewürdigt. Durch die Vollzirkulation wird Sauerstoff dem Tiefenwasser zugeführt und  $\text{CO}_2$ , ferner Ca,  $\text{SiO}_2$  u. a. in das Epilimnion befördert. Die thermische Zirkulation spielt bei allen diesen für das Gesamtleben der Gewässer so bedeutungsvollen Prozessen gewissermaßen die Rolle des *Antriebsmotors*.

Neben diesen jahreszeitlichen Zirkulationsströmungen treten innerhalb des Epilimnion noch täglich verlaufende vertikale Konvektionsströmungen auf, die die oberen Wasserschichten  $\pm$  innig durchmischen und ihr Temperaturgefälle verringern. Die Kenntnis dieser schwer zu erfassenden Strömungen ist noch sehr begrenzt. Dabei dürften sie für die Verteilung des Planktons, ja für das Leben vieler Planktonten schlechthin von ganz überragender Bedeutung sein. Durch das in der Nacht abgekühlte und in tiefere Schichten sinkende Wasser werden aufsteigende Strömungen des unten lagernden, wärmeren Wassers hervorgerufen. Und die im Laufe des Tages in diese Schichten abgesunkenen Planktonorganismen können durch die Konvektionsströmungen wieder in die oberen Schichten gehoben werden. Über die Windstauströmungen, die ebenfalls zur Durchmischung des Wassers beitragen, wird im Abschnitt „Wind“ berichtet.

Die oben beschriebenen, schon weit mehr in das Gebiet der Hydrologie hinüberleitenden Erscheinungen sind seit FORELS Zeiten Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen, und die einschlägige Literatur ist sehr umfangreich. Eingehende Erklärungen und ausführliche Literaturhinweise bringen die Handbücher von THIENEMANN (1925), LENZ (1928), BREHM (1930).

#### 14. Trockenheit.

Der periodische oder ständige Wassermangel ist ein Faktor, an den sich nur verhältnismäßig wenige Diatomeen angepaßt haben. Wir sahen im Abschnitt A III, daß es eine große Anzahl von Standorten gibt, bei denen die Kieselalgen in verschiedenem Maße den Kontakt mit größeren Wassermengen verlieren, um sich schließlich mit kapillaren Wasserschichten zu begnügen, die sogar während  $\pm$  langer Trockenheitsperioden ganz verschwinden können. Als extreme Biotope muß man wohl die Moospolster exponierter Standorte ansehen. Während bei den meisten übrigen Biotopen (Litoralregion, Schnee und Eis, hygropetrische Standorte) eine vollkommene Austrocknung kaum oder sehr selten stattfindet, und bei den erdbewohnenden Diatomeen wenigstens die theoretische (da noch nicht faktisch erwiesene) Möglichkeit des Aufsuchens feuchterer

Schichten besteht, können Moospolster eine jede Spur kapillar festgehaltenen Wassers verlieren und in diesem „staubtrockenen“ Zustand lange Zeit verharren.

Daß die in den Moospolstern lebenden Diatomeen hierbei nicht zugrunde gehen, sondern nur in einem anabiotischen Zustand verharren, haben die Versuche von BRISTOL (1920) und BEGER (1927) gezeigt. Die Moose dürften während der Trockenheitsperioden einen gewissen Schutz gegen die direkte Sonnenstrahlung gewähren.

Sichtbare Schutzvorrichtungen gegen Austrocknung haben die atmophytischen Diatomeen nicht ausgebildet, wenn man von dem Auftreten von „inneren Schalen“ absieht, die man vielfach als solche deutet, und die bei *Melosira Dickieii* regelmäßig, bei den übrigen atmophytischen Arten gelegentlich vorkommen. Wenn manche Autoren auch die verstärkte Ausscheidung von Reservestoffen in Form fetter Öle als Schutzanpassung der Atmophyten deuten, so liegt doch wohl ihre Resistenz gegen Austrocknung in der besonderen Fähigkeit ihres Protoplasmas, auch bei stärkstem Wasserentzug nicht zu koagulieren: die Zustandsänderungen, die durch Wasserentzug und Wasseraufnahme bedingt werden, sind bei den Atmophyten reversibel. Diese Fähigkeit teilen die Atmophyten mit den sie beherbergenden Moosen und manchen — bezeichnenderweise auch moosbewohnenden — Tieren (Tardigraden, Rotatorien).

### 15. Wind.

Diesem Faktor ist wohl nur eine geringe Bedeutung in ökologischer Hinsicht zuzusprechen. Während er auf die submersen Diatomeen nur wenig bzw. nur indirekt (vgl. unten) Einfluß ausüben kann, dürfte der Wind, dessen austrocknende Wirkung größer ist als diejenige der Inso-lation, für die atmophytischen Formen (in Moospolstern, auf Dächern und Bäumen) die Rolle eines wichtigen, schädigenden Faktors spielen.

Die Bildung einer Brandungs- und Spritzzone der Meere und Seen ist ausschließlich auf die Wirkung des Windes bzw. der durch ihn hervorgerufenen Wellenbewegung zurückzuführen. Der Grad der Ausbildung dieser Zone hängt neben der Gestalt der Küste wesentlich von der Stärke und Stetigkeit der vorherrschenden Winde ab.

Wohl die wichtigste Beeinflussung des Haushaltes der Binnengewässer durch den Wind ist die Erzeugung der sogenannten *Windstauströmungen*. Diese Erscheinung ist bei größeren Seen zu beobachten und beruht darauf, daß der längere Zeit aus der gleichen Richtung wehende Wind das Oberflächenwasser abkühlt und an das der Windrichtung entgegengesetzte Ufer treibt. Hier wird es gestaut und sinkt infolge seines höheren spezifischen Gewichtes in die Tiefe, während an dem gegenüberliegenden Ufer das Wasser aus tieferen Schichten aufsteigt. Es entsteht eine Zirkulation des Wassers, welche bald nur auf das Epilimnion beschränkt bleibt, bald die ganze Wassermasse des Sees ergreift und infolge der dadurch hervor-

gerufenen Durchmischung des Wassers in dem Stoffhaushalt der Gewässer eine wichtige Rolle spielen kann.

Ein weiterer Effekt stetig wehender Winde ist unter Umständen in der Anreicherung der obersten Wasserschichten — bei Windstauströmungen auch der tieferen — mit Sauerstoff zu sehen.

Schließlich sei noch einer Erscheinung gedacht, die vielleicht nur von lokaler Bedeutung ist. Bei Wasserblüten, besonders bei solchen, die durch Cyanophyceen und Diatomeen (*Melosira*-Arten) hervorgerufen wurden, findet man nicht selten, daß die an windstillen Tagen über die Oberfläche des Gewässers gleichmäßig verteilten Algen durch auftretende Winde „zusammengeschoben“ werden und kompaktere Massen bilden. Diese werden dann durch den Wind an das Ufer getrieben, wo sie zum Teil in Fäulnis übergehen, zum Teil auf den Strand gespült und zu förmlichen kleinen Wällen gestapelt werden können. In großartigem Maßstabe wurde diese Erscheinung von einer von der Kaiserlich Russischen Geographischen Gesellschaft ausgerüsteten Expedition an den Ufern des Balchasch erstmalig beobachtet. Dieser See zeigte die obige Erscheinung in hohem Maße und, da Winde einer bestimmten Richtung vorherrschten, entstanden an dem der Windrichtung entgegengesetzten Ufer mächtige Lager von faulenden Planktonten. Einen wesentlichen Bestandteil der Wasserblüte bildete *Botryococcus Braunii*, dessen Zellen als Reservestoff fettes Öl ablagern. Dieses Öl widerstand der Zersetzung, und die unteren Schichten der „Planktonwälle“ bestanden aus eigentümlichen, schwarzen zusammenhängenden Schollen. Diese etwa 5—10 cm starken Platten waren elastisch (etwa wie ziemlich harter Gummi), ließen sich mit dem Messer in dünne Scheiben schneiden, die homogen und durchscheinend waren und unter dem Mikroskop deutlich erkennen ließen, daß es sich um die Reste der oben genannten Alge handelte. Die „*Botryococcus*-Schollen“ brannten sehr leicht mit rußender Flamme und beinahe ohne Rückstand zu hinterlassen. Die Eingeborenen kamen aus weitem Umkreis, um diese Schollen zu sammeln; sie verwandten sie als willkommenes Brennmaterial, das in diesen baumlosen Gegenden recht rar ist, und als — Schmiermittel für Wagenachsen. Wohl eine seltsame Anwendung von planktonem Öl!

Zum Schluß möchten wir noch kurz einige Faktoren erwähnen, die in ökologischer Beziehung ebenfalls von Bedeutung sein können.

In erster Linie ist dies die

#### *Bedeckung von Gewässern durch Eis und Schnee.*

Durch eine zusammenhängende Eisdecke wird — besonders in höheren Breiten, wo das Eis eine bedeutende Stärke erreichen kann — der Gasaustausch zwischen Atmosphäre und Wasser sehr erschwert. Da durch aufliegenden Schnee auch das Licht nur in beschränktem Maße einwirken kann, ist die resultierende Wirkung eine Reduktion des Phyto-



planktons, eine Abnahme des O<sub>2</sub>-Gehaltes und eine Zunahme des CO<sub>2</sub>-Gehaltes des Wassers. Die Eis- und Schneedecke ist — allgemein gesprochen — als ein die Diatomeenflora eines Gewässers schädigender Faktor anzusehen.

Zu den schädlichen Faktoren von mehr lokaler Bedeutung gehören auch:  
der *Eisgang* und das *Hochwasser*.

Beide wirken sich hauptsächlich in fließenden Gewässern aus. Durch den Eisgang werden vorwiegend die Diatomeengesellschaften des flachen Wassers betroffen: die oberen Schlammschichten werden aufgewühlt, und an festen Gegenständen haftende epiphytische Diatomeen können abgerissen und stromabwärts transportiert werden. Das Hochwasser übt im Fluß die gleichen Wirkungen aus, wie der Eisgang, doch erstreckt sich sein Einfluß häufig auch auf die tieferen Schichten. Der Grund wird aufgerührt, durch Sand oder andere Sedimente überschichtet und das Wasser stark getrübt. Es ist auffallend, wie die Diatomeenflora eines Flusses während des Hochwassers an Arten- und Individuenzahl zurückgeht.

## C. Morphologische und biologische Anpassungen an die Umwelt.

### I. Das Plankton.

Unter diesem Namen wird bekanntlich jene bunte Pflanzen- und Tiergesellschaft zusammengefaßt, die das freie Wasser bewohnt; die Organismen schweben oder schwimmen im Wasser, ohne zu größerer Eigenbewegung fähig zu sein. Durch die letztere Eigenschaft unterscheidet sich das Plankton vom Nekton, zu welcher Gruppe Organismen gehören, die mit starker aktiver Eigenbewegung begabt sind; diese Gruppe kommt für uns natürlich überhaupt nicht in Betracht. Das noch zu besprechende Neuston bezeichnet jene Gruppe von Organismen, die das Oberflächenhäutchen des Wassers bevölkern.

Man kann wohl sagen, daß eine Zeitlang das Plankton die von den Biologen bevorzugte Biozönose war. Nach dem Erscheinen der grundlegenden Werke von HENSEN (1887) und APSTEIN (1896) setzte — nach dem treffenden Ausdruck BREHM'S (1930) — ein wahrer „*furor planctonicus*“ ein, wohl nicht zum mindesten verursacht durch die bequeme und saubere Fangmethode und die Reinheit des erbeuteten Materials; in den letzten 30 Jahren ist dann auch eine beinahe unübersehbare Literatur über das Plankton entstanden. Aus der Fülle des vorliegenden Materials sei nachstehend nur das Wichtigste herausgegriffen, das in näherer Beziehung zu dem hier zu behandelnden Thema steht.

Nach der Größe der Planktonformen bzw. ihrer Fangmethode unterscheidet man — ziemlich willkürlich — zwei Gruppen des Planktons:

1. Nannoplankton,
2. Netzplankton.

Zum *Nannoplankton* gehören die kleinsten Planktonorganismen (fast ausschließlich Algen), die bei der gewöhnlichen Fangmethode durch die Maschen der Planktonnetze schlüpfen. LOHMANN (1908) führte die Technik des Zentrifugierens einer bestimmten Wassermenge ein und entdeckte eine „neue, bisher größtenteils verborgene Welt von äußerst zarten und kleinen Organismen“ (RUTTNER 1914), deren eminente Bedeutung als Nahrung des Zooplanktons später erkannt wurde. Die meisten Organismen des Nannoplanktons gehören den Flagellaten an (Coccolithophorideen, Peridineen, Cryptomonaden, Chryomonaden u. a.); Diatomeen fehlen dem Nannoplankton fast gänzlich. Von marinen Arten kann man *Thalassiosira nana* hierzu rechnen, von Süßwasserformen *Stebhanodiscus pusillus* sowie die kleinsten Individuen einiger *Cyclotella*-Arten (*C. dubia*, *C. Meneghiniana*, *C. Kuetzingiana*, *C. comta*). Die meisten pelagisch lebenden Diatomeen sind wesentlich größer, werden von den Maschen der Planktonnetze zurückgehalten und gehören somit in definitorischer Hinsicht dem *Netzplankton* an. In quantitativer Beziehung bilden die Diatomeen einen der wichtigsten Bestandteile des Netzplanktons des Süß- und Meerwassers.

Dasjenige Problem, welches von Anfang an das Interesse der Forscher besonders fesselte, ist das *Formproblem*, das mit der Frage des Schwebens der Planktonorganismen in engstem Zusammenhange steht. Viele Plankter, insbesondere die Planktondiatomeen, sind überhaupt keiner aktiven Bewegung fähig und daher ist ihr Schweben eigentlich nur ein langsames Absinken. Die Sinkgeschwindigkeit kann vermindert werden durch:

- geringe Größe der Planktonten,
- Ausbildung spezifisch leichter Einschlüsse,
- Schleimbildung und
- Vergrößerung der Oberfläche.

Alle diese Mittel finden wir bei den Diatomeen angewandt. Durch geringe Größe zeichnen sich viele Planktondiatomeen aus, wie z. B. viele *Cyclotella*-Arten, *Synedra berolinensis* u. a. Doch gehört dies Merkmal nicht zu den charakteristischen, da viele benthonische Formen noch kleiner sind; die kleinste aller bekannten Diatomeen — *Thalassiosira nana*, ein Scheibchen von nur etwa 3—5  $\mu$  Durchmesser — gehört allerdings dem Plankton an. Auch die beiden folgenden Merkmale beziehen sich nicht nur auf die planktonischen Formen der Kieselalgen: die Speicherung von spezifisch leichtem, fettem Öl (das allgemein als Reservestoff angesprochen wird) erfolgt bei den meisten Kieselalgen, jedoch gewöhnlich nicht in der Zeit der lebhaftesten Vermehrung. Die Gallertausscheidung, die NAUMANN (1925) in besonders typischer Ausbildung bei *Tabellaria* beobachtete, und die von manchen *Cyclotella*-Arten und anderen Formen bekannt ist, findet man auch ab und zu bei so typischen Benthosformen wie z. B. *Pinnularia* und vielen Epiphyten; allerdings kann man sie hier wohl nicht als „Schwebegallerte“ ansprechen.

Dagegen scheint die Vergrößerung der Oberfläche in den meisten Fällen eine spezifische Eigenschaft der Planktonformen zu sein. Die Oberflächenvergrößerung kann auf verschiedene Weise erfolgen; durch Ausbildung flacher Scheiben (*Cyclotella*, *Planktoniella*, *Coscinodiscus*, *Asterolampra*), durch Kieselborsten (*Stephanodiscus*, *Cyclotella*, *Chaetoceros*, *Corethron*), Fortsätze (*Attheya*, *Rhizosolenia*, *Biddulphia*, *Bacteriastrium*); ferner durch normale Entwicklung von Schleimhüllen und Gallertfortsätzen, die häufig die Gestalt von zahlreichen zarten Schleimborsten haben (*Cyclotella*, *Thalassiosira* u. a.), Schließlich kann die Zelle die Form langer, dünner Stäbe annehmen (*Synedra*, *Rhizosolenia*, *Thalas-*

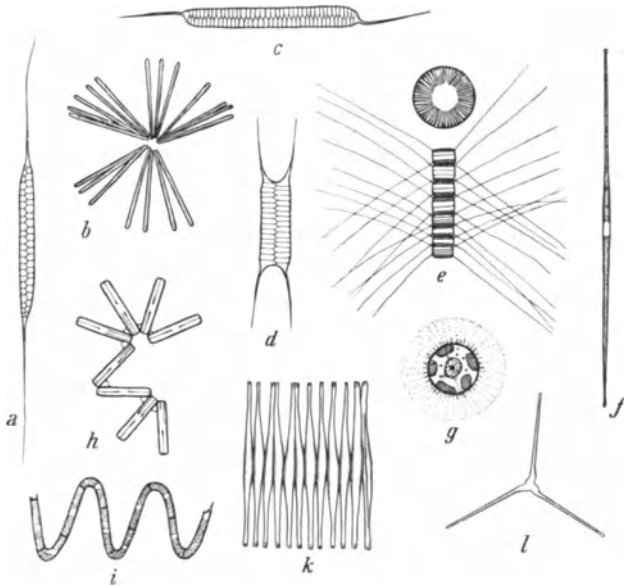


Abb. 6. Schwebvorrichtungen bei Planktonformen des Süßwassers. a *Rhizosolenia longiseta*, b *Synedra acus* var. *Ostenfeldii*, c *Rhizosolenia eriensis* var. *morsa*, d *Attheya Zachariasii*, e *Cyclotella Chaetoceros*, f *Synedra acus*, g *Cyclotella comta* var. *quadrifuncta*, h *Tabellaria fenestrata* var. *asterionelloides*, i *Melosira curvata*, k *Fragilaria crotonensis*, l *Centronella Reicheltii*. (Nach BACHMANN, HUSTEDT, KRIEGER, SCHMIDT.)

*siothrix*). Ein weiteres, wirksames Mittel ist die Bildung lockerer Verbände in der Form von Ketten (*Melosira*, *Skeletonema*, *Chaetoceros* u. a.), Sternen (*Asterionella*, *Fragilaria*) und unregelmäßigen netzförmigen Kolonien (*Thalassionema*, *Nitzschia*). Die beifolgenden Textabb. 6 und 7 sollen einen Eindruck von einigen der typischen Planktondiatomeen und ihren Einrichtungen zur Erhöhung der Schwebefähigkeit geben.

Auffallend ist es, daß weitaus die meisten Planktondiatomeen zu der Ordnung der *Centrales* — den raphelosen und daher unbeweglichen Formen — gehören. Von den *Pennales* sind nur einige *Nitzschia*-Arten typische Plankter. Ob alle regelmäßig im Plankton vorkommenden

*Surirella*- und *Cymatopleura*-Arten zu den eigentlichen Planktonorganismen zu rechnen sind, ist noch fraglich.

Erscheinen diese Einrichtungen auch als wirksame Mittel zur Verlangsamung des Absinkens, so sind in letzter Zeit doch — namentlich von zoologischer Seite — Zweifel darüber entstanden, ob die Fortsätze usw. tatsächlich als spezifische Schwebevorrichtungen gedeutet werden dürfen. Es sind Tiere (Rotatorien und Cladoceren) entdeckt worden, die mit

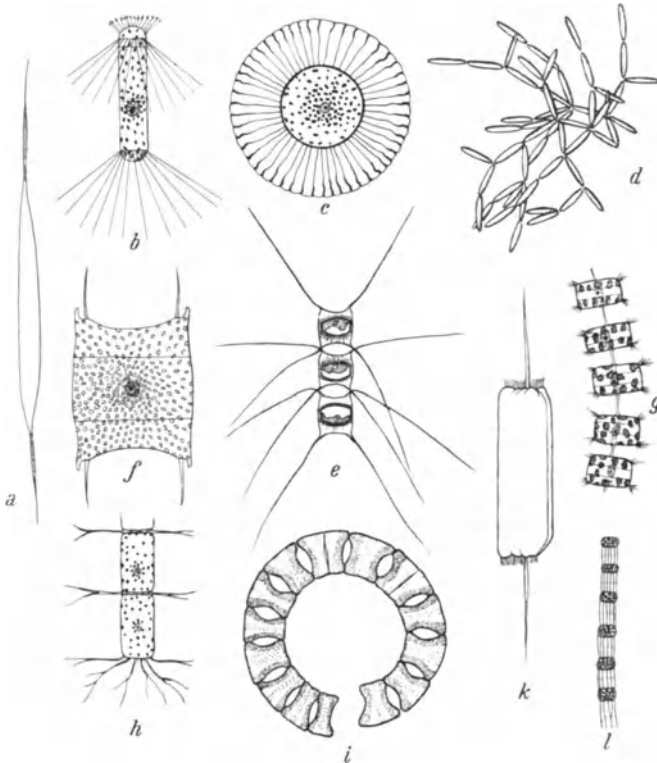


Abb. 7. Schwebevorrichtungen bei Planktonformen des Meeres. a *Rhizosolenia crassispina*, b *Corethron Valdiviae*, c *Planktoniella* Sol., d *Nitzschia frigida*, e *Chaetoceros holsaticum*, f *Biddulphia sinensis*, g *Thalassiosira gravida*, h *Bacteriastrium varians* var. *borealis*, i *Encampnia zodiacus*, k *Ditylium Brightwellii*, l *Skeletonema costatum*, (Nach CLEVE, GRAN, KARSTEN, SCHMIDT, SCHUTT, SMITH, ZUELZER.)

ihren langen Stacheln und Fortsätzen den Habitus von typischen Planktonformen vortäuschen und trotzdem Bewohner von nassen Moorsrasen und ähnlichen Standorten sind (BREHM 1930). Zu den Stützen der Theorie der Schwebevorrichtungen gehörte ferner die Beobachtung, daß sogenannte Sommerformen gewisser Daphniden und Rotatorien besondere Vorrichtungen zur Vergrößerung ihrer Körperoberfläche (Helme und Stacheln) ausbildeten, die den Winterformen derselben Arten fehlten. Dieser „Saisondimorphismus“ (auch Cyclomorphose genannt) wurde mit

der Tatsache in Zusammenhang gebracht, daß das warme Wasser eine wesentlich geringere Viskosität hat als das kalte, und daß daher die Sinkgeschwindigkeit der Plankter bei gleicher Körperoberfläche im Sommer größer sein muß als im Winter. Die Vergrößerung der Körperoberfläche der Sommerformen wurde als eine spezielle Anpassung gegen das Absinken im warmen Wasser gedeutet. Diese Auffassung scheint nach den neuesten Erfahrungen nicht mehr haltbar zu sein: die Cyclomorphose wird durch innere Ursachen (Sexualität), die mit äußeren Faktoren in keinem Zusammenhang stehen, erklärt.

Infolge des oben Gesagten sind manche Zoologen geneigt, die speziellen Einrichtungen der Planktonorganismen nicht ohne weiteres als Anpassungen an das Leben im freien Wasser anzusehen. Auch PASCHER (zitiert nach BREHM 1930) glaubt diese Anschauungen auf gewisse Pflanzen ausdehnen zu müssen (z. B. auf die nadelförmigen *Synedra*-Arten). Wir können uns dieser Meinung nicht anschließen, denn — von *Synedra*-Arten abgesehen — gibt es keine benthonischen Kieselalgen, welche Organe besitzen, die *typische* Schwebevorrichtungen vortäuschen (Borsten, Stacheln). Auch sind die Benthosformen im allgemeinen viel derber gebaut und besitzen stärkere Kieselskelette. Wir glauben daher, daß die Mehrzahl der Schwebevorrichtungen der Planktondiatomeen als echte Anpassungen an das pelagische Leben zu deuten sind.

Man darf aber nicht vergessen, daß die Wasserschichten des Epilimnions, in denen die Hauptmasse des Phytoplanktons lebt, keine absolut ruhenden Wassermassen darstellt. Abgesehen von den früher besprochenen Windstauströmungen existieren in oberen Wasserschichten täglich ablaufende vertikale Konvektionsströmungen, die nur schwer der Beobachtung zugänglich sind, und über deren Verlauf man noch wenig weiß. Durch derartige horizontale (Windstau) und vertikale (Konvektion) Strömungen können absinkende Plankter wieder nach oben befördert werden, und für den Verlauf *dieses* Prozesses dürften unseres Erachtens die Vorrichtungen zur Erhöhung der Reibung außerordentlich nützlich sein.

Auf die Dauer kann keine Schwebevorrichtung einen unbeweglichen Organismus vor dem endgültigen Absinken in die Tiefe schützen, sofern dessen spezifisches Gewicht höher als das des Wassers ist. Es wird also bei der Produktion eines Planktonen stets das Verhältnis zwischen seiner Vermehrungsgeschwindigkeit und der Sinkgeschwindigkeit den Ausschlag geben. UTERMÖHL (1925) erweitert diese Anschauung zu dem Satz: „Die Tiefenverteilung und waagerechte Ausbreitung sämtlicher geißellosen Schwebepflanzen wird bestimmt durch ihre Vermehrungsgeschwindigkeit bzw. Vernichtungsgröße, ihre Sink- bzw. Aufstiegeschwindigkeit und durch die Strömungen bzw. Ruhe in ihren Gewässern.“

Die letzten Betrachtungen leiten über zu einem weiteren wichtigen

Problem der Planktonkunde, dem *Verteilungsproblem*. Während das Phytoplankton eines Süßwassersees im allgemeinen in *horizontaler* Richtung  $\pm$  gleichmäßig verteilt ist (die ungleichmäßigste Verteilung zeigen solche Cyanophyceen u. a. spezifisch leichte Organismen, die sich ganz dicht unter der Oberfläche halten und vom Winde abgetrieben werden), zeigt die Horizontalverteilung des Planktons im Meer bestimmte Ungleichmäßigkeiten, die für das Gesamtleben der Hochsee von großer Bedeutung sind. Man findet „Organismenströme“ mit ausgesprochenen Unterschieden der Populationsdichte und -zusammensetzung, Ströme, die das Aufstellen von Planktonkarten ermöglichen, wie dies z. B. durch die Deutsche Atlantische Expedition während der Fahrten des „Meteor“ in den Jahren 1925—1927 geschehen ist. Das allseitige Studium solcher Planktonverteilungskarten hat höchst interessante Ergebnisse, nicht nur biologischer, sondern auch hydrographischer Natur gebracht. Zunächst hat sich herausgestellt, daß die Planktondichte in erster Linie vom Gehalt des Meerwassers an den trophischen Minimumstoffen N und P abhängig ist, und daß alle Faktoren diesen gegenüber zurücktreten (vgl. hierzu die Einwände von GRAN, S. 283 dieser Arbeit). Es erwies sich ferner einwandfrei, daß das Tiefenwasser einen höheren N+P-Gehalt aufwies als das Oberflächenwasser. In den Gebieten, in denen das Wasser durch die Wirkung des Triftstromes aus der Tiefe heraufsteigt (wie z. B. an der Ostküste Afrikas), ist daher auch die Planktondichte besonders groß. Auf dieselbe Weise wird der Planktonreichtum der subarktischen und subantarktischen Gebiete erklärt: hier quillt Tiefenwasser an die Oberfläche, während Oberflächenwasser absinkt. Die Meeresströmungen, die solches Wasser weiterbefördern, sind daher planktonreich, und es ist an den Kurven abzulesen, wie bei dem weiteren Verlauf der Strömungen der Nährstoffgehalt und mit ihm auch die Planktondichte abnimmt. Es dürfte wohl in großen Zügen der Satz gelten: der Planktongehalt einer Meeresströmung ist proportional ihrem Gehalt an Tiefenwasser und ihrer Küstennähe, denn küstennahe Meeresteile werden in ähnlicher Weise durch das relativ nährstoffreiche Flußwasser unter Umständen auf weite Strecken beeinflusst. Wir müssen uns auf diese allgemeinen Andeutungen über ein großes und kompliziertes Kapitel der marinen Hydrobiologie beschränken und verweisen auf die große ozeanographische Literatur (z. B. die Arbeiten der Valdivia-Expedition, der Deutschen Südpolar-Expedition, der Deutschen Atlantischen Expedition, ferner HENTSCHEL 1928).

In der Frage der *vertikalen* Verteilung des Planktons, jedenfalls des Phytoplanktons, liegen die Verhältnisse bei den Süßgewässern im allgemeinen verwickelter als im Meere. Die Vertikalverteilung des Phytoplanktons der Seen ist von vielen Faktoren abhängig, deren Wirkung bereits zum großen Teil im Abschnitt B charakterisiert wurde. Gerade das von den direkten edaphischen Einflüssen losgelöste Plankton ist vor-

züglich geeignet, die Wirkungen der einzelnen Faktoren — soweit dies überhaupt möglich — zu studieren.

Das Licht spielt die Rolle eines begrenzenden Faktors. Unterhalb einer gewissen, für die einzelnen Seetypen und -individuen verschiedenen Tiefe reicht das Licht nicht mehr aus, um den Assimilationsprozeß zu erhalten. (Über Einschränkungen hierzu vgl. Abschnitt B: Licht.) Entsprechend den Zonen abnehmender Lichtintensität spricht man vielfach von einer photischen, einer dysphotischen und einer aphotischen Region. Es scheint, daß die natürliche Trennungsfläche zwischen den beiden ersten von der Temperatursprungschicht gebildet wird. Die Planktondiatomeen bevorzugen normalerweise die photische Region; im Epilimnion sind stets die meisten Kieselalgen anzutreffen. Die „Schattenflora“ der dysphotischen Region der Meere wurde im Abschnitt B erwähnt; an derselben Stelle wurde auf die eigenartigen — wahrscheinlich pflanzlichen — Organismen der aphotischen Region (bis 4000 m Tiefe) hingewiesen, die von SCHILLER und HENTSCHEL in jüngster Zeit beschrieben worden sind.

Auf die Bedeutung der Wärme wurde bereits vielfach hingewiesen. Die zu gewissen Zeiten einsetzende Hochproduktion von Planktonorganismen hängt wohl sicher zu einem großen Teil mit der Thermik der Gewässer zusammen, ebenso das Auftreten und Verschwinden von bestimmten Formen im Plankton. Der im Haushalt der Gewässer so wichtige „Motor“: die thermische Zirkulation, hat natürlich auch auf die Vertikalverteilung der Planktonten einen großen Einfluß. Ganz abgesehen von der durch die Zirkulation bedingten Umlagerung lebenswichtiger Faktoren ( $O_2$ ,  $CO_2$ ,  $SiO_2$  u. a., vgl. die betreffenden Abschnitte), findet unter dem Einfluß der Teil- und Vollzirkulation eine Änderung der Vertikalverteilung der einzelnen Organismen statt. Während zur Zeit der Stagnation einzelne Formen ausgesprochene Populationsmaxima in gewissen Wasserschichten aufwiesen (vgl. Abb. 8a), und nicht unter bestimmte Tiefengrenzen hinabstiegen, sieht man, daß nach der Zirkulation (Abb. 8b) eine Durchmischung stattgefunden hat und die einzelnen Arten hinsichtlich ihrer Populationsdichte und Vertikalschichtung viel gleichmäßiger in der ganzen Wassermasse des Sees verteilt sind, was am deutlichsten bei *Sphaerocystis* und *Oocystis* zum Ausdruck kommt.

Der  $O_2$ - und  $CO_2$ -Gehalt (einschließlich des im Calciumbikarbonat gebundenen  $CO_2$ ) ist für das Phytoplankton ein wichtiger Faktor; andererseits wird der Gehalt an diesen beiden Gasen auch zu einem wesentlichen Teil durch die Lebenstätigkeit und Entwicklung des Phytoplanktons verändert und mitbestimmt (hohe  $O_2$ -Werte, niedere  $CO_2$ -Werte in phytoplanktonreichen Gewässern, vgl. Abschnitt B, 10 und 11).

So wie die  $O_2$ - und  $CO_2$ -Verteilung in den Gewässern zum Teil mit deren Phytoplankton in Zusammenhang steht, so bestehen ähnliche Wechselbeziehungen zwischen der Schwebeflora und dem Kalkgehalt des

Wassers. In Abschnitt B: Calcium, wurde an einem Beispiel (Züricher See) gezeigt, in welcher bedeutender Weise das Phytoplankton an der Entkalkung des Seewassers beteiligt ist. Es beeinflusst also nicht nur der Ca-Gehalt eines Sees die Zusammensetzung von dessen Phytoplankton, sondern unter Umständen auch umgekehrt die Schwebeflora den Kalkgehalt eines Gewässers.

Die übrigen im Abschnitt B erwähnten Milieufaktoren wirken auf das Gesamtphytoplankton in ähnlicher Weise wie auf den Einzelorganismus.

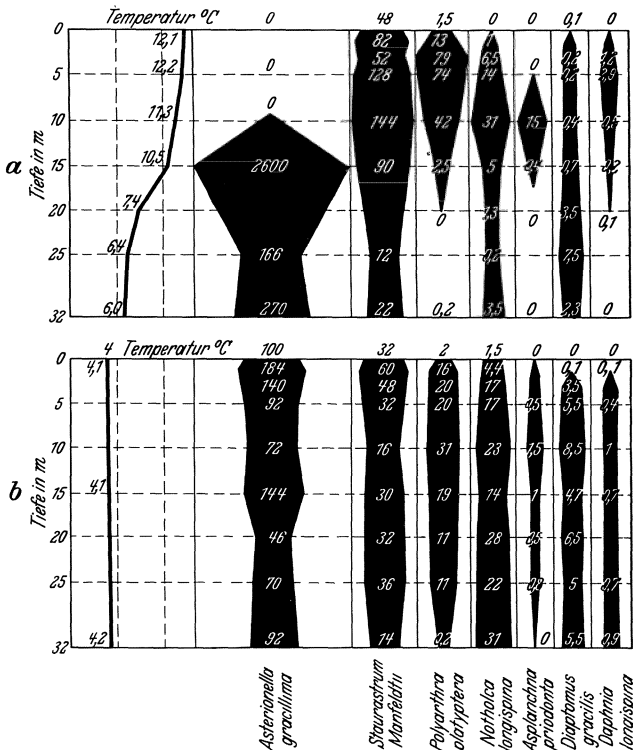


Abb. 8. Verteilung einiger Planktonen im Lunzer See während der Sommerstagnation (a) und der Herbstvollzirkulation (b). (Nach RUTTNER.)

Über ihre Rolle bei der Vertikalverteilung der Planktonorganismen ist jedoch noch so wenig Sicheres bekannt, daß hier nur auf die einschlägige Fachliteratur verwiesen werden kann.

Sowohl in quantitativer (Individuenzahl) als in qualitativer (Artenzahl) Beziehung spielen die Kieselalgen eine ganz hervorragende Rolle in der Zusammensetzung des Phytoplanktons, ja des Planktons überhaupt. Im Meer wie in den Süßgewässern wird das Plankton zu Zeiten derart von den Diatomeen beherrscht, daß man oft von einem „reinen Diatomeenplankton“ sprechen kann.



Im Rahmen dieser Arbeit ist es unmöglich, auf die Zusammenhänge zwischen den Gewässertypen und deren Planktonflora auch nur oberflächlich einzugehen. Die Dinge liegen hier in ökologischer Beziehung wahrscheinlich ähnlich wie bei den Phanerogamen. Wir müssen uns auf den Hinweis beschränken, daß es als sichergestellt gelten kann, daß auch unter den Planktondiatomeen bestimmte Leit- bzw. Charakterformen existieren, die an bestimmte Arten von Gewässern gebunden sind; in den meisten Fällen stehen die Frequenzverhältnisse der einzelnen Formen in ursächlichem Zusammenhang zu dem Gewässertypus. Es sei z. B. an *Asterionella formosa* und viele *Melosira*-Arten erinnert, die außerordentlich charakteristisch für eutrophe Gewässer sind und bis weit in die mesosaprobe Zone hineingehen; bestimmte *Cyclotella*- und *Synedra*-Arten bevorzugen oligotrophe Gewässer, während *Tabellaria flocculosa* als eine der Leitformen für dystrophe Gewässer gelten kann. Die meisten Charakterformen wird man freilich unter den anderen Organismengruppen suchen. Trotz vielfacher Einzelbearbeitungen fehlt es noch an einer allgemeineren Zusammenstellung von Charakterformen und -flore für die immer präziser werdenden hydrobiologischen Definitionen der verschiedenen Gewässertypen.

Die Literatur über das Plankton ist, wie eingangs erwähnt, außerordentlich groß. Wir müssen uns hier auf einige wenige Angaben von Werken allgemeineren Charakters beschränken, welche zahlreiche Literaturhinweise bringen.

Von Arbeiten zusammenfassenden Charakters seien erwähnt: APSTEIN (1896), STEUER (1910), BACHMANN (1911), LOHMANN (1911), UTERMÖHL (1925). Weitere Einzelbearbeitungen, die auch viele Literaturangaben bringen, sind: KARSTEN (1905), GRAN (1900, 1902, 1904, 1929, 1930, 1931), HENTSCHEL (1928), HENTSCHEL u. WATTENBERG (1930), HUBER-PESTALOZZI (1926), WESENBERG-LUND (1904—1908), RÜTTNER (1914, 1930), KOFOID (1900, 1903—1908), KRIEGER (1917); die beiden letzten Autoren bearbeiteten speziell das Flußplankton. Schließlich sei noch der neuesten Handbücher gedacht, die die Probleme der Planktonkunde in knapper Form unter Berücksichtigung der letzten Forschungsergebnisse behandeln: THIENEMANN (1925), LENZ (1928) und BREHM (1930).

## II. Das Neuston.

Nach dem Vorschlag von NAUMANN (1917) wird unter diesem Namen eine Lebensgemeinschaft zusammengefaßt, die das Oberflächenhäutchen der stehenden Gewässer bewohnt. Die besten Bedingungen zur Ausbildung des Neuston werden im allgemeinen von der ruhigen Oberfläche der Kleingewässer geboten. Zu den charakteristischen Neustonorganismen gehört z. B. die „Goldglanzalge“ *Chromulina Rosanoffii*.

Ob auch Diatomeen zur ständigen Lebewelt des Neuston gehören, ist noch unbekannt. Sicher ist es aber, daß sie zu den gelegentlichen Gästen

dieser Lebensgemeinschaft werden können. So beobachtete RYLOW (1926) zwischen großen Mengen von Flagellaten auch „Bodendiatomeen“. Wir konnten Kieselalgen im Neuston in zwei Fällen feststellen: in einem Falle handelte es sich um einen kleinen Tümpel, dessen Wasser sehr reich an organischen Stoffen war. Die Wasseroberfläche war teilweise von einer Kahmhaut überzogen, die aus Bakterienmassen bestand, zwischen welchen grüne und farblose Flagellaten und Infusorien sowie kleine Nitz-



Abb. 9. Neustogene Färbung (*Chromulina Rosanoffii*) in einem Teich bei Alt-Peterhof (Rußland). (Nach LENZ.)

schien in großer Zahl lebten. Es ist bezeichnend, daß es gerade die saprophyten Nitzschien waren, die sich an diesem Standort eingestellt hatten.

Der zweite Fall wurde in einem Waldgraben bei Tarchowka (Rußland) mit stehendem Wasser beobachtet. Am Vortage waren bei starkem Sonnenschein Fladen von Grundschlamm, durch die Assimilationstätigkeit mit Auftrieb versehen ( $O_2$ -Blasen), an die Oberfläche aufgestiegen. Am nächsten — trüben — Tage sahen wir auf der nunmehr freien Ober-

fläche (die Grundfetzen waren wieder abgesunken) stellenweise zartbraune Verfärbungen, die aus Einzelindividuen von *Gomphonema angustatum* (dominierend), *Navicula hungarica*, *Navicula radiosa* und vereinzelt anderen Formen bestanden. Dieselben Arten fanden wir im Grundschlamm wieder und nehmen an, daß die Neustonformen während des Auftriebes des Grundschlammes an der Oberfläche dauernd zurückgeblieben waren; die Erscheinung hielt sich noch ein paar Tage.

### III. Das Benthos.

Im Gegensatz zum Plankton, der Gesamtheit der schwebenden Organismen des freien Wassers, wird seit HAECKEL die den Grundschlamm bewohnende oder an ein festes Substrat im Wasser gebundene Lebewelt als Benthos bezeichnet.

Unter den Diatomeen führen sehr viele — der Artenzahl nach weitaus die meisten — Formen eine typisch benthonische Lebensweise. Innerhalb ihres Wohngebietes dürften sie ferner numerisch die artenreichste Algengruppe der meisten Gewässer darstellen.

In vertikaler Richtung ist ihr Wohngebiet hauptsächlich durch die Lichtverhältnisse begrenzt: ausschlaggebend ist in erster Linie die minimale Lichtintensität, bei der die Assimilationsprozesse noch genügend energisch verlaufen können. Und diese hängt hauptsächlich von der Durchsichtigkeit des Wassers ab. So findet man im Grundschlamm der Meere noch in beträchtlicher Tiefe lebende Diatomeen, während in eutrophen planktonreichen Seen schon verhältnismäßig geringe Tiefen für die Kieselalgen nicht mehr bewohnbar sind. Im letzteren Falle spielen allerdings auch andere Faktoren mit: O<sub>2</sub>-Armut, hoher H<sub>2</sub>S-Gehalt des Wassers u. a. In den Seen ist das Litoral zweifellos die am dichtesten bevölkerte Zone, und innerhalb dieser bietet im allgemeinen die Pflanzenregion und die oberen Teile der „Halde“ den Kieselalgen die günstigsten Lebensbedingungen. Die litoralen Sandflächen sind — wohl infolge der ständigen Verschiebung des Substrates — nur sehr spärlich besiedelt, während die im Bereich der Brandung liegende Steinzone unter Umständen einen reichen Aufwuchs von epiphytischen Diatomeen aufweisen kann. In den Meeren ist die Verteilung der Kieselalgen in hohem Maße von der Gestaltung der Küste abhängig; auch hier ist der sandige Grund für die Entwicklung der Diatomeen nicht geeignet, während felsige Küsten, flache Küstentümpel, Strandseen, „Polle“ (vgl. GEMEINHARDT 1932) günstige Bedingungen darbieten und meistens von einer reichen benthonischen Diatomeenflora bevölkert sind.

Sehr eigenartig, wenn auch noch wenig untersucht, ist die zeitliche Verteilung der benthonischen Kieselalgen. Die in flachem Wasser, an Holzwerk, Schilfstengeln, Steinen u. a. Gegenständen festsitzenden Formen weisen häufig eine gewisse Periodizität in ihrem Auftreten auf und bilden zuweilen regelmäßige Massenentwicklungen. Bekannt ist z. B. das

massenhafte Auftreten von *Diatoma vulgare* und *elongatum* in vielen Gewässern: im Genfer See bildet die erstere Form im Frühjahr regelmäßig einen etwa 1 m breiten Streifen, der die ganze steinige Flachwasserzone des Sees in einem ununterbrochenen Ring umzieht und im Sommer verschwindet. Ähnlich verhält es sich mit den Kolonien von *Gomphonema*, *Cymbella* und anderen Formen: nicht selten werden zu bestimmten Zeiten alle untergetauchten Gegenstände der Pflanzenregion eines Sees von Gallertpolstern bedeckt, in denen eine oder wenige Arten dominieren, die je nach Umständen, im Laufe der Zeit wieder verschwinden, zurückgehen, weiter bestehen oder anderen Formen weichen können. In der Art und der Regelmäßigkeit ihres Auftretens erinnern diese Aufwuchsformen an planktonische Algen; ihr Erscheinen und Verschwinden dürfte durch die gleichen physikalisch-chemischen Faktoren bedingt werden. Nach den Beobachtungen von CHOLNOKY (1929) zeigt die epiphytische Diatomeenflora eine deutliche zonale Schichtung: in den von ihm untersuchten Gewässern bevorzugt z. B. *Cymbella affinis* die obersten Wasserschichten, während *Cymbella lacustris*, *Epithemia turgida*, *Fragilaria intermedia* in tieferen Regionen leben.

Die freilebenden Grundformen scheinen sich in mancher Hinsicht anders zu verhalten, obgleich die Angaben über ihr zeitliches Auftreten nur äußerst spärlich sind. Hier ist ein Unterschied zwischen den Bewohnern des Flachwassers und der tieferen Wasserschichten bemerkbar. Während z. B. die Flachwasserbewohner im Winter kaum zu finden sind, zeigen die Tiefenformen eine größere Stetigkeit, was wohl mit den geringen jahreszeitlichen Temperaturschwankungen der tieferen Schichten zusammenhängt.

Andererseits sind die schlammbewohnenden Formen anscheinend in viel höherem Maße von der Natur des Substrates abhängig als die Aufwuchsformen. Der physikalische Charakter des Seebodens, der gerade in den tieferen Schichten so stark wechselnde und wesentlich von der Natur des Schlammes abhängige Gehalt an  $O_2$ ,  $H_2S$ ,  $CH_4$  und  $CO_2$  dürfte hier neben anderen Faktoren allgemeinerer Natur (Seetypus) eine ausschlaggebende Rolle spielen.

Es sei noch ausdrücklich darauf hingewiesen, daß eine scharfe Grenze zwischen planktonischer und benthonischer Lebensweise (und im letzteren Falle zwischen freilebenden und Aufwuchsformen) nicht immer vorhanden ist. Dieselbe Form kann unter Umständen sowohl pelagisch wie auch als Grundform auftreten und zwischen den Kolonien der Epiphyten leben in großer Zahl auch freibewegliche Formen. Vgl. auch LUNDQUIST (1927).

Untersuchungen über die Verteilung der benthonischen Diatomeen liegen vorläufig nur in ersten Ansätzen vor. KRASSKE (1925) gliedert seine Fundorte nach deren Kalk- und Humusgehalt; eine Anzahl eingehenderer Untersuchungen, insbesondere über epiphytische Diatomeen,

führte CHOLNOKY (1927, 1929, 1931) aus. Vgl. ferner HUSTEDT (1922), der Angaben über die Aufwuchsformen und über die Vertikalverteilung der Diatomeen des Lunzer Seengebietes machte; diese Angaben wurden in der schönen Arbeit von BREHM u. RUTTNER (1926) über die Biozönosen der Lunzer Gewässer verwertet, auf welche Arbeit als auf ein Muster einer planmäßigen Untersuchung der Verteilung *aller* Organismen eines Gewässers besonders hingewiesen sei. Endlich sei auf HURTER (1928) verwiesen, der ein reiches Material über die benthonische Kieselalgenflora des Vierwaldstättersees bringt. Im übrigen finden sich in der Fachliteratur nur spärlich gelegentliche Angaben über einzelne Formen. Über das jahreszeitliche Auftreten der benthonischen Diatomeen fehlen unseres Wissens jegliche systematische Beobachtungen, etwa nach dem Vorbild der Planktonstatistiken. Auf jeden Fall liegen auf dem Gebiet der Benthodiatomeen für den Forscher dankbare Aufgaben vor.

Die Bedingungen der benthonischen Lebensweise haben bei den Kieselalgen besondere morphologische Anpassungen und biologische Eigentümlichkeiten hervorgerufen, auf die wir nachstehend kurz eingehen wollen.

### 1. Freilebende Grundformen.

Wenn bei den Planktonorganismen das auffallendste morphologische Kennzeichen die Vergrößerung der Körperoberfläche durch Ausbildung von Fortsätzen, Schleimhüllen, Kettenbildung usw. war, so sind viele — vielleicht die Mehrzahl — der freilebenden Grunddiatomeen charakterisiert durch ihre Eigenbewegung. Die meisten unter ihnen sind im Besitz echter Raphen, die allgemein als das spezifische Bewegungsorgan der Kieselalgen angesehen werden. Es ist hier nicht der Ort, über die noch immer nicht restlos aufgeklärte Funktion der Raphe Betrachtungen anzustellen; diesbezüglich sei auf die modernen Zusammenstellungen von HUSTEDT (1927, 1930) hingewiesen, in denen allerdings nicht auf die Hypothese von LIEBISCH (1929) eingegangen wird. Während — kurz gesagt — die bis jetzt herrschende Theorie von O. MUELLER (1889, 1894 bis 1909) eine Zirkulation des Plasmas im kompliziert gebauten Raphe-spalt annimmt, glaubt LIEBISCH, daß durch eine peristaltische Bewegung der von ihm nachgewiesenen inneren Pektinmembran der Diatomeenzelle Wasser in den Raum zwischen Pektin- und Kieselmembran durch den Mittelknoten gesaugt wird. Durch Undulation der inneren Membran wird das Wasser in den Rapheapparat geschickt. Hier zirkuliert es — durch Undulationen der Membran gesteuert — durch den inneren Spalt der Raphe nach den Endknoten und durch den Außenspalt und Mittelknoten nach dem Innenraum zurück. Die Mechanik der Zirkulation und die hierdurch erzeugten Bewegungen der Kieselalgen ist im Grunde die gleiche wie bei der Hypothese von MUELLER, nur daß hier das Agens nicht Plasma, sondern Wasser ist. Keine der beiden Hypothesen konnte bis jetzt exakt bewiesen werden.

Die Tatsache, daß die schlammbewohnenden Diatomeen einer Ortsbewegung fähig sind, fordert teleologische Spekulationen geradezu heraus. Die Möglichkeit, bei Verlagerungen des Schlammes und bei Verschüttungen des absinkenden Detritus, sich aus dem Grundschlamm herauszuarbeiten und wieder an das Licht zu gelangen, muß in der Tat den freilebenden Benthosformen große Vorteile bieten. Allerdings darf man nicht vergessen, daß neben raphetragenden, beweglichen Formen auch eine Anzahl rapheloser unbeweglicher Diatomeen den Bodenschlamm bewohnen. Zu solchen typischen Bodenformen gehören z. B. *Melosira arenaria*, *Cyclotella*-Arten, gewisse *Fragilarien* usw.

Die Grundbewohner, besonders tieferer Standorte, haben in der Regel große, stark gelappte Chromatophoren, deren Lappen häufig ineinandergreifen und die Innenwände der Zelle beinahe vollständig auskleiden (*Surirella*, *Pleurosigma*, *Campylodiscus* u. a.). Dieses wäre nicht zu verwundern, da man den Diatomeen größerer Tiefen eine Anpassung an geringeren Lichtgenuß zusprechen muß. Unseres Wissens sind exakte vergleichende Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Chromatophorenbau und Vertikalverteilung der Kieselalgen bisher nicht angestellt worden.

Für viele freilebende Grundformen ist es nachgewiesen, daß sie nicht ausschließlich eine benthonische Lebensweise führen, sondern sich auch ins Plankton begeben können. Ob dies mit Hilfe ihrer Bewegungsorgane geschieht oder durch Speicherung von zpezifisch leichten Assimilaten, bleibt noch unbestimmt. Uns ist jedenfalls ein Fall bekannt, daß die robuste, grundbewohnende *Surirella Capronii* in einem See bei Leningrad zu gewissen Zeiten regelmäßig in größeren Mengen im Plankton auftrat. In einer tiefen, feuchten Kammer zeigte sie freischwebend ziemlich energische Bewegungen, so daß es sehr möglich ist, daß sie *aktiv* aus etwa 4—5 m Tiefe aufgewandert war. Der See befand sich zu der Zeit in Sommerstagnation und das Wetter war andauernd windstill.

Zu den charakteristischen Formen, die man sowohl im Plankton wie im Grundschlamm antrifft, gehören weitere *Surirella*-Arten, ferner *Cymatopleura*, *Cyclotella Meneghiniana* neben vielen anderen.

Einen Sonderfall der freilebenden Grundformen bilden die

## 2. Farblosen Diatomeen.

Bis jetzt sind nur zwei Arten der Gattung *Nitzschia* von BENECKE (1900) und KARSTEN (1901) genauer beschrieben worden. Diese Formen leben auf der Oberfläche von Faulschlamm, an verwesenden Pflanzenteilen und dergleichen Orten, an denen eine Zersetzung organischer Substanzen stattfindet. Das auffälligste Merkmal dieser Formen ist das vollständige Fehlen der Chromatophoren; KARSTEN (a. a. O.) konnte weder durch geeignete Färbungen, noch durch Kulturversuche Spuren von

Farbstoffträgern nachweisen. Der Schluß lag nahe, daß diese Diatomeen vollständig von der autotrophen zur heterotrophen Lebensweise übergegangen waren, und BENECKE (a. a. O.) und besonders RICHTER (1906) konnten durch exakte Kulturversuche nachweisen, daß beide Formen (insbesondere *Nitzschia putrida*) Leuzin, Asparagin, Pepton und Albumine assimilierten, RICHTER (a. a. O.) zeigte ferner, daß *Nitzschia putrida* wahrscheinlich an eine niedrige O<sub>2</sub>-Spannung angepaßt ist und monatelang den Aufenthalt im sauerstofffreien Raum verträgt. Dies ist sehr bezeichnend, da die farblosen Nitzschien an ihren natürlichen Standorten in einer mit H<sub>2</sub>S angereicherten Umgebung leben: BENECKE und ENGLER erwähnen, daß der Schlamm ihrer Fundorte von H<sub>2</sub>S-Bakterien (*Beggiatoa* u. a.) überzogen war. Ferner ist es charakteristisch, daß beide farblosen Formen der Gattung *Nitzschia* angehören, deren Vertreter sehr häufig Standorte mit einem gewissen Gehalt an organischen Stoffen bevorzugen, also mehr oder weniger der saprophytischen Lebensweise zuneigen.

Die beiden farblosen *Nitzschia*-Arten sind demnach echte Saprophyten, die zur rein heterotrophen Lebensweise übergegangen sind unter vollständigem Verlust ihres Assimilationsapparates.

Anhangsweise seien an dieser Stelle noch die

#### *Blauen Diatomeen*

erwähnt, die in mancher Beziehung noch rätselhaft sind. Die klassische Vertreterin dieser Gruppe, *Navicula ostrearia*, lebt vorzugsweise in Austernbänken, und zwar sowohl auf den Austernschalen als auch auf dem Grunde der Kulturbecken; und auch nicht ausschließlich an derartigen Standorten (die immerhin auf einen Reichtum an organischen Substanzen hinweisen würden), denn FUNK (1919) beobachtete die Form auf der Alge *Padina Pavonia*, auf der sie blaugrüne Überzüge bildete. MOLISCH (1903) fand sie auf einzelnen Individuen der Steckmuschel (*Pinna nobilis*).

Bei *Navicula ostrearia* ist das Plasma himmelblau gefärbt (— ein im Pflanzenreich einzig dastehender Fall —); die Färbung wird nach den Enden zu intensiver. Die Chromatophoren waren in allen untersuchten Fällen vorhanden und normal ausgebildet. Die Blaufärbung verschwindet in der Kultur sehr rasch und wird anscheinend erst durch unbekannte Einflüsse hervorgerufen. Neben *Navicula ostrearia* erwähnt MERESCHKOWSKY (1903) noch eine analoge jedoch zitronengelbe Färbung bei einer *Coscinodiscus*-Art und verspricht genauere Angaben in einer nächsten Arbeit, die aber leider nicht mehr erschien.

Trotzdem die „blaue Diatomee“ ab und zu, wenn auch nur gelegentlich, beobachtet wurde, ist man über ihre spezielle Physiologie und Ökologie noch so gut wie gar nicht unterrichtet; auch die neueste Arbeit von RANSON (1928) bringt nichts wesentlich Neues in dieser Frage.

### 3. Epiphyten.

Als ein typisches Kennzeichen für die Mehrzahl der epiphytischen Diatomeen muß die Ausbildung von Befestigungsorganen (Stiele, Schläuche und Schleimpolster) angesehen werden. Neben diesen Merkmalen ist eine weitere auffallende Eigenheit einiger Aufwuchsformen das feste Aufsitzen auf der Unterlage mit der ganzen Schale.

Die zur Bildung der Befestigungsorgane notwendige Gallerte wird bekanntlich durch die sogenannten Gallertporen ausgeschieden, die in vielgestaltiger Ausbildung bei den meisten raphelosen Diatomeen (vielleicht bei allen) vorhanden sind. Bei den Planktonformen (übrigens auch bei Epiphyten) wird die Gallerte als Kittsubstanz zur Bildung von vielgestaltigen Kolonien, wie Ketten, Fäden, Sternen u. a. verwandt; oft fungieren auch einzelne oder aus kranzförmig angeordneten Poren austretende Gallertfäden oder Hüllen als Schwebvorrichtung (vgl. Textabb. 6 und 7).

Die Gallertbildungen der Epiphyten sind wesentlich derber und komplizierter gebaut. Am einfachsten liegt der Fall noch bei den *Schleimpolstern*. Bei der Bildung dieser Polster werden von den Diatomeen größere Mengen formlos aufquellender Gallerte ausgeschieden, in deren Masse die Kieselalgen leben; bei der Vermehrung scheidet ein jedes neu hinzukommende Individuum weitere Gallertmassen aus, so daß schließlich ausgedehnte, dem Substrat auflagernde Schleimmassen mit darin eingebetteten Diatomeen entstehen können. HUSTEDT (1930) schlägt für diese Bildungen den Ausdruck „Gallertthalloide“ vor, während KARSTEN (1928) blattartig geformte Schleimpolster „Pseudothallome“ nennt.

Durch die Untersuchungen CHOLNOKYS (1924, 1927) ist unsere Kenntnis über den Bau der bekannten *Gallertstiele* der *Gomphonema*- und *Cymbella*-Arten wesentlich gefördert. Diese Gebilde stellen, nach CHOLNOKY, Gallertröhren aus festerer („im Gelzustande befindlichen“) Gallerte dar, deren Lumen mit einer flüssigen („im Solzustande befindlichen“) Masse erfüllt ist. Während die *Cymbella*-Stiele einfache Röhren darstellen, werden sie bei *Gomphonema* durch je zwei parallel verklebte Röhren gebildet; die Verklebungsfläche der *Gomphonema*-Stiele ist als eine zentrale Lamelle stets  $\pm$  gut sichtbar.

Die Stiele wachsen während des Lebens der Kieselalge durch stetige neue Ausscheidungen von Gallerte; bei der Teilung der Zellen gabeln sich gewöhnlich auch die Stiele, so daß außerordentlich zierliche, bäumchenförmige Gebilde entstehen. Ihre Widerstandsfähigkeit gegen heftige Wasserbewegungen ist sehr groß — wahrscheinlich wegen der hohen Elastizität der Gallerte.

Viele Arten bilden hyaline,  $\pm$  derbe *Gallertschläuche* aus, in welchen sie dauernd leben. Nach CHOLNOKY (1927) sind die Schläuche den Gallertstielen vollkommen homolog; auch sie bestehen aus festeren Wänden und sind mit dünner Gallerte ausgefüllt. Die Schläuche können entweder



ziemlich wenige Diatomeen enthalten, die sich dann häufig im Lumen des Schlauches energisch bewegen können (*Cymbella*-Arten), oder sie sind derartig prall mit den Kieselalgen angefüllt, daß man auf den ersten Blick glaubt, ein derbes, homogenes Gebilde vor sich zu sehen (*Amphiprora micans*, gewisse Naviculeen und Arten der Gattung *Homoeocladia*).

Vielfach sieht man Epiphyten (*Cocconeis*, *Achnanthes*) mit der ganzen Schalenfläche dem Substrat aufsitzen, ähnlich den Schildläusen an Blättern. Die Ähnlichkeit im mikroskopischen Bilde ist sehr groß, so daß man schon im 18. Jahrhundert von „Pflanzenläusen“ sprach, was bei *Cocconeis pediculus* im Speziesnamen zum Ausdruck kommt. Die meisten Vertreter dieses Typus sind im Besitz nur einer Raphe, und zwar trägt nur die dem Substrat zugekehrte Schale die Raphe, während die andere Schale raphelos ist. Ob die Raphe der sogenannten Oberschale durch die sitzende Lebensweise als „unnötig“ eingebüßt worden ist, und man es hier mit einer Reduktion zu tun hat, wie dies manche Autoren annehmen, bleibe dahingestellt.

Die weitaus meisten Epiphyten sind Bewohner der obersten Wasserschichten; über die Vertikalverteilung einiger Formen berichtet CHOJNOKY (1929). Er kommt zu dem Schluß, daß für einige Formen eine Bevorzugung bestimmter Zonen zu verzeichnen ist. Hoffentlich folgen weitere Untersuchungen auf diesem methodisch einfachen und aussichtsreichen Gebiet.

Über ein sehr merkwürdiges reizphysiologisches Verhalten von Kolonien schlauchbewohnender *Homoeocladia*-Arten berichtet FUNK (1914, 1919): die ganzen Kolonien führen bei Erschütterungen plötzliche Bewegungen aus, die sich in der *Kontraktion* der Kolonien äußern. Die Kontraktion erfolgt sehr schnell und nur bei Stoß oder Erschütterung durch die Hand oder einen Stab; natürliche Wellenbewegungen lösen die Reaktion nicht aus.

Über einen merkwürdigen Standort von epiphytischen Diatomeen sei an dieser Stelle berichtet. In der Nähe von Prenzlau werden Abwässer einer Zuckerfabrik in einen kleinen Fluß eingeleitet. Während der Zuckerkampagne werden große Mengen organischer Substanzen dem Flußwasser zugeführt und die Flora des Flusses nimmt einen ziemlich ausgesprochenen polysaprophytischen Charakter an: die im Wasser befindlichen Gegenstände sind zum großen Teil von zottigen Überzügen des Abwasserpilzes *Sphaerotilus natans* bedeckt. Nach Beendigung der Zuckerkampagne bleiben die Pilzwucherungen noch bestehen, aber es treten ungeheure Mengen von Diatomeen, insbesondere von *Gomphonema olivaceum* auf. Die Kolonien dieser epiphytischen Kieselalge bevorzugen nun merkwürdigerweise die „Pelze“ von *Sphaerotilus*. Wie Abb. 10 zeigt, sind einzelne Zotten der Pilzmassen von einem glatten, schleimigen Lager von *Gomphonema olivaceum* überzogen. In der Natur ist der Gegensatz zwischen den weißgrauen *Sphaerotilus*-Pelzen und den glatten oliv-

grünen Diatomeenkolonien viel auffälliger, als es die Photographie darstellen kann. Sicher hängt die Wahl dieses Standortes mit ökologischen Momenten zusammen: vielleicht ist es die energische Atmung des Pilzes und die dadurch hervorgerufene CO<sub>2</sub>-Anreicherung in den oberen Wasserschichten, welche die Kieselalge anzieht. Jedenfalls war es auffallend, daß die *Gomphonema*-Polster auf anderen Unterlagen, in der unmittelbaren Nachbarschaft des Pilzes nur ganz vereinzelt auftraten.



Abb. 10. *Gomphonema*-Kolonien auf *Sphaerotilus* (Original).

Anhangsweise wollen wir nur kurz die sogenannten „endophytischen“ Diatomeen erwähnen. Soweit uns bekannt, hat man nur in *Sphagnum*-Blättern lebende Nitzschien beobachtet. Da diese Kieselalgen aber natürlich nur in den „Wasserzellen“ der *Sphagnum*-Blätter lebten und diese ja unbesetzte Wasserreservoirare darstellen, kann man hier kaum von einer endophytischen Lebensweise der Diatomeen sprechen.

#### 4. Saprophytismus, Symbiose und Parasitismus.

Wie bereits bei einigen Gelegenheiten bemerkt wurde, dürften die meisten Diatomeen  $\pm$  mixotroph sein; unter ihnen neigen besonders Vertreter der Gattung *Nitzschia* ausgesprochen zur heterotrophen Lebensweise. Man trifft aus diesem Grunde auch sehr oft luxurierende Vegetationen von *Nitzschia*-Arten in der Nähe von Ableitungen von Abwässern (vgl. S. 285). In extremen Fällen (*Nitzschia putrida* und *N. leucosigma*) können die betreffenden Formen unter Verlust des Assimilationsapparates vollkommen zur saprophytischen Lebensweise übergehen.

In verschiedenen Abschnitten wurden bereits die Standorte saprophyler Diatomeen erwähnt; *Nitzschia*-Arten können aber bisweilen recht sonderbare Medien bewohnen; so sieht man sie häufig in der dünnen Gal-

lerte von Tier- und Pflanzenkolonien der Seen; auch Bakterienzooglooen und die Schleimmassen von Froschlaich und dergleichen enthalten sehr häufig kleine Nitzschien. Mit ziemlicher Regelmäßigkeit findet man *Nitzschia*-Arten in den schleimigen Kolonien des Infusoriums *Ophrydium versatile*; der Schleim planktonischer Algen (*Microcystis*) beherbergt gewöhnlich ebenfalls Formen dieser Diatomeengattung. Noch bemerkenswerter ist das Auftreten von *Nitzschia* im Innern der Gallertschläuche von gewissen schlauchbildenden Cymbelleen und *Mastogloia*-Arten. Da CHOLNOKY (1927) nachgewiesen hatte, daß das Innere dieser Gebilde von einer dünnflüssigen Gallerte erfüllt ist, liegt der Schluß nahe, daß in allen diesen Fällen die Nitzschien die Schleime (und eventuell auch andere Ausscheidungsprodukte) zu ihrer Ernährung verwerten können.

Das Auftreten der *Nitzschia*-Arten an den erwähnten merkwürdigen Standorten wäre demnach ein sichtbarer Ausdruck ihrer saprophytischen Lebensweise.

Diese Erscheinungen sind bereits öfters erwähnt worden; CHOLNOKY (1929) beschreibt sehr sorgfältig einen Fall des Vorkommens von *Nitzschia dissipata* in den Schläuchen von *Cymbella lacustris*, *prostrata* und *ventricosa*. Bei der Diskussion dieser Erscheinung gebraucht er die Ausdrücke „Symbiose“ bzw. „einseitige Symbiose“ in dem Sinne, daß die *Nitzschia*-Art den Vorteil und die *Cymbella*-Art so gut wie keinen Nachteil von dieser Nachbarschaft hat. Die Ausdrucksweise CHOLNOKYS ist in diesem Falle wohl nicht am Platze, da der Begriff „Symbiose“ eine bestimmte Gesetzmäßigkeit des Zusammenlebens in sich schließt, vor allem aber eine viel innigere Vereinigung der Komponenten voraussetzt. Im vorliegenden Falle lebt die *Nitzschia* aber nur in der bereits abgeschiedenen Gallerte der Cymbellen, die in keinem Zusammenhang mehr mit den Zellen dieser Alge steht.

Wesentlich anders dagegen liegt ein von KARSTEN (1905) mitgeteilter Fall des Zusammenlebens von *Rhizosolenia*-Arten mit der Cyanophyce *Richelia intracellularis*. Diese Spaltalge dringt in das Innere der *Rhizosolenia*-Zelle ein und vermehrt sich dort; bei der Teilung der *Rhizosolenia* wandern Fäden der *Richelia* in die Tochterzellen. Die Kieselalge scheint hierdurch keinerlei Schaden zu erleiden (was schon aus ihrer Vermehrung zu schließen ist), und es kann sehr wohl sein, daß sich für beide Beteiligten gegenseitige Vorteile aus ihrem Zusammenleben ergeben, wie dies KARSTEN annimmt. Hier würde ein Fall *echter Symbiose* vorliegen.

Parasitismus ist bei den Diatomeen bis jetzt unbekannt; dagegen werden Kieselalgen nicht selten von Parasiten angefallen. Am häufigsten sind es niedere Pilze, vor allem Chytridiaceen, die in die Diatomeenzelle eindringen und den Zellinhalt oft restlos verzehren. Beschrieben sind bisher zwei auf Diatomeen schmarotzende Chytridiaceen: *Ectrogella ba-*

*cillaricarum* (ZOPF 1887) und das marine *Olpidium Lauderiae* (GRAN 1900).

Neuerdings wurde von ZUELZER (1927) ein tierischer Parasit (*Amoeba biddulphiae*), der auf *Biddulphia sinensis* schmarotzt, genau studiert. Verfasserin gelangen auch Reinkulturen dieses Organismus.

## D. Allgemeine Bemerkungen zur Biologie, Ökologie und Soziologie der Diatomeen.

### 1. Periodizität.

Das regelmäßige periodische Auftreten und Zurücktretzen bzw. Verschwinden von bestimmten Diatomeenformen in einem Gewässer steht in ursächlichem Zusammenhang mit ebenso periodischen Veränderungen physikalisch-chemischer Faktoren, die natürlich nicht in allen Fällen bekannt sind. In erster Linie sind es klimatische Einflüsse, die diese Änderungen bewirken. In früheren Abschnitten wurde die Rolle einzelner physikalischer Faktoren gewürdigt und bereits darauf hingewiesen, daß die meisten unter ihnen jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen sind. Die größte Bedeutung unter den veränderlichen Faktoren dürfte im allgemeinen die Temperatur spielen, denn wohl die meisten anderen Faktoren sind mit ihr mehr oder minder unmittelbar verknüpft. Die Eisdecke unserer Gewässer, der Gashaushalt des Wassers, die Zirkulation und Stagnation der Seen, der Wasserstand und die Strömungsgeschwindigkeit der Flüsse u. a. m. hängen engstens mit jahreszeitlichen Temperaturänderungen zusammen. Gleichzeitig mit der Erwärmung tritt natürlich auch eine Verlängerung der Tage und Erhöhung der Lichtintensität ein, und so sind es schließlich kosmische Einflüsse, auf die die meisten regelmäßigen Veränderungen der Diatomeen zurückzuführen sind.

PERFILJEW (1927 a, 1927 b) hat durch eine außerordentlich verfeinerte Methodik der Entnahme von Schlammprofilen die jahreszeitlichen Bodenlagerungen in einem Fall für etwa 1620 Jahre zurückverfolgt und glaubt außer dem jahreszeitlichen Rhythmus planktogener Ablagerungen noch eine Periodizität höherer Ordnung, die mit dem Auftreten von Sonnenfleckmaxima genau zusammenfällt, nachweisen zu können. NIKOW (1920) konnte — ebenfalls durch das Studium von Schlammablagerungen — eine Periodizität im Auftreten gewisser Planktondiatomeen mit ihrer Auxosporenbildung in Zusammenhang bringen; diese Periodizität entspricht auch nicht den jahreszeitlichen Schwankungen.

Die eben angeführten Untersuchungen bezogen sich vor allem auf die Periodizität der Planktonorganismen, unter denen die Kieselalgen ja eine hervorragende Rolle spielen. Und in der Tat sind die regelmäßigen

Schwankungen im Auftreten der Diatomeen bei den Planktonformen wohl am besten studiert. Es sei an die bekannten Frühjahrs- und Herbstmaxima der Planktondiatomeen erinnert (vgl. Abschnitt C: Plankton); man kennt auch eine Reihe von Formen, die nur im Sommer auftreten; viele Autoren bringen Angaben über die Häufigkeit der einzelnen Planktonorganismen in den verschiedenen Monaten oder Jahreszeiten, häufig in übersichtlicher Kurvendarstellung (vgl. z. B. von neueren Arbeiten KRIEGER 1927).

Die benthonischen Formen — insbesondere die Kieselalgen aus größerer Tiefe — sind jahreszeitlichen Schwankungen weniger ausgesetzt. Dies entspricht auch den Verhältnissen ihres Biotops, das viel geringere Änderungen ihrer physikalisch-chemischen Faktoren erleidet als die oberflächlichen Schichten. Leider sind Untersuchungen, die systematisch im Laufe längerer Zeit ausgeführt wurden und benthonische Diatomeen berücksichtigen, noch sehr selten, so daß man über die Periodizität der Grunddiatomeen, vor allem der freilebenden Schlammformen, noch wenig Sicheres weiß.

Die epiphytischen Diatomeen schließen sich in bezug auf ihre Periodizität ziemlich eng an die Planktonten an. Auch sie sind in der Hauptsache an die oberen Wasserschichten gebunden und daher den jahreszeitlichen Veränderungen der Gewässer stärker ausgesetzt als die Bewohner größerer Tiefen. Man kennt daher auch bei den Epiphyten Massenentwicklungen einzelner Formen, die vielfach im Frühjahr und Herbst auftreten, um dann zu verschwinden oder anderen Arten zu weichen. Nur sind die Epiphyten in dieser Beziehung viel weniger untersucht worden als die Planktonten.

Bei den Bewohnern tropischer Gewässer, deren Temperatur nur in ganz engen Grenzen schwankt, ist der jahreszeitliche Rhythmus häufig mit den Perioden stärkerer Niederschläge (Regenzeit) verknüpft. Die Kenntnis dieser Gewässertypen ist noch so gering, daß man keine allgemeineren Schlüsse ziehen kann.

Neben der durch jahreszeitliche Änderungen oder biologische Vorgänge bedingten Periodizität muß noch die durch menschliche Einflüsse hervorgerufene Periodizität erwähnt werden. Der Einfluß des Menschen äußert sich beinahe ausschließlich in dem Sinne einer Verschmutzung der Gewässer. Durch die Ableitung der Abwässer menschlicher Siedlungen oder industrieller Anlagen wird das Wasser eines „Vorfluters“ (gewöhnlich eines Flusses) mit organischen, fäulnisfähigen oder mineralischen Stoffen beladen, was gewöhnlich eine Änderung der Algenflora des betreffenden Gewässers zur Folge hat. In den meisten Fällen sind derartige menschliche Beeinflussungen  $\pm$  konstant und kontinuierlich, rufen also eine dauernde Änderung des Florenbestandes hervor. Es gibt aber auch Industrien, die nur „schubweise“ in Betrieb sind; z. B. die Zuckerfabriken, deren Kampagne sich auf eine nur kurze Zeit nach der Rüben-

ernte beschränkt und — in gewissen Gegenden — die Holzindustrie, bei welcher das Holz nur zu bestimmten Zeiten in großer Menge in Flüssen mit geringer Wasserführung geflößt und gelagert wird. In beiden Fällen werden die Gewässer, je nach ihrer Wasserführung und Tiefe,  $\pm$  stark eutrophiert. Insbesondere die Zuckerindustrie mit ihren enormen Mengen organischer Abfallstoffe ruft sehr häufig außerordentliche Veränderungen der Gewässer hervor. Nach der Herbstkampagne trägt das Gewässer oft polysaprophyten Charakter: es ist milchig-trüb und sauerstofffrei, die ganze Algenvegetation ist, mit Ausnahme weniger resistenter Cyanophyceen, verschwunden, und Bakterien und Abwasserpilze beherrschen das Feld. Nach wenigen Monaten ist das Gewässer nicht wiederzuerkennen: das Wasser ist klar und sauerstoffreich und die ursprüngliche Algenvegetation hat sich wieder eingestellt. Ein solcher Zyklus wiederholt sich Jahr für Jahr und in dessen einzelnen Phasen spielen die Diatomeen manchmal eine wichtige Rolle; insbesondere treten die epiphytischen Kieselalgen hervor. Die Aufnahme (Textabb. 10: *Gomphonema* auf *Sphaerotilus*) stammt aus der Phase beginnender Selbstreinigung des Vorfluters einer Zuckerfabrik.

Das Studium der durch die Industrien hervorgerufenen Periodizität bzw. der einzelnen jahreszeitlichen Phasen von der Industrie beeinflusster Gewässer bietet besonders dankbare Aufgaben für den Algologen.

Interessant und noch nicht allseitig geklärt ist die Frage über das Verhalten von periodisch auftretenden Diatomeen während ihrer „Depressionsperioden“, d. h. während der Zeit, in welcher gewisse Arten nicht nur numerisch zurücktreten, sondern aus der Population des betreffenden Gewässers dem Anschein nach ganz verschwinden. In den meisten Fällen dürfte eine gewisse stark reduzierte Anzahl von besonders resistenten Individuen die ungünstige Zeit überstehen; zum Teil in einem anderen Biotop des Gewässers. So sind z. B. lebende Planktonformen von manchen Autoren am Grunde der Gewässer gefunden worden, während sie im Plankton vollkommen fehlten; vgl. ferner die „Schwebesporen“ KARSTENS, die in tiefere Wasserschichten absinken und dort eine Ruheperiode durchmachen. Es ist auch darauf hingewiesen worden, daß bei Eintritt ungünstiger Lebensbedingungen *Dauersporen* gebildet werden, die sich durch besonders starke Membranen auszeichnen und ohne weiteres auch langwährende Depressionsperioden überleben können<sup>1</sup>. Besonders bei marinen Planktondiatomeen (z. B. *Chaetoceros*) sind die zum Teil sehr charakteristischen Dauersporen gut bekannt. Auch bei einigen wenigen Planktondiatomeen des Süßwassers (*Attheya*, *Melosira*, *Rhizo-*

<sup>1</sup> Neuerdings schlägt HUBER-PESTALOZZI (1931) für die Gesamtheit der im Latenzstadium in der Form von Dauersporen, Zysten u. a. befindlichen Planktonformen den Ausdruck *Akineton* vor.

*solenia*) werden Dauersporen gebildet; über die Mehrzahl der übrigen periodisch auftretenden Kieselalgen ist man aber in dieser Hinsicht noch so gut wie gar nicht unterrichtet, und auch hier liegt ein dankbares Gebiet für zukünftige Untersuchungen offen.

## 2. Massenentwicklungen.

Eigentlich stellt jedes reichliche Auftreten einzelner Formen (besonders im Plankton), wie es bereits im vorigen Abschnitt erwähnt wurde, eine Massenentwicklung dar. Nachstehend soll diese Bezeichnung in einem willkürlichen und begrenzteren Sinne angewandt werden und sich nur auf solche Spezialfälle von Massenaufreten von Organismen (in unserem Falle: Kieselalgen) beziehen, bei denen die Individuenmengen ungewöhnlich groß sind und unter Umständen zu Kalamitäten führen können. Derartige Kalamitäten sind häufig Folgeerscheinungen von Massenentwicklungen: die gewöhnlich rapide absterbenden Organismenmassen rufen durch ihre Fäulnis einen so hohen  $O_2$ -Schwund hervor, daß viele Organismengruppen, darunter auch Nutzfische, vollständig eingehen können.

Fälle von Massenentwicklungen von Planktondiatomeen sind vielfach bekannt, vgl. hierüber БЕТГЕ (1931 — hier auch Literaturangaben). Wenig bekannt sind dagegen die Ursachen, welche die Massenentwicklungen hervorrufen, und dabei dürfte das Studium der physikalisch-chemischen Bedingungen eines Gewässers während einer Massenentwicklung viel zur Kenntnis der Ökologie der dominierenden Form beitragen.

Sicher ist es wohl, daß nur das Zusammentreffen mehrerer für die Entwicklung einer Art günstiger Faktoren eine Massenentwicklung zur Folge haben kann. БЕТГЕ (a. a. O.) sieht als Ursachen des von ihm beobachteten Massenaufretens von *Melosira Binderana* die folgenden Faktoren an: optimale Eutrophie und Strömungsgeschwindigkeit (diese Faktoren waren jedoch etwa die gleichen wie in anderen Jahren) und vor allem ausnahmsweise günstige Temperaturverhältnisse (ein besonders milder Herbst und Winter). Dieser letztere Faktor dürfte — wenn auch nicht als einziger — in diesem Falle für die Massenentwicklung entscheidend gewesen sein. Die Individuenmengen der erwähnten Massenentwicklung von *Melosira Binderana* waren unvorstellbar groß: БЕТГЕ zählte 10845 Zellen in 1 ccm, also rund 11 Millionen in 1 Liter! Bei einem Versuch, mit dem Grundnetz zu fischen, brachen die fingerstarken Stahltrossen, da das Netz (Maschenweite 23 mm) durch die Algenmassen vollkommen verstopft wurde und wie ein riesiges Brett wirkte.

Zu den Massenentwicklungen muß auch die Bildung von sogenanntem *Meteorpapier* gerechnet werden. Am häufigsten entsteht das Meteor-

papier auf folgende Weise: während oder nach Überschwemmungen werden häufig Wiesen, insbesondere deren niedrige Stellen, von Wasser überflutet. Diese gewöhnlich seichten Wasseransammlungen können längere Zeit bestehen, erwärmen sich  $\pm$  beträchtlich und werden durch Kontakt mit dem Wiesenboden (unter Umständen gedüngtem) in mehr oder minder hohem Maße eutrophiert. Als Folge solcher günstiger Lebensbedingungen setzt eine stürmische Entwicklung von miteingeschwemmten Algen ein (hauptsächlich Fadenalgen mit einer reichen epiphytischen Diatomeenflora), die zuweilen die Ausmaße typischer Massentwicklungen erreicht. Das Abfließen oder Versickern des Wassers geschieht gewöhnlich so schnell, daß die Algen nicht verfaulen, sondern austrocknen. Die zusammenhängenden, verfilzten, trockenen Algenmassen, die unter Umständen Tausende von Quadratmetern bedecken können, werden bekanntlich „Meteorpapier“ genannt. Oft sieht man das Meteorpapier durch das wachsende Gras bis zu 0,5 m Höhe emporgehoben. Die Zusammensetzung der Komponenten des Meteorpapiers wechselt naturgemäß; wir kennen Meteorpapiere (aus Gewässern mit leichter Versalzung), bei denen die Diatomeen gegenüber den Fadenalgen dominierten und weißlich-gelbe, fließpapierähnliche Matten bildeten. Vgl. hierzu auch CHOLNOKY (1926). Wahrscheinlich sind die Hauptfaktoren, welche die Bildung der Meteorpapiere begünstigen: Wärme und besonders günstig verlaufende Eutrophierung des Wassers.

Zuweilen dürfte ein biologischer Faktor bei Massentwicklungen eine ausschlaggebende Rolle spielen, nämlich das Fehlen von Konkurrenten. Gewisse Beobachtungen an neugebildeten Salzstellen (aber wohl auch an anderen Standorten) machen diese Annahme sehr wahrscheinlich. In den bekannten Fällen handelt es sich um Standorte, die vor verhältnismäßig kurzer Zeit durch salzhaltige Abflüsse von industriellen Anlagen (Kaliwerke, chemische Fabriken) chemisch wesentlich verändert wurden. Durch diesen Einfluß findet eine tiefgreifende Veränderung ihrer Diatomeenflora statt: die meisten stenohalinen Oligohalobien verschwinden oder werden in ihrer Entwicklungsfähigkeit geschwächt. Das Einwandern von mesohaloben Elementen, die an die gegebene Salzkonzentration angepaßt sind, findet nur allmählich statt. Die zuerst eintreffenden Einwanderer finden eine geschwächte oder im Absterben begriffene, ursprüngliche Diatomeenflora vor und keine oder wenige an die gleichen Salzverhältnisse angepaßten Konkurrenten. Als eine Folge dieser für die Einwanderer günstigen Umstände findet eine energische Vermehrung der neuen Elemente statt, die unter Umständen zu einer Massentwicklung führen kann. Ein solcher Fall liegt z. B. bei einer Massentwicklung von *Thalassiosira fluviatilis* in der Werra vor (vgl. HUSTEDT 1925, KOLBE u. TIEGS 1929). Ferner in einem erst seit etwa 20 Jahren bestehenden Salzgebiet bei Sperenberg (KOLBE 1927). Lehrreich ist auch das Verhalten von *Navicula elegans*, wenn auch in diesem Falle nicht von einer eigent-



lichen Massenentwicklung die Rede sein kann. Diese an Meeresküsten zwar regelmäßig, aber ziemlich selten auftretende euhalobe Form erscheint zuweilen an binnenländischen Salzstellen von zusagender NaCl-Konzentration in großen Mengen; so bei Oldesloe (HUSTEDT 1925) und im Werragebiet (KOLBE u. TIEGS 1929). Das Fehlen von Konkurrenten dürfte in diesen Fällen eine Entwicklung veranlassen, wie sie an den ursprünglichen Standorten nicht möglich war, denn die übrigen Bedingungen der neuen Standorte konnten keineswegs als besonders günstig bezeichnet werden. Natürlich können nur sehr eingehende Untersuchungen den exakten Beweis für diese Annahme bringen, die zunächst nur als eine Arbeitshypothese zu werten ist.

### 3. Wanderungen.

Über die Fälle von Einwanderung und Ansiedlung neuer Florenelemente in ein gegebenes Gebiet liegen auch in der Diatomeenliteratur verhältnismäßig zahlreiche Angaben vor. Man kann hierbei unterscheiden zwischen Einwanderungen

1. in Gebiete, die keinerlei Veränderung in ökologischer Beziehung durchmachten, und

2. in Gebiete, die durch bestimmte Einflüsse  $\pm$  einschneidende und dauernde Veränderungen erfuhren und gegenüber dem Zustande vor der Einwanderung abweichende Lebensbedingungen bieten.

Zu 1. Die Einwanderung von bestimmten Diatomeenarten in ein ökologisch unverändertes Gebiet, in welchem diese Formen früher nicht vorkamen, ist verhältnismäßig selten einwandfrei beobachtet worden. Voraussetzung für eine exakte Feststellung solcher Fälle ist es, daß das Gebiet vor der Einwanderung ausreichend floristisch untersucht war, und daß die eingewanderten Formen durch morphologische oder geographische Eigenart, Größe oder Häufigkeit ihres Vorkommens nicht früher übersehen werden konnten. Besonders auffallend und berühmt geworden ist die Einwanderung von *Biddulphia sinensis* in die Nordsee in den ersten Jahren dieses Jahrhunderts. Diese indo-pazifische Form trat plötzlich im Jahre 1903 in dänischen Gewässern auf und verbreitete sich dann schnell über die Nordsee, den Ärmelkanal und die Irische See. OSTENFELD (1909) nimmt an, daß die Form durch ein Schiff in die Elbmündung verschleppt wurde und von dort sich ausbreitete. Jetzt gehört sie zu den ständigen Bewohnern (nach pflanzengeographischer Nomenklatur: Neophyten) dieser Gewässer und beherrscht während ihrer Vegetationsperiode das Plankton. Bemerkenswert ist, daß die Form im Atlantischen Ozean vollkommen fehlt.

Als zweites Beispiel sei die in jüngster Zeit erfolgte Einwanderung einer Form in Binnengewässer erwähnt und zwar *Coscinodiscus Rothii* var. *minor* in die Spree bis zum Müggelsee. Diese anschei-

nend extrem euryhaline Form lebt hauptsächlich im Brackwasser der Flußmündungen und ist so charakteristisch, daß sie sich schwer übersehen läßt. Die Zeit ihrer Einwanderung läßt sich ziemlich genau feststellen, da Proben aus früheren Jahren vorliegen. Demnach muß die Form erst zwischen 1904 und 1911 in den Müggelsee eingewandert sein (KOLBE 1925). Wahrscheinlich dürfte auch diese Kieselalge durch die Schifffahrt verschleppt worden sein, ähnlich der jetzt in denselben Gewässern sich ausbreitenden Wollhandkrabbe. *Coscinodiscus Rothii* var. *minor* ist inzwischen auch in anderen Seen gefunden worden, doch konnte an diesen Standorten die Zeit der Einwanderung nicht festgestellt werden.

Zu 2. Während bei den angeführten Fällen das Biotop vor und nach der Einwanderung unverändert geblieben war, liegen die Dinge ganz anders bei neugebildeten Salzstellen des Binnenlandes. Häufig wird ein ursprünglich süßes Gewässer durch Einleitung von Solwässern oder salzigen Abfallprodukten der Industrie in  $\pm$  beträchtlichem Maße versalzen. Neu eingeschleppte Brackwasserformen finden jetzt besonders günstige Existenzbedingungen vor, nicht nur wegen der zusagenden Salzkonzentration, sondern auch infolge Abwesenheit von Konkurrenten, da die ursprüngliche Population durch die Versalzung abgestorben oder erschüttert ist.

Es ist erstaunlich, mit welcher Schnelligkeit die Besiedlung neu entstandener Salzstellen vor sich geht und wie viele neue Elemente einwandern. Nach wenigen Jahren oder Jahrzehnten weisen derartige Standorte bereits eine typische artenreiche Brackwasserflora auf. Solche Standorte sind in Deutschland sehr häufig; doch nur von wenigen kennt man den Zeitpunkt von deren ökologischer Veränderung und dem Einbruch der Brackwasserflora. Ein typisches Beispiel bietet das Sperenberger Salzgebiet bei Berlin. Vom Jahre 1907 ab wurde ständig salzhaltiges Tiefenwasser aus einem Bohrloch in einen Süßwassersee gepumpt; durch den Abfluß dieses Sees (Krummer See) gelangte das Salzwasser in ein ganzes System von kommunizierenden Gewässern, das schließlich in die Spree mündete und in seinem Verlauf allmählich verdünnt wurde. In den Jahren 1924—1926 wurden die Diatomeen des Gebietes untersucht (KOLBE 1927): bei den stärker versalzten Gewässern (Krummer See und sein Abfluß) bestand die Diatomeenflora bereits zu etwa 86% aus: halophilen (17,5%) und mesohaloben (69%) Formen! In nur 17 Jahren konnte eine große Zahl typischer Mesohalobien sich in einem neuen, küstenfernen Gebiet ansiedeln. Ähnlich liegen die Verhältnisse in Industriegebieten (z. B. im Gebiet der Kaliindustrie), nur daß der Ablauf der Besiedlung dort nicht so klar zutage tritt wie in Sperenberg, da in den mineralreichen Kaligegenden gewöhnlich natürliche Salzstellen und Salzquellen vorhanden sind. Es kann daher der Einwand erhoben werden, daß die mesohalobe Flora längst in den natürlichen Salzstellen existierte und nur auf

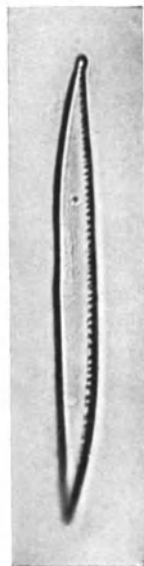
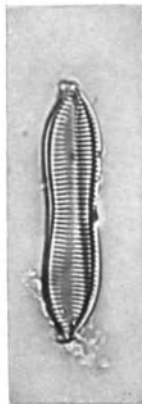
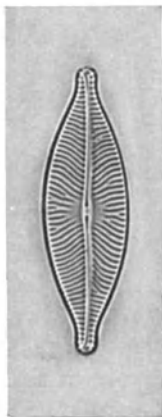
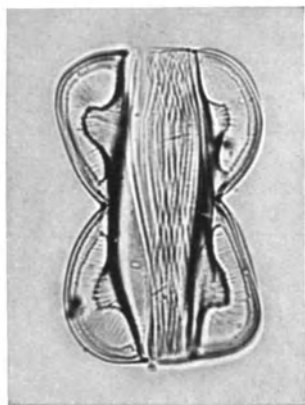
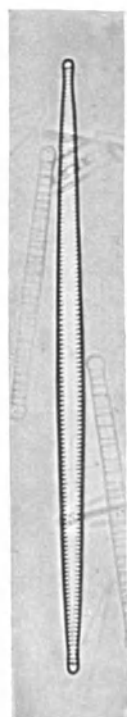
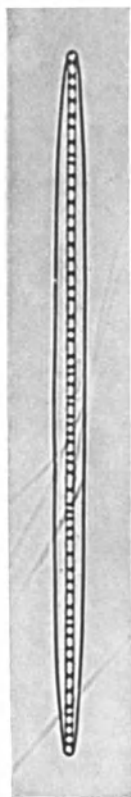
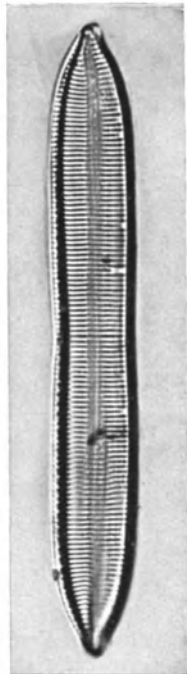
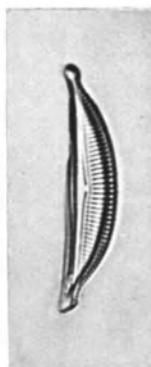
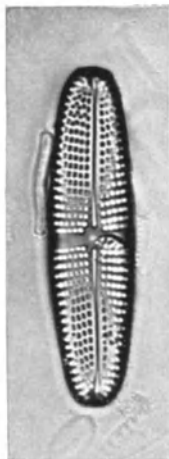
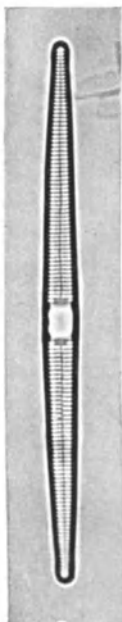
die durch die Industrie erschlossenen neuen halischen Standorte übergriff. Dies war in Sperenberg nicht der Fall: das Gebiet besaß vor dem Heraufpumpen des Tiefenwassers (aus etwa 100 m Tiefe) keinerlei natürliche Salzstellen.

Soweit sich überblicken läßt, stellen sich bei der Besiedlung neu entstandener Salzstandorte gewisse Formen mit einer bemerkenswerten Regelmäßigkeit als erste Ansiedler ein. Diese „ersten Pioniere“ (KRASSKE 1927, KOLBE u. TIEGS 1929) fehlen kaum in einem salzigen Gewässer des Binnenlandes und dürften die Initialphase einer Sukzession bilden; sie können in der Praxis als gute *Indikatoren* für den Salzgehalt von derartigen Gewässern dienen. Die Anwesenheit einiger dieser Formen deutet schon mit großer Sicherheit auf den Salzgehalt ihres Standortes. Da sie von allgemeinerem Interesse sein dürften, bringen wir nachstehend eine Abbildung der elf wichtigsten Formen.

Die schnelle Einwanderung neuer Elemente in Gewässer, die einer Versalzung unterworfen waren, sollte als ein sehr typisches und leicht zu untersuchendes Beispiel dienen. Ähnlich liegen die Verhältnisse, wenn die Biotope anderen Einflüssen ausgesetzt wurden. Solche Fälle sind z. B.: die Verlandung eines Sees und dessen Übergang in ein Zwischenmoor; Aussüßung abgeschlossener Strandseen; Eutrophierung von Gewässern u. a. m. Die Veränderungen vollziehen sich in diesen Fällen sehr viel langsamer als im anfangs beschriebenen Beispiel. Ferner ist über das ökologische Verhalten solcher Einwanderer viel weniger bekannt, und die *einzelnen* Neophyten sind schwerer als solche zu erkennen als die mesohaloben Elemente.

Wenn man sich die Schnelligkeit der Neubesiedlung und die Zahl der einwandernden Formen vergegenwärtigt, so entsteht die Frage, auf welchem Wege die Einwanderung erfolgte. An eine aktive Wanderung ist wohl in den meisten Fällen nicht zu denken, schon aus dem Grunde, daß alle Etappen typische Süßgewässer sind; die mesohaloben (zum Teil unbeweglichen) Elemente müßten unter Umständen oft Hunderte von Kilometern stromaufwärts Gewässer durchwandert haben, die ihnen nur sehr ungeeignete Lebensbedingungen bieten konnten. Es bleibt also nur die Möglichkeit einer passiven Wanderung bestehen. Eine Verschleppung durch die Schifffahrt wie bei *Biddulphia* und *Coscinodiscus* (vgl. S. 328) kommt z. B. im Sperenberger Gebiet nicht in Frage, da eine solche in diesem Gebiet nicht existiert. Auch die Verbreitung durch den Wind erscheint reichlich unwahrscheinlich, und es bleibt die Annahme eines Transports durch Tiere, insbesondere durch Zugvögel.

Abb. 11. Charakterformen der Initialphase versalzener Gewässer. a *Synedra pulchella*, b *Navicula pygmaea*, c *Achnanthisidium brevipes*, d *Amphora coffaeiformis*, e *Nitzschia hungarica*, f *Amphiprova paludosa*, g *Bacillaria paradoxa*, h *Synedra affinis*, i *Navicula salinarum*, k *Nitzschia apiculata*, l *Nitzschia sigma* var. *rigidula*. (Nach KOLBE und TIEGS.)



Nun wird gerade diese Theorie, die auf ein ehrwürdiges Alter zurückblicken kann, in neuerer Zeit vielfach bekämpft (vgl. BREHM 1930, ZUMPT 1931 u. a.), wenigstens in ihrer Anwendung auf gewisse Tiergruppen. Für die Erklärung der Verschleppung von Diatomeen erscheint uns die Zugvögeltheorie durchaus annehmbar. Bedenkt man, daß die Möven, Enten u. a. Schwimmhäute besitzen, die beim Fluge zusammengefaltet werden und anhaftende Schlammteilchen in feuchtem Zustande auf weite Strecken transportieren können, so gewinnt die Theorie an Wahrscheinlichkeit. Man braucht auch nicht anzunehmen, daß die Vögel durchaus Meeresschlamm mitführen müssen. Auf dem Wege von der Meeresküste bis zu den betreffenden Gewässern sind unter Umständen andere binnländische Salzstellen eingeschaltet, die vielleicht schon früher von Salzformen besiedelt waren und als Etappen dienen können. Die Besiedlung würde dann in der Weise vor sich gehen, daß Schwimm- und Strandvögel Schlammteilchen, die von der See oder älteren Salzstellen stammen und ihren Füßen oder Schwimmhäuten anhaften, bei dem Rückzug nach Süden in allen möglichen Gewässern deponieren; die eventuell noch lebensfähigen Diatomeen werden natürlich an Standorten mit nicht zusagenden Lebensbedingungen sofort absterben, falls ein Gewässer aber Salzwasser von geeigneter Konzentration führt, sich vermehren und ansiedeln.

Wir müssen BREHM (1930) zugeben, daß diese Deutung am grünen Tisch ersonnen ist, doch sehen wir weder eine andere Möglichkeit der Erklärung der geschilderten Wanderungen, noch stichhaltige Gegengründe und möchten andererseits nicht mit ZUMPT (1930) die aufgeworfene Frage mit einem resignierten „ignoramus“ beantworten. Eine experimentelle Nachprüfung dieser Frage dürfte nicht schwer sein und wird hoffentlich nicht allzu lange auf sich warten lassen.

#### 4. Sukzessionen.

Bei der Besprechung der physikalisch-chemischen Einzelfaktoren wurde bereits wiederholt darauf hingewiesen, daß die Biotope vielfach  $\pm$  grundlegenden Veränderungen und Umgestaltungen ausgesetzt sind, und daß unter dem Einfluß der neuen Lebensbedingungen auch die Diatomeenflora des Biotops gewisse Wandlungen durchmacht (vgl. z. B. Abschnitte: Moore, Abwässer, NaCl-Gehalt). Der Prozeß der Aufeinanderfolge der einzelnen Pflanzengesellschaften (in unserem Falle der Diatomeengesellschaften) an demselben Ort wird in der Pflanzengeographie als *Sukzession* bezeichnet. Die uns interessierenden Sukzessionen können durch sehr verschiedenartige Ursachen bedingt sein und verschieden schnell verlaufen. Die (relative) Endstufe einer bestimmten Sukzessionsreihe — das Klimaxstadium —, welchem eine Sukzessionsfolge zustrebt, ist im Falle der Formationen des Süßwassers gewöhnlich eine terrestrische, wenn man vom Hochmoor absieht, das in höheren Breiten an-

scheinend eine Dauerformation darstellt. Ebenso dürften viele Pflanzengesellschaften des Meeres als Klimaxstadium aufzufassen sein. Der Begriff der Endstufe ist natürlich mit der Zeit und dem Wandel alles organischen Lebens verknüpft, und daher dürfte auch eine Dauerformation nur scheinbar stabil sein, in der Wirklichkeit aber nur „einen Ruhepunkt, eine Atempause im ewigen Wandel der Vegetationsgestaltung“ darstellen (BRAUN-BLANQUET 1928).

Nur sehr wenige Sukzessionen verlaufen so schnell, daß man sie unmittelbar verfolgen kann. Zu diesen gehören die durch Versalzung und Eutrophierung hervorgerufenen, die beide in den meisten Fällen mit menschlichen Einflüssen zusammenhängen. Alle übrigen Sukzessionen vollziehen sich in so langen Zeiträumen — zum Teil geologischen (Säkularsukzessionen) —, daß man sie nur durch indirekte Beobachtungen und Vergleiche nachweisen kann. Man ist hierbei in der Hauptsache auf das Studium der Ablagerungen angewiesen, und gerade bei derartigen Untersuchungen leisten die Diatomeen mit ihren schwer zerstörbaren Kiesel skeletten unschätzbare Dienste. Wesentlich besser könnte man das Zeugnis der fossilen Diatomeen ausnützen, wenn die Kenntnis der Autoökologie der Kieselalgen sicherer fundiert wäre. Da das Studium der Ökologie sich aber erst im Anfangsstadium befindet, so herrscht noch eine große Unsicherheit in der pflanzengeographischen Deutung diatomeenführender Schichten. So haben schwedische Forscher versucht, unter den fossilen Kieselalgen gewisse „Wärmeformen“ auszusondern, welche Klimaschwankungen bei der Bildung der Sedimente dokumentieren sollten; doch sind diese Versuche von vielen Kennern begründet abgelehnt worden (vgl. hierüber die Ausführungen im Abschnitt: Temperatur). Am besten ist man in dieser Beziehung noch über das Verhältnis der Kieselalgen zum Salzgehalt ihrer Standorte unterrichtet, so daß man mit ziemlicher Sicherheit sagen kann, ob ein Sediment im Süß-, Brack- oder Salzwasser entstanden war, und auf dem besten Wege ist, diese Unterscheidungsmöglichkeiten zu verfeinern.

Wir müssen uns auf die Aufzählung der wichtigsten bekannten Sukzessionen beschränken; sicher ist es, daß viele noch ganz unbekannt sind. Veränderungen  $\pm$  wesentlicher Natur entstehen in der Diatomeenflora eines bestimmten Gebietes bei:

1. Geologischen Umgestaltungen. Beispiel: die Ostsee mit ihren sukzessiven Änderungen des Salzgehaltes und der Temperatur, die nach den Leitfossilien als *Yoldia*-, *Ancylus*-, *Litorina*-, *Limnaea*- und *Mya*-Zeit gekennzeichnet sind. Besonders schwedische Forscher haben sich in der Deutung der Ostseesedimente hervorgetan. Aus der umfangreichen diesbezüglichen Literatur seien nur zitiert: BACKMAN u. CLEVE-EULER (1922), LUNDQUIST u. THOMASSON (1923), LUNDQUIST (1927) und HUSTEDT (1924; hier wertvolle Zusammenstellung von *Ancylus*- und Kälteformen).

2. Änderung der Eutrophiestufe. Hierbei verläuft gewöhnlich die Entwicklung im Sinne der Zunahme der Eutrophie.

3. Verlandungserscheinungen eines Süßwasserbeckens. Man kann folgende Etappen unterscheiden: See → Weiher → Zwischenmoor → Hochmoor; die nächsten Etappen sind bereits rein terrestrische Formationen (Näheres vgl. Abschnitt: Moore). In den höheren Breiten kann der Prozeß wesentlich verschieden verlaufen.

4. Änderungen des Salzgehaltes eines Standortes. Hier kann man unterscheiden zwischen: der Aussüßung eines Gewässers (Strandsees, salzführenden Binnengewässers) und der Versalzung eines süßen Gewässers. Beispiele und Erläuterungen vgl. Abschnitte A I 2, B 1, D 4.

5. Dauernde Beeinflussung durch den Menschen. Dieser Einfluß äußert sich durch: Verunreinigung durch organische Stoffe (nur quantitativ verschieden von 2), Schädigung durch Giftstoffe, Versalzung (vgl. 4).

Alle angeführten Prozesse sind von einem ± auffallenden Wechsel der Diatomeenflora des betreffenden Gewässers begleitet. Nur die wenigsten dieser Sukzessionen sind (in Bezug auf Kieselalgen) gründlich erforscht, und es eröffnen sich in dieser Richtung noch reiche Untersuchungsgebiete. Wir müssen uns mit Rücksicht auf den Umfang und den allgemeinen Charakter dieser Arbeit versagen, nähere Angaben über die Zusammensetzung der Diatomeenflora der in dieser Beziehung studierten Sukzessionen zu geben (einige sind bereits in früheren Abschnitten angedeutet worden) und beschränken uns auf ein charakteristisches Beispiel.

KRIEGER (1929) untersuchte ein Hochmoor (Plötzendiebel) in der Umgebung von Berlin. Die rezente Algenflora dieses Moores war ziemlich reich und besaß alle für dieses Biotop charakteristischen Leitformen; auch die Zusammensetzung der Diatomeenflora war für Hochmoore außerordentlich typisch. Es wurden an zwei Stellen des Moores Bohrungen ausgeführt, die bis 7,9 m bzw. bis 11,3 m hinunter reichten. Eine Untersuchung der Bohrprofile ergab zunächst, daß in den Schichten zwischen 0,35 m und etwa 8 m überhaupt keine Diatomeenreste gefunden wurden. KRIEGER erklärt diese merkwürdige Erscheinung damit, daß die Kieselpanzer dieser Schichten aus noch nicht bekannten Gründen aufgelöst waren. In 7,9 m Tiefe traten die ersten, stark korrodierten Schalenreste auf, etwas tiefer kamen zwar korrodierte, aber immerhin schon erkennbare Schalen zum Vorschein, und in der Zone zwischen etwa 8—10 m konnten Reste einer reichen Diatomeenflora in vorzüglichem Erhaltungszustand nachgewiesen werden; von 10 m an lag ein organismenloser Ton. Die in der Tiefe von etwa 8—10 m lagernde Diatomeenflora hatte nun keinerlei Ähnlichkeit mit der Population des oben befindlichen Hochmoores: *sie entsprach der Bevölkerung eines oligotrophen Sees* (Kaltwassersee mit oligotropher Tendenz), aus dem sich das Hochmoor erst durch

Verlandung gebildet hatte. Wären die Kieselskelette auch in den zwischenliegenden Horizonten erhalten, so könnte man vielleicht alle Stadien des Verlandungsprozesses verfolgen.

### 5. Kosmopoliten, Ubiquisten, Endemismen, Relikte.

Unter den Begriff Kosmopoliten fallen diejenigen Pflanzen, deren Areal außerordentlich ausgedehnt ist und beinahe den ganzen Erdball umfaßt. Diejenigen unter ihnen, die nicht auf *ein* bestimmtes Biotop eingestellt sind, sondern an verschiedenen Standortstypen leben können, fassen wir unter dem Namen Ubiquisten zusammen. Die letzte Definition deckt sich nicht ganz mit dem üblichen Begriff der Ubiquisten (vgl. DIELS 1908), doch glauben wir, daß sie — wenigstens für die Kieselalgen — zu Recht bestehen kann (vgl. auch WALTER 1927). Als Beispiele seien genannt: *Melosira varians*, *Gomphonema olivaceum*, *Asterionella formosa* sind Kosmopoliten, die jedoch stets die ihnen eigenen Gewässertypen bewohnen; *Hantzschia amphioxys* dagegen ist ein typischer Ubiquist, der auf der ganzen Erde verbreitet ist und nicht nur in den verschiedenartigsten Gewässern lebt, sondern auch auf Erde, Moos, Höhlen und Blättern vorkommt — diese Kieselalge kann nicht nur eine ungemein vielseitige hydrotische, sondern auch eine atmophytische Lebensweise führen, und zwar vorzugsweise die letztere.

Das Kennzeichen der Kosmopoliten ist ihre äußerste Anspruchslosigkeit in Bezug auf viele, vielleicht die meisten Milieufaktoren. Die Kosmopoliten werden hierin von den Ubiquisten noch übertroffen, so daß zwischen den beiden Gruppen nur ein „quantitativer“ Unterschied ihrer Anpassungsfähigkeit besteht. Bei dem hohen geologischen Alter der Kieselalgen, ihrer leichten Verbreitungsmöglichkeit und der Anspruchslosigkeit vieler Vertreter ist es daher nicht verwunderlich, wenn man z. B. *Pinnularia borealis* sowohl in den Eiswüsten Nordsibiriens als auf den Azoren, auf Java, in Südafrika und schließlich auch in der Antarktis antrifft. Eine ähnliche Verbreitung haben zahlreiche banale Formen: unter den Kieselalgen gibt es auffallend viele Kosmopoliten. Diese Tatsache hat die Diatomeen bei den Pflanzengeographen in einen bestimmten Mißkredit gebracht, und oft hört man die Meinung: Mit den Diatomeen läßt sich nichts anfangen — sie sind ja kosmopolitisch. Viele algologische Florenlisten, besonders tropischer Standorte, scheinen diese Ansicht zu bestätigen. Und doch ist sie irrig! Denn neben den ausgesprochenen Kosmopoliten gibt es auch viele Formen, die in ihren Standortsansprüchen  $\pm$  anspruchsvoll und daher auf ein bestimmtes Areal beschränkt sind (vgl. DONAT 1927). Diese „Charakterformen“ geben einer Florenliste erst das geographische Gepräge; auch bei den Phanerogamen kennzeichnen ja die Charakterarten das Florenbild häufig ohne Rücksicht auf ihre Frequenz.

Es ist wahr, daß man — im Vergleich zu den Kosmopoliten — noch



nicht sehr viele begrenzte Arealformen kennt, besonders im Süßwasser, aber man muß berücksichtigen, daß z. B. in den Tropen banale „kosmopolitische“ Formen uns häufig in kleinen Abweichungen entgegentreten, die vielleicht sehr charakteristisch sind. Ferner kann man nicht behaupten, daß unsere Kenntnis der tropischen Süßwasserdiatomeen sehr weit gediehen ist; bei der für den Nichtspezialisten schwierigen Bestimmung mögen viele Fehler unterlaufen und manche Form übersehen worden sein. Sehr bezeichnend ist die oben angedeutete Tatsache, daß Florenlisten von exotischen Standorten, die nicht von Fachleuten aufgestellt wurden, fast ausschließlich banale Formen enthalten. Bei sorgfältiger Nachprüfung ergibt sich häufig, daß gerade die abweichenden, charakteristischen Arten nicht verzeichnet wurden, da deren Bestimmung natürlich auf größere Schwierigkeiten stößt. Da außerdem nur wenige Bearbeitungen von Diatomeen exotischer Gebiete vorliegen, so sind wir über die Autökologie und geographische Verbreitung sehr vieler, vor allem außereuropäischer Arten, überhaupt nicht unterrichtet. Etwas besser verhält es sich mit unserer Kenntnis der Kieselalgenflora polarer Zonen.

Die Frage nach den *endemischen* Formen unter den Kieselalgen steht in engstem Zusammenhang mit den obigen Erwägungen. Obwohl es als gesichert gelten darf, daß es Endemismen auch unter den Kieselalgen gibt (vgl. z. B. die Eunotien des Demerara River, gewisse Planktonformen des Tanganyika, des Baikalsees<sup>1</sup> u. a.), so ist die Kenntnis der allgemeinen Verbreitung der Diatomeen noch so lückenhaft, daß man die Areale der endemischen Formen noch durchaus nicht umschreiben kann. Es liegt daher — wenigstens für viele als Endemismen beschriebene Formen — die Möglichkeit vor, daß sie eine größere Verbreitung haben als bisher angenommen wurde. In besonderem Maße gilt dies für die kleinen, unscheinbaren und wenig auffallenden Formen, die sehr leicht übersehen werden können.

Sehr umstritten sind die *Reliktformen* unter den Diatomeen. Nicht wenig hat zu einer skeptischen Stellungnahme zu dieser Frage eine gewisse Leichtfertigkeit früherer Autoren beigetragen, die beinahe jede in tieferen, kühleren Seen vorkommende Art als „arktisch-alpin“ oder „Glazialrelikt“ ansprachen. Nur wenige Formen sind übriggeblieben, die auch heute noch — und auch nicht von allen Forschern — unter Vorbehalt als Glazialrelikte angesehen werden. Meistens wurden diese Arten dann später an ganz anderen Standorten unter gänzlich verschiedenen Bedingungen wiedergefunden. CLEVE-EULER (1922) rechnet zu solchen Arten *Cocconeis disculus*, *Diploneis Mauleri*, *Campylodiscus noricus* (?).

Ein wichtiges Resultat ergaben die Untersuchungen THIENEMANNs

<sup>1</sup> Über zahlreiche neue, wahrscheinlich endemische Formen des Baikalsees vgl. die vorläufige Mitteilung von SKVORTZOW u. MEYER (1928).

(1918, 1925) über die Glazialreliktenkrebse *Mysis*, *Pontoporeia*, *Pallasea* und *Limnocalanus*. Es stellte sich heraus, daß diese Tiere sich nur in ganz bestimmten Seetypen erhalten konnten, nämlich in tieferen oligotrophen Gewässern (wir übergehen hier die ungemein verwickelte Frage betreffs ihres Überganges aus dem Salzwasser in Süßwasser). Im Profundal dieser Seen herrschen noch Temperaturen, die den genannten Krebsen zusagen, und dabei ist die O<sub>2</sub>-Spannung bei oligotrophen Seen auch in der Tiefe ausreichend (vgl. Abschnitte: Seen und Sauerstoff). Die von den Reliktenkrebsen bewohnten Seen liegen in einem die Ostsee umschließenden Kranz und stehen in einem gewissen Zusammenhange mit den Stillstandslagen des letzten Inlandeises; THIENEMANN (1925) hat für die Gebiete des Vorkommens der Reliktenkrebse eine Verbreitungskarte gegeben. Nun gibt es eine Anzahl Diatomeen, die ausschließlich im Profundal oligotropher Seen vorkommen, und zwar anscheinend nur ganz bestimmter Seen, die zirkumbaltisch gelegen sind und sich etwa innerhalb des Verbreitungsgebietes der Reliktenkrebse befinden. Außerhalb dieser Zone scheinen sie zu fehlen. Ein derartig auffallendes Verhalten, sowohl in ökologischer als in geographischer Beziehung, gibt deutliche Hinweise auf die Reliktnatur dieser Gruppe von Kieselalgen. Wir müssen uns hier auf diese allgemeinen Hinweise beschränken, da die Unterlagen, die in einer besonderen Arbeit verwertet werden sollen, noch nicht vollständig vorliegen.

### 6. Assoziationen.

Wir haben versucht, die Verwendung dieses (an sich recht vieldeutigen und schwer zu begrenzenden) Begriffes bisher nach Möglichkeit zu vermeiden. In der modernen Diatomeenliteratur sind zwar vielfach zahlreiche Diatomeenassoziationen aufgestellt worden, doch betrachten wir die meisten dieser Vorschläge mit einer gewissen Skepsis.

Zunächst ist die Diatomeenflora nur sehr weniger Gebiete soziologisch untersucht worden, und es ist eine große Frage, ob die in einem beschränkten Gebiet beobachteten Diatomeengesellschaften auch in anderen Gebieten die gleiche oder wesentlich die gleiche Zusammensetzung aufweisen, oder ob es sich um zufällige Gruppierungen von Arten mit ähnlichen Lebensansprüchen handelt, die in keinem festeren Gesellschaftsgefüge stehen. Da unsere Kenntnis der Soziologie der Kieselalgen noch im Embryonalstadium steckt, sind die einzelnen Arten in bezug auf ihre soziologischen Hauptkriterien: Stetigkeit und Gesellschaftstreue, noch so gut wie gar nicht untersucht worden. Unseres Wissens wurden nur die bryophytischen Diatomeen in dieser Beziehung eingehender studiert (BEGER 1927, 1928). Man wird daher abwarten müssen, bis Nachprüfungen möglichst vieler Gebiete und Gebietsteile die Berechtigung der vorgeschlagenen Diatomeenassoziationen ergeben.

Ferner ist es vom modernen soziologischen Standpunkt nicht er-

wünscht, daß man bei der Aufstellung von Assoziationen sich auf eine willkürlich herausgegriffene Gruppe von Pflanzen beschränkt. Zur Charakterisierung einer Assoziation sollen prinzipiell *alle* charakteristischen Elemente einer Gesellschaft hinzugezogen werden, also nicht nur Diatomeen, sondern alle übrigen Pflanzen, soweit sie der betreffenden Gesellschaft angehören. Eine Ausnahme machen natürlich gewisse reine Diatomeenbestände, wie z. B. einige wenige Epiphytengesellschaften (die allerdings gewöhnlich auch Blaualgen und Chlorophyceen enthalten), ferner die Neophyten neu entstandener Salzstellen (in der Initialassoziation der Salzwässer konnten bisher kaum andere Algengruppen gefunden werden; die phanerogamen Halophyten gehören einem anderen Biotop an) und die bryophytischen Formen. Als Beispiele der ersten Versuche einer weiteren Fassung von Assoziationen zitieren wir: ALLORGE (1925), MESSIKOMMER (1927 b), DENIS (1924), KURZ (1922).

Sowohl bei den zuletzt angeschnittenen Fragen, die in das Kapitel der Synökologie (Soziologie) fallen, als bei den hauptsächlich behandelten Problemen der Autökologie wurde versucht, zu zeigen, daß die meisten Gebiete noch wissenschaftliches Neuland sind und große und dankbare Aufgaben der zukünftigen Forschung eröffnen.

#### Literatur.

- ALLEN, E. J.: On the culture of the Plankton Diatom *Thalassiosira gracvida* CLEVE, in Artificial Sea-water. J. Mar. biol. Assoc. U. Kingd. **10** (1914).
- ALLORGE, P.: Sur quelques groupements aquatiques et hygrophiles des Alpes du Briançonnais. Veröff. geobot. Inst. Rübel, Zürich, **3** (1925).
- ALPATOFF, W.: Russk. gidrobiol. Z. I. Zit. nach BREHM (1925/26).
- APSTEIN, C.: Das Süßwasserplankton. Kiel 1896.
- ATKINS, W. R. G.: The phosphate content of fresh and salt waters in its relationship to the growth of the algal plankton. J. Mar. biol. Assoc. U. Kingd. **13** (1923).
- BACHMANN, H.: Das Phytoplankton des Süßwassers mit besonderer Berücksichtigung des Vierwaldstätter Sees. Jena: G. Fischer 1911.
- BACHRACH, E. et M. LEFÈVRE: Contribution à l'étude du rôle de la silice chez les être vivants. Observations sur la biologie des Diatomées. J. Physiol. et Path. gén. **27** (1929).
- BACKMAN, A. L. u. A. CLEVE-EULER: Die fossile Diatomeenflora in Österbotten. Acta forestalia fenn. Nr 22 (1922).
- BAUMANN, J.: Die Kalkalgenablagerungen im Unter-Bodensee. Verh. schweiz. naturforsch. Ges., 96. Jahresvers. (1914).
- BAVENDAMM, W.: Die farblosen und roten Schwefelbakterien des Süß- und Salzwassers. Pflanzenforschung, H. 2 (1924), herausgeg. v. R. KOLKWITZ.
- BEGER, H.: Beiträge zur Ökologie und Soziologie der luftlebigen (atmosphärischen) Kieselalgen. Ber. dtsch. bot. Ges. **45** (1927).
- Atmosphärische Moosdiatomeen in den Alpen. Festschr. H. Schinz in Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich **73** (1928).
- BEHNING, A.: Das Leben der Wolga. Zugleich eine Einführung in die Flußbiologie. Die Binnengewässer **5** (1928), herausgeg. v. A. THIENEMANN.

- BEIJERINCK, M. W.: Über *Spirillum desulfuricans* als Ursache von Sulfat-reduktionen. Zbl. Bakter. 1, 2. Abt. (1895).
- BENECKE, W.: Über farblose Diatomeen der Kieler Förhrde. Pringsh. Jb. f. wiss. Bot. 35 (1900).
- BERGGREN, S.: Alger från Grönlands inlandis. Kgl. vet. Akad. Förhandl. Nr 2 (1891).
- BERTHOLD, G.: Verteilung der Algen im Golf von Neapel. Mitt. zool. Stat. Neapel 3 (1882).
- BETHGE, H.: *Melosira* und ihre Planktonbegleiter. Pflanzenforschung, H. 3 (1925), herausgeg. v. R. KOLKWITZ.
- Einige Fälle von Massentwicklung bei Diatomeen. Ber. dtsh. bot. Ges. 48 (1931).
- BOLDT, R.: Röd snö in finska Lappmarken. Bot. Notiser 1888.
- BRAND, FR. u. S. STOCKMAYER: Analyse der aerophilen Grünalgenflüge, insbesondere der pleuro-protocoiden Formen. Arch. Protistenkunde 25 (1925).
- BRANDT, K.: Über den Stoffwechsel im Meere. Wiss. Meeresuntersuchungen, N. F., Abt. Kiel 4 (1899).
- BRAUN-BLANQUET, J.: Pflanzensoziologie. Biol. Studienbücher 7. Berlin 1928.
- BREHM, V.: Hängende Aquarien in der Pflanzenwelt. Mikrokosmos 19 (1925/26).
- Einführung in die Limnologie. Biol. Studienbücher 10 (1930), herausgeg. v. W. SCHOENICHEN.
- u. F. RUTTNER: Die Biozönosen der Lunzer Gewässer. Internat. Rev. Hydrobiol. 16 (1926).
- BUDDE, H.: Die Algen des sauerländischen Gebirgsbaches. Arch. f. Hydrobiol. 19 (1928).
- Die mesohaloben und halophilen Diatomeen der Lippe in Westfalen. Ber. dtsh. bot. Ges. 48 (1930a).
- Die Algenflora der Ruhr. Arch. f. Hydrobiol. 21 (1930b).
- Die Algenflora westfälischer Salinen und Salzwässer. (I. Teil.) Ebenda 23 (1931).
- BRIEGER, F.: Über den Siliziumstoffwechsel der Diatomeen. Ber. dtsh. bot. Ges. 42 (1924).
- BRISTOL, B. M.: On the Alga-Flora of some dessicated English soil: an important factor in soil biology. Ann. of Bot. 34 (1920).
- BROCKMANN, CHR.: Über das Verhalten der Planktondiatomeen des Meeres bei Herabsetzung der Konzentration des Meerwassers usw. Wiss. Meeresuntersuchungen, herausgeg. v. d. Komm. z. Unters. d. dtsh. Meere in Kiel u. d. biol. Stat. auf Helgoland, N. F. 8 (1906).
- CARLSON, G. W. F.: Süßwasser-algen aus der Antarktis, Südgeorgien und den Falklandinseln. Wiss. Erg. d. schwed. Südpolarexpedition 1901—1903, 4, Lfg 14 (1913).
- CHODAT, R.: Sur quelques caractères épharmoniques dans les algues épiphyllés. Bull. Herbar Boissier 6 (1898).
- Algues vertes de la Suisse. Bern 1902.
- Sur la neige verte du glacier d'Argentières. Bull. Soc. bot. Genève 1 (1909).
- Monographie des Algues en culture pure. Bern 1913.
- La Biologie des Plantes. Genf und Paris 1917.
- CHOLNOKY, B. v.: Beiträge zur Kenntnis der Bacillarien-Kolonien (ungar. mit dtsh. Zusammenfassung). Fol. Cryptogamica 1 (1924).

- CHOLNOKY, B. v.: Über einen neuen Typus der Meteorpapiere. Botanikai Közlemenyek **23**. Budapest 1926a.
- Untersuchungen über die Ökologie der Epiphyten. Arch. f. Hydrobiol. **18** (1926b).
- Beiträge zur Kenntnis der Bacillariaceen-Kolonien. Hedwigia (Dresden) **67** (1927).
- Über mehrfache Schalenbildungen bei *Anomoeoneis sculpta*. Ebenda **68** (1928).
- Epiphyten-Untersuchung im Balatonsee. Internat. Rev. Hydrobiol. **22** (1929a).
- Symbiose zwischen Diatomeen. Arch. Protistenkunde **66** (1929b).
- Analytische Benthos - Untersuchungen. I, II. Arch. f. Hydrobiol. **23** (1931).
- CHOLODNY, N.: Die Eisenbakterien. Pflanzenforschung **4** (1926), herausgeg. v. R. KOLKWITZ.
- CLEVE, P. T.: Treatise on the Phytoplankton of the Atlantic and its Tributaries etc. Upsala 1897.
- The seasonal Distribution of atlantic Plankton Organisms. Göteborgs Kungl. Vetensk. och Vitterhets-Samh. Handl. 1901.
- COHN, F.: Grönländische Thermalalgen. Schles. Ges. 1886. Zit. nach OLT-MANN'S.
- DAVIS Die Flora der heißen Quellen des Yellowstoneparkes. Science 1897. Zit. nach MOLISCH (1926).
- DEBY, J.: Les Diatomées terrestres. Bull. Soc. belge Microsc. Bruxelles 1878.
- DENIS, M.: Observations algologiques dans les Hautes Pyrenées. Rev. Algolog. **1** (1924).
- DIELS, L.: Pflanzengeographie. 2. Aufl. Berlin 1908.
- Die Methoden der Phytogeographie und der Systematik der Pflanzen. ABDERHALDENS Handb. d. biol. Arbeitsmeth. **11** (1921).
- DONAT, A.: Die Vegetation unserer Seen und die biologischen Seetypen. Ber. dtsh. bot. Ges. **44** (1926).
- Über die geographische Verbreitung der Süßwasseralgen in Europa. Rep. spec. nov., H. **46** (1927).
- V. DRYGALSKI, E.: Das Eis der Antarktis und der subantarktischen Meere. Deutsche Südpolarexpedition 1901—1903, **1** (1905).
- EHRENBERG, C. G.: Mikrogeologie. Leipzig 1854.
- ELENKIN, A. A.: Über die thermophilen Algenformationen. Bull. jard. imp. de Pierre le Grand, Petrograd, **14** (1914).
- FEHLMANN, J. W.: Die Bedeutung des Sauerstoffes für die aquatile Fauna. Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich **62** (1917).
- FONTELL, C. W.: Süßwasserdiatomeen aus Ober-Jämtland in Schweden. Ark. Bot. (schwed.) Nr **14** (1917).
- FOREL, F. A.: Le Léman. Lausanne 1892.
- FRANCÉ, R. H.: Studien über edaphische Organismen. Zbl. Bakter., 2. Abt., **32** (1912).
- Das Edaphon. Untersuchungen zur Ökologie der bodenbewohnenden Mikroorganismen. München 1913.
- FRITSCH, F. E.: The Moisture Relations of Terrestrial Algae I. Some General Observations and Experiments. Ann. of Bot. **21** (1907a).
- A general consideration of the Subaerial and Freshwater Algal Flora of Ceylon etc. Proc. roy. Soc. Bot. London **79** (1907b).
- The Subaerial and Freshwater Algal Flora of the Tropics. Ann. of Bot. **21** (1907c).

- FRITSCH, F. E.: Freshwater Algae collected in the South Orkneys by Mr. R. N. Rudmose Brown, B. Sc., of the Scottish National Antarctic Expedition. J. Linnean Soc. **40** (1908).
- FUNK, G.: Beobachtungen über Bewegungen von Bacillarien-Kolonien und deren Abhängigkeit von äußeren Reizen. Mitt. zool. Stat. Neapel **22** (1914).
- Notizen über Meeresdiatomeen. Ber. dtsch. bot. Ges. **37** (1919).
- Die Algenvegetation des Golfes von Neapel. Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli **7** Supplemento (1927).
- GAIDUKOV, N. M.: Ökologische Untersuchungen der Süßwasseralgen. Schr. d. Weißruss. Staatsinst. f. Land- u. Waldwirtsch. Lfg. 4. Minsk 1925.
- GAIN, L.: La neige verte et la neige rouge des régions antarctiques. Bull. mus. d'hist. nat. Paris **6** (1911).
- GALLIK, O.: Enumeratio Diatomacearum in thermis Hajduszobozslo inventarum. Arch. f. Protistenkunde **76** (1932).
- GAMS, H.: Die Geschichte der Lunzer Seen, Moore und Wälder. Internat. Rev. Hydrobiol. **15** (1927).
- GEITLER, L.: Häutung bei einer pennaten Diatomee. Österr. bot. Z. **47** (1927).
- GEMEINHARDT, K.: Diatomeen aus der Umgegend der Biologischen Meeresstation des Bergens-Museums zu Herdla in Norwegen. Im Druck. 1932.
- GRAN, H. H.: Bemerkungen über einige Planktondiatomeen. Nyt. Mag. f. Naturvidensk. Kristiania **38** (1900).
- Das Plankton des norwegischen Nordmeeres von biologischen und hydrographischen Gesichtspunkten behandelt. Rep. on Norw. Mar. and Fishery-Investig. **2** (1902).
- Die Diatomeen der arktischen Meere. Fauna arctica **3**. Jena 1904a.
- Diatomaceae of the ice-floes and plancton of the Arctic Ocean. The Norwegian North Polar Exp. 1893/96, Nr 11 (1904b).
- Diatomeen. Nordisches Plankton **19** (1911), herausgeg. v. BRANDT u. APSTEIN.
- The Plankton Production of North European Waters in the Spring of 1912. Bull. Planct., (1915), publ. p. l. Bur. d. Cons.
- Quantitative Plankton Investigations carried out during the Expedition with the „Michael Sars“ July-Sept. 1924. Rapp. et Proces-Verbaux **56** (1929).
- The spring growth of the plankton at More in 1928—1929 and at Lofoten in 1929 in relation to its limiting factors. Skrift. utg. a. Norsk. Vidensk.-Ak., Nr. 5 (1930).
- On the Conditions for the Production of Plankton in the Sea. Conseil permanent int. p. l'exploration de la Mer. Rapp. et Proc. Verbaux **75** (1931).
- GREGORY, W.: Notice on some New Species of British Fresh-Water Diatomaceae. Quart. J. microsc. Sci. **4**. London 1856.
- HALBFASS, W.: Grundzüge einer vergleichenden Seenkunde. Berlin: Bornträger 1923.
- HANSGIRG, A.: Beiträge zur Kenntnis der böhmischen Thermalalgenflora. Österr. bot. Z. **34** (1884).
- HEDLUND, T.: Till frågan om växternas frosthårdighet. Bot. Notiser. Lund 1913.
- HEIDEN, H.: Die Diatomeen aus den postglazialen Ablagerungen usw. Mitt. mecklenb. geol. Landesanstalt **10** (1914).

- HEIDEN, H. u. R. W. KOLBE: Die marinen Diatomeen der Deutschen Südpolarexpedition 1901—1903. Deutsche Südpolarexpedition 1901—1903, 8 (1927), Botanik.
- HENSEN, V.: Über die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Tieren. 5. Ber. d. Komm. z. wiss. Unters. d. dtsch. Meere. Kiel 1887.
- HENTSCHEL, E.: Die Grundzüge der Planktonverteilung im Südatlantischen Ozean. Internat. Rev. Hydrobiol. 21 (1928).
- u. H. WATTENBERG: Plankton und Phosphat in der Oberflächenschicht des Südatlantischen Ozeans. Ann. d. Hydrogr. 58 (1930).
- HERDMAN, E. CATHERINE: Notes on Dinoflagellates and other Organisms causing discolouration of the Sand of Port Erin. I—IV. Proc. a. Transact. Liverpool Biol. Soc. 35, 36, 38 (1920—1924).
- HÉRIBAUD, J. J.: Les diatomées d'Auvergne. Paris: Clermont-Ferrand 1893.
- HOELL, K.: Ökologie der Peridineen. Pflanzenforschung, H. 11, herausgeg. v. R. KOLKWITZ. Jena 1928.
- HUBER-PESTALOZZI, G.: Die Schwebeflora (das Phytoplankton) von Seen und Kleingewässern der alpinen und nivalen Stufe. Zürich 1926a.
- Die Flora von Schnee und Eis; in: SCHRÖTER, C.: Pflanzenleben der Alpen, 2. Aufl. Zürich 1926b.
- Das Akineton, ein neuer limnologischer Begriff. Verh. internat. Ver. f. theor. u. angew. Limnologie 5 (1931).
- HURTER, E.: Beobachtungen an Litoralalgen des Vierwaldstättersees. Mitteilungen d. Naturforschenden Ges. Luzern 1928.
- HUSTEDT, FR.: Bacillariales aus Schlesien, I. Ber. dtsch. bot. Ges. 40 (1922a).
- Die Bacillariaceen-Vegetation des Lunzer-Seengebietes (Niederösterreich). Internat. Rev. Hydrobiol. 10 (1922b).
- Vorläufige Ergebnisse vergleichender Untersuchungen der Bacillariaceen-Vegetation holsteinischer Seen. Verh. internat. Ver. f. theor. u. angew. Limnologie 1 (1923).
- Die Bacillariaceen-Vegetation des Sarekgebirges. Natruwiss. Unters. d. Sarekgebirges usw. 3, Lfg 6 (1924), herausgeg. v. A. HAMBERG.
- Bacillariales aus den Salzgewässern bei Oldesloe in Holstein. Mitt. geogr. Ges. u. Nat. Mus. Lübeck. 1925.
- Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz mit Berücksichtigung der übrigen Länder Europas sowie der angrenzenden Meeres- teile. Dr. L. Rabenhorsts Kryptogamen-Flora v. Deutschland, Öster- reichs u. d. Schweiz. Leipzig 1927a.
- Fossile Bacillariaceen aus dem Loa-Becken in der Atacama-Wüste, Chile. Arch. f. Hydrobiol. 18 (1927b).
- Bacillariophyta (Diatomeae). Die Süßwasserflora Mitteleuropas, H. 10 (1930), herausgeg. v. A. PASCHER. Jena: G. Fischer.
- ISSATSCHENKO, B. L.: Recherches sur les microbes de l'Océan Glacial Arctique. L'expédition scientifique pour l'exploration des pêcheries de la côte Mourmane. Petrograd 1914.
- ISTVANFFI, G.: Margitszigeti vizeses növényzete. Magyar Növenytani Lapok 15 (1892).
- KAHO, H.: Das Verhalten der Pflanzenzellen gegen Salze. Erg. Biol. 1 (1926).
- KARSTEN, G.: Die Formveränderungen an *Skeletonema costatum* (GREV.) GRUN. und ihre Abhängigkeit von äußeren Faktoren. Wiss. Meeresunter- suchungen, N. F., Abt. Kiel und Helgoland 3 (1897).
- Über farblose Diatomeen. Flora (Jena) 89 (1901).

- KARSTEN, G.: Das Phytoplankton des antarktischen Meeres und des Atlantischen Ozeans nach dem Material der deutschen Tiefsee-Expedition 1898 bis 1899. Wiss. Erg. d. dtsch. Tiefsee-Expedition a. d. Dampfer „Valdivia“ 1898—1899, 2 (1905).
- Bacillariophyta (Diatomeae). Die natürl. Pflanzenfamilien, begr. v. ENGLER u. PRANTL, 2 (1928).
- KISSELEW, S. A.: Bestand und Verteilung des Phytoplanktons im Amur-Liman. Explor. d. mers. d. U.S.S.R., fasc. 14. Leningrad 1931.
- KJELLMANN, F. R.: Algenregionen und Algenformationen im östlichen Skagerak. Bih. t. Kgl. Sv. Vet. Ak. Förh. 5, Nr. 6 (1878).
- KLOCK, W.: Phytoplanktonuntersuchungen im Brackwassergebiet der Unterwarnow. Internat. Rev. Hydrobiol. 23 (1930).
- KOFFMANN, M.: Zur Methode der direkten Untersuchung der Mikrofauna und Mikroflora des Bodens. Zbl. Bakter., 2. Abt., 48 (1918), 78 (1929).
- KOFOID: Plankton Studies. Ann. a. Mag. of Nat. Hist. 1900.
- The Plankton of the Illinois River. Bull. Illinois Labor., Teil 1 u. 2. 1903—1908.
- KOLBE, R. W.: Über das Vorkommen von Salzwasserdiatomeen im Binnenlande. 1. *Coscinodiscus subtilis* var. *Rothii forma minor* (GRUN.) v. H. im Spree-Havel-Gebiet. Ber. dtsch. bot. Ges. 43 (1925).
- Zur Ökologie, Morphologie und Systematik der Brackwasser-Diatomeen. Pflanzenforschung, H. 7, herausgeg. v. R. KOLKWITZ. Jena: G. Fischer 1927.
- u. E. TIEGS: Zur mesohaloben Diatomeenflora des Werragebietes. Ber. dtsch. bot. Ges. 47 (1929).
- KOLKWITZ, R.: Biologie des Trinkwassers, Abwassers und der Vorfluter. Handb. d. Hygiene 2, herausgeg. v. RUBNER, GRUBER u. FICKER. Leipzig: Hirzel 1911.
- Tropische Algenbestände und ihre Entwicklungsbedingungen. Ber. dtsch. bot. Ges. 50 (1932).
- Urwald und Epiphyten. Ber. dtsch. bot. Ges. 50 (1932).
- u. M. MARSSON: Ökologie der pflanzlichen Saprobien. Ebenda 26 (1908).
- — Ökologie der tierischen Saprobien. Internat. Rev. Hydrobiol. 2 (1909).
- KOORDERS, S. H.: Notiz über die dysphotische Flora eines Süßwassersees in Java. Naturk. Tijdschr. v. Ned.-Indie 41 (1901).
- KOPPE, FR.: Die Schlammlora der ostholsteinischen Seen und des Bodensees. Arch. f. Hydrobiol. 24 (1924).
- KRASSKE, G.: Die Bacillariaceenvegetation Niederhessens. Abh. u. Ber. d. Ver. f. Naturk. Kassel 56 (1925).
- Diatomeen deutscher Solquellen und Gradierwerke. Arch. f. Hydrobiol., I, 18 (1927).
- Beiträge zur Kenntnis der Diatomeenflora Sachsens. Bot. Archiv 27 (1929).
- KREPS, E. a. N. VERJBINSKAJA: Seasonal Changes in the Phosphate and Nitrate Content and in Hydrogen Ion Concentration in the Barents Sea. J. du Cons. perm. int. pour l'Explorat. de la Mer 14 (1930).
- KRIEGER, W.: Zur Biologie des Flußplanktons. Untersuchungen über das Potamoplankton des Havelgebietes. Pflanzenforschung, H. 10, herausgeg. v. R. KOLKWITZ. Jena 1927.
- Vegetationsstudien am Plötzendiebel bei Joachimsthal (Uckermark). Beitr. z. Naturdenkmalpflege 13 (1929).
- Algenassoziationen von den Azoren und aus Kamerun. Hedwigia (Dresden) 70 (1930).



- KURZ, A.: Grundriß einer Algenflora des appenzellischen Mittel- und Vorderlandes. Beil. z. Jahresber. d. str. Gymnas. Bern. 1922.
- v. LAGERHEIM, G.: Die Schneeflora des Pinchincho. Ber. dtsch. bot. Ges. 10 (1892).
- Ein Beitrag zur Schneeflora Spitzbergens. Nuova Notarisa. 1894.
- LAEMMERMEYER: Die grüne Pflanzenwelt der Höhlen. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. 87 (1911).
- LAUTERBORN, R.: Die sapropelische Lebewelt. Verh. d. naturhist.-med. Ver. Heidelberg, N. F., 13, H. 2 (1915).
- LENZ, FR.: Einführung in die Biologie der Seen. Biol. Studienbücher 9 (1928), herausgeg. v. W. SCHOENICHEN.
- LIEBISCH, W.: Experimentelle und kritische Untersuchungen über die Pektinmembran der Diatomeen unter besonderer Berücksichtigung der Auxosporenbildung und der Kratikularzustände. Z. Bot. 22 (1929).
- LOHMANN, H.: Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres am Plankton. Wiss. Meeresuntersuchungen, N. F., Abt. Kiel 10 (1908).
- Über das Nannoplankton und die Zentrifugierung kleinster Wasserproben Internat. Rev. Hydrobiol. 4 (1911).
- LUNDQUIST, G.: Bodenablagerungen und Entwicklungstypen der Seen. Die Binnengewässer 2 (1927), herausgeg. v. A. THIENEMANN.
- och H. THOMASSON: Diatomacéekologien och Kvartärsgeologien. Geol. Fören. Förhandl. 45 (1923).
- MAGDEBURG, P.: Algenfloristische Untersuchungen mitteleuropäischer Moore. Die Erde 3. Berlin 1925a.
- Neue Beiträge zur Kenntnis der Algen der Schwarzwaldhochmoore. Ber. naturforsch. Ges. Freiburg 24 (1925b).
- Vergleichende Untersuchungen d. Hochmooralgenflora zweier deutscher Mittelgebirge. Hedwigia (Dresden) 66 (1926).
- MEINHOLD, TH.: Beiträge zur Physiologie der Diatomeen. Diss. Halle 1911.
- MEISTER, FR.: Diatomées récoltées par R. Ph. DOLFUS sur une glace flottante. Bull. d. Mus. Nat. d'Hist. Nat. 2 Ser., 3 (1930).
- MERESCHKOWSKY, C.: Zur Morphologie der Diatomeen. Kasan: Verl. d. Universität 1903.
- MESSIKOMMER, E.: Vegetationsstudien im Torfmoor von Robenhausen. Diss. Zürich 1927a.
- Beiträge zur Kenntnis der Algenflora des Kantons Zürich. 2. Folge. Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich 72 (1927b).
- Beiträge zur Kenntnis der Algenflora des Kantons Zürich. 3. Folge. Ebenda 73 (1928).
- MEUNIER: Notice sur la florule des neiges et des glâces de la Mer de Kara. Camp. Arct. du Duc d'Orléans en 1907. 1907.
- MINDER, L.: Über biogene Entkalkung des Zürichsees. Verh. internat. Ver. f. theor. u. angew. Limnologie. 1923a.
- Studien über den Sauerstoffgehalt des Zürichsees. Arch. f. Hydrobiol. Suppl. 3 (1923b).
- MOLISCH, H.: Notiz über eine blaue Diatomee. Ber. dtsch. bot. Ges. 21 (1903).
- Pflanzenbiologie in Japan. Jena: G. Fischer 1926.
- MOORE a. CARTER: Further Studies on the subterranean Algal Flora of the Missouri Botanical Garden. Ann. M. Bot. Garden 6 (1926).
- MOORE, G. T. a. J. Z. KARRER: A subterranean Algal flora. Ebenda 6 (1919).

- MORTON, FR.: Ökologie der assimilierenden Höhlenpflanzen. Fortschr. naturwiss. Forschg **12** (1927).
- u. H. GAMS: Pflanzliche Höhlenkunde. Ber. d. Bundeshöhlenkommission 1921.
- Höhlenpflanzen. In: KYRLE, G.: Speläologische Monographien **5**. Wien 1925.
- MÜLLER, O.: Die Ortsbewegung der Bacillariaceen, I—VII. Ber. dtsch. bot. Ges. **11**, **12**, **14**, **15**, **26**, **27** (1893—1909).
- NADSON, G.: Die Mikroorganismen als geologische Faktoren, I. Über die Schwefelwasserstoffgärung im Weissowo-Salzsee und über die Beteiligung der Mikroorganismen bei der Bildung des Schwarzen Schlammes (Heilschlammes). Petersburg 1903.
- Les écoulements muqueux des arbres et leur microflore. (Russ. mit dtsch. Ref.) Bolesny rastenyi **12** (1923).
- Beitrag zur Kenntnis der bakteriogenen Kalkablagerungen. Arch. f. Hydrobiol. **19** (1928).
- NATHANSON, A.: Vertikale Wasserbewegung. Abh. sächs. Ges. Wiss. Leipzig **29** (1906).
- NAUMANN, E.: Beiträge zur Kenntnis des Teichnannoplanktons. II. Über das Neuston des Süßwassers. Biol. Zbl. **37** (1917).
- Die Bodenablagerungen des Süßwassers. Arch. f. Hydrobiol. **13** (1921a).
- Untersuchungen über die Eisorganismen Schwedens. Kgl. Sv. Vet. Ak. Handl. **62** (1921b).
- Der pH-Standard des Süßwassers. Verh. internat. Ver. f. theor. u. angew. Limnologie **3** (1926).
- Grundlinien der experimentellen Planktonforschung. Die Binnengewässer **6** (1929), herausgeg. v. A. THIENEMANN.
- Grundzüge der regionalen Limnologie. Ebenda **11** (1932).
- NIPKOW, H. F.: Über das Verhalten der Skelette planktischer Kieselalgen im geschichteten Tiefenschlamm des Zürich- und Baldegersees. Diss. Zürich 1927.
- NITZSCH, CH. L.: Beitrag zur Infusorienkunde. Halle 1817.
- NOLTMANN, R.: *Coscinodiscus* im Binnensee. Arch. f. Hydrobiol. **18** (1927).
- NORDQUIST, H.: Studien über das Teichzooplankton. Lunds Univ. Arsskr., N. F., Avd. 2, **17**, Nr 5 (1921).
- OLSSON, A. HJ.: Om anrikning av diatomaceer ur jordarter. Geol. Fören. Förh. **51** (1929).
- OLTMANN, FR.: Morphologie und Biologie der Algen. Jena: G. Fischer 1922/23.
- OSTENFELD, C. H.: Immigration of a Plankton Diatom into a quite new area within recent years: *Biddulphia sinensis* in North Sea waters. Internat. Rev. Hydrobiol. **2** (1909).
- VAN OYE, P.: Over de Wierflora van Belgisch-Kongo. Bot. Jaarboek **20** (1927).
- PEDICINO, N. A.: Pocchi studie sulle Diatomee viventi presso alcune terme dell' isola Ischia. Atti Accad. Sci. Fische. Napoli 1867.
- PERFILJEW, B.: Zur Kenntnis der Seeablagerungen (russ.). Ber. d. Staatl. Hydrol. Inst. Leningrad, Nr 19 (1927).
- Zur Mikrobiologie der Bodenablagerungen. Verh. internat. Ver. f. theor. u. angew. Limnologie **4** (1929).
- PETERSEN, J. B.: Studies over danske aerofile alger. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr. **12** (1915).
- Algefloraen i nogle Jordprøver fra Island. Dansk. Bot. Ark. **5** (1928a).
- The Aerial Algae of Iceland. The Botany of Iceland **2** (1928b).

- PÉTERSEN, J. B.: Algae from O. OLUFSEN's Second Danish Pamir Expedition 1898—1899. Dansk Bot. Ark. 6 (1930).
- PIA, J.: Plantae fossiles. Vorliassische Diatomeen. N. Jb. Mineralogie usw. Ref. 3 (1931).
- PICADO: Les Broméliacées épiphytes considérées comme milieu biologique. Thèse. Paris 1913. Zit. nach CHODAT (1917).
- PRINTZ, H.: Subaerial Algae from South Africa. Norsk Vidensk.-Selsk. Skrifter 1. Kristiania 1920.
- PÜTTER, A.: Die Ernährung der Tiere und der Stoffhaushalt der Gewässer. Jena 1909.
- QUINT, J.: Beiträge zur Bacillarienflora des Budapester Römerbades. 1. Beitr. Növenytani Közlemenyek 4 (1905); 2. Beitr. Növenytani Közlemenyek 5 (1906).
- RANSON: Observations sur *Navicula ostrearia* BORY, origine du verdissement des Huîtres. Rev. algologique 3 (1928).
- RAY, J.: The flora and fauna of Snow and Ice. Scott. Naturalist. 1885.
- REDECKE, H. C.: Zur Biologie der niederländischen Brackwassertypen. Bijdr. Dierk. Kon. Zool. Genootsch. Amsterdam 1922.
- RICHTER, O.: Zur Physiologie der Diatomeen (1. Mitt.). Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-physik. Kl. 115 (1906).
- Zur Physiologie der Diatomeen (2. Mitt.). Die Biologie der *Nitzschia putrida* BENECKE. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. 84 (1909).
- RUTTNER, F.: Die Verteilung des Planktons in Süßwasserseen. ABDERHALDEN, Fortschr. d. naturwiss. Forschg 10 (1914).
- Das Plankton des Lunzer Untersees. Internat. Rev. Hydrobiol. 23 (1930).
- Hydrographische und hydrochemische Untersuchungen auf Java, Sumatra und Bali. Arch. f. Hydrobiol. Suppl. 8 (1931).
- RYLOV, W. M.: Über einige Fälle der Neustonfärbung des Süßwassers. Arch. f. Hydrobiol. 16 (1926).
- SCHADE, A.: Die kryptogamischen Pflanzengesellschaften an den Felswänden der Sächsischen Schweiz. Ber. dtsch. bot. Ges. 41 (1923).
- SCHILLER, J.: Über autochthone pflanzliche Organismen in der Tiefsee. Biol. Zbl. 51 (1931).
- SCHIMPER, A.: Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. 1898.
- SCHMIDLE, W.: Über die tropische afrikanische Thermalalgenflora. Englers bot. Jb. 30 (1902).
- SCHMIDT, O. CH.: II. Algen, 1920—1924; in: JUSTS bot. Jber. 1924, 1. Abt.
- SCHREIBER, E.: Die Reinkultur von marinem Phytoplankton und deren Bedeutung für die Erforschung der Produktionsfähigkeit des Meerwassers. Wiss. Meeresuntersuchungen, N. F., Abt. Helgoland 16, Nr 10 (1927).
- Die Reinkultur von marinem Phytoplankton und deren Bedeutung für die Erforschung der Produktionsfähigkeit des Meerwassers. Ebenda 16 (1928).
- SCHROEDER, B.: *Melosira Roeseana* RABH., eine leuchtende Bacillariaceae. Ber. dtsch. bot. Ges. 34 (1914).
- SCHORLER, B.: Die Algenvegetation an den Felswänden des Elbsandsteingebirges. Abh. naturwiss. Ges. „Isis“ in Dresden. 1914.
- SCHULZ, P.: Süß- und Brackwasserdiatomeen aus dem Gebiete der Freien Stadt Danzig und dem benachbarten Pommerellen. 50. Jber. d. westpreuß. bot.-zool. Vers. 1928.
- Die Diatomeen und Desmidiaceen des Mariensees unter Berücksichtigung ihrer wichtigsten Gesellschafter. 53. Vers. d. westpreuß. bot.-zool. Ver. 1931.

- SKADOWSKY, S. N.: Hydrophysiologische und hydrobiologische Beobachtungen über die Bedeutung der Reaktion des Mediums für die Süßwasserorganismen. Verh. internat. Ver. f. theor. u. angew. Limnologie **1** (1923).
- Über die aktuelle Reaktion der Süßwasserbecken und ihre biologische Bedeutung. Ebenda **3** (1926).
- SKVORTZOW, B. W. a. C. J. MEYER: A contribution to the Diatoms of Baical Lake. Proc. Sungaree Biol. Stat. **1** (1928).
- SPRENGER, E.: Bacillariales aus den Thermen und der Umgebung von Karlsbad. Arch. Protistenkunde **71** (1930).
- Zur Bacillariaceenvegetation im Alaunsee bei Komotau in Böhmen. Beih. z. Bot. Zbl., Abt. II, **48** (1931).
- STEINECKE, FR.: Die Algen des Zehlaubruches. Schrift. phys.-ökon. Ges. Königsberg **56** (1916a).
- Formationsbiologie der Algen des Zehlaubruches in Ostpreußen. Arch. f. Hydrobiol. **11** (1916b).
- Leitformen und Leitfossilien des Zehlaubruches. Bot. Archiv **19** (1927).
- STEINMANN, P.: Die Tierwelt der Gebirgsbäche. Ann. Biol. Lacustre. II. **1907**.
- Praktikum der Süßwasserbiologie. I. Die Organismen des fließenden Wassers. Berlin: Gebr. Bornträger 1915.
- STEUER, AD.: Planktonkunde. Leipzig: B. G. Teubner 1910.
- STOCKER, O.: Das Halophytenproblem. Erg. Biol. **3** (1928).
- STOCKMAYER, S.: Das Leben des Baches. Ber. dtsh. bot. Ges. **12** (1894).
- STRÓM, K. M.: Some Algae from hot springs in Spitzbergen. Bot. Notiser. **1921**.
- Snow Algae (Cryoplankton) from the Sarek Mountains. Hamberg, Naturwiss. Unters. d. Sarekgebirges in Schwed.-Lappl. **3**, Lfg 5 (1923).
- Production Biology of Temperate Lakes. Internat. Rev. Hydrobiol. **19** (1928).
- SUCHLANDT, O.: Beobachtungen über das Phytoplankton des Davoser Sees. Davos 1917.
- THIENEMANN, A.: Der Bergbach des Sauerlandes. Internat. Rev. d. Hydrobiol. Biol. Suppl. **4** (1912).
- Untersuchungen über die Beziehungen zwischen dem Sauerstoffgehalt des Wassers und der Zusammensetzung der Fauna in norddeutschen Seen. I. Arch. f. Hydrobiol. **12** (1918).
- Biologische Seetypen usw. Ebenda **13** (1920).
- Hydrobiologische Untersuchungen an Quellen. Ebenda **14** (1922).
- Die Binnengewässer Mitteleuropas. Die Binnengewässer **1** (1925a), herausgeg. v. A. THIENEMANN.
- *Mysis relicta*. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **3** (1925b).
- Hydrobiologische Untersuchungen an Quellen. VIII. Arch. f. Hydrobiol. **17** (1926).
- Der Sauerstoff im eutrophen See. Die Binnengewässer **4** (1927), herausgeg. v. A. THIENEMANN.
- Die Reliktenkrebse *Mysis relicta*, *Pontoporeia affinis*, *Pallasea quadrispina* und die von ihnen bewohnten Seen. Arch. f. Hydrobiol. **19** (1928).
- DE-TONI, J. B.: Sylloge Bacillariorum omnium hucusque cognitarum. Patavii 1891—1894.
- TROENDLE, A.: Sur la perméabilité du protoplasma vivant pour quelques sels. Arch. Sci. phys. et nat. **45** (1918).
- TSCHERNING, F. A.: Über die Algenvegetation an den Wasserrädern der Schiffsmühlen bei Wien. Österr. bot. Z. **52** (1902).

- USPENSKI, E. E.: Eisen als Faktor für die Verbreitung niederer Wasserorganismen. Pflanzenforschung, H. 9 (1927), herausgeg. v. R. KOLKOWITZ.
- u. W. I. USPENSKAJA: Reinkultur und ungeschlechtliche Fortpflanzung des *Volvox minor* und *Volvox globator* in einer synthetischen Nährlösung. Z. Bot. 17 (1925).
- UTERMÖHL, H.: Limnologische Planktonstudien. Arch. f. Hydrobiol. Suppl. 5 (1925).
- VOUK, V.: Biologische Untersuchungen der Thermalquellen von Zagorje in Kroatien. Acad. des sc. et des arts des slaves du sud de Zagreb 5 (1916).
- Die Probleme der Biologie der Thermen. Internat. Rev. d. Hydrobiol. 11 (1923).
- WALTER, H.: Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. Jena 1927.
- WEHRLE, E.: Studien über Wasserstoffionenkonzentrationsverhältnisse und Besiedlung an Algenstandorten in der Umgebung von Freiburg i. Br. Z. Bot. 19 (1927).
- WESENBERG-LUND, C.: Studier over de Danske Soers Plankton. Kopenhagen 1904—1908.
- WEST, G. S.: On some Algae from hot springs. J. of Bot. 40 (1902).
- W. a. G. S.: A further Contribution to the Freshwater Algae of the West Indies. J. Linnean Soc. 34 (1899).
- v. WETTSTEIN, FR.: XXIII. Algen (einschl. Bacillariaceen) (1912); in: JUSTS Bot. Jber., 2. Abt. 1913.
- VII. Algen (einschl. Bacillariaceen) (1913); ebenda 1. Abt. 1914.
- WILLER, A.: Der Aufwuchs der Unterwasserpflanzen. Verh. internat. Ver. f. theor. u. angew. Limnologie. Kiel 1923.
- WISLOUCH, ST.: Beiträge zur Biologie und Entstehung von Heilschlamm der Salinen der Krim. Acta Soc. Botanicorum Poloniae 2 (1924).
- WITTROCK, V. G.: Om Snöns och Isens Flora. Nordenskjöld. Studier och Forskningar. Stockholm 1883.
- WORONICHIN, N. N.: Versuch einer vergleichenden Untersuchung der Mikroflora des Sees Don-ty und dessen Ablagerungen (russ.). Mitt. d. Saproel-Comités. Lfg 5. Leningrad 1930.
- ZOPF, W.: Zur Kenntnis der Phycomyceten. Nov. Act. Acad. Caes. Leop.-Carol. Halle 47 (1887).
- ZUELZER, M.: Über *Amoeba biddulphiae* n. sp., eine in der marinen Diatomee *Biddulphiasinensis* parasitierende Amöbe. Arch. Protistenkunde 57 (1927).
- ZUMPT, F.: Die Sperenberger Salzgewässer. Naturdenkmalpfl. u. Naturschutz. Berlin 1931.

## Namenverzeichnis.

*Kursiv* gesetzte Zahlen geben die Seite der ausführlichen *Literaturangabe* wieder.

- |  |  |  |
|--|--|--|
| <p>Aberhalden 32.<br/>           Ach, A. 171.<br/>           Adler, L. 55, 56, 57, 59,<br/>               60, 61, 70.<br/>           Agar, W. E. 217.<br/>           Ahl, E. 196, 217.<br/>           Allen, E. J. 338.<br/>           Allorge, P. 338.<br/>           Alpatoff, W. 244, 338.<br/>           Alverdes, F. 87, 88, 111,<br/>               117, 124, 128, 129,<br/>               130, 131, 132, 171.<br/>           Andersen 19, 70.<br/>           Andrews, E. A. 217.<br/>           Apathy, St. 93, 95, 100,<br/>               170, 172.<br/>           Apstein, C. 304, 339,<br/>               341.<br/>           Atkins, W. R. G. 338.<br/>           Awerinzew, S. 80, 172.</p> <p>Bacherach, E. 273, 338.<br/>           Bachmann, H. 306, 312,<br/>               338.<br/>           Backman, A. L. 298, 333,<br/>               338.<br/>           Ballowitz, E. 80, 113,<br/>               172.<br/>           Bancroft, F. W. 127, 172.<br/>           Barbour, Th. 188, 197,<br/>               199, 200, 205, 207,<br/>               208, 217.<br/>           Barkow, H. C. L. 3, 9,<br/>               10, 50, 70.<br/>           Bartlett, A. D. 211, 217.<br/>           De Bary, A. 78, 172.<br/>           Baugers, P. 10, 70.<br/>           Baumann, J. 338.<br/>           Bavendamm, W. 290,<br/>               338.<br/>           Beger, H. 237, 245, 247,<br/>               249, 251, 261, 262,<br/>               263, 302, 337, 338.<br/>           Behning, A. 233, 338.</p> | <p>Beijerinck, M. W. 289,<br/>               339.<br/>           Bello 199.<br/>           Benda, C. 90, 98, 100,<br/>               172.<br/>           Benecke, W. 290, 295,<br/>               317, 318, 339.<br/>           Bentler, R. 85, 172.<br/>           Berggren, S. 339.<br/>           Bernard, Claude 17, 22,<br/>               49, 67, 70, 181.<br/>           Berthold, G. 3, 5, 339.<br/>           Bethge, H. 232, 268,<br/>               298, 326, 339.<br/>           Beutler 85, 172.<br/>           Blanchard, F. N. 217.<br/>           Blessing 253, 254.<br/>           Boeke, J. 151, 168, 170,<br/>               172.<br/>           Bokorny 285, 294.<br/>           Boldt, R. 339.<br/>           Boll, F. 113, 172.<br/>           Boulanger, G. A. 203,<br/>               205, 212, 213, 217.<br/>           Botzler, E. 112, 172.<br/>           Brand, F. R. 339.<br/>           Brandes, G. 182, 188,<br/>               189, 197, 199, 204,<br/>               205, 206, 208, 209,<br/>               217.<br/>           Brandt, K. 247, 339,<br/>               341.<br/>           Bratuschek 181.<br/>           Brauer, A. 203, 206,<br/>               217.<br/>           Braun-Blanquet 250,<br/>               333, 339.<br/>           Braus, H. 171, 172.<br/>           Breder, C. M. Jr. 217.<br/>           Brehm, V. 181, 182,<br/>               185, 198, 200, 217,<br/>               229, 230, 244, 278,<br/>               304, 307, 312, 316,<br/>               332.</p> | <p>Bresslau, E. 84, 143, 160,<br/>               161, 172, 173.<br/>           Brieger, F. 273, 339.<br/>           Bristol, B. M. 230, 258,<br/>               259, 302, 339.<br/>           Brockmann, Chr. 224,<br/>               339.<br/>           Brücke, E. 83, 173.<br/>           Bruman, F. 3, 61, 70.<br/>           Buchanan, F. 11, 70.<br/>           Bürger, O. 205, 214,<br/>               215, 217.<br/>           Bütschli, O. 78, 80, 81,<br/>               82, 83, 87, 95, 112,<br/>               173.<br/>           Budde, H. 234, 272, 285,<br/>               297, 339.<br/>           Buder 112.<br/>           Budgett, J. S. 182, 198,<br/>               217.<br/>           Bullington, E. E. 117,<br/>               120, 173.<br/>           de Bussy 217.</p> <p>Carlier, E. W. 62, 70.<br/>           Carlson, G. W. F. 253,<br/>               254, 339.<br/>           Carter, G. S. 78, 128,<br/>               173, 258, 259, 344.<br/>           Carter, H. C. 78, 128,<br/>               173, 258, 259, 344.<br/>           Causey, L. 91, 173.<br/>           Chaikoff 21, 70.<br/>           Chapman, H. G. 35, 70.<br/>           Chatton, E. 134, 173.<br/>           Chauveau 16, 19, 70.<br/>           Chodatt, R. 244, 252,<br/>               339.<br/>           Cholnoky, B. von 263,<br/>               315, 316, 319, 320,<br/>               322, 327, 339, 340.<br/>           Cholodny, N. 284, 340.<br/>           Claparede 78, 173.<br/>           Cleve P. T. 225, 307.</p> |
|--|--|--|

- Cleve-Euler, A. 226,  
270, 333, 336, 338.  
Cohn, F. 340.  
Cook 31, 73.  
Copeland, M. 128, 173.  
Cramer 63.  
Cummins, Th. 217.
- Dakin 31.  
Dale 11, 53, 65, 71.  
Davis 238, 340.  
Dawson 162, 164.  
Deby, J. 261, 340.  
Dellinger, O. P. 83, 99,  
173.  
Denis, M. 338, 340.  
Deixner, Otto 217.  
Diels, L. 335.  
Dierks, K. 133, 173.  
Dische 27, 60.  
Doflein 112, 120, 173.  
Donat, A. 335.  
Dover, C. 217.  
Drygalsky, E. von 253,  
254, 340.  
Dubois, R. 3, 6, 8, 9, 10,  
11, 18, 22, 27, 28, 35,  
50, 53, 64, 66, 67, 70.  
Dunn, E. R. 199, 217,  
218.  
Dvorkin, S. 53, 60, 61,  
70.
- Eberth 94, 173.  
Eggleton, G. P. 32, 36,  
70.  
Ehrenberg, C. G. 133,  
173, 258, 340.  
Eimer, Th. 98, 100, 173.  
Eisenlohr 285.  
Eismond, J. 100, 173.  
Elenkin, A. A. 238, 239,  
340.  
Embden, G. 23, 24, 26,  
36, 39, 40, 43, 44,  
71, 85, 174.  
Endres 11, 28, 53, 65, 71.  
Engelmann, Th. W. 78,  
83, 84, 85, 87, 89, 92,  
98, 99, 100, 132, 133,  
174.  
Entz jun., G. 103, 174.  
Erhard, H. 80, 87, 93,  
174.
- Erlanger, R. van 80, 174.  
Esmarch 258.  
Euler 298.  
Evans, C. A. L. 62, 70.
- Fehlmann, J. W. 293,  
340.  
Ferdmann, D. 1, 24, 25,  
30, 32, 37, 40, 44, 45,  
48, 51, 53, 71, 73.  
Fernandez, K. Y. M.  
186, 187, 188, 201,  
218.  
Feinschmidt, O. 1, 25,  
30, 37, 39, 45, 46, 48,  
51, 53, 71, 218.  
Fejervary-Langh, A. M.  
218.  
Finney, W. H. 57, 60,  
61, 70.  
Fischer, A. 81, 174.  
Fischer-Sigwart 181,  
218.  
Fiske, C. 32, 36, 40, 71.  
Fitzsimmons 218.  
Fleischmann, W. 15, 27,  
60, 71.  
Fontell, C. W. 298, 340.  
Forel, F. A. 5, 71, 9,  
229, 340.  
Francé, R. H. 258, 259,  
340.  
Frentzel, J. 19, 71.  
Frenzel, J. 89, 93, 174.  
Fresenius, G. 78, 174.  
Fritsch, F. E. 253, 263,  
340, 341.  
Fuchs, H. 89, 90, 174.  
Funk, G. 255, 288, 318,  
320, 341.  
Fürst, C. M. 90, 113,  
174.
- Gaidukov, N. M. 234,  
341.  
Gain, L. 341.  
Gallik, O. 239, 341.  
Gams, H. 236, 250, 251,  
341.  
Gaule, J. 98, 174.  
Gayda 45.  
Geelmuyden 19, 71.  
Geitler, L. 263, 341.
- Gelei, J. von 84, 93, 101,  
116, 117, 118, 119,  
133, 134, 166, 167,  
174.  
Gellhorn, E. 124, 125,  
126, 174.  
Gemeinhardt, K. 257,  
314, 341.  
Goeldi, E. A. 184, 185,  
186, 198, 203, 218.  
Goethlin, G. F. 128, 174.  
Goldschmidt, R. 80, 174.  
Gorodissky 51, 71.  
Gran, H. H. 253, 254,  
282, 283, 286, 296,  
307, 309, 312, 322,  
341.  
Gray, J. 84, 85, 104,  
105, 106, 107, 109,  
110, 112, 114, 115,  
125, 128, 174, 175.  
Grave 97, 99, 100, 134,  
175.  
Gregory, W. 258, 341.  
Griessmann, K. 78, 86,  
88, 175.  
Groebbeles, F. 9, 67, 71.  
Gruber, A. 132, 175.  
Günther, A. 205, 218.  
Gurwitsch, A. 82, 89,  
90, 91, 92, 94, 175.  
Gutheil, F. 91, 175.
- Haeckel, E. 78, 175, 314.  
Halbfaß, W. 273, 341.  
Hamburg, A. 342.  
Hamburger, Cl. 80, 175.  
Hansemann, D. 62, 71.  
Hansgirg, A. 238, 341.  
Harden 24.  
Hári, P. 7, 71.  
Harrison, L. 181, 218.  
Hartmann, M. 175.  
Hartree, W. 85, 110,  
175.  
Hedlund, T. 259, 341.  
Heidek 225.  
Heiden, H. 226, 253,  
270, 341, 342.  
Heidenhayn, M. 90, 98,  
175.  
Heider, K. 80, 176.  
Heinemann, H. 19, 71.

- Henneguy, L. F. 90, 91, 93, 175.  
 Henriques, V. 15, 71.  
 Henry 89, 90, 175.  
 Hensen, V. 304, 342.  
 Hentschel, E. 295, 310, 312, 342.  
 Herdman, E. Catherine 256, 342.  
 Héribaud, J. J. 250, 342.  
 Hertwig, O. 78, 81, 175.  
 Hertwig, R. 78, 175.  
 Hess 61.  
 Hesse-Doflein 213.  
 Hewitt, J. 218.  
 Hill, A. V. 20, 85, 175.  
 Hinsche, G. 182, 218.  
 Hinterberger 183.  
 Hirzel, Heinrich 218.  
 Hitzheimer-Haempel 214.  
 Hoell, K. 275, 286, 342.  
 Holmgren, N. 93, 175.  
 Hoogenhuyze 32, 73.  
 Horvarth, A. 5, 6, 10, 49, 50, 64, 71.  
 Horvarth, P. 174.  
 Howell, A. 57, 72.  
 Huber-Pestalozzi 312, 325, 342.  
 Hueck 277.  
 Hurter, E. 342.  
 Hürthle, K. 84, 85, 175.  
 Hustedt, Fr. 228, 236, 246, 247, 250, 257, 272, 298, 306, 316, 319, 328, 333, 342.  
 Huxter 257, 316.  
 Ikeda, R. 90, 175, 195.  
 Isis 218.  
 Israel, O. 49, 72.  
 Issatschenko, B. L. 282, 342.  
 Istvanffi, G. 342.  
 Jacobsohn 95, 136, 167, 175.  
 Jaensch, P. A. 218.  
 Jaffé, M. 31, 72.  
 Jennings, H. S. III, 118, 122, 175.  
 Jijuma 121, 175.  
 Johnson, H. J. III, 175.  
 Johnson-Leytonstone 182.  
 Joseph, H. 70, 95, 175.  
 Kaho, H. 278, 342.  
 Kalmus, H. 175.  
 Kammerer 204, 215, 216, 218.  
 Kappler 205.  
 Karrer, J. Z. 258, 344.  
 Karsten, G. 224, 247, 295, 307, 312, 317, 319, 322, 325, 342, 343.  
 Ten Kate, C. G. B. 95, 96, 175, 176.  
 Kaufman, L. 218.  
 Kawano, U. 219.  
 Kehl, R. 218.  
 Kennaway, 68, 72.  
 Kent, Sav. 88.  
 Kerbert 201, 218.  
 Kisselew, S. A. 272, 343.  
 Kjellmann 225, 254, 257, 343.  
 Klebs, G. 81, 176.  
 Klein, Bruno M. 75, 79, 80, 81, 84, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 99, 101, 104, 133, 134, 135, 136, 137, 138, 139, 140, 141, 142, 143, 145, 146, 151, 152, 153, 154, 155, 156, 158, 159, 160, 161, 162, 163, 164, 165, 170, 171, 176.  
 Klock, W. 272, 343.  
 Koennick, A. 10, 72.  
 Koffmann, M. 343.  
 Kofoid 312, 343.  
 Kolacev, A. 84, 88, 89, 91, 92, 93, 94, 98, 99, 100, 101, 147, 176.  
 Kolbe, R. W. 221, 225, 228, 242, 247, 253, 269, 270, 271, 272, 293, 328, 330, 331, 342, 343, 312, 343.  
 Kölsch, K. 81, 88, 114, 176.  
 Kolkwitz, R. 240, 241, 242, 251, 285, 340, 343.  
 Kollosov, A. 176.  
 Koltzoff, N. K. 80, 82, 176.  
 Koorders, S. H. 296, 343.  
 Koppe, Fr. 232, 343.  
 Korschelt, E. 80, 176.  
 Kraft, H. 105, 123, 124, 125, 176.  
 Krasske, G. 228, 245, 247, 249, 251, 260, 261, 263, 270, 272, 315, 329, 343.  
 Kreps, E. 182, 343.  
 Krieger, W. 233, 234, 236, 237, 263, 274, 277, 297, 306, 312, 324, 334, 343.  
 Krijgsman, B. J. 106, 108, 176.  
 Krogh 19, 72.  
 Künstler, J. 92, 176.  
 Kuppelwieser, H. 93, 176.  
 Kurz, A. 338, 343.  
 Kutscher 31, 72.  
 Lachmann 78, 173.  
 von Lagerheim, G. 252, 344.  
 Lämmermeyer 250, 296.  
 Lankaster, Ray 82, 176.  
 Lantz, L. A. 218.  
 Lapicque 37.  
 Láscolo, D. 31, 72.  
 Lataste 204.  
 Lauterborn, R. 102, 290, 344.  
 Ledebur, J. von 36, 74.  
 Lefèvre, M. 273, 338.  
 Lenhossék, M. von 90, 91, 93, 176.  
 Lentz, Fr. 229, 230, 312, 313, 344.  
 Lepeschkin, W. W. 176.  
 Lepsy, J. 78, 87, 176.  
 Lesser 78, 175.  
 Levine, J. 132, 150, 176.  
 Leydig, F. 82, 176, 218.  
 Liben, F. 31, 72.  
 Liebig, J. 36, 72.  
 Liebisch, W. 273, 344.  
 Lindhard 19, 72.  
 Löffler, F. 80, 87, 177.  
 Loew 285, 294.



- Lohmann, H. 305, 312, 344.  
 Lohmann, K. 24, 25, 39, 40, 41, 46, 72.  
 Ludwig, W. 109, 177.  
 Lundquist, G. 298, 315, 333, 344.  
 Lundsgaard, E. 37, 72.  
 Lusk, Graham 19, 70, 72.  
 Lwoff, A. 173.  
 Mackinnon, D. L. 84, 177.  
 Macleod, J. 19, 20, 21, 72.  
 Magdeburg, P. 236, 344.  
 Maier, H. N. 93, 100, 177.  
 Mangili, G. 3, 5, 6, 49, 72.  
 Mann, F. C. 57, 72.  
 Marchi, P. 94, 177.  
 Marés 49, 65, 66, 72.  
 Marsson, M. 240, 241, 242, 285, 343.  
 Martino 45, 72.  
 Matthews 11, 53, 65, 71.  
 Maurel, E. 6, 72.  
 Meinhold, Th. 282, 284, 344.  
 Meisenheimer, J. 92, 177, 205, 206, 208, 211, 213, 218.  
 Meister, Fr. 253, 344.  
 Mellanby, E. 32, 72.  
 Mereschkowsky, C. 318, 344.  
 Mertens, R. 218.  
 Merton, H. 81, 82, 86, 93, 94, 104, 128, 129, 132, 177.  
 Merzbacher, L. 3, 4, 5, 10, 49, 50, 63, 65, 71, 72.  
 Messikommer, E. 236, 338, 344.  
 Metallnikoff, S. 100, 177.  
 Metzner, R. 107, 108, 112, 177.  
 Meunier 253, 344.  
 Meves, F. 81, 177.  
 Meyer, C. J. 336, 347.  
 Meyerhof, O. 20, 23, 25, 31, 36, 37, 72, 73.  
 Minder, L. 291, 344.  
 Mindler 279, 291.  
 Minkowski 21.  
 Minot, Ch. S. 121, 177.  
 Mitrophanow, P. 171, 177.  
 Molisch, H. 238, 239, 290, 318, 340, 344.  
 Moore, G. T. 258, 259, 344.  
 Morgulis 45, 64, 73.  
 Morton, Fr. 250, 251, 345.  
 Mueller, O. 316, 345.  
 Müller, L. 186, 218.  
 Nachmansohn, D. 37, 45, 73.  
 Nadson, G. 245, 289, 345.  
 Nagai, H. 9, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 22, 28, 29, 30, 34, 73.  
 Naegeli 83.  
 Nansen 253, 254.  
 Nathanson, A. 345.  
 Naumann, E. 229, 230, 270, 275, 280, 281, 283, 284, 286, 305, 312, 345.  
 Neresheimer, E. R. 132, 133, 177.  
 Netting, M. G. 188, 219.  
 Neumann 219.  
 Nipkow, H. F. 323, 345.  
 Nitschke 61, 62.  
 Nitzsch, Ch. L. 222, 345.  
 Noble 184, 185, 188, 198, 199, 200, 202, 207, 209, 210, 211, 214, 216, 218.  
 Noltmann, R. 345.  
 Nordquist, H. 231, 345.  
 Nusbaum, Josef 219.  
 Nußbaum, M. 80, 94, 95, 132, 177.  
 Okada, I. 219.  
 Olsson, A. Hj. 345.  
 Oltmanns, Fr. 247, 294, 345.  
 Ostenfeld, T. H. 328, 345.  
 Ostwald, W. 114, 177.  
 van Oye, P. 244, 264, 345.  
 Paladin, A. 32, 73.  
 Pantin, C. F. A. 110, 177.  
 Parker, G. H. 125, 131, 151, 177.  
 Parker, H. W. 219.  
 Parnas, J. K. 40, 73.  
 Pascher, A. 308, 342.  
 Patrizi, M. 35, 44, 73.  
 Patten 162, 164.  
 Pedicino, N. A. 250, 345.  
 Peiser, J. 55, 73.  
 Pekelharing 32, 73.  
 Pembrey, S. 9, 10, 12, 14, 16, 17, 63, 66, 73.  
 Penard, E. 101, 177.  
 Perfiljew, B. 323, 345.  
 Pergel 132.  
 Perrier 184, 202, 215, 219.  
 Perrin, W. S. 107, 178.  
 Perthy, M. 78, 178.  
 Pestalozzi 253.  
 Peter 81, 100, 132, 178.  
 Peters 199, 200.  
 Petersen, J. B. 236, 258, 259, 263, 272, 345, 346.  
 Petschenko, B. de 80, 178.  
 Pfaundler 73.  
 Pfeiler 285.  
 Pflüger 4, 73.  
 Pia, J. 273, 346.  
 Picado 244, 346.  
 Plenge, H. 80, 92, 178.  
 Plenk, Hanns 171, 178.  
 Pohle, K. 46, 51, 73.  
 Polimanti, O. 9, 73.  
 Power, J. H. 219.  
 Printz, H. 346.  
 Procter, J. 197, 200, 219.  
 Prowazek, S. 80, 81, 86, 95, 178.  
 Prunell 64.  
 Pryde, J. 24, 73.  
 Pütter, A. 78, 80, 81, 82, 88, 94, 100, 111, 112, 123, 132, 178, 286, 346.  
 Quincke, H. 5, 66, 73.  
 Quint, J. 298, 346.

- Ranson 318, 346.  
 Rasmussen, A. T. 57, 73  
 Ray, J. 346.  
 Reach, F. 19, 71.  
 Redecke, H. C. 226, 270, 346.  
 Rees, Ch. W. 95, 97, 134, 165, 167, 173.  
 Regnault 11, 12, 15.  
 Reichart 178.  
 Reichenow 112, 120, 173.  
 Reignault 73.  
 Reiset 11, 12, 15, 73.  
 Remane 203.  
 Richter, O. 265, 267, 269, 272, 273, 282, 284, 287, 318, 346.  
 Riechel 18.  
 Riehl, M. 22, 74.  
 Rießer, O. 31, 32, 73.  
 Rose, W. 31, 73, 219.  
 Rothert, W. 81, 178.  
 Ruttner, F. 273, 305, 311, 312, 316, 339, 346.  
 Rylow, W. M. 313, 346.  
 Saguchi, S. 88, 89, 91, 99, 100, 134, 148, 178.  
 Saissy 3, 73.  
 Sarasin, M. 202, 215, 219.  
 Sasaki, M. 219.  
 Saunders, J. 122, 178.  
 Schade, A. 248, 260, 346.  
 Schaudinn, F. 78, 178.  
 Schenk, P. 12, 60, 73.  
 Schevreuil 30.  
 Schiller, J. 295, 310, 346.  
 Schilling, A. J. 81, 178.  
 Schimper, A. 296, 346.  
 Schmähl, O. 91, 178.  
 Schmidle, W. 238, 346.  
 Schmidt, O. Ch. 228, 256, 306, 307, 346.  
 Schmidt, W. J. 83, 84, 99, 100, 134, 175, 178.  
 Schmitt 97.  
 Schneider, W. 160, 178.  
 Schoenichen, W. 182, 188, 189, 197, 199, 205, 206, 208, 209, 339.  
 Schorler, B. 248, 249, 346.  
 Schreiber, E. 281, 296, 346.  
 Schröder, B. 250, 346.  
 Schuberg, A. 80, 82, 93, 133, 178.  
 Schultze, O. 170, 171, 178.  
 Schulz, P. 257, 272, 346.  
 Schutt 307.  
 Sclader 211.  
 Seligo, A. 178.  
 Shadowskey, S. N. 237, 276, 277, 347.  
 Sharp 134, 165, 178.  
 Sherrington 132, 150, 178.  
 Siedlecki, J. W. 193, 194, 195, 197, 219.  
 Simroth, H. 100, 179.  
 Skvortzow, B. W. 336, 347.  
 Smith 307.  
 Sokoloff 162, 164.  
 Sorg, K. 46, 73.  
 Spallanzani 10, 73.  
 Speck, J. 79, 179.  
 Speemann, H. 179.  
 Sprenger, E. 239, 266, 272, 298, 347.  
 Stein, F. 86, 112, 179.  
 Steinecke, Fr. 236, 237, 347.  
 Steinmann, P. 234, 347.  
 Steuer, A. 225, 273, 312, 347.  
 Stocker, O. 266, 347.  
 Stockmayer, S. 247, 339, 347.  
 Storch, Otto 76.  
 Strasburger, E. 78, 82, 87, 179.  
 zur Strassen, O. 217.  
 Ström, K. N. 239, 252, 347.  
 Stuart, A. 100, 179.  
 Subbarow 32, 36, 71.  
 Suchlandt, O. 347.  
 Suranyi 37, 73.  
 Tago, Katsuya 20, 219.  
 Taylor, Ch. V. 11, 53, 65, 71, 134, 165, 179.  
 Thienemann, A. 229, 230, 231, 234, 248, 249, 270, 275, 278, 292, 293, 312, 336, 337, 347.  
 Thomas, K. 31, 73.  
 Thomasson 298, 333.  
 Tiegs 272, 328, 330, 331.  
 Tönniges, G. 162, 179.  
 De-Toni, J. B. 347.  
 Trevani 27, 60.  
 van Trigt, H. 107, 179.  
 Troendle, A. 265, 278, 347.  
 Tschassownikow, S. 89, 179.  
 Tscherning, F. A. 73.  
 Uehlas, V. 108, 179.  
 Unterstein, W. 219.  
 Uspenskaja, W. J. 283, 348.  
 Uspenski, E. E. 283, 284, 286, 348.  
 Utermöhl, H. 230, 286, 308, 312, 348.  
 Valentin, G. 4, 5, 6, 7, 8, 9, 11, 12, 13, 14, 28, 35, 44, 49, 50, 64, 67, 73, 74, 105, 179.  
 Verbinskaja, N. 282, 343.  
 Verworen, M. 81, 111, 112, 113, 123, 124, 125, 126, 132, 179.  
 Vignes, H. 63, 74.  
 Vignon, P. 95, 99, 100, 116.  
 de Villiers, C. G. S. 219.  
 Vlès, F. 84, 177.  
 Voit, C. 7, 9, 12, 16, 66, 74.  
 Vonk, V. 238, 348.  
 Wachholder, K. 36, 74, 84, 85, 175.  
 Wager, V. A. 190, 191, 192, 193, 201, 219.  
 Wallengren, H. 78, 86, 88, 91, 99, 112, 179.  
 Walther, H. 335, 348.  
 Warburg 15.

- |   |  |  |
|---|--|--|
| <p>Wattenberg 312.<br/> Weber, A. 21, 70, 220.<br/> Wehrle, E. 277, 348.<br/> Weinland, E. 18, 22, 67,<br/> 74.<br/> Weinland, D. F. 220.<br/> Werner, F. 183, 220.<br/> Wertheimer, E. 22, 74.<br/> Wesenberg-Lund, C. 312,<br/> 348.<br/> West, George 251.<br/> West, G. S. 239, 264,<br/> 348.<br/> Wettstein, Fr. von 228,<br/> 348.<br/> Wettstein, O. 219, 220.<br/> Wied 184.<br/> Wiedemann, E. 182,<br/> 220.</p> | <p>Wiedersheim 185, 189,<br/> 190, 198, 200, 202,<br/> 203, 204, 205, 206,<br/> 212, 213, 214, 220.<br/> Willer, A. 348.<br/> Winterstein, H. 51, 74.<br/> Wintrebert, P. 129, 179.<br/> Wislouch, St. 228, 243,<br/> 279, 348.<br/> de Witte 197, 220.<br/> Wittrock, V. G. 252,<br/> 253, 348.<br/> Wodruff 162, 164.<br/> Woerdmann, M. W. 121,<br/> 129, 179.<br/> Woltereck, R. 128, 179.<br/> Woronichin, N. N. 272,<br/> 348.</p> | <p>Wunder, W. 180.<br/> Wunderer, Hans 220.<br/> Wyman 207.<br/> Wyss 4.<br/> <br/> Yocom, H. B. 134, 165,<br/> 179.<br/> <br/> Zenker, W. III, 179.<br/> Ziegler, H. E. 179.<br/> Zimmermann, M. 24, 25,<br/> 71, 90, 179.<br/> Zondek, B. 55, 59, 74.<br/> Zopf, W. 322, 348.<br/> Zuelzer, M. 307, 323,<br/> 348.<br/> Zumpt, F. 332, 348.<br/> Zunty 19.</p> |
|---|--|--|

## Sachverzeichnis.

Die *kursiv* gesetzten Zahlen beziehen sich auf die Seitenzahlen  
von *Abbildungen*.

- |  |  |  |
|--|--|--|
| <p>Abwässer, anorganische 241.<br/>— organische 239.<br/>Abwasserpilze 325.<br/>Achnantheen 233, 243, 320.<br/>Achnanthydium brevipes 331.<br/>— — var. intermedia 269.<br/>— — lanceolatum 264.<br/>Achsenfaden 80, 81, 82, 87, 144ff.<br/>Achsenstab 77.<br/>Actinomonas mirabilis 78, 88.<br/>Adenosinphosphorsäure 51.<br/>Adenylpyrophosphat 47.<br/>Adenylpyrophosphorsäure 40, 41.<br/>Adenylsäure 40.<br/>Adrenalin 21, 56.<br/>Aechmea spicata 244.<br/>Aeolis papillerosa 88, 99.<br/>Aerisch-aquatische Standorte 246, 248.<br/>Aerische Biotope 247.<br/>Agalychnis sparelli 199.<br/>Akonitin 132.<br/>Akrothermen 238.<br/>Albumin 284.<br/>Algen 277, 294.<br/>Algenflora des Schnees 252.<br/>Algenwatten 241.<br/>Allantoin 29.<br/>Allochthon 254.<br/>Alpensalamander 216.<br/>Alveolarsaum 87, 88, 135, 157.<br/>Alytes obstetricans 180, 203.</p> | <p>Alytes, Paarung, Eischnüre 203.<br/>— Männchen 204.<br/>— <math>\alpha</math>-mesosaprobe Zonen 285.<br/>Amine, biogene 59.<br/>Aminosäure 29, 30, 33, 285.<br/>Ammoniak 29, 281.<br/>Amöbe 76.<br/>Amoeba angulata III.<br/>— biddulphiae 322.<br/>— relata III.<br/>Amphibien 180ff.<br/>— Eizahl verschiedene 180.<br/>— -larven 121.<br/>Amphignathodon 211.<br/>Amphipleura rutilans 255.<br/>Amphiprora micans 320.<br/>— paludosa 269, 331.<br/>Amphiuma maeans 203.<br/>Amphora 256.<br/>— coffaeiformis 228, 269, 288, 331.<br/>— ovalis 252.<br/>— — var. pediculus 243.<br/>Anabiotisch 302.<br/>Anabolischer Prozeß 91.<br/>Anastomosen 162.<br/>Ancyclusformen 333.<br/>Ancyclus-Zeit 333.<br/>Angelica silvestris 244.<br/>Anhydrophyryne rattrai 200.<br/>Anilinfarbstoffe 89.<br/>Anodonta 80, 92, 94, 95, 98, 116, 148.<br/>Antidot 132.<br/>Antillenfrosch s. Hyolodes martinicensis.</p> | <p>Anuren 182.<br/>Apenticularien 121.<br/>Apfelsäure 285.<br/>Aphanotheca 228.<br/>Aphotisch 310.<br/>Apikalachsen 80, 272.<br/>Aregelia spectabilis 244.<br/>Argentophiles Plasma 135.<br/>— Substanz 87, 154, 157, 170.<br/>Argentophilie 151.<br/>Arginase 31.<br/>Arginin 30, 32.<br/>Artroleptis lighfootii 200.<br/>— seychellensis 206.<br/>Asparagin 284.<br/>Asterionella formosa 312, 335.<br/>Asterolampra 306.<br/>Asteromphalus 225, 296.<br/>Äther 63.<br/>Atmophyten 246.<br/>Atmophytisch 297, 335.<br/>Atmophytische Arten 247.<br/>Atropin 132.<br/>Attheya 306, 325.<br/>— zachariasii 306.<br/>Aurelia 98.<br/>Authodax lugubris 202.<br/>Autolyse 25, 45, 48.<br/>— von Muskelbrei 44.<br/>Automatie 126, 128.<br/>Autotroph 250, 293, 294, 318.<br/>Auxopodium 78, 80, 145.<br/>Auxosporenbildung 324.<br/>Axillargebiet 62.<br/>Azetobactes 282.<br/>Azeton 63.<br/>Azetylcholin 36.</p> |
|--|--|--|

- Bacillaria paradoxa 265, 268, 331.  
 Bacillariales 247.  
 Bacillarietum endolithicum 247, 261.  
 Bacillus mycoides 289.  
 Bacteriastrum varians var. borealis 307.  
 Bacterium vulgare 289.  
 Bakterien 131, 244, 277, 278, 284, 325.  
 Bangia 255.  
 Basalkorn 79ff., 136ff.  
 Basalkorn-Apparat 89, 167.  
 — Rudiment 156, 164.  
 Basalsaum 103.  
 Baskuntschaksee 228.  
 Batrachier 190.  
 Bauchcirren 120.  
 Beggiatoa 290, 318.  
 Benthonische Diatomeenflora 233.  
 — Formen 298.  
 — Kieselalgen 225, 231, 308.  
 Benthos 314ff.  
 Beroë 123, 124, 125.  
 Betain 31.  
 Beutelfrosch, gehörnter s. nototrema cornutum.  
 Bewegungsorganellen 77.  
 Biddulphia 306, 330.  
 — sinensis 307, 322, 328.  
 Billbergia pallida 244.  
 Biochemie der Muskel-tätigkeit 20.  
 Biogene Amine 59.  
 Biotope 227ff.  
 Biozönose 304.  
 Bivalente Ionen 278.  
 Blepharoblast 97.  
 Blut 53.  
 Blutalge s. Chlamydomonas.  
 Blutfiltrat 54.  
 Blutzucker 27, 68.  
 — -gehalt 60.  
 —  $\beta$ -mesosaprobe Zone 285.  
 Borstencillien 102.  
 Botrycoccus braunii 303.  
 Brackwasser 226ff.  
 — -flora 329.  
 Braunalgen 255.  
 Breviceps 200.  
 Bromeliaceen 244.  
 Bromnatrium 132.  
 Brutpflege, Amphibien 180 ff.  
 Bryophylische Arten 247.  
 Bufo 148, 182.  
 — lentiginum 180.  
 — viridis 180.  
 — vulgaris 180.  
 Bursaria 91.  
 Calcium 55, 226, 241, 277 ff.  
 — bikarbonat 276, 278, 310.  
 — karbonat 226.  
 Caloneis 272.  
 — amphisbaena 267, 272, 290.  
 — fasciata 251.  
 — schroederii 251.  
 Campylodiscus 290, 293, 296, 317.  
 — hibernicus 250.  
 — var. noricus 336.  
 Ceratoneis arcus 233, 298.  
 Ceratophrys americana 188.  
 Ceratophyllum 229.  
 Centrolenella parabambae 199.  
 Centronella reicheltii 306.  
 Centrosom 90, 91.  
 Certus 125.  
 Chaetoceros 306, 325.  
 — holsaticum 307.  
 Chara 229.  
 Chemismus der Muskelkontraktion 20.  
 Chilodon uncinatus 136, 140, 152.  
 Chiromantis 197.  
 — kachowskii 197.  
 — kelleri 197.  
 — petersii 197.  
 Chiromantis rufescens 196, 197.  
 — xerampelina 197.  
 Chlamydomonas 295.  
 — nivalis 252.  
 Chloralhydrat 88.  
 Chlorella 244.  
 Chloride 226.  
 Chlorophyceen 244, 252, 259, 274, 290, 294.  
 Cholesterin 63.  
 Cholin 32.  
 Chondriokonten 91, 99.  
 Chromacium okenii 80.  
 Chromatophoren 295, 296, 317.  
 Chromidien 91.  
 Chromosomen 164.  
 Chromulina Rosanoffii 248, 312, 313.  
 Chronaxie 37.  
 Chrysomonaden 244, 305.  
 Chytridiaceen 322.  
 Ciliaten 77 ff.  
 Cilie, Bewegung 104 ff., 106, 107, 108, 115, 116, 127.  
 — als Rezeptor 111 ff.  
 — borstenförmige 102.  
 — flagelliforme 101.  
 — Flexibilität 107.  
 — Funktion 104 ff.  
 — kathodische 127.  
 — Koordination 113.  
 — Mechanismus der Koordination 122 ff.  
 — Nervensystem 128ff.  
 — Tastvermögen 112.  
 — undulierende 102.  
 — von Metazoen 104.  
 Cilienaggregate 153.  
 Ciliensystem 79.  
 Cilienwurzeln, System 96, 97.  
 Cilioirregulator 111, 130, 131.  
 Cilioregulator 111, 130, 131.  
 Ciliophrys marina 78, 86, 88.  
 Cinetochilum margaritaceum 141.  
 Cirren 86, 103.

- Citernes vegetales 244.  
 Clostridium 282.  
 Coccolithophoridae  
   280, 305, 321.  
 Cocconeis disculus 336.  
   — pediculus 320.  
   — placentula 251.  
 Coffein 132.  
 Coloneis permagna 293.  
 Colpidium campylum  
   160.  
   — colpoda 160, 161.  
 Colpoda steinii 137, 159.  
 Corallina 288.  
 Corethron Valdiviae  
   307.  
 Cornufer guentheri 200.  
 Corpus luteum 59.  
 Coscinodiscus 225, 253,  
   296, 306, 318, 330.  
   — rothii 329.  
 Cristigera pleuronemo-  
   ides 102.  
   — phoenix 102.  
 Cryptobatrachus evansi,  
   Embryo 207.  
   — fuhrmanni 207.  
 Cryptobranchideen 201.  
 Cryptobranchus 210.  
   — japonicus 201.  
 Cryptomonaden 305.  
 Ctenophoren 123, 124,  
   125, 131.  
 Ctenostomidae 102, 143,  
   156.  
 Curare 132.  
 Cyanea 98.  
 Cyanophyceen 238, 239,  
   240, 252, 259, 263,  
   264, 284, 295, 296,  
   303, 308, 322, 325.  
 Cylicidium 102, 116,  
   120, 123, 127.  
   — glaucoma 137.  
 Cyclomorphose 308.  
 Cyclotella 306, 312, 317.  
   — comta 305, 306.  
   — chaetoceros 306.  
   — dubia 305.  
   — kuetzingiana 305.  
   — meneghiniana 267,  
   290, 305.  
 Cymatopleura 317.
- Cymbella 233, 248, 257,  
   279, 319, 320.  
   — affinis 315.  
   — aspera 251.  
   — cesatii 298.  
   — lucustris 315, 322.  
   — microcephala 243.  
   — prostrata 322.  
   — ventricosa 243, 251,  
   322.  
 Cymbelleen 322.  
 Cyrtolophosis unicolor  
   102.  
 Cystignathus mystaceus  
   190.  
 Cytophyge 155.  
 Cytostom 140, 154, 155,  
   162, 163.
- Dactylochlamys pisci-  
   formis 102.  
 Dauersporen 315.  
 Degenerationserschei-  
   nungen b. Winter-  
   schlaf 49, 168.  
 Dendrocölen 121.  
 Denticula crassula 243.  
 Dentrobates tinctorius  
   206.  
   — trivitatus 205.  
 Desaminierung 40.  
 Desmidiaceen 252.  
 Desmognathus fuscus  
   202.  
 Dextrose 21.  
 Diabetes 21.  
 Diaminosäure 29.  
 Diatoma 233.  
   — elongatum 267, 315.  
   — hiemale var. meso-  
   don 235.  
   — vulgare 244, 284,  
   315.  
 Diatomeen, Abhängig-  
   keit vom Salzgehalt  
   der Standorte 272.  
   — atmophytische 288.  
   — bryophytische 261,  
   262, 289, 337.  
   — edaphische 259, 260,  
   262.  
   — endolithische 262.  
   — epiphytische 262,,  
   263 ff., 322.
- Diatomeen, hydrotischer  
   Typus 262.  
   — mesophiler Typus  
   262.  
   — xerotischer Typus  
   262.  
   — schlamm 225.  
   — Vorkommen in Ab-  
   wässern 240.  
   — außerhalb des Was-  
   sers 245.  
   — in Bächen 233.  
   — in Brackwasser 226.  
   — in ephemeren Ge-  
   wässern 242.  
   — in Flüssen 232.  
   — im Meer 224.  
   — in Mooren 235.  
   — in Quellen 235.  
   — in Seen und Weiher  
   229.  
   — in Schneetälchen  
   237.  
   — in Solwasser 227.  
   — in Thermalgewässern  
   238.  
 Diatomeengesellschaf-  
   ten 232.  
 Diatometum bryophyti-  
   cum 247.  
   — edaphicum 247.  
   — endolithicum 247,  
   261.  
   — epiphylicum 247.  
 Diebelsee 237.  
 Dileptus anser 135, 136.  
 Ding-dong s. Polypedac-  
   tes reinwardtii.  
 Dinoflagellaten 256.  
 Diploneis 279.  
   — elliptica 264.  
   — Mauleri 336.  
   — ovalis var. oblon-  
   gella 251.  
 Diplophyllum 248.  
   — albicans 262.  
 Diplosom 91.  
 Dipterenlarven 248.  
 Dischidia 244.  
 Discoteles opisthodon  
   200.  
 Discomorpha 135.  
 Ditylinum Brightwellii  
   307.

- Dunaliella 228.  
 Dy 230, 232.  
 Dysphotisch 310.  
 Dystroph 289, 292.  
 Dystropher Typus 230, 231.  
  
 Ectoplasma 126.  
 Ectrogella bacillariearium 322.  
 Edaphische Formen 247  
 Eisen 283.  
 Eisenoxydhydrat 284.  
 Eisschlamm 253.  
 Eiweißkörper 21.  
 Ektoderm 149.  
 Ektoplasma 75, 86, 131, 138, 149, 169.  
 Ektoplasmatisch 149.  
 Ektoplasmatisches System 134.  
 Elementarfibrillen 170.  
 Eleutherodactylis auriculatus 200.  
 — luteolus 200.  
 Endemismen 335.  
 Endokrine Drüsen 55.  
 Endolitische Formen 247.  
 Endophytisch 321.  
 Endorganoid 87, 93, 144.  
 Energienumsatz 34.  
 Engelmanssche Inotamgenlehre 110.  
 Entoplasma 167.  
 Entoplasmatisches System 134.  
 Epalxis 101, 135.  
 Epilimnion 274, 275, 276, 279, 291, 293, 301, 308.  
 Epiphyllische Formen 247.  
 Epiphyten 315, 319.  
 Epiphytisch 315.  
 Epistilis 78.  
 Epithemia sorex 267.  
 Epithemia turgida 267, 315.  
 Ergosterin 61.  
 Eucampia zodiacus 307.  
 Eudorina 145.  
 Euglena 99, 112.  
  
 Euhalobien 226, 227, 242, 269, 270.  
 Eunotia 249, 336.  
 — bigibba 250, 251.  
 — exigua 237.  
 — — var. compacta 266.  
 — gracilis 251, 264.  
 — pectinalis 251.  
 — praerupta 251.  
 Euplotes 137, 141, 156, 158.  
 Eurycea 184, 202.  
 Euryphalin 328.  
 Euryhaline Formen 267.  
 Eurytherm 298.  
 Eurytop 298, 299.  
 Euthermen 238.  
 Eutroph 276, 314.  
 Eutropher Typus 230, 231.  
 Eutrophierung 327, 330.  
 Eutrophiestufe 334.  
 Extrazucker 21.  
  
 Fadenalgen 241, 326.  
 Farnspermatozoen 112.  
 Fasersystem 166.  
 Faulschlamm 230.  
 Fauna hygropetrica 248.  
 Feßlerkröte s. Alytes obstetricans.  
 Fett 35.  
 Fettleber 22.  
 Fettsäure 22, 283.  
 Fettschwund 22.  
 Fibrilläre Struktur 83, 84.  
 Fibrille 87, 89, 92, 144.  
 Fibrillensystem 134.  
 Filopodien 77.  
 Fissidens pusillus 251.  
 Flachmoor 235.  
 Flagellaten 77, 79, 88, 131, 145, 165, 171, 248, 252, 284, 305, 313.  
 Flagellen 86, 112.  
 Fledermaus 3, 63, 64.  
 Flimmerapparat, Schema 89, 90.  
 Flimmerbewegung 104.  
 Flimmerepithel des Frosches 124.  
  
 Flimmerhaar 79.  
 Flimmermechanismus 122.  
 Flimmerorganoid 104.  
 Flimmerstrom 121.  
 Flimmerzelle 82, 92.  
 — der Metazoen 91.  
 — der Mollusken 134.  
 Fluoranion 24, 43.  
 Fluorid 26.  
 Flußplankton 232.  
 Follikelzellen 55.  
 Foraminiferen 280.  
 Fragilaria 248, 317.  
 — construens 251.  
 — crotonensis 306.  
 — intermedia 243, 315.  
 — linearis 225.  
 — pinnata 243, 251, 273.  
 — virescens 249, 250.  
 Fragilarietum virescens 249.  
 Fragilariopsis obliquecostata 225.  
 Froschepithel 123.  
 Froschgastrocnemius 45.  
 Froschlaich 184, 322.  
 Frontalcilien 110.  
 Frontonia 133.  
 Frustulia rhomboides 239.  
 — — var. saxonica 249, 251, 270.  
 — vulgaris 251.  
 Frustulietum saxonicae 249.  
 Fulvosäure 236.  
  
 Gallertsporen 319.  
 Galvanotaxis 127.  
 Gastrocnemius 45.  
 Gastronomauta membranaceus 135.  
 Gastropoden 113, 129.  
 Gastrotheca 210.  
 Geburtshelferkröte 203, 204.  
 Geißelapparat 80.  
 Geißeln 77.  
 Geißelzellen der Spongien 121.

- Gewichtsverlust während des Winterschlafes 6ff.
- Gezeitenzone 225.
- Giftstoffe 287.
- Gips 289.
- Glandulae 57.
- Glaucoma pyriformis 135.  
— scintillans 137.
- Glazialrelikt 336.
- Glazialreliktenkrebse 293.
- Globigerinenschlamm 280.
- Gloeocapsa 250.
- Glykogen 17, 18, 22, 37, 83.
- Glykogengehalt der Leber 21.  
— — bei Marmeltieren 18.
- Glykogenproteinid 85.
- Glykogenumsatz 23.
- Glykogenzerfall 20ff.
- Glykose 23, 285.
- Glyzerin 21.
- Goldglanzalge 312.
- Gomphonema 248, 257, 315, 319, 325.  
— angustatum 314.  
— olivaceum 233, 279, 320, 321, 335.  
— parvulum 268.  
— subclavatum 251.
- Gomphonemakolonie 321.
- Gonium 145.  
— Silberliniensystem 146.
- Granulis 91.
- Grottenolm 216.
- Grubennester 188.
- Grünalgen 248, 255, 294.
- Guanidinbittersäure 31.
- Guanidinessigsäure 31.
- Gyrinophilus 184, 202.
- Gyttja 230.
- Haftcilien 102.
- Halobiensystem 228, 270ff.  
— Salzgehalt der Biotope und Entwicklungsmaxima der einzelnen ökologischen Gruppen, Schema 271.
- Halobiont 270.
- Halophil 270.
- Halosphaera 296.
- Haloxen 270.
- Halteria 116, 120, 127.  
— grandinella 102.
- Hämatoxylin 89.
- Hantzschia amphioxys 244, 246, 250, 251, 259, 260.
- Haplozia 248.
- Harden-Youngscher Ester 26.
- Harden-Youngsche Hexosephosphorsäure 24.
- Harnmucoid 29.
- Harnsäure 29.
- Harnstoff 29, 31, 285.
- Haselmaus 3, 16, 57, 63, 68.
- Hefe 244.
- Heliozoenstadium 88.
- Heliozoon 145.
- Helokrenen s. Sickerquellen.
- Hemismus marmoratum 201.  
— — Eigelege 190, 191.
- Herzmuskel 48, 49.  
— chemische Bestandteile 45.
- Heteromastix proteiformis 112.
- Heteropoden 113.
- Heterotherm 5.
- Heterotrichen 103.
- Heterotroph 250, 294, 318.
- Hexose 23.
- Hexosebildung 25.  
— diphosphorsäure 25, 26.  
— monophosphorsäure 26, 41, 47.  
— —gehalt der Muskeln 39, 40.
- Hilothermen 238.
- Hochmoor 236.
- Hörepithel 113.
- Hörhaare 113.
- Holophrya 136.
- Holotrichen 103.
- Homaeocladia 255, 320.
- Homoiotherm 2.
- Hoplophryne 199.
- Humussäure 236.
- Hydrolyse 24, 54.
- Hydrolitische Spaltung 31.
- Hydromanthes 215.
- Hydrotisch 335.
- Hygropetrisch 248, 301.
- Hygroskopisch 9.
- Hyla 199.  
— arborea 180, 181.  
— evansi 206, 207.  
— faber 184, 185.  
— goeldii 207.  
— nebulosa 198.  
— resinifectrix 186.  
— rosenbergi 184, 185.  
— uranochroa 199.
- Hylambates brevirostris 213.  
— natalensis 192, 193.
- Hylodes lineatus 206, 207.  
— martinicensis 199.
- Hyperthermen 238.
- Hypnum cupressiforme 262.
- Hypogeophis alternans 203.  
— rostratus 203.
- Hypoglykämie 28, 53, 60.
- Hypolimnion 274, 275, 278, 281, 293, 301.
- Hypophysenvorderlappen 60.
- Hypophysis 56, 57.
- Hypothermen 238.
- Hypotriche Infusorien 112.
- Hypotrichen 86, 88, 103, 111, 120.
- Ichthyophis glutinosa 202.
- Ichthyoptirius multifiliis 96.
- Igel 15, 57ff.



- Infusorien 78, 127, 164, 168, 313.  
 Inosinpyrophosphorsäure 40.  
 Inotagmen 83, 85.  
 Insulin 21, 61.  
 Insulinschlaf 60.  
 Insulinsekretion 61.  
 Interzellularbrücken 171.  
 Intraplastisch 166.  
 Intraplastisches Nervensystem 101.  
 Japanisch. Ruderfrosch s. Rhacophorus schlegeli.  
 Kajauslek s. Eisschlamm 253.  
 Kalium 55, 226.  
 Karbonsäure 29.  
 Karnitin 33.  
 Karnosin 33.  
 Kieselalgen 239, 257, 270, 284, 295.  
 — amphibische Formen 246.  
 — atmophytische Formen 247, 262.  
 — bryophytische Formen 259.  
 — epiphytische Formen 259, 325.  
 Kieselmembran 316.  
 Kieselsäure 273.  
 Kinoplasma 82, 83, 86.  
 Kleinhirn 53.  
 Kochsalzlösung 59.  
 Kohlenhydratoxydation 66.  
 — spaltung 26.  
 — stoffwechsel 36.  
 — umsatz 28, 61.  
 Kohlensäure 293ff.  
 Kontraktionsphase 76.  
 Koordination 75.  
 Koordinationsreiz 127ff., 149.  
 Korallen 280.  
 Kormophyten 231, 277.  
 Körpertemperatur einiger homoithermen Tiere, Tabelle 3.  
 Körpertemperatur der Fledermaus 3ff.  
 — der Haselmaus 3ff.  
 — des Murmeltieres 3ff.  
 — des Siebenschläfers 3ff.  
 Kosmopoliten 335.  
 Kraternester 184.  
 Kreatin 30, 31, 32, 33, 37, 69.  
 Kreatinbildung 29.  
 Kreatinin 29.  
 Kreatinphosphorsäure 32, 36, 37, 41, 44, 46, 47, 51, 52.  
 — im Muskel der Wirbeltiere 31.  
 Kryokonit 253.  
 Kryophyten 252.  
 Kryoplankton 252.  
 Kuckucksspeichel 198.  
 Kuticula 92.  
 Lacrymaria cirrifera 101, 135.  
 Laich der Molche 184.  
 Laichabgabe 181.  
 Laichplätze 184.  
 Lambliia intestinalis 112.  
 Lampsilus 97.  
 Landplanarien 84.  
 Laubfrosch s. Hyla.  
 Laufcirren 103, 109, 120.  
 Leberglykogen 23.  
 Lebermoos 248.  
 Leptodactylus albilabris 188.  
 — gracilis 188.  
 — mystacinus 188.  
 — ocellatus 186, 187, 188, 201.  
 — typhonius 188.  
 Leptopelis brevirostris 213.  
 Leskaella 250.  
 Leuchtalgen 248.  
 Leukozyt 76.  
 Leuzin 284.  
 Licht 294.  
 Limnocalanus 337.  
 Limnaea-Zeit 333.  
 Limnokrenen s. Tümpelquellen.  
 Limnologie 230.  
 Liopelma hochstetteri 200.  
 Lipoiden 63.  
 Lippenepithel 121.  
 Litorina-Zeit 333.  
 Litoral 229.  
 Litoralregion 225.  
 Lobopodien 77.  
 Lokomotion 75, 76.  
 Lymphknoten 61.  
 Magnesium 85, 226.  
 — bromur 226.  
 Mamma 60.  
 Mannit 285.  
 Mantophryne robusta 205.  
 Marécages suspendus 244.  
 Mastdarm 64.  
 Mastigophoren-Geißel 109.  
 Mastogloia 322.  
 Maus 148.  
 Megalobatrachus maximus, Eikapsel 201.  
 Megastoma antericum 112.  
 Melosira 249, 303, 312, 325.  
 — arenaria 317.  
 — Binderana 326.  
 — curvata 306.  
 — dickiei 246, 251, 261, 263, 302.  
 — distans 237, 239.  
 — granulosa 297.  
 — hyperborea 254.  
 — Roeseana 249, 250, 251, 296.  
 — undulata 263.  
 — varians 284, 297, 335.  
 Membranellen 103.  
 Meneghiniana 317.  
 Mesohalobe Arten 267, 268.  
 Mesohalobien 226, 227, 242.  
 Mesohumos 286.  
 Metachrone Bewegung 126.  
 Metachronie 125.

- Metacystis exigua 102.  
 — recurva 102.  
 Metalimnion 301.  
 Metazoen 75.  
 — flimmerepithelzelle 97.  
 — flimmerzelle 88, 91, 92, 93, 94, 95, 112, 121, 122, 123, 126, 131, 134, 148.  
 — wimperzelle 120.  
 Meteorpapier 326, 327.  
 Methan 290, 291.  
 Methylguanidin-Essigsäure 30.  
 Metopus 135.  
 Metznersche Kegel-schwingungstheorie 108.  
 Meyerhof-Hillsche Theorie 20.  
 Mg 241.  
 Micellardoppelbrechung 83.  
 Micellen 83.  
 Microcystis 323.  
 Microneis 257.  
 — exigua 251.  
 — lanceolata 251.  
 — minutissima 243, 251, 279.  
 Microsom 91.  
 Microspira 289.  
 Microthorax 135.  
 — scutiformis 101.  
 — spiniger 101.  
 Milchsäure 20, 23, 24, 37, 40.  
 — gehalt des Blutes 53.  
 Milz 61.  
 Mitochondrien 91, 92.  
 Mixotroph 294, 321.  
 Mixotrophie 295.  
 Mnemiopsis 125.  
 Molekularkomplexe 83.  
 Molge s. Triturus.  
 Monobromessigsäure 37.  
 Monojodessigsäure 37.  
 Moosdiatomeen 247, 261, 263.  
 Moose 248.  
 Moospolster 301, 302.  
 Moosprotoneme 259.  
 Morphiumlösung 132.  
 Motus infundibuliformis 105.  
 — uncinnatus 105.  
 — vacillans 105.  
 Mucin 196.  
 Murmeltier 18ff.  
 Muskelaulyse 43.  
 — brei 23, 24, 25, 43.  
 — — aulyse 23.  
 — dynamik 36.  
 — eiweiß 32.  
 — fasern 35.  
 — fibrillen 76.  
 — glykogen 23, 25.  
 — kreatin 32.  
 — saft 23, 30.  
 — tätigkeit 32.  
 — zittern 66.  
 Muskeln, Hexosemonophosphorsäuregehalt 39, 40.  
 — Pyrophosphatgehalt 40.  
 — Stickstoffsubstanz 42.  
 Mya-Zeit 333.  
 Myoide 76.  
 Myoneme 76.  
 Myosis 337.  
 Myriophyllum 229.  
 Mytilus 109, 110.  
 — kiemen 123.  
 Na 241.  
 NaF 23.  
 Nannoplankton 304, 305, 321.  
 Natalobatrachus Bonebergi 191, 192, 193, 201.  
 Natrium 226.  
 — lactatlösung 44.  
 Navicula 245, 249, 256, 259, 279.  
 — ambigua 250.  
 — atomus 260.  
 — cincta 228.  
 — contenta 246, 250, 251, 264.  
 — cuspidata 244.  
 — elegans 261.  
 — gregaria 228.  
 — hungaria 214.  
 — Krasskei 261.  
 Navicula Kotschy 250.  
 — longirostris 228, 270.  
 — minuscula 267, 269, 287.  
 — mutica 260.  
 — nitrophila 259.  
 — oblonga 239.  
 — ostrearia 318.  
 — pelliculosa 244, 251.  
 — pseudolacillum 251.  
 — pusilla 268.  
 — pygmaea 269, 288, 331.  
 — radiosa 314.  
 — salinarium 269, 331.  
 — Soehrensia 261.  
 — subtilissima 270.  
 Nebenkörner 79, 89.  
 Nebenniere 56.  
 Nebennierenextrakt 59, 60.  
 Nectophrynoidee torknieri 216.  
 Neidium affine 244.  
 Nekton 304.  
 Nepenthes 244.  
 Neophyten 328, 330.  
 Nervengifte 128, 132.  
 Nervöse Organole 133.  
 Nestbau bei Amphibien 180ff.  
 Netzplankton 304.  
 Neurofibrillen 151, 168, 170, 171.  
 Neuroide 133.  
 Neuroid transmission 131.  
 Neuromotor apparatus 133.  
 Neuromotorischer Apparat 95, 167.  
 Neuromotorium 97, 101, 165, 166.  
 Neurophanen 133.  
 Neuroplasmatisch 133.  
 Neurokinetisches Zentrum 93.  
 Neustogene Färbung 313.  
 Neuston 312ff.  
 Nikotin 132.  
 Nitrat 281, 285.  
 Nitrit 281, 285.

- Nitzschia 244, 285, 290,  
 306, 313, 321, 322.  
 — apiculata 269, 288,  
 331.  
 — dissipata 243, 251,  
 264, 322.  
 — epithemioides 228.  
 — frigida 307.  
 — frustulum 228, 251.  
 — hungaria 331.  
 — inconspicua 268.  
 — linearis 243.  
 — microcephala 228.  
 — palea 243, 267, 269,  
 287.  
 — putrida 265, 287,  
 295.  
 — sigma var. regidula  
 331.  
 — termalis 250.  
 — — var. minor 266.  
 Niuston 304.  
 Noctiluca 83, 85.  
 Notodelphys 210.  
 Nototrema cornutum  
 210.  
 — marsupiatum 181,  
 209, 210, 211.  
 — monticola 207, 210.  
 — oviferum 209, 210.  
 — plumbeum 210.  
 — pygmaeum 180, 181,  
 209, 211, 218.  
 — testudineum 210.  
 — Schema der Entste-  
 hung der Rücken-  
 tasche 208.  
 Nukleus 91.  
 Nuphar 229.  
 Nymphaea 229.  
 Ösophagus 64.  
 — -epithel 99.  
 — des Frosches 109,  
 110.  
 Oligohalobien 226, 227,  
 241, 242, 252, 266,  
 269, 327.  
 Oligohalobische Formen  
 269.  
 Oligohumos 286.  
 Oligotroph 276, 279,  
 334.  
 Oligotropher Typus 230,  
 231.  
 Oligotrichen 103.  
 Oplidium Lauderiae 323.  
 Oocystis 310.  
 Opalina ranarum 99.  
 Opercularia 78.  
 O-Phosphorsäure 23, 24,  
 41, 43, 44, 46, 52, 54.  
 — der Muskeln 39.  
 Ophrydium versatile  
 322.  
 Organoid, motorisches  
 83, 130.  
 — nervöses 93.  
 Ornithin 31.  
 Orthophosphorsäure 41.  
 Osmium-Toluidinme-  
 thode 117.  
 Ovarium 59.  
 Ovidukt 104, 148.  
 Oxalursäure 29.  
 Oxydation von Fett 15.  
 — von Milchsäure 20.  
 Oxytricha 135.  
 Padina Pavonia 318.  
 Pallasea 337.  
 Palludicola cinerea 188,  
 201.  
 — fuscomaculata 182,  
 186, 187, 188, 201.  
 — vivipara 80, 83.  
 Pankreas 21, 56, 60.  
 — extrakt 57, 59, 60.  
 Paramaecium 88, 95, 97,  
 112, 114, 122, 123,  
 126, 133, 165, 166,  
 167.  
 — aurelia 142.  
 — Bewegung der Cilien  
 118.  
 — caudadum 88, 119.  
 — nephridiatum 133.  
 — Silberliniensystem  
 147.  
 — Wellenbewegung der  
 Cilien 119.  
 Parabasalapparat 97.  
 Parapharyngeales Zen-  
 trum 95, 166.  
 Parasitismus 321.  
 Parasympathicus 61.  
 Parathyreoidea 56, 57.  
 Parathyreoideaextrakt  
 59, 60.  
 Pectinellen 103.  
 Pedras negras 264.  
 Pektin 316.  
 — membran 316.  
 Pelagial 229.  
 Pellicula 77, 86, 87, 92,  
 100, 133, 135.  
 Pennales 259.  
 Pepton 285.  
 Peranema 123.  
 Peridineen 252, 305, 321.  
 Periphyton 233.  
 Peristomfeld 103, 118.  
 Peristomwimper 100,  
 126.  
 Periterminales Netz-  
 werk 168.  
 Peritrichen 103.  
 Pfaundersche Methode  
 30.  
 Phanerogamen 241, 297.  
 Pharynx 148.  
 Phenolwasser 288.  
 Philautus vittatus 198.  
 Phloridzin 22.  
 Phormidium 228.  
 Phosphat 281, 285.  
 Phosphatiden 46.  
 Phosphatid-Jekorin 63.  
 Phosphor 52, 53, 68,  
 280, 281.  
 Phosphorillierung 25.  
 Phosphorsäure 49.  
 Phosphorsäure-Hexose-  
 monophosphorsäure  
 23.  
 Phosphorschwund 25.  
 Phragmites 229.  
 Phragmitessumpf 237.  
 Phryniscus nigricans  
 182.  
 Phyllobates trinitatis  
 205.  
 Phyllomedusa bourmei-  
 steri 199.  
 — hopochondralis 198,  
 199.  
 — iheringii 198.  
 — leucomystax 197.  
 — sauvagei 199.  
 Physostigmin 132.

- Phytoplankton 276,  
   308 ff.  
 Pikrotoxin 132.  
 Pilze 244, 277.  
 Pinna nobilis 318.  
 Pinnularia 249, 284, 305.  
   — appendiculata 298.  
   — balfouriana 260.  
   — borealis 244, 249,  
     250, 251, 252, 260,  
     297, 335.  
   — brebissonii 251, 260.  
   — lata 244, 251.  
   — latertriata 251.  
   — nodosa 251.  
   — parva 251.  
   — stauoptera 251.  
   — subcapitata 237, 251,  
     270.  
   — viridis 251.  
 Pinnularietum appendi-  
   culatae 249.  
   — borealis 249.  
 Pipa americana 180, 211  
   213.  
   — dorsigera 212.  
 Plagyopyla nasuta 137.  
 Plankton 304.  
   — diatomeen 225.  
   — Verteilung im Lun-  
   zer See 311.  
 Planktoniella 225, 296,  
   306.  
   — Sol 307.  
 Plasmaalveole 98.  
 Plasmamantel 82.  
 Plasmodesmen 145.  
 Plasmolyse 109.  
 Plathelminthen 121.  
 Plethodontiden 201.  
 Pleurococetum endoli-  
   theum 260.  
 Pleurococcus 260.  
 Pleuronema 123.  
 Pleurosigma 256.  
 Pluripotente Gebilde  
   167.  
 Podophrya 135.  
 Poikiterm 2.  
 Polygone 135.  
 Polyhalobien 228, 270.  
 Polyhumos 280.  
 Polypedates Reinwardtii  
   193, 194, 195.
- Polypedates schlegeli  
   195.  
 Polysaccharid 24.  
 polysaprob 325.  
 Pontoporeia 337.  
 Porphyra 255.  
 Porphyridium cruentum  
   245.  
 Potamogeton 229.  
 Profibrillen 139, 144,  
   157, 158.  
 Profundal 229, 295.  
   — flora 231.  
 Prorodon ovum 135.  
   — teres 135, 136.  
 Protherapsis subpunc-  
   tatus 205.  
 Protein 109.  
 Proteus anguineus 215.  
 Protium heptaphyllum  
   186.  
 Protococcoideen 296.  
 Protococcus 250.  
 Protopipa aspera 210,  
   211.  
 Protozoen 75.  
 Protozoenflimmerzelle  
   95.  
 Protrichozysten 149,  
   160, 161, 162.  
 Protrichozystenkörner  
   143.  
 Pseudopodien 77, 85,  
   86, 111.  
 Pseudotriton 184.  
   — ruber 202.  
 Pteropoden 80.  
   — schlamm 280.  
 Purin 33, 68.  
 Purinbasen 29.  
 Pyrophosphat 24, 41, 46.  
   — gehalt der Muskeln  
   40.  
 Pyrophosphorsäure 44,  
   49.
- Querstreifung 85 ff.  
  
 Rachen 64.  
 Rachenepithel des Fro-  
   sches 124, 125.  
   — — Salamanders 93.  
 Radiolarienskelette 274.  
 Rädertierchen 128.
- Rana 148.  
   — esculenta 180, 190.  
   — mystacea 190.  
   — opisthodon, Entwick-  
   lung 200.  
   — tempor. 180, 182, 183.  
 Raphe 319.  
 Ravenala madagascari-  
   ensis 244.  
 Reessche Faser 167.  
 Regenbogenforelle 184.  
 Regenerationserschei-  
   nungen 168.  
 Reizschutz 164.  
 Relationskörner 143,  
   144, 145, 156, 160,  
   158, 161.  
 Relikte 335.  
 Reliktformen 336.  
 Reststickstoff 30, 51.  
 Reticuläre Struktur 83.  
 Retinophorae 138.  
 Rhachitis 61, 62.  
 Rhacophorus leuko-  
   mystax 198.  
   — reticulatus 208.  
   — Schlegeli 188, 191.  
   — — Bruthöhle 189.  
   — — Begattung 189.  
 Rhaeokrenen s. Sturz-  
   quellen.  
 Rhinoderma Darwini  
   180, 214.  
 Rhizoide 261.  
 Rhizomastigina 97.  
 Rhizosolenia 322, 325.  
   — Krassisipina 307.  
   — criensis var. morsa  
   306.  
   — longiseta 306.  
 Rhizoplast 96, 97.  
 Rhizopoden 145, 284.  
 Rhopalodia gibberula  
   250.  
 Richelia intrazellularis  
   322.  
 Ringer-Lockelösung 11.  
 Ringerlösung 59.  
 Ringelwühle s. Siphon-  
   nops annulatus.  
 Rippenquallen 128.  
 Rotalgen 255.  
 Rotes Meer 225.  
 R. Q. 11 ff.

- Säkularsuccession 333.  
 Säuglingtetanie 61, 62.  
 Salamander 93.  
 Salamandra atra 215, 216.  
 — maculosa 216.  
 Saprobien 240 ff.  
 — system 240.  
 Saprodinium 135.  
 Saproelische Organismen 290.  
 Saprophytisch 321.  
 Saprophytismus 321.  
 Saugtentakel 103.  
 Sauerstoff 10, 291 ff.  
 — und Temperaturschichtung in einem eutrophen See 292.  
 — — — in einem oligotrophen See 292.  
 Sceletonema 306.  
 — costatum 307.  
 Scenedesmus 295.  
 Schallblase 214 ff.  
 Schaumnestler 186 ff.  
 — im Wasser 186, 187.  
 Schaumzikade 198.  
 Schilddrüse 55, 56.  
 Schilddrüsenextrakt 57, 59, 60.  
 Schildkrötenfrosch s. Nototrema.  
 Schizothrix 264.  
 Schleimflüsse an Bäumen 244.  
 Schleimpolster 319.  
 Schleppeiße 110.  
 Schmidt s. Hyla faber 184.  
 Schneetälchen 257.  
 Schwebesporen 325.  
 Schwefelbakterien 290.  
 Schwefelwasserstoff 289 ff.  
 Schwimmplättchen 123.  
 Scirpus 229.  
 Scytonema myochorus 264.  
 — — var. chorographicum.  
 Seenanemonen 121.  
 Sensorische Cilienderivate 113.  
 Septodactylus pentadactylus 188.  
 Sexualdrüsen 57.  
 Siebenschläfer 3.  
 Silberliniengitter 168.  
 Silberlinienmeridiane 138.  
 Silberliniensystem 75, 81, 87, 89, 92, 99, 100, 129, 133, 134 ff., 135, 136, 140, 141, 142, 145, 146, 147, 152, 158, 159, 160, 161.  
 — und Intercellularsubstanz 171.  
 — Meridiane 161.  
 — nervöses der Protozoen und Metazoen 168.  
 — Neuromotorapparat 165 ff.  
 — Reizreception, Reizleitung, Reizbeantwortung 149 ff.  
 — Regenerationsvorgänge 153.  
 Silbermethode 89, 133.  
 Silbersalzlösung 92.  
 Sinnesborsten 113.  
 Siphonops annulatus 203.  
 Skatol 285.  
 Solwasser 247.  
 Spaltalgen 248.  
 Spelerpes fuscus 215.  
 Spermatozoen 127.  
 Sphärocystis 310.  
 Sphaerotilus 325.  
 — natans 320.  
 Sphagnophile Kieselalgen 237.  
 Sphagnum 236.  
 Sphagnummoos 237.  
 Spirillen 127.  
 Spirochaeta balbiani 114.  
 Spirostomum 124, 126, 132, 135.  
 Springborsten 102, 109.  
 Sprungcirren 103, 111.  
 Stauroneis acuta 251.  
 — Frauenfeldtiana 263.  
 — Smithii 251.  
 Stauroneis phoenicenteron 284.  
 Stenohalin 327.  
 Stenostomum 129.  
 Stentor 112, 124, 126, 132, 135.  
 — ignaeus, Silberlinie 135.  
 Stephanodiscus pusillus 305.  
 Stickstoff 21, 280.  
 — fraktion im Harn der Murmeltiere Tabelle 29.  
 Stickstoffhaltige Substanzen der Muskeln der Ziehläuse Tab. 33.  
 Stickstoffmetabolismus 22.  
 Stickstoffsubstanzen der Muskeln 42.  
 — umsatz 28 ff.  
 Stirncirren 88.  
 Streifensystem 138, 139, 142, 143, 148, 158, 159.  
 Striatophorae 138.  
 Strombidinopsis setigera 102.  
 Strudelapparat 103.  
 Strudelwürmer 128.  
 Strychnin 132.  
 Sturzquellen 235.  
 Stylonychia 78, 117, 133.  
 Sublitoralfloora 231.  
 Subpelliculär 166.  
 Subpelliculares Nervensystem 101.  
 Suctorien 103.  
 Sulfate 226.  
 Supralitoral 257.  
 Supralitoralregion 254.  
 Surirella 250, 290, 293, 296, 307.  
 — capronisi 317.  
 — spiralis 250.  
 Süßwasserschnecken 128.  
 Symbose 321.  
 Syncilien 120.  
 Synchronismus 115.  
 Synedra 308, 312.  
 — affinis 288, 331.

- Synedra berolinensis 305.  
 — delicatissima 244.  
 — pulchella 288, 331.  
 — ulna 243.  
 — acus var. Ostenfeldii 306.  
 Tabellaria 249, 305.  
   fenestrata var. asterionelloides 306.  
 — flocculosa 237, 270, 312.  
 Taschenfrosch s. Notorema.  
 Tastborsten 86, 102, 103.  
 Teilfibrillen 101, 142.  
 Temperatur 297.  
 Temperaturprofil aus dem Montigglersee 300.  
 Tetracyclus Braunii 251.  
 Tibiotarsalgelenk 195.  
 Tigroid 133.  
 Thalassionema 306.  
 Thalassiosira 286, 317.  
 — fluviatilis 288.  
 — gravida 307.  
 — nana 305.  
 Thermen von Karlsbad 239.  
 Thermoelektrische Messungen 4.  
 Thymus 56, 60, 61.  
 Thyphlonectes compressicauda 215.  
 Toluidinblau 84.  
 Torfschlamm 230.  
 Torfmoore 269.  
 Trachelius ovum 135.  
 Triceratium 253.  
 Trichopteren 248.  
 Trichozysten 95, 122, 143, 149, 160, 166, 162, 167.  
 Triton 99, 148.  
 — viridescens 184.  
 Triturus vulgaris 183.  
 Trochophora 128.  
 Trockenheit 301.  
 Trophoplasma 82.  
 Trypanosoma balbianii, Schleifenbilder 107.  
 Tümpelquellen 235.  
 Turbellarien 112, 121.  
 Typha 229.  
 Typhlosaliszellen 95.  
 Ubiquisten 335.  
 Ultraviolettstrahlung 61.  
 Undulipodien 77, 80, 81, 82, 94, 100ff., 122, 165.  
 — Schlagrichtung beobachtet bei Aktinien, Ctenophoren, Dendrocoelen, Gastrotreichen, Mollusken, Polychätenlarven, Spongien, Wirbeltieren 111.  
 Urodelen 101, 182.  
 Uronema gemmuliferum 102.  
 — biceps 102.  
 Urostyle grandis 111.  
 Urotricha striata 102.  
 Varicola gracilis 102.  
 Varikös 98.  
 Velarcilien 128.  
 Veratrin 85.  
 Volvox 145, 146.  
 — globator 283.  
 — minor 283.  
 Vorticellen 78, 110.  
 Wabenkröte s. Pipa americana.  
 Wabensaum 88, 157.  
 Wabenstruktur 88, 168.  
 Wasserextrakt der Muskeln 26.  
 Wimper 77, 79.  
 Wimperapparat 79.  
 Wimperorganoid 105, 109, 122.  
 Wimperkleid 79, 103ff.  
 Wimperschlag 105.  
 Wimperspirale, adonale 103.  
 Wimperwurzel 79, 94ff., 167.  
 — Funktion 100.  
 Wind 302.  
 Winterschlaf, allgemeiner Zustand der Tiere 2.  
 Winterschlaf, Änderung im Gehalt der Muskeln an Hexosemonophosphorsäure Tab. 26 und 27.  
 — Änderung im Gewicht 6.  
 — Anorganischer Phosphorgehalt Tab. 68.  
 — Atmung und Blutkreislauf roff.  
 — Autolyseversuch Tab. 48.  
 — bei Avertebrata und Amphibien 2.  
 — Blutzuckergehalt — Tab. 27, 28, 68.  
 — chemische Bestandteile des Blutes Tabelle 54.  
 — — — des Herzmuskels 45.  
 — — — — von Zieselmäusen Tabelle 46.  
 — — — — von Murmeltieren Tabelle 47.  
 — — — des Kleinhirns von Murmeltieren Tab. 53.  
 — — — der grauen Substanz des Großhirns von Murmeltieren. Tab. 51.  
 — — — der weißen Substanz des Großhirns von Murmeltieren Tab. 52.  
 — — Zusammensetzung des Blutes 53.  
 — -drüse, von Igeln Tab. 62 u. 63.  
 — -energieumsatz 34.  
 — Gaswechselintensität während des Erwachens Tab. 65.  
 — Gehalt von Kreatin und Purin Tab. 69.  
 — Gewichtsverlust des Murmeltiers Tab. 6 u. 7.

- |  |   |  |
|--|---|--|
| <p>Winterschlaf, Glykogengehalt der Leber Tab. 18.</p> <p>— <math>H_3PO_4</math>-Abspaltung bei der Hydrolyse des eiweißfreien Muskelextraktes von Murmeltieren 42.</p> <p>— Injektion von Drüsenextrakt an Igel Tab. 58.</p> <p>— Kohlehydratumsatz 22ff.</p> <p>— Kontraktion des isolierten Herzens 11.</p> <p>— Körpertemperatur 2, 65.</p> <p>— Kreatingehalt der Muskeln 32, 36.</p> <p>— Messungen der Temperatur der Mundhöhle und des Mastdarmes bei Murmeltieren Tab. 64.</p> <p>— Milchsäuregehalt Tab. 67.</p> | <p>Winterschlaf, Phosphorverbindung der Muskeln bei Zieselmäusen Tab. 38.</p> <p>— — — — — Murmeltieren Tabelle 39.</p> <p>— Respirationsgröße der Murmeltiere Tabelle 12 u. 13.</p> <p>— Sauerstoffverbrauch Tab. 13 u. 15.</p> <p>— Stickstoffumsatz 28.</p> <p>— Stickstoffverbindungen des Herzmuskels 48.</p> <p>— Stoffwechsel bei Murmeltier, Haselmaus, Siebenschläfer, Igel Tab. 11, 12.</p> <p>— — während der Schlafperiode 15.</p> <p>— — — des Erwachens 63.</p> <p>— Veränderung der Drüsen 55.</p> | <p>Winterschlaf, Veränderung der Gewebe u. Organe 35.</p> <p>— Veränderungen des Körpergewichtes Tab. 9.</p> <p>— Wasserverlust Tabelle 8.</p> <p>— Zustand des Nervensystems 49.</p> <p>Wurmlarven 128.</p> <p><b>Yoldia-Zeit</b> 333.</p> <p><b>Zieselmaus</b> 10, 26, 27, 33, 38, 40, 41, 42, 49, 50, 54, 55, 60ff.</p> <p><b>Zirkularfibrille</b> 89, 141, 155, 156.</p> <p><b>Zucker</b>gehalt des Blutes 53.</p> <p><b>Zwischenwabenzüge</b> 163.</p> <p><b>Zwischenwimperwurzel</b> 95.</p> |
|--|---|--|

## Inhalt der Bände I—VIII.

### I. Namenverzeichnis.

	Band	Seite
<b>Bachmann, F.</b> (Leipzig). Das Saftsteigen der Pflanzen . . .	I	343—379
<b>Balss, H.</b> (München). Wanderungen bei Decapoden (Crustaceen) . . . . .	6	305—326
<b>Biedermann, W.</b> (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 Integumentalorgan 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
<b>Boresch, K.</b> (Tetschen-Liebwerd). Über Ertragsgesetze bei Pflanzen . . . . .	4	130—204
<b>Brauner, L.</b> (Jena). Die Blaauwsche Theorie des Phototropismus . . . . .	2	95—115
<b>Bücke, E. Th.</b> (Innsbruck). Vergleichende Physiologie des Erregungsvorganges . . . . .	6	327—425
<b>Feinschmidt, O.</b> und <b>D. Ferdmann</b> (Charkow). Der Winterschlaf	8	I—75
<b>Ferdmann, D.</b> und <b>O. Feinschmidt</b> (Charkow). Der Winterschlaf	8	I—75
<b>Buchner, P.</b> (Breslau). Ergebnisse der Symbiosieforschung I. <i>Die Übertragungseinrichtungen</i> . . . . .	4	I—129
<b>Gicklhorn, J.,</b> (Prag). Elektive Vitalfärbungen. Probleme, Ziele, Ergebnisse, aktuelle Fragen und Bemerkungen zu den Methoden . . . . .	7	549—685
<b>Goldschmidt, R.</b> (Berlin-Dahlem). Die zygotischen sexuellen Zwischenstufen und die Theorie der Geschlechtsbestimmung . . . . .	2	554—683
<b>Gradmann, H.</b> (Erlangen). Das Winden und Ranken der Pflanzen . . . . .	5	168—218
<b>Hilzheimer, M.</b> (Berlin). Die Wanderungen der Säugetiere	5	219—289
<b>Jacobs, M. H.</b> (Philadelphia). The Permeability of the Erythrocyte . . . . .	7	I—55
— <b>W.</b> (München). Der Golgische Binnenapparat. Ergebnisse und Probleme . . . . .	2	357—415
<b>Kaho, H.</b> (Tartu [Dorpat]). Das Verhalten der Pflanzenzelle gegen Salze . . . . .	I	380—406
<b>Katz, D.</b> (Rostock). Sozialpsychologie der Vögel . . . . .	I	447—478
<b>Kiesel, A.</b> (Moskau). Der Harnstoff im Haushalt der Pflanze und seine Beziehung zum Eiweiß . . . . .	2	257—310
<b>Klein, Bruno M.</b> (Wien). Das Ciliensystem in seiner Bedeutung für Locomotion, Koordination und Formbildung mit besonderer Berücksichtigung der Ciliaten . . . . .	8	76—179
<b>Kolbe, R. W.</b> (Berlin-Dahlem). Grundlinien einer allgemeinen Ökologie der Diatomeen . . . . .	8	221—348



	Band	Seite
<b>Mangold, O.</b> (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
<b>Prianischnikow, D. N.</b> (Moskau). Ammoniak, Nitrate und Nitrite als Stickstoffquellen für höhere Pflanzen. . . . .	1	407—446
<b>Schaede, R.</b> (Breslau). Die Kolloidchemie des pflanzlichen Zellkernes in der Ruhe und in der Teilung . . . . .	5	1—28
<b>Scheuring, L.</b> (München). Die Wanderungen der Fische. I.	5	405—691
— Die Wanderungen der Fische. II. . . . .	6	4—304
<b>Schratz, E.</b> (Berlin-Dahlem). Die „Manoiloff-Reaktion“. Ihre chemische und physiologische Begründung . . . . .	3	228—264
<b>Seybold, A.</b> (Köln a. Rh.). Die pflanzliche Transpiration. I.	5	29—165
— Die pflanzliche Transpiration. II. . . . .	6	559—731
<b>Singer, L.</b> (München). Vergleichende Betrachtung der pathologischen Anatomie und Physiologie des Zentralnervensystems . . . . .	7	56—117
<b>Skramlik, E. v.</b> (Freiburg i. B.). Die Milz. Mit besonderer Berücksichtigung des vergleichenden Standpunktes . . . . .	2	505—553
<b>Stark, P.</b> (Breslau). Das Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Lichte neuerer Erfahrungen . . . . .	2	1—94
<b>Stern, C.</b> (Berlin-Dahlem). Fortschritte der Chromosomentheorie der Vererbung . . . . .	4	205—359
<b>Stocker, O.</b> (Bremerhaven). Das Halophytenproblem . . . . .	3	265—353
<b>Wachs, H.</b> (Rostock). Die Wanderungen der Vögel. . . . .	1	479—637
<b>Weiss, P.</b> (Wien). Erregungsspezifität und Erregungsresonanz. Grundzüge einer Theorie der motorischen Nerventätigkeit auf Grund spezifischer Zuordnung („Abstimmung“) zwischen zentraler und peripherer Erregungsform. (Nach experimentellen Ergebnissen) . . . . .	3	1—151
<b>Wettstein, F. v.</b> (Göttingen). Die Erscheinung der Heteroploidie, besonders im Pflanzenreich . . . . .	2	311—356
<b>Wetzel, K.</b> (Leipzig). Die chemischen Vorgänge beim biologischen Kohlehydratabbau. I. <i>Die einleitenden Prozesse der biologischen Zuckerspaltung</i> . . . . .	7	404—548
<b>Winkler, K.</b> (Breslau). Vergleichende Pathologie der Geschwülste . . . . .	5	692—796
<b>Winterstein, H.</b> (Breslau). Wilhelm Biedermann † . . . . .	6	1—3
<b>Wunder, W.</b> (Breslau). Brutpflege und Nestbau bei Fischen	7	118—192
— Nestbau und Brutpflege bei Amphibien . . . . .	8	180—220
<b>Zimmermann, W.</b> (Tübingen). Die Georeaktionen d. Pflanze	2	116—256

## II. Sachverzeichnis.

Ammoniak, Nitrate und Nitrite als Stickstoffquellen für höhere Pflanzen. (D. N. PRIANISCHNIKOW, 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

	Band	Seite
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
Georeaktionen der Pflanzen. (W. ZIMMERMANN, Tübingen). .	2	116—256
Geschlechtsbestimmung, Theorie und die zytotischen sexuellen Zwischenstufen. (R. GOLDSCHMIDT, Berlin-Dahlem) . . . .	2	554—683
Geschwülste, vergleichende Pathologie. (K. WINKLER, Breslau)	5	692—796

	Band	Seite
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
Halophitenproblem. (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
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
Milz, mit besonderer Berücksichtigung des vergleichenden Standpunktes. (E. v. SKRAMLIK, Freiburg i. Br.) . . . . .	2	505—553
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
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
Permeability of the Erythrocyte. (M. H. JACOBS, Philadelphia)	7	1— 55
Pflanzen, Ammoniak, Nitrate und Nitrite als Stickstoffquellen. (D. N. PRIANISCHNIKOW, Moskau) . . . . .	1	407—446
— Ertragsgesetze. (K. BORESCH, Tetschen-Liebwerd) . . . . .	4	130—204
Pflanzenreich, die Erscheinungen der Heteroploidie. (F. v. WETTSTEIN, Göttingen) . . . . .	2	311—356
Pflanze, Georeaktion. (W. ZIMMERMANN, Tübingen) . . . . .	2	116—256
— der Harnstoff im Haushalt der Pflanzen und seine Beziehung zum Eiweiß. (A. KIESEL, Moskau). . . . .	2	257—310
Pflanzen, das Winden und Ranken. (H. GRADMANN, Erlangen)	5	166—218
— Reizleitungsproblem. (P. STARK, Breslau) . . . . .	2	1— 94
— Saftsteigen. (F. BACHMANN, Leipzig) . . . . .	1	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]) . . . . .	1	380—406

	Band	Seite
Phototropismus, die Blaauwsche Theorie. (L. BRAUNER, Jena)	2	95—115
Physiologie, vergleichende, des Erregungsvorganges. (E. TH. BRÜCKE, Innsbruck) . . . . .	6	327—425
— vergleichende, des Integuments der Wirbeltiere. (W. BIEDERMANN, Jena) . . . . .	1	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 Erfahrungen. (P. STARK, Breslau) . . . . .	2	1—94
Saftsteigen der Pflanzen. (F. BACHMANN, Leipzig) . . . . .	1	343—379
Salze, das Verhalten der Pflanze gegen. (H. KAHO, Tartu [Dorpat]) . . . . .	1	380—406
Säugetiere, ihre Wanderungen. (M. HILZHEIMER, Berlin) . . . . .	5	219—289
Sozialpsychologie der Vögel. (D. KATZ, Rostock) . . . . .	1	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. BIEDERMANN, Jena) . . . . .	1	1—342
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, elektive. (J. GICKLHORN, Prag) . . . . .	7	549—685
Vögel, Sozialpsychologie. (D. KATZ, Rostock) . . . . .	1	447—478
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
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

	Band	Seite
Wirbeltiere, Vergleichende Physiologie des Integuments. (W. BIEDERMANN, Jena) . . . . .	I	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

**Energieumsatz.** (Bildet Band VIII des „Handbuches der normalen und pathologischen Physiologie“.)

1. Teil: **Mechanische Energie. Protoplasmabewegung und Muskelphysiologie.**

Mit 136 Abbildungen. X, 654 Seiten. 1925. RM 45.—; gebunden RM 49.50\*

Die Protoplasmabewegung, ihre Haupttypen, ihre experimentelle Beeinflussung und ihre theoretische Erklärung. Die Myoide. Von J. Spek-Heidelberg. — Flimmer- und Geißelbewegung: Allgemeine Physiologie. Von E. Gellhorn-Halle a. S. Spezielle Physiologie. Von F. Alverdes-Halle a. S. — Bewegungserscheinungen durch Veränderungen des spezifischen Gewichtes. Von J. Spek-Heidelberg. — Die Wachstumsbewegungen bei Pflanzen. Von H. Stierp-München-Nymphenburg. — Bewegungen contractiler Organe an Pflanzen. Von K. Stern-Frankfurt a. M.-Niederrad. — Muskelphysiologie. Histologische Struktur und optische Eigenschaften der Muskeln. Von K. Hürthle und K. Wachholder-Breslau. — Die physikalische Chemie des Muskels. Von S. M. Neuschlosz-Rosario de Santa Fé. — Die mechanischen Eigenschaften des Muskels. Der zeitliche Verlauf der Muskelkontraktion. Von W. O. Fenn-Rochester N. Y., U. S. A. — Der Muskeltonus. Contractur und Starre. Von O. Riesser-Greifswald. — Der Einfluß anorganischer Ionen auf die Tätigkeit des Muskels. Von S. M. Neuschlosz-Rosario de Santa Fé. — Nerv und Muskel. Von H. Führer-Bonn a. Rh. und F. Külz-Leipzig. — Allgemeine Pharmakologie der Muskeln. Von O. Riesser-Greifswald und E. Simonsen-Greifswald. — Chemismus der Muskelkontraktion und Chemie der Muskulatur. Von G. Embden-Frankfurt a. M. — Atmung und Anaerobiose des Muskels. Thermodynamik des Muskels. Theorie der Muskelarbeit. Von O. Meyerhof-Berlin-Dahlem. — Degeneration und Regeneration. Transplantation. Hypertrophie und Atrophie. Myositis. Von F. Jamin-Erlangen. Elektrodagnostik und Elektrotherapie der Muskeln. Von F. Kramer-Berlin. — Allgemeine Physiologie der Wirkung der Muskeln im Körper. Von E. Fischer und Privatdozent W. Steinhausen-Frankfurt a. M.

2. Teil: **Elektrische Energie. Lichtenergie.** Mit 207 Abbildungen. IX,

441 Seiten. 1928.

RM 42.—; gebunden RM 48.—\*

Elektrische Energie (Elektrobiologie). Die passiv-elektrischen Erscheinungen im Tier- und Pflanzenreich. Von M. Gildemeister-Leipzig. — Ruhe- und Aktionsströme von Muskeln und Nerven. Von P. Hoffmann-Freiburg i. Br. — Ruhestrome bei Pflanzen. Von K. Stern-Frankfurt a. M. — Die Elektrizitätszerzeugung der Haut und der Drüsen. Von M. Gildemeister-Leipzig. — Die Aktionsströme des Herzens (Elektrokardiogramm). Von W. Einthoven-Leiden. — Aktionsströme bei Pflanzen. Von K. Stern-Frankfurt a. M. — Die elektrischen Organe. Die sekundären Wirkungen zugeführter Elektrizität. Von H. Rosenberg-Berlin. — Ursache der elektrischen Erscheinungen. Von M. Cremer-Berlin. — Lichtenergie. Die Lichtentwicklung bei Pflanzen. Von G. Klein-Wien. — Die Produktion von Lichtenergie bei Tieren. Von E. Mangold-Berlin. Sachverzeichnis.

*Der Band ist nur geschlossen käuflich.*

**Correlationen III. Wärme- und Wasserhaushalt. Umweltfaktoren.**

**Schlaf. Altern und Sterben. Konstitution und Vererbung.** (Bildet Band XVII

des „Handbuches der normalen und pathologischen Physiologie.“) Mit

179 Abbildungen. XI, 1204 Seiten. 1926. RM 84.—; gebunden RM 90.60\*

Die Wärmeregulation. Physiologie der Wärmeregulation. Von R. Isenschmid-Bern. — Pathologie und Pharmakologie der Wärmeregulation. Von H. Freund-Münster i. W. — Der Winterschlaf. Von L. Adler-Frankfurt a. M. — Der Wasserhaushalt. Allgemeines und Vergleichendes des Wasserhaushaltes. Von J. K. Parnas-Lwów. — Physiologie des Wasserhaushaltes. Von R. Siebeck-Bonn. — Pathologie und Pharmakologie des Wasserhaushaltes einschließlich Ödem und Entzündung. Von W. Nonnenbruch-Frankfurt a. O. — Diabetes insipidus. Von E. Meyer-Göttingen. — Die physiologischen Wirkungen physikalischer Umweltfaktoren. Die physiologischen Wirkungen des Lichtes. Von A. Jodlbauer-München. — Physiologie der Röntgen- und Radiumstrahlen. Von W. Caspari-Frankfurt a. M. — Wärme. Von H. Schade-Kiel. — Physiologische Wirkung von Badern unter normalen und pathologischen Bedingungen. Von J. Strasburger-Frankfurt a. M. — Die physikalischen Faktoren des Klimas. Von F. Linke-Frankfurt a. M. — Die physiologischen Wirkungen des Klimas. Von O. Kestner-Hamburg. (Das Tropenklima. Von O. Kestner und H. W. Knipping-Hamburg.) — Der Schlaf und schlafähnliche Zustände. Physiologie des Schlafes. Von U. Ebbecke-Bonn. — Die Pathologie des Schlafes. Von C. von Economo-Wien. — Hypnotica. Von H. H. Meyer-Wien und E. P. Pick-Wien. — Der Traum. Von A. Hoche-Freiburg i. Br. — Periodischer Tageswechsel und andere biologische Rhythmen bei den poikilothermen Tieren. Von R. W. Hoffmann-Göttingen. — Tagesperiodische Erscheinungen bei Pflanzen. Von R. Stoppel-Hamburg. — Hypnose und Suggestion beim Menschen. Von J. H. Schultz-Berlin. — Die reflektorischen Immobilisationszustände im Tierreich. Von R. W. Hoffmann-Göttingen. — Altern und Sterben. Altern und Sterben bei Tieren und Pflanzen. Von E. Korschelt-Marburg a. L. — Das Altern und Sterben des Menschen vom Standpunkt seiner normalen und pathologischen Leistung. Von S. Hirsch-Frankfurt a. M. — Konstitution und Vererbung. Erblichkeitslehre im allgemeinen und beim Menschen im besonderen. Von F. Lenz-München. — Die Physiologie des Kernes als Vererbungssubstanz. Von C. Herbst-Heidelberg. — Phänomenologie und Systematik der Konstitution und deren dispositionelle Bedeutung auf somatischem Gebiet. Von J. Bauer-Wien. — Phänomenologie und Systematik der Konstitution und die dispositionelle Bedeutung der Konstitution auf psychischem Gebiet. Von H. Hoffmann-Tübingen. Sachverzeichnis.

\* Auf die Preise der vor dem 1. Juli 1931 erschienenen Bücher wird ein Nachlaß von 10% gewährt.

**Ergebnisse der Biologie.** Herausgegeben von Prof. Dr. **K. v. Frisch**,  
München, Prof. Dr. **R. Goldschmidt**, Berlin-Dahlem, Prof. Dr. **W. Ruhland**, Leipzig,  
Prof. Dr. **H. Winterstein**, Breslau. Redigiert von **H. Winterstein**, Breslau.

Erster Band: Mit 130 zum Teil farbigen Abbildungen. VIII, 670 Seiten. 1926.  
RM 36.—; gebunden RM 38.40

Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. 1. u. 2. Teil. Von W. Biedermann-Jena. — Das Saftsteigen der Pflanzen. Von F. Bachmann-Leipzig. — Das Verhalten der Pflanzenzelle gegen Salze. Von H. Kaho-Tartu (Dorpat). — Ammoniak, Nitrate und Nitrite als Stickstoffquellen für höhere Pflanzen. Von D. N. Prianschnikow-Moskau. — Sozialpsychologie der Vogel. Von D. Katz-Rostock. — Die Wanderungen der Vogel. Von H. Wachs-Rostock. — Namen- und Sachverzeichnis.

Zweiter Band: Mit 177 Abbildungen. VI, 729 Seiten. 1927.  
RM 56.—; gebunden RM 58.—

Das Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Lichte neuerer Erfahrungen. Von P. Stark-Breslau. — Die Blaauwische Theorie des Phototropismus. Von L. Brauner-Jena. — Die Georeaktionen der Pflanze. Von W. Zimmermann-Tübingen. — Der Harnstoff im Haushalt der Pflanze und seine Beziehung zum Eiweiß. Von A. Kiesel-Moskau. — Die Erscheinung der Heteroploidie, besonders im Pflanzenreich. Von F. v. Wettstein-Göttingen. — Der Goltgische Binnenapparat. Ergebnisse und Probleme. Von W. Jacobs-München. — Histochemie der quergestreiften Muskelfasern. Von W. Biedermann-Jena. — Die Milz. Mit besonderer Berücksichtigung des vergleichenden Standpunktes. Von E. v. Skramlik-Freiburg i. B. — Die zygotischen sexuellen Zwischenstufen und die Theorie der Geschlechtsbestimmung. Von R. Goldschmidt-Berlin-Dahlem. — Namen- und Sachverzeichnis.

Dritter Band: Mit 147 Abbildungen. V, 577 Seiten. 1928.  
RM 48.—; gebunden RM 49.80

Erregungsspezifität und Erregungsresonanz. Grundzüge einer Theorie der motorischen Nerventätigkeit auf Grund spezifischer Zuordnung („Abstimmung“) zwischen zentraler und peripherer Erregungsform. (Nach experimentellen Ergebnissen.) Von P. Weiss-Wien. — Das Determinationsproblem. 1. Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Seitenlinie unter spezieller Berücksichtigung der Amphibien. Von O. Mangold-Berlin-Dahlem. — Die „Manoiloff-Reaktion“. Ihre chemische und physiologische Begründung. Von E. Schratz-Berlin-Dahlem. — Das Halophytenproblem. Von O. Stocker-Bremerhaven. — Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. 3. Teil. (Fortsetzung aus Band I.) Von W. Biedermann-Jena. — Namen- und Sachverzeichnis.

Vierter Band: Mit 293 zum Teil farbigen Abbildungen. VI, 717 Seiten. 1928.  
RM 66.—; gebunden RM 68.40

Ergebnisse der Symbioseforschung. 1. Teil: Die Übertragungseinrichtungen. Von P. Buchner-Breslau. — Über Ertragsgesetze bei Pflanzen. Von K. Böresch-Tetschen-Liebwerd. — Fortschritte der Chromosomentheorie der Vererbung. Von C. Stern-Berlin-Dahlem. — Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. 4. Teil. (Fortsetzung aus Band I und III.) Von W. Biedermann-Jena. — Namen- und Sachverzeichnis.

Fünfter Band: Mit 156 Abbildungen. VIII, 838 Seiten. 1929.  
RM 76.—; gebunden RM 78.80

Die Kolloidchemie des pflanzlichen Zellkernes in der Ruhe und in der Teilung. Von R. Schaeede-Breslau. — Die pflanzliche Transpiration. Von A. Seybold-Köln. Erster Teil. — Das Winden und Ranken der Pflanzen. Von H. Gradmann-Erlangen. — Die Wanderungen der Säugetiere. Von M. Hilzheimer-Berlin. — Das Determinationsproblem. Von O. Mangold-Berlin-Dahlem. Zweiter Teil: Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere in der Entwicklung. — Die Wanderungen der Fische. Von L. Scheuring-München. Erster Teil. — Die vergleichende Pathologie der Geschwülste. Von K. Winkler-Breslau. — Namen- und Sachverzeichnis.

Sechster Band: Mit 142 Abbildungen. VI, 764 Seiten. 1930.  
RM 76.—; gebunden RM 78.80

Wilhelm Biedermann †. Von H. Winterstein-Breslau. — Die Wanderungen der Fische. Von L. Scheuring-München. Zweiter Teil. — Wanderungen bei Decapoden (Crustaceen). Von H. Balss-München. — Vergleichende Physiologie des Erregungsvorganges. Von E. Th. Brücke-Innsbruck. — Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. Von W. Biedermann †-Jena. Fünfter (Schluß) Teil: Die Hautsekretion. — Die pflanzliche Transpiration. Von A. Seybold-Köln a. Rh. Zweiter Teil. — Namen- und Sachverzeichnis.

Siebenter Band: Mit 109 Abbildungen. X, 724 Seiten. 1931.  
RM 77.—; gebunden RM 79.80

The Permeability of the Erythrocyte. Von M. H. Jacobs-Philadelphia. — Vergleichende Betrachtung der pathologischen Anatomie und Physiologie des Zentralnervensystems. Von L. Singer-München. — Brutpflege und Nestbau bei Fischen. Von W. Wunder-Breslau. — Das Determinationsproblem. Von O. Mangold-Berlin-Dahlem. Dritter Teil: Das Wirbeltierauge in der Entwicklung und Regeneration. — Die chemischen Vorgänge beim biologischen Kohlehydratabbau. Von K. Wetzel-Leipzig. Erster Teil: Die einleitenden Prozesse der biologischen Zuckerspaltung. — Elektive Vitalfärbungen. Probleme, Ziele, Ergebnisse, aktuelle Fragen und Bemerkungen zu den Methoden. Von J. Gicklhorn-Prag. — Namen- und Sachverzeichnis. — Inhalt der Bände I—VII.