

# ERGEBNISSE DER BIOLOGIE

HERAUSGEGEBEN

VON

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

W. RUHLAND · H. WINTERSTEIN  
LEIPZIG                      Breslau

FÜNFTER BAND

MIT 156 ABBILDUNGEN



BERLIN  
VERLAG VON JULIUS SPRINGER  
1929

ISBN-13: 978-3-642-89208-0  
DOI: 10.1007/978-3-642-91064-7

e-ISBN-13: 978-3-642-91064-7

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

**COPYRIGHT 1929 BY JULIUS SPRINGER IN BERLIN.**

**SOFTCOVER REPRINT OF THE HARDCOVER 1ST EDITION 1929**

## Inhaltsverzeichnis.

### Die Kolloidchemie des pflanzlichen Zellkernes in der Ruhe und in der Teilung. Von Privatdozent Dr. REINHOLD SCHAEDE, Breslau.

	Seite
A. Einleitung . . . . .	I
B. Der Kern in der Ruhe . . . . .	2
C. Die Kernteilung. . . . .	13
Literatur . . . . .	26

### Die pflanzliche Transpiration. Von Privatdozent Dr. A. SEYBOLD, Köln a. Rh. Erster Teil. (Mit 38 Abbildungen.)

Vorbemerkung. . . . .	30
Allgemeine Einleitung . . . . .	31
I. Die Physik der Transpiration . . . . .	33
1. Einleitung . . . . .	33
2. Die Grundlagen der Verdunstung in unbewegter Luft . . . . .	34
3. Die Grundlagen der Verdunstung in bewegter Luft . . . . .	40
4. Spezielle Ergebnisse der Verdunstung in bewegter Luft . . . . .	43
a) Verdunstungssysteme mittlerer Blattgröße . . . . .	43
b) Verdunstungssysteme kleinster Poren . . . . .	47
5. Spezielle Ergebnisse der Verdunstung in unbewegter Luft . . . . .	50
a) Verdunstungssysteme mittlerer Blattgröße . . . . .	50
b) Verdunstungssysteme kleinster Poren . . . . .	55
II. Die Energetik der Transpiration . . . . .	62
III. Die Methodik der Transpirationsbestimmungen . . . . .	72
A. Absolute Messungen. . . . .	72
1. Direkte Messung der Transpiration im Massenaustausch . . . . .	72
a) Quantitative Methoden. . . . .	72
b) Qualitative Methoden . . . . .	80
2. Indirekte Messungen der Transpiration im Massenaustausch . . . . .	83
B. Relative Messungen . . . . .	88
IV. Die autonomen Faktoren der physikalischen Transpirationskomponente . . . . .	90
1. Luftfeuchtigkeit . . . . .	91
2. Temperatur . . . . .	92
3. Luftdruck . . . . .	93
4. Partiärdruck ätherischer Öle . . . . .	95
5. Wind . . . . .	97
6. Die Verdunstung des Bodens und die freier Wasserflächen als Standort der Pflanzen. . . . .	101

	Seite
V. Die Transpirationssysteme und die physikalische Komponente der Transpiration . . . . .	108
1. Die Systeme thalloser Pflanzen . . . . .	108
2. Die Systeme der höheren Pflanzen . . . . .	112
a) Die Systeme der Kutikulartranspiration . . . . .	113
b) Die Systeme der Stomatärtranspiration . . . . .	123
c) Die Transpiration bei jungen und alten Blättern . . . . .	133
d) Die Transpiration in verschiedener Stammhöhe . . . . .	136
e) Die Beziehungen der Transpirationssysteme zu aitionomen Faktoren . . . . .	138
Literatur . . . . .	145

**Das Winden und Ranken der Pflanzen.** Von Privatdozent Dr. H. GRADMANN, Erlangen. (Mit 24 Abbildungen.)

I. Geschichte der Forschung . . . . .	166
a) Die Anfänge . . . . .	166
b) Der Gang der Windeforschung . . . . .	168
c) Der Gang der Rankenforschung . . . . .	175
II. Die Hauptprobleme. . . . .	176
A. Die Kreisbewegungen der Ranken . . . . .	176
1. Raumgeometrische Grundlagen. . . . .	176
2. Die beobachteten Bewegungen. . . . .	178
3. Die Überkrümmungstheorie . . . . .	181
a) Die Reaktionen bei senkrecht befestigter Basis. . . . .	182
b) Der Einfluß des Geotropismus . . . . .	186
c) Der Einfluß des Autotropismus . . . . .	189
B. Die Kreisbewegungen der Windepflanzen . . . . .	190
1. Raumgeometrische Grundlagen. . . . .	190
2. Die beobachteten Bewegungen . . . . .	192
3. Die Theorie des Lateralgeotropismus . . . . .	194
4. Die Theorie der autonomen Nutation . . . . .	197
5. Die Überkrümmungstheorie . . . . .	199
6. Die Theorie der Lateralwirkung . . . . .	200
C. Das Umschlingen der Stütze durch die Windepflanzen . . . . .	202
D. Das Umschlingen der Stütze durch die Ranken . . . . .	205
1. Der Haptotropismus . . . . .	205
2. Das Erfassen der Stütze . . . . .	208
3. Nachträgliche Veränderungen . . . . .	209
III. Übersicht über die ökologische und physiologische Sonderstellung der Winde- und Rankenpflanzen . . . . .	211
Literatur . . . . .	217

**Die Wanderungen der Säugetiere.** Von Dr. MAX HILZHEIMER, Berlin. (Mit 1 Abbildung.)

Einleitung. . . . .	219
A. Die Wanderungen der Landsäugetiere. . . . .	221
a) Kleinere jahreszeitliche Standortsverschiebungen . . . . .	221
1. Affen . . . . .	221
2. Murmeltiere . . . . .	222

	Seite
3. Hasen . . . . .	222
4. Jahreszeitliche Standortsveränderungen verschiedener Kleinsäuger . . . . .	223
5. Bär. . . . .	224
b) Täglicher Standortswechsel und die Innehaltung fester Wege dabei . . . . .	224
c) Die großen jahreszeitlichen Wanderungen . . . . .	226
1. In Südafrika . . . . .	226
2. In den paläarktischen und nearktischen Steppen und Prärien . . . . .	234
3. In den zirkumpolaren Ländern . . . . .	241
d) Die Wanderungen der Bartschweine . . . . .	258
e) Die Wanderungen der Fledermäuse . . . . .	259
B. Die Wanderungen der Seesäugetiere . . . . .	264
a) Die Wanderungen der Walfische . . . . .	264
b) Die Wanderungen der Robben . . . . .	281
Schluß . . . . .	286
Literatur . . . . .	287

**Das Determinationsproblem.** Von Privatdozent Dr. O. MANGOLD, Berlin-Dahlem. Zweiter Teil. Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere in der Entwicklung. (Mit 45 Abbildungen.)

I. Einleitung . . . . .	292
II. Allgemeines über die Entwicklung der Extremitäten . . . . .	292
III. Methodik und Begriffe . . . . .	293
IV. Amphibien . . . . .	295
A. Normalentwicklung und Kinematik . . . . .	295
1. Urodelen. Vorderextremität . . . . .	295
2. Anuren . . . . .	299
B. Spezielle Fragen der Determination . . . . .	301
1. Der Zeitpunkt der Determination der Anlage zu Extremität und zu Vorder- bzw. Hinterextremität . . . . .	301
2. Die Verbreitung der Potenz Vorderextremität (Determinationsfeld und Reaktionsfeld) . . . . .	304
3. Die Bedeutung des Ecto- und Mesoderms bei der Determination der Extremität . . . . .	307
4. Der Determinationsablauf in der Anlage oder Knospe der Extremität. Determination der Lateralität . . . . .	308
a) <i>Amblystoma</i> . . . . .	308
α) Der Determinationszustand der Anlage im frühen Schwanzknospenstadium . . . . .	308
Orientierung der Achsen im Experiment und ihre Determination 308. — Fehlerquellen (Verdoppelung und Rotation) 310. — Achsendetermination und Seitenqualität 313. — Experimentelle Fundamente der Schlüsse HARRISONS 315.	
β) Der Zeitpunkt der Achsendetermination der Anlage <i>Amblystoma punctatum</i> 322. — <i>Amblystoma tigrinum</i> 325.	322
b) <i>Triton taeniatus</i> . . . . .	325
c) <i>Pleurodeles Waltlii</i> . . . . .	328
d) Anuren . . . . .	328

	Seite
α) Experimente an der Vorderextremität . . . . .	328
β) Experimente an der hinteren Extremität . . . . .	328
Die Determination der Anlagenachsen der Hinterextremität im späten Schwanzknospenstadium . . . . .	328
Die Determination der Seitenqualität der hinteren Extremität im Knospenstadium . . . . .	328
Determination der Achsen . . . . .	330
Die <i>ml</i> -Achse. 330. — <i>Dv</i> - und <i>ap</i> -Achse. Querschnittsdetermination. 332.	
e) Die Extremitätenanlage, ein „harmonisch-äquipotentielles System“ . . . . .	334
f) Die Lokalisation und Wirkung der determinierenden Ursachen bei den Extremitätentransplantationen . . . . .	336
g) Die Regulation der Stellung der Extremität durch Rotation . . . . .	342
5. Die Induktion von Extremitäten . . . . .	344
a) Homogenetische Induktion . . . . .	345
b) Heterogenetische Induktion . . . . .	347
6. Schulter- und Beckengürtel . . . . .	349
Normalentwicklung und Kinematik . . . . .	349
<i>Amblystoma</i> . . . . .	350
<i>Triton</i> . . . . .	353
Anuren, speziell <i>Bombinator</i> . . . . .	353
7. Causale Zusammenhänge zwischen den Anlagen der freien Extremität und des Schultergürtels . . . . .	354
8. Kinematik und Determination der Extremitätenmuskulatur . . . . .	356
a) Herkunft der Anlagen der Muskeln . . . . .	356
b) Vorderextremität . . . . .	356
c) Hinterextremität . . . . .	357
d) Herkunft und Determination besonderer Muskelgruppen der Extremität . . . . .	358
V. Vertebraten außer Amphibien . . . . .	361
A. Experimente an der Selachierflosse . . . . .	361
B. Experimente an der Extremität der Vögel . . . . .	363
Normalentwicklung . . . . .	363
Ausbreitung des Extremitätenfeldes . . . . .	364
Determination der Qualität Vorder- und Hinterextremität . . . . .	364
Determination zu Extremität und Determination der Abschnitte. . . . .	364
Schulter- und Beckengürtel. . . . .	366
Form der Skelettindividuen. . . . .	366
C. Experimente an der Extremitätenanlage von Säugetierembryonen . . . . .	367
VI. Probleme von allgemeiner Bedeutung, welche an der Extremität experimentell bearbeitet wurden . . . . .	367
A. Verdoppelungen. Symmetriegesetze . . . . .	367
1. Vorkommen und Grad der Extremitätenverdoppelung . . . . .	367
2. Ursprung der Vielfachbildungen . . . . .	368
3. Extremitäten in symmetriefreier Ordnung . . . . .	369
4. Extremitäten in symmetrischer Ordnung . . . . .	371
Symmetriegesetze. Lage der Symmetrieebene, Lokalisation der Individuen der Mehrfachbildungen . . . . .	371
Verbreitung spiegelbildlicher Mehrfachbildung . . . . .	375

	Seite
Ursachen spiegelbildlicher Mehrfachbildung (Zentrenhypothese, Symmetriehypothese, Bruchdreifachbildung, gegenseitiger Einfluß benachbarter Anlagen) . . . . .	376
Verlust der Symmetrieordnung . . . . .	380
B. Die Bedeutung des Nervensystems für die Entwicklung der Extremität . . . . .	381
C. Die Funktion als determinierender Faktor bei der Bildung der Extremität, speziell des Skeletts. (Funktionelle Struktur und funktionelle Anpassung) . . . . .	385
D. Die Determination des Wachstums der Extremität . . . . .	388
E. Äußere Bedingungen und Entwicklung der Extremität . . . . .	394
Literatur . . . . .	394

**Die Wanderungen der Fische.** Von Professor Dr. LUDWIG SCHEURING, München. Erster Teil. (Mit 33 Abbildungen.)

Einleitung . . . . .	406
I. Cyclostomata (Marsipobranchii) . . . . .	410
II. Elasmobranchii . . . . .	424
a) Plagiostomi . . . . .	424
b) Holocephali . . . . .	429
III. Proostei . . . . .	431
a) Chondrostei . . . . .	431
b) Holostei . . . . .	439
c) Crossopterygii . . . . .	441
d) Dipnoi . . . . .	442
IV. Primitive Malacopterygii . . . . .	443
V. Clupeidae . . . . .	445
a) Der Hering, <i>Clupea harengus</i> . . . . .	445
b) Der Sprott, <i>Clupea sprattus</i> . . . . .	472
c) Die Sardine, <i>Clupea pilchardus</i> . . . . .	475
d) Die Flußheringe, <i>Alosa</i> . . . . .	478
e) Die Sardelle, <i>Engraulis</i> . . . . .	485
f) Zusammenfassung . . . . .	489
VI. Salmonidae . . . . .	491
a) <i>Oncorhynchus</i> . . . . .	494
1. <i>Oncorhynchus tshawytscha</i> . . . . .	495
2. <i>Oncorhynchus nerka</i> . . . . .	506
3. <i>Oncorhynchus milktschitsch</i> = <i>O. kisutsch</i> . . . . .	516
4. <i>Oncorhynchus keta</i> . . . . .	517
5. <i>Oncorhynchus masou</i> . . . . .	522
6. <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> . . . . .	522
b) <i>Salmo salar</i> . . . . .	528
c) Physiologie und theoretische Betrachtungen . . . . .	593
d) <i>Salmo fario</i> -Gruppe . . . . .	614
1. Bachforellen . . . . .	614
2. Seeforellen . . . . .	616
3. Meerforellen . . . . .	619
e) <i>Salmo irideus</i> -Gruppe . . . . .	627
f) <i>Salmo salvelinus</i> -Gruppe, <i>Cristivomer</i> und <i>Salmo hucho</i> . . . . .	630
g) <i>Coregonidae</i> . . . . .	635

	Seite
h) <i>Thymallidae, Osmeridae</i> . . . . .	647
1. <i>Thymallidae</i> . . . . .	647
2. <i>Osmerus</i> und <i>Mallotus villosus</i> . . . . .	647
i) <i>Galaxiidae, Haplochitonidae, Argentina, Plecoglossus</i> . . . . .	656
1. <i>Galaxiidae</i> und <i>Haplochitonidae</i> . . . . .	656
2. <i>Argentina</i> . . . . .	658
3. <i>Plecoglossus</i> . . . . .	660
Literatur . . . . .	661

**Die vergleichende Pathologie der Geschwülste.** Von Medizinalrat Professor Dr. K. WINKLER, Breslau. (Mit 15 Abbildungen.)

I. Vorkommen und Besonderheiten der tierischen Geschwülste . . . . .	692
A. Binesubstanzgeschwülste . . . . .	694
1. Reife Geschwülste der Binesubstanzen . . . . .	695
a) Fibrome . . . . .	695
b) Myxoblastome . . . . .	697
c) Elastome . . . . .	698
d) Lipoblastome . . . . .	698
e) Chondrome . . . . .	699
f) Osteome . . . . .	703
g) Gewächse des muskelbildenden Gewebes . . . . .	705
h) Geschwülste des Gefäßgewebes . . . . .	707
Hämangiome 709. — Lymphangiome 710	
i) Endo- und Peritheliome . . . . .	711
k) Geschwülste des Nervengewebes . . . . .	711
Gliome 712. — Neurome 713	
2. Unreife Geschwülste der Binesubstanzen . . . . .	713
B. Epitheliale Geschwülste . . . . .	720
1. Reife epitheliale Geschwülste . . . . .	721
a) Epithelioma papillare (Papillome) . . . . .	721
b) Adenome . . . . .	723
2. Unreife epitheliale Geschwülste . . . . .	728
C. Melanoblastome . . . . .	735
D. Teratome . . . . .	736
II. Experimentelle Geschwulsterzeugung . . . . .	740
a) Geschwulsterzeugung durch chemische Reize (Teerkrebs) . . . . .	740
b) Geschwulsterzeugung durch Transplantation . . . . .	756
c) Geschwulstbildung durch Parasiten . . . . .	766
d) Beeinflussung der Geschwulstbildung durch verschiedene Faktoren . . . . .	770
e) Biologie der Geschwulstzellen . . . . .	773
Literatur . . . . .	776
<b>Namenverzeichnis</b> . . . . .	797
<b>Sachverzeichnis</b> . . . . .	813



# Die Kolloidchemie des pflanzlichen Zellkernes in der Ruhe und in der Teilung.

Von REINHOLD SCHAEDE, Breslau.

## Inhaltsübersicht.

	Seite
A. Einleitung . . . . .	I
B. Der Kern in der Ruhe . . . . .	2
C. Die Kernteilung. . . . .	13
Literatur . . . . .	26

## A. Einleitung.

In seiner „Allgemeinen Pflanzenkaryologie“ (1921/22) hat TISCHLER rund 3500 Arbeiten aufgeführt. Trotz dieser gewaltigen Literatur, die sich seither natürlich noch vermehrt hat, gibt es noch manche Punkte hinsichtlich Kern und Kernteilung, die uns dunkel sind. Es ist darum leicht verständlich, daß man jeden Zweig der Wissenschaft heranzieht zu neuer Beleuchtung der strittigen Fragen und von ihm weitere Aufklärung erwartet. So ist es auch mit der Kolloidchemie.

Der erste, der von dem Gesichtspunkte dieses Gebietes aus Kern und Kernteilungen eingehenden Betrachtungen unterzog, war wohl DELLA VALLE (1913 und Ref. SPEK, 1919). Daß dieser erste Versuch nicht gleich vollkommen war, versteht sich eigentlich von selbst. Seither sind unsere Kenntnisse in dieser und jener Hinsicht erweitert worden, aber eine befriedigende Lösung des vorliegenden Themas ist nicht erfolgt. Angesichts dieser Tatsache kann gefragt werden, ob die Behandlung des Gegenstandes nicht verfrüht ist. Diese Frage müßte unbedenklich bejaht werden, falls etwas Abschließendes gesagt werden sollte. Dies ist jedoch nicht beabsichtigt; nur der gegenwärtige Stand soll behandelt werden mit dem Bewußtsein, daß neue Untersuchungen täglich zu anderen Auffassungen führen können. Mit einem bloßen Zusammentragen des bis jetzt über die Kolloidchemie des Kernes in der Ruhe und in der Teilung Bekannten werden wir uns indessen nicht begnügen können, wir würden da recht bald am Ende angelangt sein. Wir müssen auch aus mancherlei Befunden Schlüsse ziehen und in gewissen Grenzen spekulativ vorgehen.

Um allen Irrtümern vorzubeugen, sei gesagt, daß der Verfasser kolloidchemische Vorgänge nicht für die Kraft ansieht, die allein bei der Karyokinese als Agens wirksam ist. Das Leben besteht aus dem harmonischen Zusammenwirken einer ganzen Reihe von Kräften, und gerade bei einer so wichtigen Lebensäußerung wie der Zellteilung wird darum nicht eine Kraft allein am Werke sein.

Wie das Thema es vorschreibt und wie es der natürlichen Sachlage entspricht, wird erst der Kern in der Ruhe und dann die Kernteilung behandelt werden, und zwar die typische. Die allotypische dürfte dieser in den Grundzügen gleichen, indessen stoßen wir bei ihr auf eine Reihe besonderer Fragen, deren Erörterung das Verständnis der ohnehin schon unklaren Verhältnisse noch mehr erschweren würde. Auf die Kolloidchemie allein können wir uns nicht beschränken, auch die Morphologie wird herangezogen werden müssen, deren genaue Festlegung nun einmal den Grund für alles andere bildet. Als Botaniker bringe ich natürlich eine Darstellung der Verhältnisse bei Pflanzen, doch wird es hier und da unerlässlich sein, die Beobachtungen und Ansichten von Zoologen anzuführen.

## B. Der Kern in der Ruhe.

Behandelt man die Kolloidchemie des Kernes, so kann man an seinem Aggregatzustand unmöglich achtlos vorbeigehen. Nach den Ausführungen von LEPESCHKIN (1924, S. 66 ff.) kann es kaum mehr zweifelhaft sein, daß der Kern flüssig ist. Selbstredend wird die Viskosität der gesamten Kernmasse je nach den einzelnen Pflanzen, den einzelnen Zellen ein und derselben Pflanze, sowie je nach den gerade gegebenen Lebensverhältnissen verschieden sein. Der Wassergehalt der Kerne, ihr kolloidaler Zustand können Unterschiede zeigen, und so wird es Kerne von verhältnismäßiger Leichtflüssigkeit und solche von einer gewissen Starrheit geben, ähnlich wie das beim Cytoplasma der Fall ist. Auch der gleiche Kern wird seine Viskosität je nach Wassergehalt und kolloidalen Verhältnissen ändern können. Positives über den letzten Punkt ist wenig bekannt, weil der Kern dahingehenden experimentellen Untersuchungen schwer zugänglich ist.

Ob der Kern durch eine Membran gegen das Cytoplasma abgegrenzt ist, interessiert uns weniger. Ich kann mich hier auf LEPESCHKIN (1924, S. 70 ff.) berufen, der sich dahin äußert: „Eine feste Kernmembran fehlt oder ist anwesend.“ Ersteres schließt das Vorhandensein einer sehr dünnen Niederschlagsmembran nicht aus, die nicht fest zu sein braucht und infolge ihrer Feinheit, sowie der ungünstigen Lichtbrechung im lebenden Kern mikroskopischer Wahrnehmbarkeit unzugänglich sein kann (vgl. SPEK, 1919, S. 38—39).

Kein Zweifel besteht wohl mehr darüber, daß der Kern ein Kolloid ist, und zwar ein hydrophiles. Seine beiden Phasen bezeichnen wir als Karyolymphe und Karyotin<sup>1</sup> (TISCHLER, 1921/22, S. 3, 4). Beide sind flüssig (LEPESCHKIN, 1924, S. 96), wir haben es also mit einem Emulsionskolloid zu tun, und wenn auch LEPESCHKIN (loc. cit.) in einigen Fällen die im Kern auftretenden Granula als fest bezeichnet, ändert das nichts

<sup>1</sup> Unter „Karyotin“ wird mit LUNDEGÄRDH die Substanz des Kernes verstanden, die das Material für die Chromosomen liefert.

daran; denn die Festigkeit der Kernbestandteile ist eine relative, sie ist keinesfalls der der dispergierten Teilchen eines Suspensionskolloids gleichzusetzen.

Sehr mit Recht weist LEPESCHKIN (1924, S. 156) darauf hin, daß das Dispersionsmittel des Kernes nicht Wasser sein kann. Als solches ist die flüssigere der beiden Phasen des Kernes anzusprechen, und diese ist ohne Zweifel die Karyolymphe (TISCHLER, 1921/22, S. 47). In ihr haben wir keine echte wässrige Lösung vor uns, sondern gleichfalls ein Kolloid (TISCHLER, 1921/22, S. 4, 50, 70; LEPESCHKIN, 1924, S. 157), und zwar wahrscheinlich ein Sol. Das Karyotin stellt wohl ebenfalls ein Kolloid dar (LEPESCHKIN, 1924, S. 163), dieses dürfte ein Gel sein, zum mindesten gallertartiger Natur, worauf wir noch zurückkommen werden (S. 12). Demnach ist der ruhende Kern ein polyphasisches System (TISCHLER, 1921/22, S. 4; KARIING, 1928, S. 15).

Was ist von diesen theoretisch erörterten Verhältnissen mit Hilfe des Mikroskopes festzustellen? Es können hier natürlich nur Untersuchungen am lebenden Kern in Frage kommen, und zwar unter möglicher Wahrung der natürlichen Verhältnisse für die zu beobachtenden Zellen oder in einem indifferenten Medium, denn es ist möglich, daß durch ungeeignete Einbettungsmittel die Struktur des lebenden Kernes verändert wird (SCHAEDE, 1927, S. 148). STRUGGER (1926, S. 460, 463, 470) hat gezeigt, daß durch Eintragen von Zellen in Lösungen von bestimmter Wasserstoffionenkonzentration reversible Gelbildung im Kern erfolgt, und LINSBAUER (1927, S. 551) fand dasselbe bei Schließzellen von *Tradescantia virginica* nach Zusatz von verdünnter Salzsäure. Man kann mithin durch unzureichende Methodik Strukturen erzeugen, die dem lebenden Kern eines Objektes gar nicht eigen sind, und dieses Kunstprodukt für natürlich ansehen. Auch davon, daß die untersuchte Zelle nebst dem Kern wirklich lebt und nicht bereits im Absterben begriffen ist, muß man sich überzeugen. Gegen beide genannten Bedingungen ist vielfach gefehlt worden. Es genügt nicht, Zellen oder Gewebestücke in „Wasser“ einzutragen oder in Lösungen, von denen man nur glaubt, daß sie geeignet seien.

In einer ganzen Reihe von Fällen sind die Phasen grob dispergiert. Der Kern erscheint dann im Hellfeld „granuliert“, mit Körnchen oder besser Tröpfchen erfüllt. Deren Lagerung ist so dicht und die Lichtbrechungsverhältnisse infolgedessen so ungünstig, daß sich näheres über Verteilung und Gestalt von Dispergens und Dispersum mit Bestimmtheit nicht aussagen läßt. Man ist hier auf den Gesamteindruck und auf Hinweise durch experimentelle Eingriffe angewiesen. So habe ich (SCHAEDE, 1924, S. 246) der Überzeugung Ausdruck gegeben, daß in den Kernen der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* der Kernsaft Tröpfchen von Karyotin umschließe, daß also ein Sol vorliege, und eine gewisse

Bestätigung hierfür brachte dann die Untersuchung der Kerne in Methylgrün-Essigsäure, denn bei schneller Wirkung dieses Mittels zeigten sich blaugrüne Tröpfchen in einer helleren Grundmasse. Auch LUNDEGÅRDH (1912a, S. 240, 241) kam bei *Allium Cepa* zu einem ähnlichen Ergebnis, er glaubt konstatiert zu haben, „daß das Karyotin in Form sehr kleiner Tröpfchen auftritt, die miteinander anastomosieren, so daß sie eckige und zackige Umrisse erhalten“. Über diese Anastomosen werden wir noch zu reden haben, jedenfalls bezeichnet LUNDEGÅRDH (1912a, S. 241) den Kern genannten Objektes als eine Emulsion. Ich habe mich einmal bemüht, in allen granulierten Kernen, die mir irgend zu Gesicht kamen, den Bau genau zu ermitteln, doch sind diese Versuche vergebens gewesen; denn in manchen Fällen war nicht einmal sicher festzustellen, welche der Phasen die stärker lichtbrechende ist. Ähnlich wird es wohl den allermeisten anderen Beobachtern auch gegangen sein. Häufig wird zwar die Kernstruktur als netzig bezeichnet, doch sicherlich nicht, weil sie als solche bestimmt erkannt wurde, sondern nach Analogie mit dem Bilde des fixierten Materials. Der Gesamteindruck für mich war der, daß das Karyotin in Tröpfchenform in der Karyolymphe dispergiert ist (SCHAEDE, 1926, S. 298), wenn dies auch der üblichen Lehre vom Karyotingerüst des Kernes widerspricht.

Anastomosen zwischen Tröpfchen, wie sie nach der eben erwähnten Angabe von LUNDEGÅRDH bestehen sollen, habe ich in lebenden, unbeeinflussten Kernen nicht gesehen. Bei meinen Untersuchungen an den gleichen Objekten war eine Granulation der Kerne nur in der Wurzelhaube und in dem nicht mehr teilungsfähigen Gewebe zu beobachten, während die lebenden Kerne des Vegetationskegels homogen waren (SCHAEDE, 1924, S. 234 ff.; 1927, S. 146 ff.). Ich glaube bewiesen zu haben, daß die von LUNDEGÅRDH gesehenen Kerne tot oder krank waren, die Anastomosen können also auf eine Gelbbildung zurückgehen. Nun hat aber YAMAHA (1926, S. 183) bei den nämlichen Objekten (*Allium* und *Vicia*) in aller Wahrscheinlichkeit nach lebenden Zellen des Vegetationskegels doch Strukturen gesehen. Die Lösung dieses Widerspruches scheint mir durch STRUGGER (1926, S. 460, 463, 470) gegeben, der in den Kernen der Wurzelhaare von *Hordeum vulgare* nach Behandlung mit Lösungen von verschiedenem  $p_H$ -Wert teils reversible, teils irreversible Gelbbildung erhielt. Das von YAMAHA (1926, S. 174) als Einbettungsmittel verwendete destillierte Wasser hatte einen  $p_H$ -Wert von 5,2—5,4, während das meinige einen von etwa 6,3 besaß. Das destillierte Wasser YAMAHA'S scheint demnach eine zu hohe Wasserstoffionenkonzentration besessen und Gelbbildung im Kern hervorgerufen zu haben wie in STRUGGER'S Versuchen. In meiner Auffassung, daß das von dem ersteren benutzte Einbettungsmittel nicht indifferent, sondern sogar schädlich war, werde ich durch die Angabe dieses Autors bestärkt, es sei ihm nicht gelungen, die Zellen unter Deckglas so lange gesund zu erhalten, wie es mir doch bei

der großen Anzahl angefertigter Präparate ohne Schwierigkeiten gelungen ist (YAMAHA, 1926, S. 175; SCHAEDE, 1924, S. 235, 240).

Erwähnt werden muß auch die Angabe von MARTENS (1927a, S. 615; 1927b, S. 835), wonach in den lebenden Kernen der Federnarben einiger Gräser und bei einigen anderen Objekten Anastomosen nur zwischen bestimmten Granula vorhanden sind, so daß zickzackartige Bildungen entstehen. Hierzu kann ich nur wiederholen, was ich an anderen Orts (SCHAEDE, 1927, S. 160) bereits ausgesprochen habe: „Diese Angabe scheint mir stark beeinflußt zu sein von der Beobachtung des gleichen Autors über Zickzackstrukturen in Chromosomen, die er auch im Ruhekern wiederfindet und daraus ‚la persistance morphologique des structures chromosomiques d’une cinèse à l’autre‘ folgert.“ Bei den von MARTENS gesehenen Strukturen könnte es sich auch um unvollständige Dispersion des Karyotins infolge von schnell aufeinanderfolgenden Teilungen oder aus anderen Gründen handeln (vgl. S. 17)<sup>1</sup>.

In anderen Fällen wiederum ist der lebende Kern optisch homogen und zeigt erst Granulastruktur, wenn er abstirbt. Es fragt sich, worauf diese Homogenität beruht. Daß hier eine echte Lösung von Karyotin in der Karyolymphe vorliege, ist auszuschließen (vgl. TISCHLER, 1921/22, S. 58), es kann sich nur um eine scheinbare Homogenität handeln. Die beiden Phasen können einerseits gleiches Lichtbrechungsvermögen besitzen, gibt es doch auch Kerne, die das Licht in gleicher Weise brechen wie das Cytoplasma und darum unsichtbar sind; andererseits kann das Dispersum so fein verteilt sein, daß es der mikroskopischen Untersuchung im Hellfelde unzugänglich ist (SCHAEDE, 1924, S. 239; KARLING, 1926, S. 362; SAKAMURA, 1926, S. 560). Eine sichere Entscheidung zwischen beiden Möglichkeiten läßt sich nicht fällen, vielleicht sind auch beide verwirklicht. Wenn CHODAT (1924) angibt, daß man im Embryosackkern von *Gymnadenia conopsea* bei schiefer Beleuchtung eine netzige Struktur erraten („deviner“) könne, so scheint das für geringen Unterschied der Brechungsquotienten zu sprechen. KLEBS (1883, S. 254) beobachtete bei *Euglena Ehrenbergii* auf Druck ein Verschwinden der Kernstrukturen unter Quellung. In diesem Falle kann es sich um Erhöhung

<sup>1</sup> MARTENS (1927b, S. 95) glaubt durch eine meiner Photographien (SCHAEDE, 1924, Tafel IV, Abb. 6f), oberer Kern) seine Auffassung bestätigt. Ich habe jedoch ausdrücklich vor einer Auffassung der Bilder in dem Sinne, daß man fädige Bildungen darin sieht, gewarnt (1924, S. 26). Sie kommen durch Überlagerung der Kerne mit Plasmasträngen und durch Schattenbildung zustande. Bei gut eingestellten Kernen ist denn in der Tat nichts davon zu sehen (vgl. 1924, Tafel V, Abb. 1c). Hierzu kommt, daß die Originale durch den Druck nicht vollkommen wiedergegeben werden. Nach der ersten Mitteilung von MARTENS (1927a) habe ich die Kerne der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* nochmals in Zuckerlösung und in Paraffinum liquidum auf die Zickzackstrukturen untersucht und nichts davon gefunden. Ich muß mich also gegen die Auslegung meiner Photographien durch MARTENS verwahren.

des Dispersionsgrades handeln. Das gleiche geschah bei Behandlung mit Alkalien. In den absterbenden Kernen des Wurzelmeristems von *Allium Cepa* und *Vicia Faba* erscheint eine Granulaturstruktur unter starker Volumenzunahme (SCHAEDE, 1924, S. 235, 241). Das kann auf stärkere Wasseraufnahme der einen Phase und Änderung der Lichtbrechungsverhältnisse als Folge davon beruhen, aber auch auf einer Koagulation der dispersen Phase zu größeren Klumpen (KARLING, 1926, S. 362). Auch das von HARTMANN (1917, S. 236, 237) festgestellte Dichterwerden und Verschwinden der Struktur des Kernes bei *Helodea canadensis* unter Volumenabnahme desselben auf Erhöhung der Temperatur hin läßt sich sowohl in dem einen als in dem anderen Sinne auslegen. Die Beobachtungen von KARLING (1926) über Erscheinen von Strukturen in Kernen von *Nitella* und *Chara* und die von CONARD (1928, S. 22, 23) über Auftreten granulierter Kerne in verletzten Zellen des Stengelparenchyms von *Tradescantia virginica*, desgleichen die erwähnten von STRUGGER (1926, S. 475) und LINSBAUER (1927, S. 551) lassen auf eine Herabsetzung des Dispersionsgrades schließen. Die von LINDENBEIN (1927, S. 460ff.) mitgeteilten großen Strukturveränderungen, die die Kerne der spermatischen Zellen von Characeen beim Übergang in Spermatozoidkörper erfahren, lassen sich schwer in einem bestimmten Sinne deuten. Aus diesen Angaben geht hervor, daß sich die vorliegende Frage einheitlich und allgemeingültig nicht lösen läßt.

Man könnte von der Untersuchung im Dunkelfeld Aufschlüsse über den Bau des lebenden Kernes erwarten, doch auch diese Hoffnung hat sich bis jetzt als trügerisch erwiesen. Es gibt ja sogar Kerne, die im Hellfelde granuliert erscheinen, im Dunkelfelde dagegen „wie ein schwarzer Fleck“ aussehen (LEPESCHKIN, 1924, S. 95, 96; TISCHLER, 1921/22, S. 3). In anderen Fällen zeigt sich der Kern „milchig trübe und körnig inhomogen“ (A. MEYER, 1920, S. 417), womit für die Erkenntnis seines feineren Baues nicht viel gewonnen ist. Auch STRUGGER (1926, S. 460, 463) konnte nur eine Aufhellung des Kernes infolge von Ausflockung in den Wurzelhaaren von *Hordeum vulgare* unter gewissen Bedingungen beobachten. Pflanzliche Zellen sind für derartige Untersuchungen im allgemeinen sehr wenig geeignet, weil sie eine Menge von Einschlüssen besitzen, die im Dunkelfeld hell aufleuchten und eine eingehende Beobachtung des Kernes damit unmöglich machen. Zudem geben die verschiedenen Dunkelfeldkondensoren gute Bilder nur bei bestimmter Dicke des Präparates, die von den Pflanzenzellen meist überschritten wird. Sind diese bezüglich ihrer Größe geeignet, dann pflegt der Kern so klein zu sein, daß seine nähere Untersuchung auf große Schwierigkeiten stößt. Eigene Beobachtungen, die mit den Kernen der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* und dem Kardiodkondensator von ZEISS geplant waren, scheiterten an der Methodik; die Firma teilte mir in einem Briefwechsel mit, das Objekt sei in der Tat zu dick für diesen Apparat.

Mit den heutigen optischen Hilfsmitteln sind wir demnach nicht imstande, den Bau des lebenden Kernes genau festzustellen.

Sehr viel besser ist der fixierte Kern der mikroskopischen Untersuchung zugänglich, und doch sind die Meinungen über seine Struktur geteilt. Auf die Körnchen-, Faden- und Wabenstruktur, die ihm zugeschrieben worden ist, braucht angesichts der Zusammenstellung bei TISCHLER (1921/22, S. 60ff.) nicht näher eingegangen zu werden. Die Spumoidstruktur zählt gegenwärtig wohl die meisten Anhänger. Neuerdings habe ich gezeigt (SCHAEDE, 1927, S. 155), daß die fixierten Kerne der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* und die der Wurzelspitzen von *Allium Cepa*, *Vicia Faba* und *Hyacinthus romanus* nicht schaumigen Bau besitzen, sondern eine räumliche Netzstruktur mit verdickten Knoten, die ich kurz als Raumbitter bezeichnet habe<sup>1</sup>. Das könnte auch bei anderen Objekten der Fall sein (vgl. A.MEYER, 1920, S. 26), doch wäre das Auftreten von echten Spumoiden oder anderen Strukturen ebenfalls möglich, was nicht allein vom Objekt, sondern auch vom Fixierungsmittel abhängig sein wird. Allgemeingültig wird sich das nicht ohne weiteres entscheiden lassen. Auf alle Fälle liegt im fixierten Kern ein Gerüst von Karyotin vor, in das der Kernsaft eingeschlossen ist; die disperse Phase ist kontinuierlich, wir haben es also mit einem Gel zu tun<sup>2</sup>.

Entspricht der Bau des fixierten Kernes dem des lebenden? Es gibt wohl eine Reihe von Angaben, in denen dies behauptet wird. Aber die zugrunde liegenden Untersuchungen sind entweder nicht mit genügender Kritik ausgeführt, oder die zum Vergleich benutzten, vermeintlich lebenden Zellen waren tot oder irgendwie ungünstig beeinflußt, oder aber der Vergleich fand mit Zellen statt, die auf dem Objektträger in kleine Mengen der Fixierungsmittel eingetragen waren. Derartiges Material kann unmöglich gut fixiertem Paraffinmaterial gleichgesetzt werden (SCHAEDE 1927, S. 149). Namhafte und kritisch arbeitende Cytologen haben wiederholt auf die Unterschiede zwischen lebender und toter Struktur des Kernes hingewiesen (vgl. z. B. LUNDEGÄRDH, 1912b, S. 238, 248; 1913, S. 214 und TISCHLER, 1921/22, S. 58 ff.).

Häufig ist gesagt worden, wenn der Kern, mit verschiedenen Mitteln fixiert, immer wieder das gleiche Bild mit nur geringen Abweichungen gibt, so müsse seine Struktur im fixierten Zustande der im Leben entsprechen. Wäre es indessen nicht möglich, daß sämtliche Fixierungsmittel den lebenden Kern in einer ganz bestimmten Weise verändern,

<sup>1</sup> Nach neueren Untersuchungen kann ich hier noch *Canna indica*, *Lilium Martagon*, *Iris germanica*, *Pisum sativum* und *Lupinus albus* hinzufügen.

<sup>2</sup> Eine besondere Kernstruktur beschreibt KUHN (1928, S. 405) bei *Thalictrum*. Hier fehlt das Kerngerüst und es sind nur Chromozentren vorhanden. Dies ist aber eine Ausnahme gegenüber dem gewöhnlichen Bau des fixierten Kernes.

so daß wir immer den gleichen Fehler zu Gesicht bekommen und der obige Schluß darum falsch ist? In der Tat verwandeln alle Fixierungsmittel, eben weil sie solche sind, Sole in Gele (LUNDEGÅRDH, 1912b, S. 223; TISCHLER, 1921/22, S. 58; SCHAEDE, 1927, S. 161), ist demnach der ruhende Kern ein Sol, so können wir ihn fixiert als solches unmöglich zu Gesicht bekommen.

Wir werden darum die Auffassung von dem Karyotingerüst revidieren müssen, wenn es auch mißlich ist, eine alte Lehre anzutasten. Stellen wir einmal zusammen, was gegen die Gelnatur des Kernes *intra vitam* spricht, zumal sich bereits mehrere Stimmen erhoben haben in dem Sinne, daß das Karyotingerüst ein Kunstprodukt und der lebende Kern ein Sol ist. Bereits LUNDEGÅRDH (1912a, S. 240) bezeichnet den Kern von *Allium Cepa* als eine Emulsion, hält deren Tröpfchen freilich für verknüpft durch feine Anastomosen. TISCHLER (1921/22, S. 4) meint, daß die Mengenverhältnisse von Karyotin und Karyolymphe maßgebend sein werden, ob der Kern im Sol- oder Gelzustand befindlich ist, letzterer sei natürlich jederzeit reversibel, und fährt fort: „Immerhin dürfte solche Gelbildung nicht die Regel sein, wenigstens nicht im Ruhekern“. LEPESCHKIN (1924, S. 94) schreibt: „Feste Gerüste des Zellkerns gibt es nur an fixierten Präparaten, weil ihre Existenz sich nicht mit einer freien Substanzströmung im lebenden Kerninneren und den verschiedenartigen Bewegungen der Körnchen und des Nucleolus vereinigen läßt“ Ich selbst habe den Ruhekern zu wiederholten Malen für ein Sol angesprochen und nur für Sonderfälle Ausnahmen zugegeben (SCHAEDE, 1924, S. 246; 1926, S. 298; 1927, S. 158ff.). Ferner erklären YAMAHA (1926a, S. 184; 1926b, S. 252) und LEWITSKY (1926, S. 107) das netzige Kerngerüst für ein Kunstprodukt, und SAKAMURA (1926, S. 559) sagt: „In der Kerngrundmasse sind die chromatischen Teilchen, die Karyotin genannt werden, grob dispergiert; sie sind Mikronen und von Gallertnatur.“ Von den Kernen der in Wasser eingebetteten spermatogenen Fäden von *Chara* berichtet KARLING (1926, S. 348), es sehe so aus, als wenn ein homogenes Sol sich in eine mehr gelartige Masse verwandelt habe.

Wie bereits erwähnt, ist der Aggregatzustand des Kernes flüssig (LEPESCHKIN, 1924, S. 66ff.). Ausnahmen mögen vorkommen, ähnlich wie das Cytoplasma in besonderen Fällen fest sein kann (vgl. LEPESCHKIN, 1924, S. 63). Dieses Flüssigsein verträgt sich schlecht mit einem kontinuierlichen Kerngerüst und einem Gelzustand überhaupt, wenngleich zugegeben werden muß, daß es auch Sole von verhältnismäßig großer Festigkeit und recht weiche Gele gibt. Nun hat aber schon GAIDUKOV (1906, S. 192) in Kernen bewegliche Körperchen gesehen. Die Beobachtungen dieses Autors sind freilich von A. MEYER (1920, S. 419) und LEPESCHKIN (1924, S. 89, 90) heftig angegriffen worden, während TISCHLER (1921/22, S. 3, 4) ihnen Würdigung zukommen läßt. GAIDUKOV (1927, S. 365ff.) hat neuerdings dazu nochmals das Wort er-



griffen. Es ist für uns aber gar nicht so wichtig, ob letzterer wirklich Ultramikronen gesehen hat oder nicht, es genügt für die vorliegenden Untersuchungen, daß bewegliche Teilchen in Kernen vorkommen. Und hierin wird GAIDUKOV von seinem Gegner LEPESCHKIN (1924, S. 73, 74) bestätigt, denn dieser sah in den Brennhaaren von *Urtica dioica* „zahlreiche winzige Körnchen (oder Tröpfchen), die im Kern in stetiger Bewegung begriffen sind (die Bewegung erinnert an einen Reigentanz)“, ferner im Kern von *Paramaecium aurelia* Körnchen, die manchmal BROWNSche Bewegung zeigten, und von *Vicia Faba* berichtet er: „In den Kernen älterer Partien der Wurzel (4—5 mm von der Spitze entfernt) ist der Kerninhalt dünnflüssiger und man sieht sehr oft eine BROWNSche Bewegung der Nucleolen.“ Ist der lebende Kern ein Gel, hat er ein festes Gerüst, dann stehen der Beweglichkeit von Körnchen und Nucleolen in seinem Inneren doch sehr beträchtliche Schwierigkeiten entgegen.

Ferner habe ich (SCHAEDE, 1927, S. 156ff.) festgestellt, daß, wenn dasselbe Objekt mit verschiedenen Fixierungsmitteln behandelt wird, das Raumgitter im fixierten Kern verschieden ausfällt hinsichtlich der Weite der Maschen, sowie der Dicke der Gitterstäbe und der Knoten. Zudem wird bei Fixierung mit gewissen, Alkohol enthaltenden Mitteln der Kerninhalt nach dem Zentrum der Wurzel zu verlagert. Auch das läßt sich leichter verstehen, wenn man den lebenden Kern für frei von einem festen Gerüst und für ein Sol ansieht.

Strukturveränderungen sind auf mancherlei Einflüsse hin bekannt geworden. KLEBS (1882, S. 254) beobachtete ein Verschwinden der Struktur des lebenden Kernes von *Euglena Ehrenbergii* auf Druck, LEPESCHKIN (1924, S. 96) nach dem gleichen Eingriff Zusammenfließen der Kerngranula von *Paramaecium*. Auf Temperaturerhöhung hin haben HARTMANN (1917, S. 225, 233, 236, 237) und YAMAHA (1926b, S. 251) Strukturveränderungen festgestellt. Leider hat der letztere seine Objekte (Wurzelspitzen von *Vicia Faba*) nur 8 Stunden mit dem FLEMMINGSchen Mittel fixiert, so daß nicht feststeht, welche Rolle die aller Wahrscheinlichkeit nach unzureichende Fixierungsdauer dabei spielt. PEKAREK (1927, S. 347—349) fand Veränderung der Kernstruktur bei Anwendung von Röntgenstrahlen und SCHULZE (1910, S. 61) bei Bestrahlung mit ultraviolettem Licht. Letzterer schreibt über den Kern der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica*: „Er scheint nach kurzer, starker Bestrahlung aus kurzen, groben Fäden und Plasmaknoten zu bestehen, oder zeigt längere, dicke, parallel geordnete Fäden, die meist in der Richtung der Längsachse der Zelle liegen. Es hat den Anschein, als wollte sich der Kernfaden in seine Chromosomen auflösen. Die Kerne behalten sowohl bei weiterer Bestrahlung, als auch wenn sie nicht weiter bestrahlt werden, diese Struktur nicht lange bei. Die einzelnen Fäden werden bald undeutlicher, und nach einiger Zeit haben die Kerne wieder gleichmäßig körniges Aussehen.“ Diese Vorgänge können doch wohl kaum anders

als eine reversible Gelbildung gedeutet werden. Endlich muß STRUGGER (1926, S. 460, 463, 475) erwähnt werden, der auf Behandlung der Wurzelspitzen von *Hordeum vulgare* mit Lösungen von verschiedener Wasserstoffionenkonzentration teils reversible, teils irreversible Gelbildung im Kern erhielt, ferner LINSBAUER (1927, S. 551), der reversible Gelbildung in den Kernen der Schließzellen von *Tradescantia virginica* nach Zusatz von verdünnter Salzsäure beobachtete, und auch WEBER (1927, S. 310) mit ähnlichen Angaben darf nicht vergessen werden.

Alles hier Aufgeführte läßt sich entweder leichter verstehen, wenn man mit der alten Auffassung bricht und dem Ruhekern Solnatur zugesteht, oder redet eine recht deutliche Sprache für die letztere.

Von den Veränderungen, die das Kernsol bei der Fixierung erfährt, können wir uns in großen Zügen ein Bild machen, bis in die Einzelheiten dagegen nicht, weil uns ja die Struktur des lebenden Kernes nicht hinreichend bekannt ist. Die Tröpfchen des Karyotins müssen sich irgendwie miteinander in Verbindung setzen, so daß dieses zu einer kontinuierlichen Phase wird. Das kann durch eine Koagulation der Tröpfchen oder durch ihre Quellung bis zur Berührung erfolgen, was sich nach den jeweils vorliegenden Verhältnissen und der Art des Fixierungsmittels richten wird (vgl. SCHAEDE, 1927, S. 161, 162). Für den letztgenannten Vorgang spricht z. B. das erhebliche Quellen der Kerne des Wurzelmeristems von *Allium Cepa* und *Vicia Faba* beim Absterben (SCHAEDE, 1924, S. 235 ff., 241), das wahrscheinlich nicht auf Flüssigkeitsaufnahme der Karyolymphe allein zurückzuführen ist. KARLING (1926, S. 347 ff.) dagegen fand Schrumpfung der Kerne von *Chara* und *Nitella* beim Absterben und bei Behandlung mit Karmin-Essigsäure, begleitet von Koagulation. Unmöglich darf die Entwässerung für die Paraffineinbettung außer acht gelassen werden, denn sie wird sicherlich Schrumpfungen veranlassen<sup>1</sup>, so daß im fertigen Präparat für gewöhnlich nicht von dünnen Anastomosen verknüpfte Tröpfchen, sondern mehr oder weniger verdickte Knoten eines Raumbitters auftreten. Der Bildung eines solchen überhaupt stehen keine Schwierigkeiten entgegen, denn wenn kugelige Gebilde einander berühren, geschieht das immer in einem Punkte. Die Viskosität des Karyotins dürfte das vollkommene Zusammenfließen der Tröpfchen verhindern, ebenso die Verfestigung der Eiweißsubstanz durch das Fixierungsmittel. Geht die Fixierung zu langsam vor sich, dann tritt in der Tat das Zusammenfließen ein, so daß das Karyotin Klumpen, schwammige Strukturen und dicke Fäden bildet (SCHAEDE, 1927, S. 156, 157, 161). Raumbitterstrukturen können ferner auch künstlich erzeugt werden, so vereinigen sich nach ZSIGMONDY (1918, S. 365) in alkoholhaltigem Gelatinehydrosol beim Erkalten die Tröpfchen bei bestimmtem Gelatinegehalt ebenfalls zu einer offenen Netzstruktur, und es kommen

<sup>1</sup> Durch Wasserentzug schrumpfen selbst Membranen, feste Körper, und zwar manche beträchtlich.

auch Schwammgerüste vor (LEPESCHKIN, 1924, S. 29), die einem Raumgitter ohne Zweifel recht nahe stehen. Unter besonderen Bedingungen können im Kern auch Spumoide entstehen.

Inwieweit Lösung von Kernbestandteilen durch die Fixierungsmittel in Betracht kommt, beschränkt sich auf Vermutungen, sowie persönliche Eindrücke des Beobachters und wird unklar bleiben, solange wir über den Bau des lebenden Ruhekernes in seinen Einzelheiten ungenügend unterrichtet sind.

Nun muß natürlich der Kern nicht unbedingt und immer ein Sol sein. An anderer Stelle (SCHAEDE, 1927, S. 160) habe ich mich darüber folgendermaßen geäußert: „Mit den vorstehenden Ausführungen soll nicht behauptet werden, der lebende Kern sei ausnahmslos ein Sol, auch andere Strukturen lassen sich denken. Wie das Plasma lebend, ganz oder teilweise sehr fest werden kann, vielleicht ein reversibles Gel wird, so könnte ähnliches auch in Kernen eintreten, und zwar besonders in denen von ausgewachsenen Zellen, die sich nicht mehr teilen, oder in Zellen, die einem langsamen Abbau unterliegen, wie etwa in der Wurzelhaube.“ Es sei hier gleich einmal ein spezieller Fall erörtert. Die Kerne der Wurzelhaube von *Allium Cepa* sehen im fixierten Zustand anders aus als die des hinter dem Meristem liegenden Gewebes, obwohl sie sich doch intra vitam beide granuliert erweisen. Die Kerne der Wurzelhaube scheinen dicht gelagerte rundliche Körnchen zu enthalten, doch erkennt man bei genauer Untersuchung feine Verbindungen zwischen ihnen. Diese Gelstruktur könnte im Leben schon bestehen, denn wenn das Karyotin und die von ihm gebildete Struktur im lebenden Kern schon verhältnismäßig fest ist, wird es durch nachfolgende Fixierung und Entwässerung nur wenig verändert werden. Die Kerne im Gewebe hinter dem Meristem dagegen besitzen im fixierten Zustand ein Raumgitter mit recht weiten Maschen, das wahrscheinlich wieder Kunstprodukt ist. Falls nämlich das Karyotinelement in diesen Kernen wasserreich ist — die Kerne sind dann „karyotinarml“ —, so wird diese Struktur durch Schrumpfung nach der Gelbildung leicht zustande kommen. Auch die auf S. 9 angeführte Beobachtung von LEPESCHKIN über BROWNSche Bewegung der Nucleolen spricht für die Solnatur dieser Kerne. Jedenfalls ist in den Kernen des ausgewachsenen Wurzelgewebes die im Leben sichtbare Granulastruktur dem Raumgitter im fixierten Zustande ganz unähnlich, während in denen der Wurzelhaube zwischen lebender und fixierter Struktur ein gewisser Einklang besteht. Bei *Canna indica*, fixiert mit mehreren Mitteln, zeigen die Kerne der Wurzelhaube keine Höfe, die des Meristems verhältnismäßig große und die des dahinter liegenden Gewebes kleine; letztere sind sehr arm an Karyotin. Ähnliche Verhältnisse finden sich bei *Lupinus albus*. Das kann uns bis zu einem gewissen Grade einen Hinweis auf die Struktur der lebenden Kerne geben, denn wenn die der Wurzelhaube schon im Leben ein zusammenhängendes Karyotingerüst besitzen, wird dieses

durch die Fixierung weniger Veränderung und Schrumpfung erfahren, als wenn in den anderen Kernen die Karyotintröpfchen ausgefällt werden. Auf Schrumpfung des Nucleolus allein sind die Höfe schwerlich zurückzuführen, dann müßte bei den beiden letztgenannten Objekten im Meristem fast der ganze Raum des Kernes vom Nucleolus eingenommen werden.

Von den beiden Phasen des Kernes wurde auf S. 3 bereits gesagt, daß sie sicherlich gleichfalls Kolloide seien. Die Karyolymphe werden wir nach allem, was wir bisher über den Kern verhandelt haben, besonders in Rücksicht auf seinen flüssigen Aggregatzustand und die Beweglichkeit seines Inhaltes, als ein Sol bezeichnen können. Das Karyotin dagegen wurde ein Gel genannt. Dafür kann uns sein Bild im fixierten Zustand einen kleinen Hinweis geben. LUNDEGÅRDH (1913, S. 214) schreibt, es scheine ihm, „als ob das Karyotinelement kontrahiert und deformiert wird“. Diesen Eindruck habe auch ich immer gehabt. In einer Gallerte scheidet sich bei Entmischung die wasserreichere Phase in der wasserärmeren ab. Das kann für das Karyotin zutreffen, denn wenn es in dieser Weise entmischt wird, ist seine Schrumpfung durch das Entwässern für die Paraffineinbettung leicht erklärlich. Es ist auch verständlich, warum die Kerne von fixiertem, aber nicht entwässertem Gewebe den lebenden zumeist erheblich ähnlicher sind als die im Paraffinmaterial; denn bei den ersteren ist wahrscheinlich noch keine oder nur geringe Schrumpfung der Tröpfchen erfolgt, die zur Gelstruktur durch Anastomosen schon verschmolzen sind. Diese werden jedoch wegen ihrer Feinheit und der ungünstigen Lichtbrechung ungefärbt kaum sichtbar sein. Unsicher ist dieses Gebiet durchaus, und die Untersuchung mit dem Ultramikroskop läßt uns hier ganz im Stich (vgl. LEPESCHKIN, 1924, S. 96), wie das nicht anders zu erwarten ist, da wir ja mit diesem Instrument selbst über die gröbere Struktur des Kernes keine Auskunft erhalten.

Wird über die Kolloidchemie des ruhenden Kernes gehandelt, so muß man auch den Chromozentren einige Beachtung schenken, zumal ihnen von mancher Seite große Bedeutung beigemessen worden ist, indem man bei verschiedenen Objekten eine Konstanz ihrer Zahl und deren Übereinstimmung mit der der Chromosomen erkannt zu haben glaubte. Doch wird sich das kaum aufrecht erhalten lassen (TISCHLER, 1921/22, S. 65 ff., 112 ff.; SCHAEDE, 1927, S. 162 ff.). Es ist ja sehr leicht möglich, daß die Dispersion des Karyotins bei manchen Objekten nicht gleichmäßig ist oder daß unter gewissen Umständen Zusammenballungen von Karyotintröpfchen erfolgen, wie Chromozentrenbildung auf verschiedene Einflüsse hin bekannt geworden ist (TISCHLER, 1921/22, S. 68, 112; HARTMANN, 1917, S. 233; YAMAHA, 1926b, S. 250; PEKAREK, 1927, S. 347). Unvollständige Dispersion der Chromosomensubstanz liegt z. B. sehr

wahrscheinlich bei *Canna indica* vor, wo in den Wurzelspitzen die Kerne der Initialzellen des Meristems und die der Wurzelhaube Chromozentren besitzen in Gestalt vieler kleiner Körperchen, die dicht an der Kernmembran liegen. Eine Erklärung für das Auftreten von Chromozentren gerade in diesen Zellen läßt sich vielleicht insofern geben, als die Initialen in schneller Teilungsfolge begriffen sind und das Karyotin darum nicht gleichmäßig verteilt wird; bei den Zellen der Wurzelhaube braucht dieses ebenfalls nicht zu geschehen, weil ihre Lebensdauer sehr begrenzt ist und es darum auf die Durchführung der Kernteilungsvorgänge bis in alle Einzelheiten nicht mehr ankommt. Echte Chromozentren liegen sicherlich bei *Thalictrum* vor, wo nach KUHN (1928, S. 405) in den Kernen das übliche Karyotingerüst des fixierten Gewebes ganz fehlt. Andererseits ist auf fixiertes Material allein kein Verlaß, denn die Chromozentren sind in den Wurzelspitzen von *Allium Cepa* und *Vicia Faba* ihrem Auftreten wie ihrer Größe nach abhängig vom Fixierungsmittel (SCHAEDE, 1927, S. 163). Sie sind z. B. bei letzterem Objekt mit einem schlecht wirkenden Mittel am größten. Darum wird in Hinsicht auf die Chromozentren große Vorsicht geboten sein, besonders da wir über ihr Dasein im lebenden Kern sehr schlecht unterrichtet sind.

Sehr kurz können wir uns über die Nucleolen fassen. Das wenige, was über deren Kolloidchemie bekannt ist, hat A. MEYER (1920, S. 194, 219) dahin zusammengefaßt, es scheine, „daß die Nucleolen aus einer amikroskopisch strukturierten Tröpfchengallerte bestehen“.

### C. Die Kernteilung.

Wenn schon hinsichtlich der Kolloidchemie beim Ruhekern mancherlei Unklarheiten bestehen, so häufen sich die Schwierigkeiten bei der Kernteilung. Eine ganze Reihe von Autoren haben geäußert, daß bei der Karyokinese eine Entmischung eintritt, insbesondere daß das Entstehen der Chromosomen auf eine Gelbildung und das Verschwinden auf eine Dispersion ihrer Substanz zurückgeht. Außer der Zusammenfassung bei TISCHLER (1921/22, S. 333 ff.) seien genannt SPEK (1919; 1923), PENZA (1923), ROBYNS (1924), SCHAEDE (1924, S. 249, 253; 1926, S. 299; 1927, S. 167, 172), CHAMBERLAIN (1925), KARLING (1926; 1928) und SAMAKURA (1926, S. 560). Die Gelbildung und nachfolgende Wiederherstellung des Solzustandes kann kaum zweifelhaft sein, denn es besteht bei der Chromosomenbildung eine typische Verminderung der Grenzflächen zwischen dem Dispersum Karyotin und dem Dispersens Karyolymphe und beim Entstehen der Tochterkerne wiederum eine Vergrößerung derselben. Ist der Ruhekern ein Gel, was, wie im vorhergehenden Abschnitt besprochen wurde, nicht unmöglich ist, so würde während der Karyokinese eine Form des Gels in eine andere übergeführt werden; die Grenzflächenverminderung bzw. -vergrößerung besteht aber auch hier. Es fragt sich nur, wie die eben gekennzeichneten Vorgänge sich abspielen.

Die Bildung des Kernfadens wird hinsichtlich der Morphologie an fixiertem wie an lebendem Material in den Grundzügen allgemein so beschrieben, daß unter Volumenzunahme des Kernes eine Strukturvergrößerung und eine Verkettung der Karyotinbestandteile zu einem Faden stattfindet (vgl. Zusammenfassung bei LUNDEGÄRDH, 1913, S. 286ff.; TISCHLER, 1921/22, S. 302ff.; SCHAEDE, 1924, S. 249; SCHÜRHOFF, 1926, S. 24ff.). Ob ein zusammenhängender Faden gebildet oder dieser von vornherein in einzelne, den Chromosomen entsprechende Stücke gegliedert wird, ist noch nicht geklärt und für unsere Betrachtungen auch belanglos. Die Volumenzunahme, die das erste Zeichen der beginnenden Kernteilung ist, kann nur auf eine Aufnahme von Flüssigkeit zurückgehen, als welche in erster Linie Wasser in Betracht kommt. Es steht auch fest, daß die Mitose durch hypertonsche Medien gehemmt und durch Wasserzufuhr gefördert wird (SPEK, 1923, S. 450, 451). Diese Tatsache könnte stutzig machen, da ja doch eine Koagulation stattfinden soll. SPEK (1923, S. 451; 1928, S. 333 ff.) hat indessen Fällung bei sehr starker Wasseraufnahme beobachtet. Ferner ist nicht gesagt, daß die Karyolymphe allein Wasser aufnimmt, wahrscheinlich tun die Karyotintröpfchen das gleiche, bis sie einander berühren. Dadurch wäre das Entstehen von Anastomosen zwischen ihnen, also Gelbildung in Form eines Raunggitters, ermöglicht. Eine Stütze hierfür bildet die schon erwähnte Vergrößerung der Kernstruktur beim Einsetzen der Kernteilung, die man z. B. in den lebenden Staubfadenhaaren von *Tradescantia virginica* sehr gut beobachten kann (SCHAEDE, 1924, S. 249) und die sich im fixierten Material durch weitere Maschen des Raunggitters vom Ruhe kern unterscheidet. Möglicherweise vergrößern sich die Karyotintröpfchen auch durch Aufnahme von Substanz. Da die Menge des Karyotins bei jeder typischen Teilung halbiert wird, muß sie in jedem Tochterkern auf das durchschnittliche Maß ergänzt werden. Wann und wie das geschieht, wissen wir nicht. Es tauchen da mehrere Fragen auf, beispielsweise, welche Rolle der Nucleolus hierbei spielt, ob die Verbindungen des Kernfadens mit ihm in der Prophase damit zusammenhängen (vgl. SCHAEDE, 1928). In anderen Fällen könnte eine Strukturvergrößerung durch Verschmelzen von Karyotinelementen zustande kommen, wie das LUNDEGÄRDH (1913, S. 286) annimmt. Gestehen wir alle Möglichkeiten zu, solange so wenig Positives vom lebenden Material über diese ersten Stadien bekannt ist und wir nicht wissen, inwieweit diese von den Fixierungsmitteln, die ja auch Gele entstehen lassen, verändert werden. Sicher ist jedenfalls, daß gerade Anfang und Ende der Karyokinese sich schlecht fixieren lassen (vgl. SCHAEDE, 1926, S. 299; 1927, S. 167).

In einem gewissen Stadium steht das Vorhandensein eines vielfach verschlungenen, wellig gebogenen, dünnen Fadens sowohl im lebenden wie im fixierten Kern außer allem Zweifel. Die Schlingen des Fadens sind untereinander und mit dem Nucleolus durch sehr feine Fäden einer

schwer färbbaren Substanz verknüpft (vgl. SCHAEDE, 1927, S. 167), die mit der Verkürzung und dem Dickerwerden des Fadens allmählich verschwinden. In fixierten Wurzelspitzen von *Allium Cepa* — an lebendem Material, etwa bei *Tradescantia virginica*, ist nichts zu ermitteln — konnte ich die Umgestaltung des Raumgitters zum Kernfaden beobachten. Die Gitterstruktur nimmt zunächst zu in der Weite der Maschen. Dann werden bestimmte Fäden desselben dünner, andere dicker, bis in den abnehmenden keine gut färbbare Substanz, mehr vorhanden ist, sondern nur noch die erwähnten, schwer färbbaren, dünnen Fädchen. Demnach erfolgt ein Transport der chromatischen Substanz in bestimmte Teile des Gitters. Schließlich werden die feinen Verbindungsfäden ganz eingezogen. Ähnliches hat LUNDEGÄRDH (1913, S. 286) offenbar auch gesehen, ebenso MARTENS (1927 b, S. 131) am lebenden Material. Woraus können aber die schwer färbbaren Fäden bestehen? Was geschieht mit ihnen, wenn sie verschwinden? Ob Kernfaden und Chromosomen doch ähnlich wie Cytoplasmastränge eine Grenzschicht besitzen, die nur unter besonderen Bedingungen sichtbar wird?

Die eben geschilderte Art der Bildung des Kernfadens braucht jedoch nicht überall verwirklicht zu sein. Es gibt wohl nicht nur diesen einen Weg (vgl. LUNDEGÄRDH, 1913, S. 287). Nach DELLA VALLE (Ref. SPEK, 1919, S. 541) besteht in gewissen künstlichen Kolloiden Neigung zu linearer Aneinanderreihung bei der Koagulation, und so könnte sich der Kernfaden unmittelbar aus den Tröpfchen des Kernsols bilden<sup>1</sup>. Das fixierte Material vermag uns darüber leider wenig Auskunft zu geben, weil wir aus dem erwähnten Grunde nicht wissen, bis wohin in den frühesten Stadien der Mitose die Fixierungsmittel uns noch naturgetreue Bilder liefern. Verwirklicht ist außerdem der Fall, daß bei sehr schnell aufeinanderfolgenden Teilungen die noch nicht vollständig dispergierte Chromosomensubstanz sich gleich wieder zum Kernfaden ordnet.

Was die treibende Kraft zur Umwandlung des Raumgitters in den Faden, sowie zur fortschreitenden Verkürzung und zum Dickerwerden desselben ist, entzieht sich unserer Kenntnis. Sicher ist nur, daß es sich um eine fortschreitende Verminderung der Grenzflächen zwischen Karyotin und Karyolymphe handelt, also um eine fortschreitende Koagulation. Die Substanz des Kernfadens wird dabei konzentrierter und nimmt an Widerstandsfähigkeit zu. Dafür ist das Folgende eine Stütze. Es wurde bereits gesagt, daß bei Fixierung mit gewissen alkoholischen Mitteln in den Wurzelspitzen der Kerninhalt nach dem Zentrum hin verlagert wird (vgl. SCHAEDE, 1927, S. 158). Dies geschieht in um so geringerem Maße, je weiter die Mitose nach ihrer Mitte fortschreitet; die geringste Verlagerung tritt vom fertigen Spirem ab auf.

<sup>1</sup> Eine besondere Art der Chromosomenbildung beschreibt KUHN (1928, S. 405) bei *Thalictrum*, die in dem eigentümlichen Bau des ruhenden Kernes ihre Erklärung findet.

Verfolgen wir das Schicksal der chromatischen Substanz weiter. Sobald in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia virginica* die Chromosomen an den Polen angelangt sind, nimmt ihr Lichtbrechungsvermögen ab. Diese Erscheinung, die sich am lebenden Material durch Photographie ganz gut festhalten läßt (SCHAEDE, 1924, Tafel V), kann nur auf Flüssigkeitsaufnahme zurückgehen. Hier setzt also das erste Zeichen der Verteilung der Chromosomensubstanz ein mit der Herabsetzung ihrer Dichte. Sehr bald treten dann feine Bläschen in den Chromosomen auf, und ihre Umrisse werden unregelmäßig, bis schließlich nur noch die Granula der Tochterkerne übrig sind. Das kann man bei *Tradescantia* in lebenden Zellen gut verfolgen, und auch an fixiertem Material verschiedener Herkunft sind die ersten Stadien der Chromosomenvakuolisation in ganz ähnlicher Weise beschrieben worden (vgl. TISCHLER, 1921/22, S. 330; KARLING, 1928, S. 26). Die letzten Vorgänge der Dispersion der chromatischen Substanz — um eine solche kann es sich ja nur handeln — bleiben uns am lebenden Material jedoch verborgen wegen der ungünstigen Lichtbrechungsverhältnisse, und das fixierte kann uns keine sichere Auskunft geben, denn wir wissen nicht, von welchem Punkt ab die gelbildenden Fixierungsmittel Kunstprodukte liefern. Von einigen Autoren wird seitliche Anastomosenbildung der Chromosomen in der späten Anaphase und in der Telophase angegeben, auch Verkleben derselben mit ihren Enden, so daß wieder ein kontinuierlicher Faden entsteht wie in der Prophase (vgl. LUNDEGÄRDH, 1913, S. 301, 303). Verklebungen — nach MARTENS (1927 b, S. 143) sind es feine Stränge —, gleichgültig an welcher Stelle, sind nicht auszuschließen, wenn die Chromosomen eng zusammengedrängt durch die Vakuolenbildung unregelmäßige Oberflächen erhalten und an Umfang zunehmen. Diese Anastomosenbildung kann jedoch nur vorübergehender Art sein, falls sie nicht überhaupt von den Fixierungsmitteln verursacht wird, was im Bereich der Möglichkeit liegt. Daß wieder ein kontinuierlicher Faden entsteht, die Vorgänge der Prophase rückwärts bis in alle Einzelheiten durchlaufen werden, ist sicherlich nicht richtig, wenn auch die ursprüngliche Lage der Chromosomen in den Tochterkernen an dichteren Zügen von Karyotin noch recht lange verfolgt werden kann. Beobachtungen in dieser Richtung dürften von der Ansicht beeinflußt sein, der Abbau der Chromosomen müsse auf dem gleichen Wege vor sich gehen wie der Aufbau. Täuschend können Kerne gewirkt haben, bei denen die Bildung des Kernfadens bereits wieder einsetzt, ehe die Chromosomen vollständig dispergiert worden sind, was bei sehr rascher Folge der Teilungen möglich ist und in Meristemen häufig auftritt. Dieser Fall darf indessen nicht zur Regel erhoben werden. Schon die für die einzelnen Stadien der Karyokinese erforderlichen Zeiträume können uns einen wichtigen Anhalt bieten, denn die Bildung der Chromosomen dauert länger als ihre Auflösung. In den Staubfadenhaaren von *Tradescantia virginica* z. B.



erstreckt sich die Prophase und Metaphase über mehrere Stunden, während die Ana- und Telophase in wenigen Minuten durchlaufen werden. Bei anderen Objekten sind die Unterschiede nicht so groß (MARTENS, 1927b, S. 151). In fixierten Wurzelspitzen sind stets mehr Prophasen als Telophasen zu finden, was uns ebenfalls einen Hinweis auf deren Dauer geben kann. Offenbar ist die geordnete Koagulation der chromatischen Substanz ein sehr komplizierter Vorgang, der viel Zeit erfordert, ihre Dispersion dagegen kann schnell vollzogen werden, weil subtil gebaute Zwischenstufen zwischen den Chromosomen und den Tröpfchen des Kernsols nicht gebildet zu werden brauchen.

Bei *Tradescantia* ist die Dispersion eine vollständige und gleichmäßige, wie man am lebenden Material feststellen kann. Es wäre aber denkbar, daß dies bei anderen Objekten nicht der Fall ist und infolgedessen größere Klumpen von Karyotin in den Ruhekern gelangen (LUNDEGÅRDH, 1913, S. 304). Bei Besprechung der Chromocentren ist darüber bereits berichtet worden (vgl. S. 12). Leider ist davon an lebenden Zellen nichts Sicheres bekannt, und auf das fixierte Material können wir uns nicht verlassen, denn es handelt sich hier wieder um Zustände des Kernes, in denen die Fixierung Kunstprodukte liefern kann. Mängel in derselben, die auch bei den „guten“ Mitteln vorkommen, führen, wie anderen Orts gezeigt worden ist (SCHAEDE, 1927, S. 156, 157, 161), zu Ballungen von Karyotin im Kern und können sehr leicht unvollständige Dispersion vortäuschen. Man sollte darum in diesen Dingen sehr vorsichtig sein. Erwähnt ist schon der Fall, in dem bei schnell folgenden Teilungen die Chromosomen-substanz vor ihrer vollständigen Dispersion sich wieder zum Faden umbildet. Diesen werden wir aber immer als einen Sonderfall betrachten müssen, für den uns die Gründe ja bekannt sind.

Die Individualität der Chromosomen soll durch diese Erörterungen in keiner Weise angetastet werden. Da der Kern große Viskosität besitzen kann, wäre eine Dispersion der einzelnen Chromosomen in bestimmte Bezirke möglich, aus denen die Karyotintröpfchen sich in der Prophase wieder zu den Chromosomen verdichten (vgl. SAKAMURA, 1927, S. 562). Verkennen wir indessen nicht, daß Beweise dafür noch ausstehen, und nehmen wir nichts als sicher an, wo uns die Grundlagen fehlen. Die Schwierigkeiten werden nicht geringer, wenn man dem Kern ein festes Gerüst zuspricht, denn auch aus diesem zusammenhängenden Gebilde müßten sich die einzelnen, individuellen Chromosomen differenzieren. Bedeutungsvoll für die vorliegenden Fragen sind die Strukturveränderungen, die die Kerne der spermatogenen Fäden von Characeen beim Übergange in Spermatozoidkörper erfahren. LINDENBEIN (1927, S. 462) schreibt darüber: „Die ganze Kernmetamorphose hat insofern allgemeines Interesse, als sie zeigt, daß die Chromosomen, die ja durch das Spermatozoid in den Zygotenkern übertragen werden, trotzdem zeitweilig in einen völlig anderen Zustand übergeführt werden können.“

Auch auf die Äußerungen von TISCHLER (1927, S. 643 ff.) über „Chromosomenforschung und Genetik“ muß hingewiesen werden und auf die in einer neueren Arbeit desselben Autors (1928, S. 340, 341).

Mit Recht dürfen wir nach der Kolloidchemie der Chromosomen fragen. Bestimmte Auskunft ist leider nicht zu erhalten. Homogen sind sie sicher nicht, und eine kristalloide Beschaffenheit ist mindestens sehr zweifelhaft (SPEK, 1919, S. 542, 543, 546; NAWASCHIN, 1927, S. 421)<sup>1</sup>. Nach allem, was wir vom Karyotin wissen (vgl. S. 12), werden wir in ihnen ein Gel zu erblicken haben. Die Mikrodisektion gibt uns nur die Auskunft, die Chromosomen seien gelatinös. Allein allzu großen Wert kann den Untersuchungen von CHAMBERS und SANDS (1923) an den Pollenmutterzellen von *Tradescantia virginica* nicht beigemessen werden, denn die Präparationsmethode, bei der von den äußerst empfindlichen Zellen erst die Membran entfernt werden muß, und der ganze Eingriff überhaupt lassen sie keinesfalls unbeeinflußt. So sollen die Chromosomen knotige Zylinder mit deutlicher Rindenschicht sein, was gerade ein Zeichen für nicht intakten Zustand ist, denn so werden sie in Karyokinesen gesehen, die nicht fortschreiten, also geschädigt sind (SCHAEDE, 1927, S. 173, 174; vgl. auch MARTENS, 1927b, S. 120).

Unter der Voraussetzung gallertartiger Beschaffenheit werden wir allen Strukturen, die in Kernfaden und Chromosomen beschrieben worden sind, mit Mißtrauen begegnen müssen (SCHAEDE, 1927, S. 169 ff.). Bei der Entmischung einer Gallerte scheidet sich die wasserärmere Phase in der wasserreicheren ab. Das ist für die Fixierung zu berücksichtigen. Kommt es zu keiner gröberen Koagulation, so werden Kernfaden und Chromosomen im Präparat homogen erscheinen, sie könnten allerdings durch Entwässerung schrumpfen und zwar gleichmäßig. Wenn aber Koagulate entstehen, die die Grenze der mikroskopischen Sichtbarkeit überschreiten, dann sind Strukturen sichtbar. Es werden auch kleinere und größere Vakuolen auftreten, die Ansammlungen der wasserreicheren Phase, die Veranlassung zu unregelmäßigem Schrumpfen und zu zackiger Oberflächengestaltung geben können, wie das wirklich sehr häufig auftritt. Je feiner die Koagulate sind, desto leichter wird man sie für natürliche Strukturen ansehen. Es ist sogar möglich, daß die Koagulate regelmäßige Figuren bilden, denn wie wir bereits berichtet haben, kommt Neigung zu linearer Aneinanderreihung selbst bei Ausfällung künstlicher Kolloide vor (Ref. SPEK, 1919, S. 541). Kurzum, wir werden alle Veranlassung haben, die verschiedenen in fixierten Chromosomen und Kernfäden gesehenen Strukturen mit äußerster Vorsicht zu betrachten. Und selbst die in lebenden Chromosomen gesehenen Spiralstrukturen brauchen nicht natürlich zu sein, auch sie können ihren Ursprung einem un-

<sup>1</sup> In neuester Zeit tritt RUNNSTRÖM (1928, Protoplasma 5, S. 284) wieder für Aufbau der Chromosomen aus kristallinen Teilen ein.

geeigneten Einbettungsmittel verdanken, ähnlich wie die reversible Ausflockung im lebenden Ruhekerne in den wiederholt erwähnten Versuchen von STRUGGER (vgl. SCHAEDE, 1927, S. 172ff.). Es ist verständlich, wenn die Vererbungsforscher für die wohlbegründete Lehre von den Genen mikroskopisch sichtbare Grundlagen suchen. Ob solche aber vorhanden sind, ist zweifelhaft, wenigstens sind noch keine bindenden Beweise dafür geliefert worden. Wenn sich auch möglicherweise die in den Chromosomen beschriebenen Körnchen, spiraligen Körnerreihen oder andere Strukturen als natürlich herausstellen, so ist damit noch nicht gesagt, daß diese die Repräsentanten der Gene oder Genkomplexe sind. Nach den bisherigen Beobachtungen können sie verquellen und unsichtbar werden, ohne daß die Chromosomen oder die Karyokinese dadurch beeinträchtigt würde. Ich lehne eine gleichmäßige Verteilung der Erbinheiten auf sämtliche Chromosomen ab und bin überzeugt von deren Individualität, sowie einer bestimmten örtlichen Verteilung der Gene in ihnen. Aber ebenso, wie der Kern trotz weitgehender Strukturveränderung während der Teilung und unter besonderen Einflüssen nichts von seinen wesentlichen Eigenschaften verliert, ist die Erbllichkeit nicht an irgendwelche mikroskopische Strukturen der Chromosomen gebunden, sondern an deren Substanz.

Wenn gesagt worden ist, die Chromosomensubstanz wird während der Telophase dispergiert, so muß auch Rechenschaft darüber abgelegt werden, in welchem Medium die Verteilung erfolgt. Es finden sich Angaben, daß die Karyolymphe nach Auflösung der Kernmembran in das Cytoplasma auswandere und in der Telophase, von den Chromosomen ausgeschieden, durch Wasseraufnahme an Volumen zunehme (SPEK, 1919, S. 546; TISCHLER, 1921/22, S. 330, 335). Das Karyotin als wesentliche Substanz der Chromosomen würde demnach in einer von ihm selbst gebildeten Flüssigkeit dispergiert werden. Aus sich selbst heraus kann es diese nicht nehmen, sondern allein aus seiner Umgebung, und wir haben ja gesehen, daß die Chromosomen in der Ana- und Telophase Flüssigkeit aufnehmen. Liegt da nicht die Annahme nahe, die Chromosomen würden in der sie einschließenden Substanz dispergiert? Aber welche ist das?

Dafür, daß die gesamte Karyolymphe in das Cytoplasma abwandert und später vollständig neu gebildet wird, dürfte sich ein zwingender Beweis kaum erbringen lassen. Während der Karyokinese findet im Gegenteil bis zur Anaphase eine Aufnahme von Flüssigkeit in die Teilungsfigur statt und nachher eine Abgabe, wie im folgenden Abschnitt auseinandergesetzt werden wird. Ob in einem bestimmten Stadium der Prophase die Grenze zwischen Cytoplasma und Kern vollkommen schwindet, steht dahin, wahrscheinlich ist es nicht, denn eine Vermengung tritt nicht ein. Die Verwischung der scharfen Umrisse im lebenden Material kann rein optisch bedingt sein durch Angleichung der Brechungs-

quotienten von Cytoplasma und Kern infolge der Wasseraufnahme des letzteren. An ordnungsmäßig fixiertem Material ist jedenfalls die Spindel vorhanden, ehe die Grenzen des Kernes schwinden, die Kernmembran wird dort zuerst aufgelöst, wo die Spindelhälften ansetzen (vgl. TISCHLER, 1921/22, S. 336). Der Kernraum vereinigt sich also mit dem Spindelraum, die Karyolymphe mit der Spindelgrundsubstanz. Nach STRASBURGER (1888, S. 143) wird der Kernsaft zwischen die Spindelfasern aufgenommen. Es sei ferner an die intranuklearen Spindeln erinnert, bei denen diese aus der Karyolymphe einen gewissen Teil herausschneiden. Ob wir die Bezeichnung Karyolymphe in diesem Stadium der Kernteilung noch vollkommen zu Recht gebrauchen können, mag dahingestellt sein; daß eine starke Wasseraufnahme stattgefunden hat, ist sicher, und es könnten auch Bestandteile wirklich ausgewandert, andere aus dem Cytoplasma eingedrungen sein. Der Einfachheit halber sei aber an der genannten Bezeichnung festgehalten.

In der Telophase ist vor dem Verschwinden der Spindel bereits eine gewisse Abgrenzung der in Bildung begriffenen Tochterkerne gegen ihre Umgebung vorhanden, in die ein Teil der Spindelgrundsubstanz einbezogen wird. Diese mag das Dispergens für das Karyotin, sowie die Grundlage für die Karyolymphe der Tochterkerne bilden. In den letzten Stadien der Karyokinese findet eine starke Volumenabnahme der Teilungsfigur statt, worauf ausdrücklich hingewiesen sei; die in Bildung begriffenen Tochterkerne nehmen allerdings zu. Natürlich geht nur ein Teil der Spindelgrundsubstanz in die Tochterkerne über, während die Hauptmenge irgendwie an der Bildung des Phragmoplasten beteiligt ist. Wieviel zu ersterem Zwecke verwendet wird, läßt sich schwer entscheiden, weil man nicht weiß, inwieweit die Zusammenballung der Chromosomen in der Telophase natürlich ist. Diese Erscheinung soll durchaus nicht als vollkommenes Kunstprodukt bezeichnet werden, wenn man jedoch die Bilder der lebenden Kernteilung von *Tradescantia virginica* kennt, kann man sich des Eindrucks nicht erwehren, daß entweder die Fixierungsmittel oder die Entwässerung beträchtlich nachhelfen. Wie dem aber auch sei, da die Chromosomen nicht lückenlos miteinander verbunden sind, steht die Beteiligung einer gewissen Menge von Spindelgrundsubstanz an der Tochterkernbildung außer Zweifel. Sie bedarf der Ergänzung ebenso wie die halbierte Masse des Karyotins. Die ersten Anzeichen der Dispersion der Chromosomen treten, wie gesagt, schon früh zutage, wenn sie noch von der Spindelsubstanz vollkommen umschlossen werden. Der in die Tochterkerne eintretende Teil von letzterer liefert den Grundstock für den Kernsaft, also für das Dispergens, und dieses wird von der Zelle in unbekannter Weise vermehrt, wie das Wachstum der Kerne, sobald sie sich mit einer Membran umgeben haben, beweist. Es gibt fixierte Präparate, in denen die in Betracht kommenden Stadien der Karyokinese einen ganz anderen Eindruck machen, in denen

die Chromosomen zum Teil im Cytoplasma zu liegen scheinen und jede Grenze zwischen diesem und der Spindel fehlt, ja wo man von ihr überhaupt nichts sieht; indessen steht in solchen Fällen schlechte Wirkung der Fixierungsmittel außer Zweifel, denn derartige Bilder widersprechen vollkommen den Beobachtungen am lebenden Material, sowie den an befriedigend fixiertem (vgl. SCHAEDE, 1924, S. 240, 251ff.; 1925, S. 375). Auf Grund dieser Überlegungen und Beobachtungen scheint es geraten zu sagen, die Chromosomen werden in der sie umgebenden Grundsubstanz der Spindel dispergiert, über deren Natur freilich nur Vermutungen ausgesprochen werden können, wovon später (S. 22) noch die Rede sein wird.

Es ist bereits erwähnt worden, daß in der Prophase der Kern Flüssigkeit aufnimmt und sein Volumen darum wächst. Dieser Vorgang schreitet fort bis zum Auseinanderweichen der Chromosomen. Von da an nimmt das Volumen der Spindelfigur ab bis zur Bildung der Tochterkerne (SCHAEDE, 1924, S. 256). Mit Recht werden wir daraus eine Wasseranreicherung in der Umgebung von Kernfaden und Chromosomen bis zur frühen Anaphase folgern, der in der späten Anaphase und in der Telophase eine Konzentration entspricht. Es sei hier nochmals auf die Förderung der Karyokinese durch Wasserzufuhr und die Hemmung durch Wasserentzug aufmerksam gemacht (SPEK, 1923, S. 250, 251).

Die wandernde Flüssigkeit wird in der Hauptsache Wasser sein, das natürlich anorganische und organische Stoffe enthalten kann, worüber wir freilich nichts wissen. Das Wasser kann unmittelbar nur aus dem Cytoplasma kommen und wieder dahin abgegeben werden. Wir beobachten in der Tat in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia virginica* das Aufhören der Plasmaströmung, sobald ein deutliches Spirem vorliegt, und das Wiedereinsetzen mit dem Verschwinden der Chromosomen (SCHAEDE, 1924, S. 250, 253). Die Viskosität des Plasmas wird demnach stark beeinflußt. Außerdem bemerken wir noch eine Beteiligung der Safträume, denn ihr Volumen verhält sich umgekehrt wie das von Kern und Teilungsfigur (SCHAEDE, 1924, S. 256). Es handelt sich bei dem genannten Objekt um Wanderung einer ganz beträchtlichen Flüssigkeitsmenge. Wie bei dieser Pflanze wird es sich bei allen anderen mit größeren und kleineren Abweichungen ebenfalls verhalten. Welche Kräfte dabei am Werke sind, entzieht sich unserer Kenntnis. Wir müssen uns mit der Feststellung der Tatsachen begnügen.

Mit diesen Erörterungen kommen wir auf die Spindel, und zwar soll sie zunächst als Körper behandelt werden ohne Berücksichtigung ihrer feineren Struktur. Die Spindel ist ihrer Substanz und Konsistenz nach vom Cytoplasma durchaus unterschieden, wie wiederholt durch Unter-

suchungen festgestellt worden ist (vgl. TISCHLER, 1921/22, S. 347; SCHAEDE, 1927, S. 176). Die wenigen Fälle, in denen die Spindel zu fehlen scheint, sind wahrscheinlich auf ungenügende Fixierung zurückzuführen; sie treten bei niederen Pflanzen auf, deren Fixierung an sich schon häufig mit Schwierigkeiten verbunden ist. Selbst bei den Angiospermen wird ja die Spindel durch gewisse Mittel völlig zerstört und dem Cytoplasma gleichgemacht, während andere Zellbestandteile leidlich erhalten bleiben. Die Spindel wird als „zähe bis gelartig“ bezeichnet (LUNDEGÅRDH, 1922, S. 295), auch als im Gelzustand befindlich (ROBYNS, 1924). Bei der Mikrodissektion durch CHAMBERS und SANDS (1923) erwies sie sich als eine hyaline, gelatinöse Substanz von geringerer Konsistenz als das umgebende Cytoplasma und von diesem deutlich geschieden. Von vielen Objekten wissen wir jedoch bestimmt, daß die Spindel konsistenter ist als das Cytoplasma. Die Dinge sind offenbar relativ; die Viscosität des Cytoplasmas ist in den einzelnen Pflanzenzellen nicht gleich, die Konsistenz der Spindel ebenfalls, und darum zeigt auch das gegenseitige Verhältnis beider Unterschiede. Sicher besitzt die Spindel wesentlich geringere Konsistenz als die Chromosomen. Mögen diese nun in der Spindelmasse wandern oder gemeinsam mit Teilen derselben, wir werden LUNDEGÅRDH (1922, S. 295) beipflichten müssen in seiner Meinung, die Spindel sei für die Chromosomenverlagerung ein geeignetes Medium, kein aktives Teilungsorgan.

Über die Kolloidchemie der Spindel wissen wir außerordentlich wenig, zumal uns ihre Bildung und die Herkunft, besonders wenn sie extranuclear ist, nicht hinreichend bekannt ist. TISCHLER (1921/22, S. 336) spricht sich dahin aus, daß bei der langsamen Auflösung der Kernmembran die Kolloide des Kernsaftes durch sie hinauswandern und mit den Cytoplasmakolloiden Niederschlagsmembranen bilden können. Das Wachsen der Spindel, die zunächst der Kernmembran dicht anliegt und in Gestalt der Polkappen allmählich abgehoben wird, würde sich durch die erwähnte Wasseraufnahme und Volumenvergrößerung in ähnlicher Weise erklären, wie die Niederschlagsmembran der künstlichen Zelle sich vergrößert. Bei dieser Auffassung würde die im Bereich der Spindel befindliche Substanz im wesentlichen noch der Kernsaft sein, der allerdings durch Wasseraufnahme und Koagulation eines Teiles seiner Eiweißbestandteile zu Niederschlagsmembranen an Konzentration abgenommen hat. Auf S. 19—20 kamen wir bei der Frage nach dem Dispersionsmittel für die Chromosomen zu dem gleichen Ergebnis.

Die intranuclearen Spindeln, die bei den niederen Pflanzen überwiegen, stehen zu den extranuclearen in keinem Widerspruch (TISCHLER, 1921/22, S. 337), denn ebenso, wie beim Durchlässigwerden der Kernmembranen eine Wanderung von Stoffen aus dem Kern heraus stattfinden kann, ist eine von Bestandteilen des Cytoplasmas in den Kern möglich. Es wird von besonderen, uns nicht bekannten Umständen ab-

hängig sein, ob das eine oder das andere geschieht, jedenfalls ist die extranucleare Spindel bei den höheren Pflanzen die herrschende geworden. Am Ende unserer Forschungen auf diesem Gebiete stehen wir durchaus noch nicht, denn es fehlt nicht an der Meinung, auch die extranucleare Spindel stamme ihrer Substanz nach ganz aus dem Kern (DEVIŠÉ, 1922; ROBYNS, 1924). Es ist möglich, daß einmal die scheinbaren Gegensätze der beiden Spindelarten ganz fallen werden.

Wird das Entstehen von Niederschlagsmembranen *intra vitam* überhaupt zugegeben, dann werden wir auch die Spindelfasern und Verbindungsfäden als solche betrachten können (TISCHLER, 1921/22, S. 336; SCHAEDE, 1924, S. 255; 1925, S. 382; 1927, S. 178). Aber da wird uns entgegengehalten, die achromatischen Fasern beständen in der lebenden Karyokinese nicht, sondern seien Produkte einer Veränderung der Spindelsubstanz (CHODAT, 1924; ROBYNS, 1924) oder gar Fixierungsartefakte (YAMAHA, 1926a, S. 189 ff.). Es unterliegt keinem Zweifel, daß bei der Fixierung faserige, wohl auch lamellenartige Bildungen als Fällungsformen entstehen. Darum müssen jedoch nicht alle derartigen Strukturen unbedingt Kunstprodukte sein. Sie können sehr wohl bereits in der lebenden Zelle bestehen und durch die Fixierung nur verdeutlicht werden (TISCHLER, 1921/22, S. 336). Die Versuche, künstliche Strahlungsfiguren und karyokinetische Figuren zu erzeugen (FISCHER, 1899; BEUTNER und BUSSE, 1922), haben mit den vitalen Strukturen nur äußerliche Ähnlichkeit, wie die künstlichen durch Niederschlagsmembranen erzeugten Zellen mit lebenden.

Anderen Ortes (SCHAEDE, 1927, S. 176 ff.) habe ich mehrere Beobachtungen der Spindelfasern, Verbindungsfäden und faseriger Cytoplasmastrukturen in der lebenden, unbeeinflussten Zelle zusammengestellt. Zahlreich sind sie freilich nicht, und ich habe auch auseinandergesetzt, warum derartige Gebilde nur unter gewissen günstigen Bedingungen sichtbar sein können. Die Beobachtungen dürften indessen hinreichen, um das Dasein der achromatischen Fäden zu beweisen. Hinzugefügt seien noch die Zentrifugalversuche von NĚMEC (1927) und eigene Beobachtungen an *Canna indica* (SCHAEDE, 1928, S. 47—49), die weitere Stützen dafür bringen. Wenn CHAMBERS und SANDS (1923) in der *Meta*-phase bei der Mikrodissektion der Pollenmutterzelle von *Tradescantia virginica* keine Spindelfasern gefunden haben, kann das nicht als Gegenbeweis angeführt werden, denn, wie bereits erwähnt (S. 18), ist es recht zweifelhaft, ob jene Spindeln noch lebendig waren, unbeeinflusst waren sie nachweislich keinesfalls.

Wir haben hier an der alten Bezeichnung „achromatische Fäden“ festgehalten. Nach den obigen Ausführungen werden wir sie jedoch als Lamellen zu betrachten haben, und es gibt bereits eine Reihe von Autoren, die sie als solche gesehen und beschrieben haben, so DEVIŠÉ (1922),

ZIMMERMANN (1923, S. 138, 145), NIENBURG (1924, S. 98), ROBYNS (1924, S. 376), ROSEN (1925), SCHAEDE (1925). Seitdem die alte Lehre von der Zugwirkung der Spindelfasern immer mehr an Boden verliert (TISCHLER, 1921/22, S. 337ff.; LUNDEGÄRDH, 1922, S. 294; SCHAEDE, 1924, S. 254 und 255), wird die neue Auffassung entsprechend gewinnen; denn ehemals konnte man ja gar nicht anders, als fädige Gebilde annehmen, wenn man nicht die ganze Theorie vom Chromosomentransport hinfällig machen wollte. Zudem wirken mehrere der gebräuchlichsten Fixierungsmittel zerstörend auf die Lamellen, indem sie sie faserig machen, gewiß durch Zersprengung und Verklebung (SCHAEDE, 1925, S. 377, 381), sowie wohl auch durch Koagulation. Erfolgt die Fixierung zu langsam, so werden die äußerst feinen Lamellen ganz zerstört, vermutlich wird ihre Substanz in der Grundmasse der Spindel irgendwie wieder verteilt, so daß dann im Präparat die Chromosomen durch ein Medium von feinwabiger Struktur, dem Cytoplasma recht ähnlich, eingeschlossen erscheinen, die offenbar das Fällungsprodukt der Fixierung ist.

Betrachten wir die Spindelfasern als Niederschlagsmembranen, dann gibt es auch keine Mantel-, Zug-, Stützfasern mehr, sondern sie sind alle von gleicher Art, und das hat viel für sich<sup>1</sup>. Es entstehen zwischen den Lamellen Räume, in denen die Chromosomen leicht wandern können, die in den langgestreckten Kammern befindliche Substanz dürfte nach Ausfällung der plasmatischen Bestandteile in Form der Membranen im wesentlichen aus Wasser bestehen und arm an Eiweißverbindungen sein. Vollkommen fehlen diese keinesfalls, denn man findet im Präparat zwischen den Spindellamellen stets feines Gerinnsel vor, das Koagulat der Fixierung<sup>2</sup>.

Wenn nach dem Wandern der Chromosomen an die Pole die Spindellamellen verschwinden, so dürfte ihre Substanz wieder in der Spindelgrundmasse dispergiert oder bei der Bildung des Phragmoplasten verbraucht werden.

Wie wir beim Karyotin während der Mitose eine Koagulation zu der bestimmten Form der Chromosomen vor uns haben und darauf folgend die Dispersion, so scheint ein paralleler Vorgang sich in der Spindelgrundsubstanz abzuspielen, indem die Spindellamellen als bestimmte Form ausgefällt und bei Entstehung der Verbindungsfäden oder beim Verschwinden derselben wieder dispergiert werden. In der Spindelgrundsubstanz ist aber die Karyolymphe sicher wenigstens zu einem gewissen Teil enthalten.

<sup>1</sup> Hieraus dürfen keine Schlüsse auf tierische Objekte gezogen werden, bei denen sich andere Verhältnisse finden.

<sup>2</sup> Diese Erörterungen tun der gallertigen Beschaffenheit der Spindelfigur (vgl. S. 22) keinen Abbruch. 2 proz. Gelatine ist z. B. nach dem Erkalten noch durchaus gelatinös und 4 proz. kann man bereits mit dem Spatel abstechen.



Wie sich dem hier Vorgetragenen die merkwürdige Spindelbildung der Diatomeen einfügen wird, muß der Zukunft überlassen bleiben. Die Diatomeen sind allem Anschein nach in dieser Hinsicht einen ganz eigenartigen Weg gegangen. Vielleicht gibt es Spindeln von verschiedener Art. Die Beobachtungen von BĚLAŘ (1927, S. 725) an den Spermatoocyten einer Heuschrecke scheinen darauf hinzudeuten, wenn auch manches daran noch nicht eindeutig ist, worauf an dieser Stelle nicht eingegangen werden kann. So viel sei jedoch gesagt, wenn der Chromosomentransport von einigen Forschern auf Strömung zurückgeführt wird, ist damit nicht ausgesprochen, daß die strömende Substanz Wasser sei, was ja aus den vorhergehenden Ausführungen zu entnehmen ist. Unter dieser Voraussetzung erscheint eine einheitliche Lösung der Fragen nach der Natur der Spindel und der Mechanik der Karyokinese möglich, denn Strömungstheorie wie Stemmtheorie gründen sich auf Massenwanderung vom Spindeläquator nach den Polen.

Es steht außer Zweifel, daß bei den Vorgängen der Teilung Veränderungen der Wasserstoffionenkonzentration der Kernbestandteile stattfinden, doch ist irgend etwas Sicheres über die Art derselben nicht bekannt, weil dem Experiment auf diesem Gebiete sehr große Schwierigkeiten entgegenstehen. Es ist wohl behauptet worden, die Veränderungen des  $p_H$ -Wertes seien die Veranlassung zur Kern- und Zellteilung, doch wird sich das kaum aufrecht erhalten lassen. Die Wasserstoffionenkonzentration kann sich aus sich selbst heraus nicht ändern, sondern kann nur eine Folge von Veränderungen des Plasmas sein. Also liegt der Anstoß zur Kernteilung im Plasma, und wenn sich die  $p_H$ -Werte ändern, sind das Folgeerscheinungen. So hat auch SAKAMURA (1926, S. 560) durch Erhöhung der Wasserstoffionenkonzentration ruhende Kerne nicht zur Mitose veranlassen können. Es ist ja freilich unbequem, daß wir die Gründe der Zell- und Kernteilung nicht kennen, wenn wir sie auch durch diese und jene Beeinflussung beschleunigen oder hemmen, an manchen Fällen sogar auslösen können. Besser ist auf jeden Fall das offene Eingeständnis unserer Unkenntnis, als das Aufstellen von unzulänglichen Hypothesen, die nur zur Selbsttäuschung Veranlassung geben können.

Ferner ist das Vorhandensein elektrischer Ladung in den Kolloiden nicht zweifelhaft. Es wäre möglich, daß elektrische Polarisation bei der geordneten Koagulation des Karyotins zum Kernfaden im Spiele ist, wie SAKAMURA (1926, S. 560) andeutet. Allein einen sicheren Anhalt haben wir nicht dafür. Schwerlich wird elektrische Ladung für den Transport der Chromosomen in Betracht kommen; nach den Ausführungen von TISCHLER (1921/22, S. 338ff.) kann das eigentlich kaum noch ernstlich erwogen werden. Während der Karyokinese sind Kräfte von erheb-

lich größerer Leistungsfähigkeit am Werke, wie etwa Diffusionsströmungen, von denen die Chromosomen mit größerer Wahrscheinlichkeit befördert werden können.

Gegen die vorliegende Darstellung lassen sich natürlich mancherlei Einwendungen erheben. Da aber Objektives über die Kolloidchemie des Kernes in der Ruhe und in der Teilung recht wenig bekannt ist, wird man sich mit einer subjektiven Behandlung begnügen müssen. Zwecklos ist es, die Blößen in unserem Wissen durch Hypothesen und Theorien zu bedecken, die keine sichere Grundlage besitzen und darum auch nicht befriedigen können. Es wird unsere dringende Aufgabe sein, neue Untersuchungen anzustellen und neue Methoden dafür zu finden.

### Literatur.

Für die Vollständigkeit des Literaturverzeichnisses kann keine Gewähr geleistet werden, weil Bemerkungen über die Kolloidchemie von Kern und Kernteilung sich nicht selten in Arbeiten finden, deren Titel nichts darüber vermuten läßt.

- BĚLAŘ, K.: Beiträge zur Kenntnis des Mechanismus der indirekten Kernteilung. *Naturwissenschaften* **15**. 1927.
- BEUTNER und BUSSE: Versuche zur Nachahmung der Zellteilung und karyokinetischer Figuren. *Zeitschr. f. d. ges. exp. Med.* **28**. 1922.
- CHAMBERLAIN, CH. J.: Comparativ morphology of cytoplasm and chromatin. *Botan. Gaz.* **80**. 1925.
- CHAMBERS and SANDS: A dissection of the chromosomes in the pollen mother cells of *Tradescantia virginica*. *Journ. of Gen. Physiol.* **5**. 1923.
- CHODAT, R.: La caryocinèse et la réduction chromatique observées sur le vivant. *Cpt. rend. soc. physiol. et hist. nat. Genève* **41**. 1924.
- CONARD, A.: Sur la structure et l'origine des noyaux polymorphes et fragmentés de la tige de „*Tradescantia virginica*“. *Mém. de l'acad. Royal de Belgique* **9**. 1928.
- DEVISÉ, R.: La figure achromatique et la plaque cellulaire dans les microsporocytes du *Larix europaea*. *Cellule* **32**. 1922.
- FISCHER, A.: Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. 1899.
- GAIDUKOV, N. (1): Über die ultramikroskopischen Eigenschaften des Protoplasten. *Ber. d. Dtsch. Botan. Ges.* **24**. 1906.
- (2): Über Ablauftheorie. *Beitr. z. Biol. d. Pflanzen* **15**. 1927.
- HARTMANN, O.: Über den Einfluß der Temperatur auf Plasma, Kern und Nucleolus und cytologische Gleichgewichtszustände. *Arch. f. Zellforsch.* **15**. 1917.
- KARLING, J. S. (1): Nuclear and cell division in *Nitella* and *Chara*. *Bull. Torrey Botan. Club* **53**. 1926.
- (2): Nuclear and cell division in the antheridial filaments of the Characeae. *Ebenda* **55**. 1928.
- KLEBS, G.: Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. *Untersuch. a. d. Botan. Inst. Tübingen* **1**. 1883.
- KUHN, E.: Zur Cytologie von *Thalictrum*. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **68**. 1928.
- LEPESCHKIN, W.: Kolloidchemie des Protoplasmas. 1924.

- LEWITSKY, G. A.: Die Bildung bivalenter Chromosomen in der Gonogenese von *Beta vulgaris*. *Planta* 3. 1926
- LINDENBEIN, W.: Beitrag zur Cytologie der Charales. *Ebenda* 4. 1927.
- LINSBAUER, K.: Weitere Beobachtungen an Spaltöffnungen. *Ebenda* 3. 1927.
- LUNDEGÄRDH, H. (1): Die Kernteilung bei höheren Organismen nach Untersuchungen am lebenden Material. *Jahrb. f. wiss. Botanik* 51. 1912a.
- (2): Fixierung, Färbung und Nomenklatur der Kernstrukturen. *Arch. f. mikroskop. Anat.* 80. 1912b.
- (3): Das Karyotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen. *Arch. f. Zellforsch.* 9. 1913.
- (4): Zelle und Cytoplasma (LINSBAUER, *Handb. d. Pflanzenanat.* 1, 1. Abt., 1. Teil. 1922.
- MARTENS, P. (1): La structure vitale du noyau et l'action des fixateurs. *Cpt. rend. des séances de l'acad. des sciences. Paris.* 184. 1927a.
- (2): Le cycle du chromosome somatique dans les Phanérogames. III. Recherches expérimentales sur la cinèse dans la cellule vivante. *Cellule* 38. 1927b.
- MEYER, A.: Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere. 1920.
- NAWASCHIN, S.: Zellkerndimorphismus bei *Galtonia candidans* und einigen verwandten Monokotylen. *Ber. d. Dtsch. Botan. Ges.* 45. 1927.
- NĚMEC, B.: Über die Beschaffenheit der achromatischen Teilungsfigur. *Arch. f. Zellforsch.* 5. 1927.
- NIENBURG, W.: Die Wirkung des Lichtes auf die Keimung der *Equisetum*-Spore. *Ber. d. Dtsch. Botan. Ges.* 42. 1924.
- PEKAREK, J.: Über den Einfluß der Röntgenstrahlen auf die Kern- und Zellteilung bei den Wurzelspitzen von *Vicia faba*. *Planta* 4. 1927.
- PENSA, A.: La figura acromatica della mitosi. *Monit. zool. ital.* 34. 1923.
- ROBYS, W.: Le fuseau de caryocinèse et le fuseau de cytocinèse. *Cellule* 34. 1924.
- ROSEN, F.: Zur Mechanik der indirekten Kernteilung. *Ber. d. Dtsch. Botan. Ges.* 43. 1925.
- SAKAMURA, T.: Chromosomenforschung an frischem Material. *Protoplasma* 1. 1926.
- SCHAEDE, R. (1): Untersuchungen über Zelle, Kern und ihre Teilung am lebenden Objekt. *Beitr. z. Biol. d. Pflanzen* 14. 1924.
- (2): Über den Bau der Spindelfigur. *Ebenda* 14. 1925.
- (3): Über die Struktur des Ruhekernes. *Ber. d. Dtsch. Botan. Ges.* 44. 1926.
- (4): Untersuchungen über Cytoplasma, Kern und Kernteilung im lebenden und im fixierten Zustand. *Protoplasma* 3. 1927.
- (5): Über das Verhalten der Nucleolen während der Kernteilung. *Ebenda* 5. 1928.
- SCHÜRHOFF, N. P.: Die Cytologie der Blütenpflanzen. 1926.
- SCHULZE, J.: Über die Einwirkung der Lichtstrahlen von 280  $\mu\mu$  Wellenlänge auf Pflanzenzellen. *Beih. z. Botan. Zentralbl.* 25, 1. Abt. 1910.
- SPEK, J. (1): Über physikalisch-chemische Erklärungen der Veränderungen der Kernsubstanz. *Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen* 46. 1919.
- (2): Kritisches Referat über die neueren Untersuchungen über den physikalischen Zustand der Zelle während der Mitose. *Arch. f. mikroskop. Anat.* 101. 1923.
- (3): Studien an zerschnittenen Zellen. *Protoplasma* 4. 1928.

- STRASBURGER, E.: Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreiche (Histol. Beitr. Heft 1.) 1888.
- STRUGGER, S.: Untersuchungen über den Einfluß der Wasserstoffionen auf das Protoplasma der Wurzelhaare von *Hordeum vulgare*. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturwiss. Kl. I. 135. 1926.
- TISCHLER, G. (1): Allgemeine Pflanzenkaryologie (LINSBAUER, Handb. d. Pflanzenanatomie 2, 1. Abt., 1. Teil. 1921/22.
- (2): Chromosomenstudien bei *Ribes Gordonianum*. Planta 4. 1927.
- (3): Über die Verwendung der Chromosomenzahl für phylogenetische Probleme bei den Angiospermen. Biolog. Zentralbl. 48. 1928.
- DELLA VALLE, P.: Die Morphologie des Zellkernes und die Physik der Kolloide. Zeitschr. f. Chemie u. Industrie d. Kolloide 12. 1913.
- WEBER, F.: Cytoplasma- und Kern-Zustandsänderungen bei Schließzellen. Protoplasma 2. 1927.
- YAMAHA, G. (1): Über die Lebendbeobachtung der Zellstrukturen nebst dem Artefaktenproblem in der Pflanzencytologie. Botan. Magaz. Tokyo 40. 1926a.
- (2): Experimentelle cytologische Beiträge. II. Über die Wirkung des destillierten Wassers auf die Wurzelspitzenzellen von *Vicia faba* bei verschiedenen Temperaturen. Journ. of the Fac. of Science. Tokyo. Sect. III. 2. 1926b.
- ZIMMERMANN, W.: Cytologische Untersuchungen an *Sphacelaria fusca*. Zeitschr. f. Botanik 15. 1923.
- ZSIGMONDY, R.: Kolloidchemie. 2. Aufl. 1918.

# Die pflanzliche Transpiration.

Von A. SEYBOLD, Köln a. Rh.

Erster Teil.

Mit 38 Abbildungen.

## Inhaltsübersicht.

	Seite
Vorbemerkung . . . . .	30
Allgemeine Einleitung . . . . .	31
I. Die Physik der Transpiration . . . . .	33
1. Einleitung . . . . .	33
2. Die Grundlagen der Verdunstung in unbewegter Luft . . . . .	34
3. Die Grundlagen der Verdunstung in bewegter Luft . . . . .	40
4. Spezielle Ergebnisse der Verdunstung in bewegter Luft . . . . .	43
a) Verdunstungssysteme mittlerer Blattgröße . . . . .	43
b) Verdunstungssysteme kleinster Poren . . . . .	47
5. Spezielle Ergebnisse der Verdunstung in unbewegter Luft . . . . .	50
a) Verdunstungssysteme mittlerer Blattgröße . . . . .	50
b) Verdunstungssysteme kleinster Poren . . . . .	55
II. Die Energetik der Transpiration . . . . .	62
III. Die Methodik der Transpirationsbestimmungen . . . . .	72
A. Absolute Messungen . . . . .	72
1. Direkte Messung der Transpiration im Massenaustausch . . . . .	72
a) Quantitative Methoden . . . . .	72
b) Qualitative Methoden . . . . .	80
2. Indirekte Messungen der Transpiration im Massenaustausch . . . . .	83
B. Relative Messungen . . . . .	88
IV. Die aitionomen Faktoren der physikalischen Transpirationskomponente . . . . .	90
1. Luftfeuchtigkeit . . . . .	91
2. Temperatur . . . . .	92
3. Luftdruck . . . . .	93
4. Partiärdruck ätherischer Öle . . . . .	95
5. Wind . . . . .	97
6. Die Verdunstung des Bodens und die freier Wasserflächen als Standort der Pflanzen . . . . .	101
V. Die Transpirationssysteme und die physikalische Komponente der Transpiration . . . . .	108
1. Die Systeme thallöser Pflanzen . . . . .	108
2. Die Systeme der höheren Pflanzen . . . . .	112
a) Die Systeme der Kutikulartranspiration . . . . .	113
b) Die Systeme der Stomatärtranspiration . . . . .	123
c) Die Transpiration bei jungen und alten Blättern . . . . .	133
d) Die Transpiration in verschiedener Stammhöhe . . . . .	136
e) Die Beziehungen der Transpirationssysteme zu aitionomen Faktoren . . . . .	138
Literatur . . . . .	145

### Vorbemerkung.

Das Problem der pflanzlichen Transpiration steht heute nicht nur im Vordergrund des Interesses moderner physiologischer und ökologischer Forschung, sondern andere Disziplinen, welche ebenfalls den Massenaustausch der Wasserverdunstung zum Gegenstand der Untersuchung haben, wie vor allem die Meteorologie, müssen die pflanzliche Transpiration in ihre Betrachtungen mit einbeziehen. An der energetischen Seite des Transpirationsprozesses ist der Wärmemechaniker ebenfalls stark interessiert, zumal die Transpiration zum großen Teil recht eigentlich ein physikalisches Problem ist. Dem Biologen, der zu dem Transpirationsproblem keine direkten Beziehungen hat, vermag die Transpirationsforschung der letzten Jahre einen besonders guten Einblick in die erfolgreiche Anwendung physikalisch-mathematischer Methoden auf biologische Probleme zugeben. Biologie soll keineswegs Physik und Mathematik werden, wovor unverständlich ängstlich von mancher Seite gewarnt wird, wohl aber können viele biologische Probleme fruchtbar mathematisch und physikalisch behandelt werden. Da indirekt jeder physiologische Prozeß mit der Wasserbilanz der Pflanze in Zusammenhang steht, so verdient die Transpiration nicht nur die Aufmerksamkeit der Physiologen und Ökologen, die den Wasserhaushalt der Pflanzen betrachten, sondern auch derer, die sich mit anderen Fragen der Stoffwechselphysiologie befassen. Die letzten Jahre weisen eine Überfülle von Untersuchungen auf, so daß eine Zusammenfassung der Ergebnisse, die heute nur noch der Spezialforscher überblicken kann, erwünscht sein dürfte.

BURGERSTEIN hat bereits eine Monographie der Transpiration verfaßt, deren Einstellung aber den Anforderungen und der Auffassung moderner Physiologie nicht mehr ganz gerecht wird. Die vorliegende monographische Darstellung soll nun keineswegs die von BURGERSTEIN ersetzen oder nur ergänzen, vielmehr ist sie eine Darstellung der Transpirationsuntersuchungen, die für das Problem eine Förderung bedeuten. Es kann sich nicht um die Wiederholungen von Hypothesen und Spekulationen handeln, die bei diesen Untersuchungen so häufig sind wie bei den meisten anderen Problemen, sondern um die *Ergebnisse* zuverlässiger Forschung. Das Hauptgewicht der Darstellung liegt somit auf einer einheitlichen Zusammenfassung brauchbarer Daten. Auf eine erschöpfende Aufzählung aller Einzelheiten muß schon durch den zur Verfügung stehenden Raum verzichtet werden, denn jeder, der sich mit dem Transpirationsproblem befaßt, weiß, wie ungeheuer groß die Zahl der Arbeiten über Transpiration ist. BURGERSTEIN zitiert weit über 1000, ohne alle genannt zu haben.

Da es sich nun hier um die Ergebnisse der Untersuchungen eines Problems handelt, ist es wichtiger, die Hauptgesichtspunkte darzu-

stellen, als unzählige Einzelheiten zu wiederholen. Aus diesem Grunde sind alle erschienenen Arbeiten nicht einzeln referiert, wie BURGERSTEIN es verdienstvoll, wenn auch nicht immer kritisch genug, versucht hat, sondern es ist angestrebt worden, die Leitgedanken der Transpirationsanalyse herauszuarbeiten.

Zweckmäßig wird die pflanzliche Transpiration in eine physikalische und eine physiologische Komponente zerlegt; ökologische Transpirationsbestimmungen am natürlichen Standort setzen genaue Kenntnis beider Komponenten voraus. Der vorliegende I. Teil befaßt sich mit der physikalischen Komponente der pflanzlichen Transpiration. Im 1. Kapitel wird die Physik der Transpiration, im 2. die Energetik der Transpiration behandelt. Daran an schließen sich die Methoden der Transpirationsbestimmung (Kapitel 3) und die autonomen Faktoren des Transpirationsprozesses (Kapitel 4). Im 5. Kapitel werden die pflanzlichen Transpirationssysteme kurz dargestellt. Die folgenden Kapitel befassen sich mit der Physiologie und Ökologie der Transpiration, die in einem der folgenden Bände der *Ergebnisse der Biologie* dargestellt werden.

### Allgemeine Einleitung.

MARIOTTE bezeichnet man mit gutem Rechte als den ersten Forscher, der die pflanzliche Transpiration zum Gegenstande naturwissenschaftlicher Untersuchung gemacht hat. Der Mitbegründer der Gasgleichung berichtet in seiner 1679 erschienenen Abhandlung von einem Versuche mit dem Weinrebenblatt, das nach gefrorenem Zustande bei Wiederauftauung unter Sonnenschein in 2 Stunden vertrockne. In erster Linie versucht er die Verdampfung mit der Wärme in Zusammenhang zu bringen; jedoch erscheinen seine Versuche uns heute unzulänglich, wir betrachten sie aber mit Genugtuung als die erste fruchtbare Anwendung physikalischer Vorstellungen auf pflanzenphysiologische Vorgänge. Erst 100 Jahre später prägte DALTON die grundlegenden Gasgesetze (Partialdruckgesetz), welche eine erfolgreiche Analyse der Transpiration ermöglichen. In welchem Maße die Vorgänge der Verdunstung dem genialen DALTON zur Schöpfung der Atomtheorie beitragen, vermag die Nachwelt an Hand der spärlichen Dokumente kaum eindeutig zu entscheiden. Wie dem auch sei, die molekularkinetische Vorstellung hat sich als ungeheuer fruchtbar erwiesen, nicht zuletzt bei der Erforschung der Verdunstungs- und Transpirationsgesetze, so daß es verwunderlich erscheint, wenn ohne Berücksichtigung dieser Theorie und ihrer Gesetze Transpirationsuntersuchungen in Angriff genommen wurden. Bei der Darstellung der Erforschung der Transpiration schneiden wir die Zickzackwege, die die Untersuchungen vieler Jahrzehnte führten, am besten ab, wenn wir von den grundlegenden Gleichungen der Gas- und Diffusionsgesetze ausgehen. Somit verzichten wir ohne Schaden auf eine chronologische Aufzählung

der Untersuchungsergebnisse, gliedern aber vorteilhaft die Darstellung in zwei große Abschnitte. Die Transpiration als rein physikalischer Verdunstungsprozeß aus physikalisch definierbaren Systemen wird im ersten Teil als eine Komponente dieses Prozesses behandelt werden; die andere Komponente: die Transpiration als physiologisches Regulationsphänomen im weitesten Sinne, wird Gegenstand des zweiten Abschnittes sein. Wie vorteilhaft die Scheidung in diese beiden Komponenten für die Untersuchung und Darstellung der Transpiration ist, wird sich auch aus dieser Zusammenfassung ergeben. Daß diese Scheidung eine nur der Analyse zweckdienliche ist, braucht nicht bewiesen zu werden. Ökologische Untersuchungen, welche den Transpirationsprozeß ohne diese Scheidung zum Gegenstande haben, sind prinzipiell zulässig; ob ihre Schlußfolgerungen richtig sind, hängt jedoch ganz vom Zuverlässigkeitsgrade der Definitionen der Zustände und Transpirationsbedingungen ab. Die Ergebnisse ökologischer Transpirationsuntersuchungen sind in einem besonderen Abschnitt zusammengestellt.

Werden die Begriffe: Verdunstung und Transpiration häufig synonym gebraucht, so verwenden wir am besten stets für die Verdunstung aus pflanzlichen Systemen das Wort Transpiration, um damit anzudeuten, daß eine völlig ausreichende physikalische Definition des Prozesses und vor allem des verdunstenden *Systems* nicht vorliegt, kurzum, daß physiologische Reaktionen an dem Prozesse beteiligt sind. Die physikalischen Gesetze der Verdunstung bilden jedoch die Basis für die Transpirationsanalyse, und ihnen werden wir uns zunächst zuwenden.

Der Begriff der Evaporation ist demnach mit dem der Verdunstung identisch, ist also nur auf die Verdunstung von physikalisch bestimmbareren Körpern anwendbar. Auf die Ausscheidung von Wasser aus pflanzlichen Systemen in tropfbarer Form, der *Guttation*, ist erst im zweiten Teil einzugehen.

Eine erschöpfende Darstellung zu geben, kann hier unsere Aufgabe nicht sein, sondern sie soll vielmehr nur ein Schlüssel sein zum Verständnis der Transpiration als physikalischem Verdunstungsprozeß. Die Verdunstung ist im Massenaustausch und im Energieaustausch zu betrachten, wobei PFEFFERS These (1892) zu beherzigen ist: „Die getrennte Betrachtung der Lebensvorgänge nach der stofflichen und der energetischen Seite ist überhaupt nur aus praktischen Rücksichten geboten und wird durch unsere psychischen Fähigkeiten bedingt, welche über die dualistische Auffassung von Materie und Energie nicht hinauszukommen vermochten.“ Hat heute die theoretische Physik im Grunde diesen Dualismus überwunden, so erweist sich die dualistische Betrachtung beim Transpirationsproblem noch sehr fruchtbar, das erst allmählich einer exakten Analyse zugänglich wird.

---

Anm.: Die Verdunstung des Guttationswassers hat geringe Bedeutung.



## I. Die Physik der Transpiration.

### 1. Einleitung.

Unter Voraussetzung der Grundbegriffe der Gaskinetik beabsichtigen wir in Kürze ein möglichst vollständiges Bild der Verdunstungsvorgänge uns zu verschaffen. Wird eine Schale mit Wasser in der freien Luft aufgestellt, so wird nach mehr oder weniger langer Zeit je nach den äußeren Umständen und der zu verdunstenden Menge Wasser, die gesamte Wassermenge aus der Schale sich verflüchtigen, da das Wasser bei den Bedingungen, die in der freien Luft herrschen, seine Gesamtmenge in der Schale nicht erhalten kann. Nach den Vorstellungen der kinetischen Gastheorie werden die am raschesten sich bewegendenden, an der Oberfläche des Wassers befindlichen Moleküle infolge molekularer Bewegung aus der Flüssigkeit sich entfernen und in die darüberliegenden Luftschichten übergehen, die ein ganz bestimmtes Maß von Wassermolekülen aufnehmen können, das von verschiedenen physikalischen Faktoren bestimmt wird. Das Wasser befindet sich als Wasserdampf in der Luft. Umgekehrt fallen während dieser Zeit dauernd aus dem Wasserdampf Dampfmoleküle in die Wasseroberfläche zurück, doch ist die Gesamtzahl dieser Moleküle geringer, solange die Luftschicht über der Fläche nicht ihre maximale Zahl von Wasserdampfmolekülen aufgenommen hat, also nicht wasserdampfgesättigt ist. Erst in dem Augenblick, wo dieser Zustand erreicht ist, werden gleichviel Moleküle aus der Wasseroberfläche austreten als von der Luft in diese zurückfallen. Die Verdunstung ist in diesem Falle aufgehoben, und wenn für die pflanzlichen Systeme diese Bedingung erfüllt ist, so kann naturgemäß von einem Fortgang der Transpiration nicht mehr gesprochen werden. Der Gleichgewichtszustand wird nun im allgemeinen in der freien Luft nicht erreicht, da eine fortwährende Änderung der Luft sich vollzieht, indem immer neue Wasserdampf aufnehmende Schichten über die Wasserfläche zu liegen kommen, was ein vollständiges Sichverflüchtigen des Wassers aus der Schale zur Folge hat. Diesen geschilderten Vorgang nennt man Verdunstung, ihm unterliegen vornehmlich die Gase und die Flüssigkeiten, die Wasserverdunstung zu betrachten ist nun unsere eigentliche Aufgabe. Die Verdunstungsanalyse begnügt sich keineswegs mit dieser qualitativen Feststellung einer elementaren, molekular-kinetischen Erscheinung, sondern sucht die *Geschwindigkeit der Verdunstung*, d. h. den Wasserdampfaustausch pro Zeiteinheit und die Funktionsgrößen aller, die Verdunstungsgeschwindigkeit bestimmenden Faktoren gesetzmäßig festzulegen. Die qualitativen Vorstellungen wären schon ausreichend, die Richtigkeit der älteren Transpirationsversuche physikalisch verständlich zu machen, die seit MUNTINGH (1672), WOODWARD (1699), HALES (1727), DUHAMEL DU MONCEAU (1758), BJERKANDER (1773), SENEBIER (1800), KNIGHT (1803) u. a. angestellt wurden. Eine ausführliche Darstellung

dieser Untersuchungen, wo schon mitunter die ersten Ansätze des Messens der Transpirationswassermengen sich finden, ist hier nicht möglich. Eine ungeheure Zahl von Arbeiten des 19. Jahrhunderts wären sodann noch aufzuzählen, die, obgleich sie quantitative Messungen darstellen sollten, nur Beiträge zur qualitativen Analyse sein können. Im übrigen werden manche Arbeiten dieser Epoche an geeignetem Ort Erwähnung finden.

## 2. Die Grundlagen der Verdampfung in unbewegter Luft.

Die Geschwindigkeit der Verdunstung ist nun um so größer, je größer die Zahl der rasch an der Oberfläche der Flüssigkeit sich bewegenden Wassermoleküle ist, weil die Wahrscheinlichkeit, daß Moleküle sich entfernen, dadurch vergrößert wird. Die Molekularbewegung nimmt mit steigender Temperatur zu, so daß durch eine Temperaturerhöhung im System eine Verdunstungssteigerung bedingt ist. Ist die Temperatur  $T_1 > T_0$ , so wird die Verdunstungsmenge

$$V_{T_1} > V_{T_0},$$

wobei wir Konstanz der anderen Faktoren voraussetzen. Nach der kinetischen Gastheorie wird in einem Flüssigkeitssystem durch Temperaturerhöhung der Dampfdruck erhöht, was in anderem Bilde die eben geschilderten kinetischen Vorstellungen wiedergibt. Die Erhöhung des Dampfdrucks im System durch Temperaturerhöhung führt zu einer Steigerung der Verdunstung. Auf die pflanzlichen Systeme angewandt, kann demnach eine Transpirationssteigerung Folge einer Temperaturerhöhung sein.

Nun ist aber die Verdunstung keineswegs nur von der Dampfspannung des Systems, die Funktion der Temperatur ist, allein abhängig, sondern auch von dem Druck des Wasserdampfes in der Luft, die über dem System liegt. Die Gaskinetik, die uns verständlich macht, daß Druckdifferenzen sich auszugleichen suchen (die Spannungsdifferenzen in System und Außenluft einem Ausgleich zustreben), gibt uns auch die bildhafte Erklärung des Ausgleichs von Konzentrations- bzw. Dichteunterschieden in dem vorliegenden Falle an die Hand. Freilich decken sich nur bei Gasen die Anschauungen der „Drucke und Konzentrationen“ sozusagen völlig und sind bei Flüssigkeiten nur bedingt anwendbar; sobald wir aber die Grenzschicht der Flüssigkeit der Luft selbst als Gasphase annehmen, steht einer gleichsinnigen Verwendung beider Bilder nichts mehr im Wege. Die erfolgreiche Anwendung der Gasdiffusion auf die Verdampfung von Flüssigkeiten rechtfertigt diese Überlegungen.

Der Ausgleich der Konzentrationsdifferenzen (Dichtedifferenz) stellt sich der Physik als Diffusionsvorgang dar, und mutatis mutandis können wir den eben dargelegten kinetischen Massenaustausch als Diffusionsvorgang ansehen. Die Analyse der Verdunstung kann nun entweder in dem einen oder dem anderen Bilde, als Druck- oder als Konzentrationsausgleich

begonnen werden; im Massenaustausch betrachtet änderte sich nur das statistische Element. Hier, wo es nur darauf ankommt, die Verdunstung spezieller Systeme zu verstehen, ist eine allgemeine, physikalische Darstellung in einem der Bilder nicht vonnöten. Die Übertragung des einen bildhaften Begriffes auf den anderen bietet dem mit der Gastheorie Vertrauten keine Schwierigkeiten.

Die Geschwindigkeit der Verdunstung ist nun abhängig von dem Potential der Dampfspannung, das zwischen dem verdunstenden System und dem Dampfdruck der Luft besteht. Ist der Verdunstungsprozeß stationär, so ist durch die Gleichung (1) die Dampfmenge  $v$  gegeben, die in der Zeiteinheit durch eine Einheit der Niveauläche im Abstand  $x = 0 \dots n$  von dem Verdunstungssystem diffundiert:

$$v = \frac{k}{P - p} \cdot \frac{dp}{dx}, \quad (1)$$

wobei  $k$  der Diffusionskoeffizient des Wasserdampfes gegenüber demjenigen Gas (Luft) ist, in welches die Diffusion erfolgt;  $p$  ist der Partiärdruck des Dampfes in einer beliebigen Niveauläche, welche durch die, in der Richtung der zur Verdunstungsfläche senkrecht gemessenen Abszisse  $x$  definiert ist.

Da  $v$  und  $k$  von  $x$  unabhängig sind,  $P$  überall denselben Wert haben soll, kann man die Gleichung (1) nach STEFAN (1881) umformen:

$$v = k \cdot \frac{d}{dx} (P - p), \quad (2)$$

$$v = \frac{k}{h} \cdot \log \frac{P - p''}{p - p'}. \quad (3)$$

$p'$  ist jetzt der Partiärdruck des Dampfes an der Wasseroberfläche,  $p''$  der Dampfdruck in einem gewissen Abstand über der Fläche.

Ehe die mathematische Ableitung an Hand der Arbeiten von STEFAN (1873 und 1881) weitergeführt wird, muß zuvor auf die Bedeutung des Partiär- und Gesamtdruckes für die Verdunstung hingewiesen werden, sowie auf den Wert des Diffusionskoeffizienten.

Der Gasdruck über einem System in freier Luft ist gleich der Summe der Partialdrucke der Luft und des Dampfdruckes, vor allem des Eigendampfes, wenn das System ein verdunstendes ist. Bezeichnen wir den Gesamtdruck mit  $P$ , den der Luft mit  $p_L$ , den Dampfdruck mit  $p_D$  und den Druck eines beliebigen anderen Gases mit  $p_N$ , so ist

$$P = p_L + p_D + p_N. \quad (4)$$

Damit wird das NEWTONSche Gesetz der Partialdrucksumme ausgedrückt. Ist  $p_N = 0$ , so ist

$$P = p_L + p_D. \quad (5)$$

Im allgemeinen ist der bei der Transpiration pflanzlicher Systeme herrschende Gesamtdruck durch  $P$  (5) dargestellt; findet jedoch die

Transpiration in einer Atmosphäre statt, die andere Gase in der Luft enthält (ätherische Öle, Narkoseversuche), so ist die Gleichung (4) in Anwendung zu bringen (siehe S. 95 und Teil II).

Betrachten wir die Verdunstung als kinetischen Prozeß, ohne die Verdunstungsgeschwindigkeit zu ermitteln, so erfolgt die Verdunstung ganz unabhängig von dem Gesamtdruck und nur der Partiärdruck des Wasserdampfes entscheidet über *Beginn* und *Ende* des Prozesses. Die Drucke des Wasserdampfes zwischen dem System und der Luft streben einem Gleichgewichtszustand zu, der mehr oder weniger schnell erreicht wird. Handelt es sich aber darum, in welcher *Zeit* eine *bestimmte* Wassermenge verdunstet, so ist der Gesamtdruck aller anwesenden Gase zu berücksichtigen, was durch die gaskinetischen Vorstellungen verständlich wird, experimentell sich bestätigen läßt und eine thermodynamische Notwendigkeit ist. Bei dem Transpirationsprozeß, wobei es sich im Rahmen der gesamten physiologischen *Leistungen* stets um die *Verdunstungsgeschwindigkeiten* handelt, ist demnach nicht nur der Partiärdruck des Wasserdampfes, sondern auch der anderer Gase, vor allem der *Luftdruck* (siehe S. 93) und gegebenenfalls der Partiärdruck ätherischer Öldämpfe (siehe S. 95) zu berücksichtigen.

Die Bedeutung des in die Gleichungen aufgenommenen Diffusionskoeffizienten  $k$  möge gleich hier erörtert werden. Ohne den allgemeinen theoretischen Wert des Diffusionskoeffizienten darzutun, können wir in ihm einen gewissen Ausdruck physikalischer, spezifischer Eigenschaften der am Diffusionsprozeß sich beteiligenden Molekülarten sehen. Eine von O. E. MEYER (1877) entwickelte Gleichung (6) verschafft uns einen Einblick:

$$K = \frac{1}{2N} (N_1 \Delta_2 \Omega_2 + N_2 \Delta_1 \Omega_1), \quad (6)$$

$\Omega_1$  und  $\Omega_2$  bedeuten die mittleren Geschwindigkeiten der zwei an der Diffusion sich beteiligenden Gase (in unserem speziellen Falle Wasserdampf/Luft), wobei  $N_1$  und  $N_2$  die Zahl der Moleküle jeder Art in der Raumeinheit ist.  $N$  ist die Summe beider. Mit  $\Delta_1$  und  $\Delta_2$  sind die mittleren Entfernungen von den ursprünglichen Schichten vor der Diffusion bezeichnet, die kleiner als die mittlere Weglänge der Moleküle sind.

LOSCHMIDT (1870) hat mit der Formel

$$k = \frac{a}{\sqrt{m_1 \cdot m_2}} \quad (7)$$

einen Approximativausdruck des Diffusionskoeffizienten gegeben, der ganz allgemeine Gültigkeit hat. Mit  $m_1$  und  $m_2$  sind die Molekulargewichte der diffundierenden Gase bezeichnet. Die empirischen Befunde zeigen keine allzu großen Abweichungen von den theoretisch errechneten.  $a$  hat den Wert 2,527, wenn der Koeffizient im C.G.S.-System ausgedrückt wird. Die theoretische Berechnung von STEFAN (1871/72) und die experimentellen Befunde von BROWN und ESCOMBE (1900) ermittelten

den Diffusionskoeffizienten für Wasserdampf/Luft  $k = 0,230$ . Die Abhängigkeit von der Temperatur und dem Luftdruck gibt Gleichung (8) wieder.

$$k = 6,230 \cdot \left(\frac{273+t}{273}\right)^2 \cdot \frac{760}{p}, \quad (8)$$

wobei  $t$  und  $p$  die speziellen Angaben sind. Für  $t = 0$  und  $p = 760$  mm ist  $k = 0,230$ .

Die Größe des Diffusionskoeffizienten wird bei Anwesenheit anderer hochmolekularer Gase, wie es die ätherischen Öle sind, herabgesetzt, was sich vor allem aus der Formel (7) direkt ablesen läßt. Die Formel (6) verdeutlicht auch, daß  $k$  mit kleiner werdenden  $\Omega$  fällt. Die mittleren Weglängen fallen mit steigenden Molekulargewichten (siehe Tabelle bei O. E. MEYER). Effektiv entspricht eine Vergrößerung des Diffusionskoeffizienten einer Verdunstungssteigerung. Findet die Transpiration pflanzlicher Systeme bei höherer Temperatur, geringem Luftdruck und bei Nichtvorhandensein anderer, hochmolekularer Gase statt, so ist der Diffusionskoeffizient größer, als wenn die Temperatur relativ niedriger, der Luftdruck relativ höher ist und etwa ätherische Öle sich in der Luft befinden. Die Beziehungen, die sich zwischen Diffusionskoeffizienten und der „Massenaustauschzahl“ ergeben, werden wir später darlegen.

Die Gleichungen (1), (2) und (3) genügen den Diffusionsbedingungen in einer Röhre, erfolgt aber die Verdunstung von einer freiliegenden, nicht umrandeten Wasserfläche aus derart, daß nach den gaskinetischen Vorstellungen auch Wasserdampfmoleküle nicht nur senkrecht nach oben diffundieren, sondern ohne jede bevorzugte Richtung nach allen Seiten, also auch in horizontaler Richtung von der Fläche in den Raum abgehen, so sind die Formeln nicht mehr ausreichend. An allen Stellen in der Oberfläche der Wasserschale, die wir als speziellen Fall im Auge behalten wollen, ist der Partiärdruck des Wasserdampfes gleich groß und gleich dem Sättigungsdruck bei der *Temperatur*  $t$  des *Systems*. Der Partiärdruck außerhalb des Systems, d. h. in einem beliebigen Abstand über dem System, muß mit wachsender Entfernung abnehmen. Geometrisch definierbar bleiben die Punkte gleichen Dampfdruckes, welche die Konstruktion von Flächen erlauben. Kontinuierliche Reihen des Dampfdruckgefälles ergeben sozusagen die *Stromlinien* der Diffusion. Zu lösen ist jetzt nur die Aufgabe, den Verlauf der Strömungslinien und die Gestalt der Flächen gleichen Dampfdruckes zu ermitteln. Damit kommen wir zu dem *Kardinalproblem* der *Verdunstungsphysik* als *Grundlage* der *Transpiration*. Soviel läßt sich von vornherein sagen, daß die *Größenordnung* und die *Form* der verdunstenden Systeme über den Verlauf der Strömungslinien und die Lage und Ausbildung der Dampfdruckflächen entscheidet. Es handelt sich dabei um die Eruiierung des Diffusionsfeldes, womit SEYBOLD (1927) heuristisch den Diffusionsprozeß bei speziellen Systemen zu analysieren versuchte.

STEFAN (1881) hat theoretisch für die Verdunstungsgeschwindigkeit  $v$  eines Gases von einer freien, nicht umrandeten Wasserfläche aus, die Formel entwickelt:

$$v = -\frac{k}{P-p} \cdot \frac{d\phi}{dn}, \quad (9)$$

die mit Ausnahme des Differentialquotienten der Gleichung (1) identisch ist. Die Größen der Gleichung (6) entsprechen denen von (1).  $\frac{d\phi}{dn}$  ist aber der Differentialquotient des Partialdruckes  $\phi$  nach der Richtung der Normalen zur Niveaulfläche. Aus der Gleichung (9) bekommen wir die Gleichung (10)

$$v = -k \cdot \frac{d}{dn} \log \frac{P-p_0}{P-p}. \quad (10)$$

$p_0$  ist in dieser Gleichung eine Konstante, der Partialdruck des Wasserdampfes in einem bestimmten Abstand von der Wasseroberfläche. Setzen wir

$$U = \log \frac{P-p_0}{P-p},$$

so wird Gleichung (10)

$$v = -k \cdot \frac{dU}{dn}. \quad (11)$$

Daraus läßt sich unter der Bedingung, daß in stationärem Zustand jede Volumeinheit des Diffusionsfeldes dieselbe Menge Wasserdampf aus- und eintritt, angeben:

$$\frac{d^2U}{dx^2} + \frac{d^2U}{dy^2} + \frac{d^2U}{dz^2} = 0. \quad (12)$$

Die Elektrostatik und die Theorie der Wärmeleitung liefern analoge Gleichungen. Befindet sich ein mit Elektrizität gut geladener Leiter in einem nichtleitenden Medium, so ist für jeden Punkt im Medium durch das Potential  $U$  der Ladung die Gleichung befriedigt. Wird die Dichte mit  $\rho$  bezeichnet, so kann geschrieben werden:

$$4\pi\rho = -\frac{dU}{dn}. \quad (13)$$

Ohne die weitschweifige Entwicklung der Gleichung weiter zu verfolgen, erhält STEFAN durch sinnvolle Umformung aus den genannten Gleichungen für die Verdampfungsmenge  $V$  die Gleichung

$$V = r \cdot \log \frac{P-p_0}{P-p_1}, \quad (14)$$

wobei  $r$  der Radius der verdunstenden Fläche,  $P$  der Gesamtdruck des Wasserdampfes und der Luft,  $p_0$  die Dampfspannung in der umgebenden Atmosphäre und  $p_1$  die konstante Maximalspannung der Flüssigkeitsoberfläche bedeutet. Die Verdunstung wäre demnach nicht der Fläche des Systems, sondern dem Umfange desselben proportional. Ist die Verdunstungsfläche umrandet und der Rand genügend hoch, so

erfolgt gemäß den Formeln (1), (2) und (3) die Verdunstung flächenproportional. Darauf ist später noch zurückzukommen.

Über die Schwierigkeit einer exakten Bestimmung des Dampfdruckes  $p_0$  hinwegsehend, der bei Vergleichssystemen sich als nicht genau bestimmbar erweist, ist eine allgemeine Formel der Verdunstung angewendet worden. Sind  $r_1$  und  $r_2$  die Radien zweier Verdunstungsflächen und  $V_1$  und  $V_2$  die Verdunstungsmengen pro Zeiteinheit, so wäre nach Gleichung (14), unter Gleichsetzung des Ausdrucks:

$$\frac{P - p_0}{P - p'} = k$$

für beide Flächen

$$\frac{V_1}{V_2} = \frac{r_1}{r_2}. \quad (15)$$

Erfolgte die Verdunstung proportional den Flächen, so gälte

$$\frac{V_1}{V_2} = \frac{r_1^2}{r_2^2}. \quad (16)$$

Wie wir nun sogleich sehen werden, ergab sich, daß den empirischen Befunden weder Gleichung (15) noch (16) genügten, so daß nur die allgemeinste Formulierung der Verdunstung

$$\frac{V_1}{V_2} = \frac{r_1^n}{r_2^n} \quad (17)$$

anwendbar ist, wobei der Verdunstungsexponent  $n$  empirisch zu ermitteln ist. Dieser Aufgabe unterzogen sich eine Reihe von Arbeiten der letzten Jahre, deren Ergebnisse sogleich zu besprechen sein werden.

STEFANS theoretische Ableitung erlaubte nun geometrisch die Strömungslinien gleichen Dampfdruckgefälles und die Flächen gleicher Dampfdrucke darzustellen. Die Strömungslinien sind konfokale Hyperbeln, deren Brennpunkte innerhalb der Verdunstungsfläche (Beckenrand) liegen. Die Flächen gleichen Dampfdruckes erweisen sich als Rotationsellipsoide, wobei die kleinen Rotationsachsen durch den Mittelpunkt der Verdunstungsfläche gehen. Kommen die Brennpunkte dieser Rotationsellipsoide, die meist nur als halbe Ellipsoide sich ausbilden, auch innerhalb des Verdunstungssystems zu liegen, so hat die erste experimentelle Untersuchung von v. PALLICH (1897) die theoretischen Ableitungen von STEFAN nicht voll bestätigen können. Es erwies sich vielmehr, daß das Achsenverhältnis der Rotationsellipsoide, analytisch-geometrisch gesprochen, die lineare Exzentrizität (große Achse : kleine Achse) größer ist, (im speziellen Falle von v. PALLICH statt 51 mm nach STEFAN, 95 mm), als STEFANS theoretische Abhandlung erheischt. Die Rotationsellipsoide gleichen Dampfdruckes haben eine flachere Gestalt als nach STEFANS Ableitung; die „Strömungslinien“ biegen weniger stark nach außen. In der Abb. I sind die Verhältnisse wiedergegeben. Die ausgezogenen Kurvenzüge sind die theoretischen STEFANS, die gestrichel-

ten die experimentell ermittelten v. PALLICHs. Die außerordentliche Schwierigkeit der Dampfdruckbestimmung über der Fläche gibt den Formeln eine große Unsicherheit. Der Vergleich zweier Systeme verschiedener Größe erlaubt nun keineswegs für beide eine Gleichsetzung des Ausdrucks

$$\frac{P - p_0}{P - p'}$$

so daß die Verdunstung  $V = 4rk$  wäre, vielmehr scheint die Bildung der Rotationsellipsoide gleichen Dampfdruckes stark von der Größe des Systems abhängig. Bezeichnet man ganz allgemein die über dem System sich befindliche Dampfmenge als Dampfhaube, ohne sie in analytisch-geometrische Schichten zu zerlegen, so handelt es sich nur darum, die Gestalt und die Dichte der Dampfhaube zu eruieren.



Abb. 1. Verdunstung aus einem kreisförmigen System. Mit den ausgezogenen Linien ist der theoretische Verlauf der Strömungslinien gleichen Dampfdruckgefälles (konfokale Hyperbelbögen) und eine Fläche gleichen Dampfdruckes über dem System (Ellipsenbogen) wiedergegeben. Die gestrichelten Linien entsprechen empirischen Befunden. S. Text. Nach v. PALLICH 1897.

Daß eine geometrisch erfaßbare Dampfhaube sich bildet, setzt unbewegte Luft voraus. Für die Verdunstung und Transpiration im Massen- und Energieaustausch wurde ganz allgemein die unbewegte Luft, schlechthin Ruhe, als der allgemein gültige Fall dieses Prozesses angesehen, während unlängst durch SEYBOLD (1929) eindeutig bewiesen wurde, daß die Verdunstung und die Transpiration in Ruhe als ganz spezieller Fall des Massen- und Energieaustausches zu gelten hat. Die von STEFAN und v. PALLICH geschilderten grundlegenden Verdunstungsgleichungen gelten nur für völlig unbewegte Luft. Es erweist sich ratsam, den Massenaustausch zuerst in bewegter Luft weiter zu verfolgen, um hernach die Ruheverhältnisse spezieller Verdunstungssysteme und die Anwendung auf die Transpiration kennen zu lernen.

### 3. Die Grundlagen der Verdunstung in bewegter Luft.

Ist die bewegte Luft, d. h. Wind, hinreichend stark genug, besitzt er also die nötige Geschwindigkeit (m/sec), daß die aus der Oberfläche an allen Stellen des Systems gleich häufig ausgetretenen Wasserdampfmoleküle sofort abgeführt werden, so erfolgt die Verdunstung nach der Gleichung

$$V = k \cdot r^2 (p_1 - p_0), \quad (18)$$



wobei  $p_1$  den Dampfdruck des Systems,  $p_0$  den der Außenluft darstellt. Abgesehen ist hierbei von dem Partiärdruck der Luft. Erfüllt der Wind für zwei Flächen verschiedener Größe (bei gleichem Eigendampfdruck und gleicher Verdunstung unter denselben Außenbedingungen) die gestellte Forderung, so ist

$$\frac{V_1}{V_2} = k \cdot \frac{r_1^2}{r_2^2} \quad (19)$$

Nun ist es sehr wohl möglich, daß ein Wind bestimmter Stärke für eine bestimmte Größe der Fläche diese Forderung erfüllt, für die andere aber nicht, so kann die Gleichung (19) nicht befriedigt werden. Wenn zwei Systeme, die in einem Verhältnis der verdunstenden Oberflächen 1 : 4 stehen, bei einer Größenordnung der Systemradien von etwa 1—20 cm, so ergibt sich experimentell, daß die Verdunstungsgrößen sich approximativ wie 1 : 3 verhalten (RENNER 1911, GALLENKAMP 1917, 1919, WALTER 1926, SIERP und SEYBOLD 1927 u. a.). Ganz allgemein läßt sich aber sagen, daß die Verdunstung des flächenkleineren Systems im Winde relativ größer ist, als die des größeren. GALLENKAMP (1917, 1919) und JEFFREYS (1918) lieferten die ersten Grundlagen der Verdunstung im Winde, insbesondere beschäftigen sich die Arbeiten von BURGER (1917) und JEFFREYS (1918) mit der Theorie dieses Vorganges. Die Theorie kann kurz gefaßt mathematisch nicht wiedergegeben werden, da die Entwicklung der Gleichungen ohne Hinweis auf die elementaren Begriffe der Differential- und Integralrechnungen nur dem mathematisch gut bewanderten zu Nutzen käme; im übrigen hat TREIDEL als Anhang zu der Untersuchung von WALTER (1926) eine gut verständliche Darstellung der Theorie der Windverdunstung von JEFFREYS gegeben. Ohne mathematische Formulierung vermögen wir einen ausreichenden Einblick in die Vorstellungen zu gewinnen, welche sich die Verdunstungstheoretiker gebildet haben und welche durch experimentelle Daten gestützt werden konnten. Vorteilhaft beachten wir schon jetzt die Größenordnungen der Verdunstungsflächen; dem Gegenstand der Untersuchung nach unterscheiden wir: 1. Verdunstungssysteme mittlerer Blattgröße (Durchmesser etwa 0,5—50 cm), womit nicht gesagt sein soll, daß größere oder kleinere Blattflächen nicht vorhanden und unter den zu erörternden Gesichtspunkten nicht zu betrachten wären; 2. Verdunstungsflächen kleinster Größen mit einem Durchmesser von etwa 10—100  $\mu$ , wobei ebenfalls die Gültigkeitsgrenzen dieser Verdunstungsgesetze nicht absolut festgelegt sind. Die kleinen Flächen treten zu Porensystemen zusammen; es wird daher ganz allgemein die Verdunstung von  $n$  Poren summarisch behandelt. Die Verdunstungssysteme bezüglich ihrer Größenordnung rein physikalisch auseinander zu halten, war die Forderung von BROWN und ESCOMBE (1900), vor allem aber die von SIERP und NOACK (1921) und SIERP und SEYBOLD (1927). Physiologisch

ist diese Scheidung geboten hinsichtlich der kutikulären und stomatären Transpiration (siehe S. 112ff).

Die Richtung der bewegten Luft ergibt für das dem Winde ausgesetzte verdunstende System zwei verschiedene Seiten. Indem der Wind von der *Luv-* zur *Lee-*Seite streicht, nimmt er die von der Oberfläche abgegebenen Wasserdampfmoleküle weg. Da der Wind aber zuerst auf die Luvseite auftrifft, dort Dampfmoleküle aufnimmt, ist er an der Leeseite relativ wassergesättigter als an der Luvseite. Die Absättigung der bewegten Luft längs Luv-Lee bedingt naturgemäß, daß die an der Leeseite liegenden Teile des Systems bei konstantem Wind dauernd unter

einem relativ größeren anderen Dampfdruck der Atmosphäre verdunsten als die an der Luvseite gelegenen. Ist der Dampfdruck im System an allen Stellen gleich, so ist die Luvseite die bevorzugte Stelle erhöhter Verdunstung in bezug auf die Leeseite. Die Abb. 2 gibt den Verdunstungsabfall von Luv-Lee wieder, der sich aus vielen Versuchen von SIERP und SEYBOLD (1927) und SEYBOLD (1927) ableiten läßt. Hat das System einen geringen

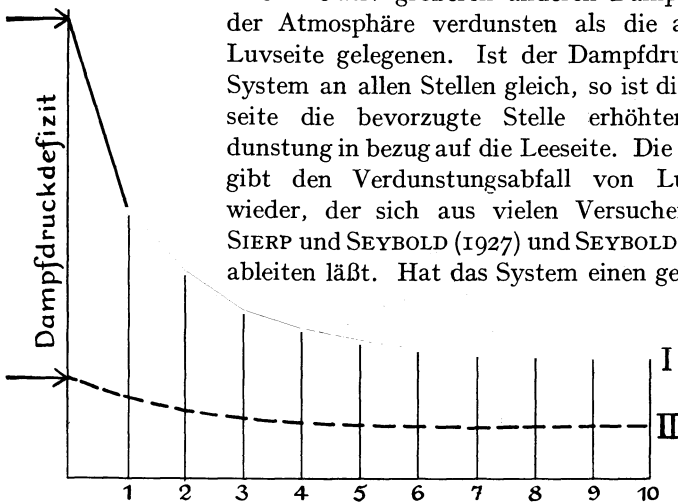


Abb. 2. Schematische Darstellung der Verdunstungszustände in bewegter Luft. Die Abnahme des Dampfdruckdefizits längs Luv-Lee (Pfeile geben die Windrichtung an) über einem System (0 . . . 10). Das Dampfdruckdefizit der an der Luvseite auftreffenden Luft ist bei I größer als bei II und der Kurvenabfall bei I steiler als bei II. Nach SEYBOLD 1927.

Durchmesser, so daß von einer bevorzugten Verdunstungsseite nicht mehr zu sprechen ist, so ist die Gleichung (18) hinreichend erfüllt: die Verdunstung erfolgt also flächenproportional. Die experimentelle Entscheidung vermag allein anzugeben, von welchen Größen an wir eine flächenrelative Verdunstung haben.

Daß die Windgeschwindigkeit einen bedeutenden Einfluß auf den Verdunstungsabfall ausübt, demnach auch darüber entscheidet, ob eine Fläche flächenrelativ verdunstet oder nicht, geht aus den empirischen Befunden und theoretischen Ableitungen von SEYBOLD (1927, 1929) hervor. Je stärker der Wind ist, um so wahrscheinlicher kommt den hinter Luv liegenden Teilen des verdunstenden Systems die an der Luvseite auftreffende Luft mit bestimmtem Dampfdruck zu, so daß diese Partien noch ebenso stark wie die Luvseite selbst verdunsten können. Die Stei-

gerung der Windgeschwindigkeit bei unveränderter Flächenausdehnung kann zu demselben Resultat führen, wie eine entsprechende Verkleinerung der Flächen bei gleichbleibendem Winde. Erfolgt nun die Verdunstung im Winde längs Luv-Lee verschieden stark, so kann naturgemäß die Verdunstung nicht mehr flächenrelativ sein und die ganz allgemeine Formel ohne Beachtung der Dampfdruckpotentiale

$$V = k \cdot r^n \quad (20)$$

findet häufig Anwendung. Die Werte für  $n < 2$  sind von Fall zu Fall empirisch zu ermitteln. BURGER (1917) und JEFFREYS (1918) errechnen rein theoretisch die Höhe des Exponenten, was mit empirischen Befunden von THOMAS und FERGUSON (1917) u. a. mehr oder weniger gut übereinstimmte. BURGER bestimmt  $n = 1,66$ , JEFFREYS  $n = 1,5$ , GALLENKAMP (1917, 1919), der auch einige experimentelle Daten mitteilt, gibt die Verdunstung mit der approximativen Formel

$$V = \sqrt{r^2 \cdot r} \quad (21)$$

an, was JEFFREYS' Exponent 1,5 entspricht. WALTER fand bei seinen Untersuchungen Exponentenwerte von 1,6—1,7, doch dürfen die Modellversuche nicht auf die Transpiration pflanzlicher Systeme übertragen werden. Aus dem umfangreichen Zahlenmaterial von SIERP und SEYBOLD (1927) und SEYBOLD (1927, 1929) ergibt sich ohne weiteres, daß die Höhe des Exponenten nicht nur von der Größe des verdunstenden Systems und der Windgeschwindigkeit abhängig ist, sondern daß das Dampfspannungspotential: System/Luft ebenso großen Einfluß hat. Der dem Dampfdruck der Luft allgemein zugeordnete Parameterwert der Verdunstungsgleichungen ist nicht zulässig, vielmehr ist von Fall zu Fall zu entscheiden, wie die Absättigung der Luft mit Wasserdampf als Funktion der Dampfdruckpotentiale erfolgt.

Außerdem ist nachdrücklichst zu betonen, daß die Verdunstungsgesetze relativ großer freier Wasserflächen, und um solche hat es sich bisher nur gehandelt, keineswegs ohne weiteres für die Transpirationssysteme der Blätter Gültigkeit haben. Zu beachten sind die Verdunstungsgesetze jedenfalls bei Verdunstungsschalen, die als Evaporimeter Verwendung finden (siehe S. 88).

#### 4. Spezielle Ergebnisse der Verdunstung in bewegter Luft.

**a) Verdunstungssysteme mittlerer Blattgröße.** Ist die Transpiration eines Blattsystems so groß wie die Verdunstung einer freien Wasserfläche, so können die Verdunstungszustände der Evaporation auf die Blätter direkt Anwendung finden, wenn die häufig gemachte Annahme richtig ist, daß ein System kleinster Poren maximal ebenso stark verdunstet wie eine flächengleiche freie Wasserfläche. Die strittige Frage wird im folgenden erörtert werden; zunächst mögen für den Sonderfall pflanzlicher Differenzierung, daß die Transpiration gleich oder annähernd

der Evaporation ist (siehe S. 108), einige wichtige Daten mitgeteilt werden, die vornehmlich mit Modellen (wasserdurchtränkten Pappstücken, Gipsblöcken und Ähnlichem) ausgeführt worden sind. Die Abhängigkeit der Verdunstung von der Größe der Flächen und der Windgeschwindigkeit ist besonders von SEYBOLD (1927 und 1929) untersucht worden, nachdem von SIERP und SEYBOLD (1927) die ersten experimentellen Grundlagen zu diesen Versuchen geschaffen wurden. SIERP und SEYBOLD vermochten mittels der Differenzierungsversuche, die sie mit Pappstücken verschiedener Dimensionen anstellten, eine Reihe grundlegender Fragen zu klären, die bis dahin vielfach unkritisch beantwortet zu teleologischen Deutungen Anlaß gaben.

Die Orientierung der Verdunstungsflächen mit ungleichen Dimensionen in bezug auf die Windrichtung (alle nichtkreisförmigen Flächen) spielt nach der Vorstellung der Luftabsättigung Luv-Lee eine Rolle. Ist bei einem Rechteck die Seite  $a > b$ , und bezeichnet man die Verdunstung, wenn das Rechteck in der Hauptausdehnung ( $a$ ) quer zur Windrichtung steht, mit  $V_1$ , wenn das Rechteck mit der Hauptrichtung ( $a$ ) aber in der Richtung des Luftstromes orientiert ist mit  $V_2$ , so soll sich das Verdunstungsverhältnis ausdrücken in der Proportion

$$V_1 : V_2 = a\sqrt{b} : b\sqrt{a}, \quad (22)$$

wobei jedenfalls  $V_1 > V_2$  (siehe GALLENKAMP 1919 und WALTER 1926) ist. Die experimentelle Prüfung von SIERP und SEYBOLD (1927) ergab aber, daß die Gleichung (22) keineswegs einen großen Gültigkeitsbereich hat. GALLENKAMP hat bereits die richtige Deutung der Abweichungen gegeben. Die auf die Luvseite auftreffende Luft streicht nicht nach den theoretischen Voraussetzungen kontinuierlich bis zur Leeseite, sondern es bricht immer seitlich neue Luft ein, kurzum, „die Luftmoleküle irren von der geradlinigen Bahn ab“. Bei der Frage der Turbulenz kommen wir auf diese Verhältnisse zurück.

Für komplizierte Formen (Modelle hand- und fiederförmiger Blätter) hat SEYBOLD (1927, 1929) Daten mitgeteilt. Die Arbeit von WALTER (1926) enthält ebenfalls einige diesbezügliche Versuche, die aber unter unzureichend definierten und inkonstanten Bedingungen angestellt wurden. Eine allgemeine Zusammenfassung der mit speziellen Systemen gewonnenen Daten ist nicht möglich, und es kann nur prinzipiell gesagt werden, daß die Verdunstungsgröße ganz von dem Grade der Differenzierung bzw. der gegenseitigen Lage der Einzelteile der gegliederten Fläche abhängig ist. Je zerteilter die Fläche ist und je weiter die Einzelteile der Fläche voneinander entfernt sind, um so mehr ist ein Abirren der Luft längs Luv-Lee begünstigt und um so mehr wird die Verdunstung flächenrelativ erfolgen. Die Differenzierungsversuche von SIERP und SEYBOLD (1927) geben den Schlüssel zum Verständnis dieser Zustände. Eine Verdunstungserniedrigung des Systems, was entweder durch die

Erniedrigung der Dampfspannung im System, oder durch Erhöhung der Dampfspannung in der Atmosphäre erfolgen kann, drückt sich gleichsinnig in einer Verdunstungsexponentenerhöhung (Gleichung 20) aus, so daß bei pflanzlichen Systemen mit flächenrelativ geringer Transpiration bezüglich einer Evaporationsfläche der Transpirationsexponent nahe an 2 herankommt, wenn das Blatt einen gewissen Differenzierungsgrad erreicht hat. SEYBOLD (1929) hat an Systemen mit verminderter innerer Dampfspannung, was effektiv eine geringere Verdunstung ausmacht, nachweisen können, daß Modelle verschiedener Differenzierung nahezu flächenrelativ verdunsten. Diese Versuche bilden in erster Linie die Basis für weitere Untersuchungen. Die Gestaltmannigfaltigkeit der Transpirationssysteme (vor allem der Laubblätter) läßt sich auf keinen Fall kausal als „Anpassung“ erklären, wie dann und wann versucht wurde.

In derselben Weise wie eine Differenzierung der Verdunstungsfläche und eine Verschmälerung der Querseite in bezug zur Windrichtung eine Abirrigung der theoretisch vorstellbaren Luftströmung begünstigt, wirkt eine dauernde Lageveränderung der Verdunstungsfläche bzw. der Transpirationsfläche eines etwa im Winde schaukelnden Blattes. URSPRUNG (1903) hat eingehend die Einstellung der Blattlamina im Winde studiert und die Zitterpappel ist ein bekanntes Beispiel. Die „zweckmäßige“ Einstellung der Blätter in die Windrichtung ist ebenso phantastisch, wie die ernstlich ausgesprochene Meinung, daß der Wind auf die Blätter einen formgestaltenden Einfluß hat und die Heimat des graminoiden Blattes die windreiche Steppe ist, wobei die Blätter in die Länge gezogen wurden.

Die ganze Frage der Verdunstung im Winde bei Flächen mittlerer Blattgröße läßt sich viel allgemeiner behandeln, wenn wir Verdunstungsflächen ohne bevorzugte Dimensionen wählen, also Kreisscheiben. Der Verdunstungsabfall Luv-Lee läßt sich mittels dieser nicht so günstig untersuchen, wohl aber ist es möglich, die Beziehungen der Verdunstung zwischen Größenordnung und Windstärke zu eruieren. Luv- und Lee-seite lassen sich naturgemäß bei einem System in bewegter, gleichgerichteter Luft nicht aufheben, jedoch können durch dauernde Drehung der Verdunstungsscheiben bei experimentellen Untersuchungen viel allgemeinere Verhältnisse geschaffen werden (siehe SEYBOLD 1929).

Die oben erwähnten Darlegungen der Größen der Verdunstungsflächen und der Windstärken fanden in verschiedenen Untersuchungen eine hinreichende Bestätigung. In Abb. 3 ist die Verdunstungssteigerung verschiedener großer Flächen bei wachsender Windgeschwindigkeit unter sonst gleichen Bedingungen dargestellt. Je kleiner die Fläche ist, eine um so geringere Steigerung ist mit wachsender Windgeschwindigkeit vorhanden. Die Verdunstung strebt einem Maximalwert zu, der bei einem um so schwächeren Wind erreicht ist, je kleiner die Fläche ist.

Die Verdunstungssteigerung erreicht einen Maximalwert, der durch Erhöhung der Windgeschwindigkeit nicht überschritten werden kann. Das maximale Dampfspannungspotential Systemoberfläche/Außenluft ist limiting factor, s. Abb. 3. Selbstverständlich kann die Verdunstung durch Vergrößerung des Potentials gesteigert werden; da der Wind aber denselben Dampfdruck hat wie unbewegte Luft, kommt hier eine solche

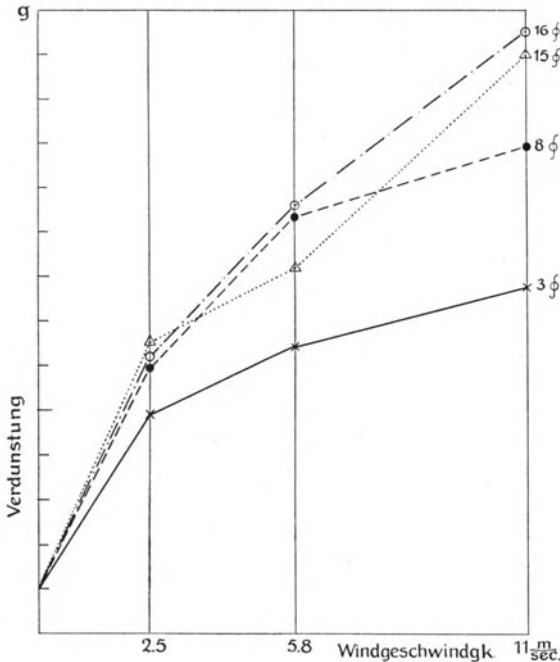


Abb. 3. Die Beziehungen der Verdunstungssteigerung zu der Größe der Flächen und der Windgeschwindigkeit. Den Kurven liegen empirische Werte zugrunde, die mit kreisförmigen Pappstücken ausgeführt wurden, deren Durchmesser am Ende der Kurven angegeben ist.

Nach SEYBOLD 1929.

Variation nicht in Frage. Sobald die an der Leeseite gelegenen Flächen-teile so viel transpirieren wie die an der Luvseite gelegenen, kann die Verdunstung nicht mehr gesteigert werden; die Verdunstung ist in diesem Falle auch flächenproportional.

Die physikalischen Grundlagen der pflanzlichen Transpiration machen aber die Kenntnis der Verdunstungsverhältnisse von Systemen mit verminderter Verdunstung erforderlich. Die Auffassung von WIESNER (1887), daß die

Transpiration im Winde gegenüber unbewegter Luft um so mehr gesteigert wird, je weniger das System transpiriert bzw. verdunstet, läßt sich mit den theoretischen Vorstellungen schwer in Einklang bringen. Eine kritische Untersuchung von SEYBOLD (1929) ergab, daß die Befunde von WIESNER ganz speziell sind, die These also keineswegs allgemein gültig ist. Es ist sehr wohl möglich, daß gegenüber unbewegter Luft ein System geringerer Verdunstung bis zu einer gewissen Windstärke eine relativ stärkere Verdunstungssteigerung erfährt als eine freie Wasserfläche. Ohne Zweifel muß sich aber die verminderte Systemverdunstung schon bei geringen Windgeschwindigkeiten als limiting factor geltend machen.

Die Abb. 4 gibt die Verdunstungsverhältnisse von einem System freier Wasserverdunstung und einem System gehemmter Verdunstung mit steigender Windgeschwindigkeit wieder. Je weniger das System verdunstet, um so eher (in bezug auf die  $x$ -Achseneinheit) wird die Kurve parallel zur Abszisse. Bei pflanzlichen Systemen (hier kommt nur die Kutikulartranspiration in Frage) wird durch bewegte Luft nur dann eine besondere Steigerung erzielt werden, wenn die Kutikulartranspiration beträchtlich ist. Hiermit sei auf das 5. Kapitel verwiesen.

**b) Verdunstungssysteme kleinster Poren.** Die bisherigen Ergebnisse bilden nur die Grundlage für die Erforschung der Transpiration größerer Flächen, also der Kutikulartranspiration (siehe S. 113). Wie bereits hervorgehoben, erfolgt aber der pflanzliche Wasserdampfaustausch in vielen Fällen durch ganz besondere Poren von kleinsten Ausmaßen (siehe S. 123).

Die Gesetzmäßigkeiten der Porensystemverdunstung allein können somit eine feste Grundlage der Transpiration bilden. Übertragbar wären die Gesetze größerer freier Flächen auf die Porensysteme nur, wenn diese absolut ebenso stark verdunsteten wie jene. Auf diese strittige Frage, die hauptsächlich für unbewegte Luft diskutiert worden ist, werden wir später zurückkommen.

Als wichtigste Tatsache, die vor allem berücksichtigt werden muß, ist für die Porensysteme vorauszuschicken, daß die kleinsten Poren in eine nicht oder relativ schwach verdunstende Umgebung eingesenkt sind, und zwar mehr oder weniger tief. Rein physikalisch ließe sich zunächst die Frage einfacher behandeln, wenn dieser Umstand nicht berücksichtigt werden müßte; doch da die Modelle der Porensysteme technisch diesen Faktor nicht umgehen lassen, müssen den theoretischen Betrachtungen ohne „Porushöhe“ experimentelle Belege fehlen. Bei pflanzlichen Systemen ist die „Porushöhe“ bzw. Stomatattiefe stets in Rechnung zu setzen. Für die Beurteilung der Wasserdampfdiffusion ist das Verhältnis Porendurchmesser/Porenhöhe von ausschlaggebender Bedeutung, was sich aus dem Folgenden ergeben wird.

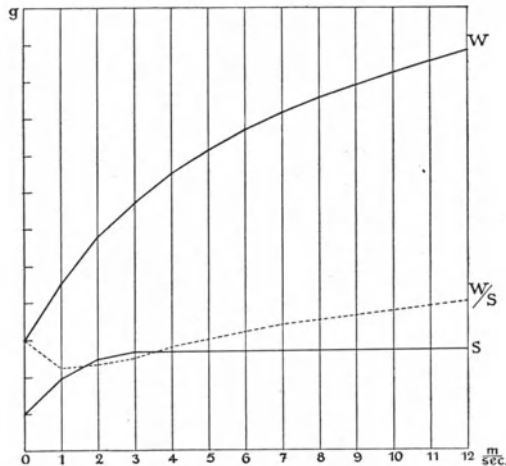


Abb. 4. Schematische Darstellung der Verdunstung einer freien Wasserfläche ( $W$ ) und einer komparablen Fläche mit verminderter Verdunstung bei wachsender Windgeschwindigkeit.  $W/S$  gibt das Verhältnis der Verdunstungsgrößen wieder. Nach SEYBOLD 1929.

Ist die Windgeschwindigkeit hinreichend groß genug, daß über jeder einzelnen Pore sich keine „Dampfhaube“ bilden kann und keine Ab-sättigungsdifferenzen an der Luv- und Leeseite vorhanden sind, was bei der Kleinheit der Poren (maximal  $100 \mu$  Durchmesser) bei schwachem Winde schon verwirklicht ist, so verdunsten die Poren flächenproportional, unter der Voraussetzung, daß die Poren sich nicht gegenseitig in ihrer Verdunstung beeinflussen. Die Porushöhe sei der Einfachheit halber = 0 gesetzt. Die Frage ist nun die: Erfüllen die speziellen Porensysteme der transpirierenden Blätter diese Forderung? Theoretisch läßt sich darüber nichts aussagen und wir sind auf die experimentellen Befunde zum Entscheid der Frage angewiesen. Die großen technischen Schwierigkeiten der Konstruktion und die Kostspieligkeit komparabler Modellsysteme, welche die Architektonik der Laubblattsysteme, soweit es für die Wasserdampfdiffusion in Betracht kommt, besitzen, haben bisher nur wenige zuverlässige Untersuchungsergebnisse zeitigen lassen. Die Systeme von BROWN und ESCOMBE (1900) sind noch reichlich grob (min. Porusweite  $300 \mu$ ), und nur eine Porenplatte der Untersuchung von SIERP und SEYBOLD (1927) kann als erstes zuverlässiges Modell gelten, während sich viele andere Messungen auch mit größeren Poren begnügen mußten<sup>1</sup>. Die Versuche sind trotz der Weiterführung der Experimente durch SEYBOLD (1929) noch zu spärlich, um einen eindeutigen Entscheid fällen zu können, ob die Poren der pflanzlichen Systeme in *bewegter* Luft unabhängig voneinander transpirieren. Mit großer Wahrscheinlichkeit läßt sich dies allerdings bejahen. Entschieden ist die Frage, daß die Verdunstung eines Porensystems in bewegter Luft nicht die Verdunstung einer vergleichbaren freien Wasserfläche erreicht, worüber die Tabellen 2 u. 3 Auskunft geben. Schon die Versuche von BROWN und ESCOMBE (1900) und vor allem die von SIERP und SEYBOLD (1927) ergaben, daß der fünffache Abstand bei  $500 \mu$  Poren genügt, um eine gegenseitige Beeinflussung der Einzelporenverdunstung zu vermeiden. Nach BROWN und ESCOMBE ist das Zehnfache des Durchmessers als Abstand erforderlich. Inwieweit die pflanzlichen Systeme diesen Forderungen nachkommen, kann dem 5. Kapitel entnommen werden.

Hat die Pore eine Höhe, ist also innerhalb der Porenhöhe ein Dampfdruckabfall, so muß zu einer quantitativen Erfassung der Diffusionsverhältnisse der Druckabfall meßbar sein. Eine größere Zahl von mühsamen Untersuchungen, vor allem die von RENNER (1910) bemühten sich, in die verwickelten Verhältnisse Klärung zu bringen. Die Modellsysteme haben aber zu große Ausmaße und durch die Erfahrung auf den verschiedensten Gebieten der Technik (Aerodynamik, Wasserturbulenzkinetik und ähnliches) ist für die Diffusionsverhältnisse, wie für alle Strömungserscheinungen einwandfrei erwiesen, daß einfache Analogieschlüsse von

<sup>1</sup> Vergleiche S. 60.



einem großen Modell auf ein kleines nicht berechtigt sind. Es erübrigt sich auch hier, ausführliche Daten der Untersuchungen dieser Art, wozu auch die von GRADMANN (1923) gehört, mitzuteilen, zumal die mathematischen Formulierungen oft recht willkürlich konstruiert sind. Bei der Behandlung der Verdunstung in Ruhe werden wir darauf zurückkommen.

Die Tatsache, daß bewegte Luft auf kleinste Poren ohne verdunstungsfördernden Einfluß ist, kann als völlig gesicherte Tatsache gelten. Vom molekular-kinetischen Standpunkte aus erscheint dieses Verhalten keineswegs sonderbar, weil die Konvektionen der Luft die Gasdiffusion in dem Maße steigern (Scheindiffusion), daß die Scheindiffusion durch stärkere Luftbewegung nicht mehr gesteigert werden kann, da ja das

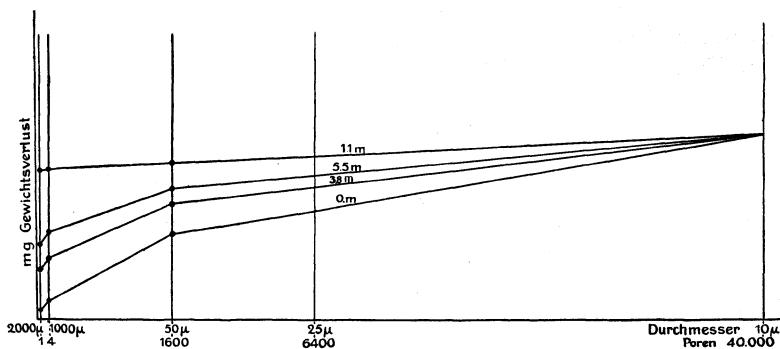


Abb. 5. Halbschematische Darstellung der Verdunstung eines Porensystems ( $3,1 \text{ mm}^2$  Fläche) bei verschiedener Porengröße, wobei die Poren einen etwa 10fachen Abstand ihres Durchmessers haben, unter steigender Windgeschwindigkeit. Die durch einen Punkt bezeichneten Werte sind empirisch ermittelt worden. Nach SEYBOLD 1929.

System schon maximal verdunstet. Mit den oben erwähnten Tatsachen steht dies in bestem Einklang. BROWN und ESCOMBE (1900) geben die Verdunstungssteigerung im Winde gegenüber unbewegter Luft ( $V_R$  ist die Verdunstung in Ruhe,  $V_W$  die im Winde) mit folgender Proportion an

$$V_R : V_W = \left( l + \frac{r \pi}{4} \right) : \left( l + \frac{r \pi}{2} \right), \quad (23)$$

wobei  $l$  die Höhe (Länge) des Porus,  $r$  der Radius ist und absolut genommen die beiden rechtsstehenden Proportionalitätsglieder als Nennerglied in die Gleichung (31) stehen.

Wie gering die Steigerung der Verdunstung im Winde gegenüber der Ruhe bei den Größenverhältnissen der Stomata ist, haben SIERP und SEYBOLD (1927) und SEYBOLD (1929) angegeben, indem ein umfangreiches Material von Verdunstungs- und Transpirationsversuchen herangezogen wurde. Die Abb. 5 gibt die Verdunstungssteigerung mit wachsender Windgeschwindigkeit wieder. Erfahren die Poren von etwa  $1000 \mu$

eine Steigerung, so ist die Verdunstungssteigerung der  $50\mu$ -Poren relativ sehr gering. Im Bereich der Stomatagrößen muß bei kontinuierlichem Kurvenverlauf die Verdunstung in bewegter und unbewegter Luft völlig gleich sein. Die Abb. 6 gibt den Transpirationsgang von *Sempervivum Haworthii* in Ruhe und Wind wieder. Die Transpirationsraten sind stündlich durch Abwiegen ermittelt worden. Die mit  $\bullet$  bezeichneten Werte bedeuten Transpirationsraten im Winde, die nicht hervorgehobenen Werte beziehen sich auf Ruhe. Hat schwacher Wind auf die Transpiration keinen Einfluß, so ist bei größeren Windgeschwindigkeiten keine weitere Transpirationssteigerung zu erwarten, es sei denn, daß das System Deformationen erleidet, so daß das pflanzliche System reine „Verdunstung“ aufweist (BERNBECK 1904, SEYBOLD 1929). Diesen Sonderfall außer Acht lassend, bildet das Verhalten der Porensysteme in bewegter und unbewegter Luft eine grundlegende Tatsache für das gesamte Transpirationsproblem.

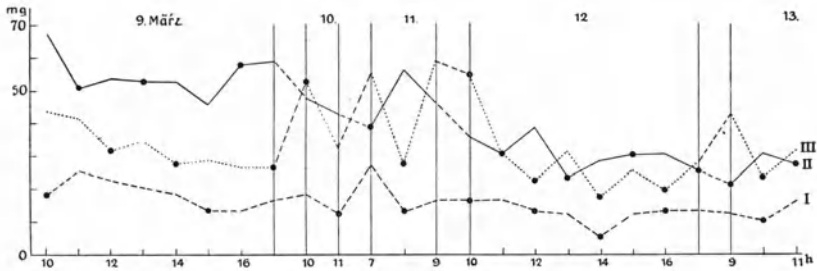


Abb. 6. Transpirationskurve von *Sempervivum Haworthii* in unbewegter und bewegter Luft. Die in bewegter Luft gewonnenen Transpirationsraten sind mit  $\bullet$  bezeichnet. Die Messungen fanden an verschiedenen Tagen statt. Nach SEYBOLD 1929.

Vorderhand ist es wenig aussichtsreich, den Verlauf der Diffusionsströmungslinien innerhalb der Poren ohne sichere Anhaltspunkte zu konstruieren, um daraus allgemein gültige Schlüsse ziehen zu können. Ob man mit RENNER (1910) bei Wind den maximalen Sättigungspunkt für das Druckpotential der Diffusion tiefer im System annehmen soll als in Ruhe, ist keineswegs zwingend.

Künftige Untersuchungen mit Modellsystemen von der Größenordnung der Blattsysteme müssen weitere Einsicht in die Zustände des Massenaustausches in bewegter Luft verschaffen.

## 5. Spezielle Ergebnisse der Verdunstung in unbewegter Luft.

a) **Verdunstungssysteme mittlerer Blattgröße.** Bei der Betrachtung des Massenaustausches in unbewegter Luft kamen wir bis zu den Ergebnissen von v. PALLICH (1897), die experimentell keine Übereinstimmung mit den theoretischen Verdunstungsformeln von STEFAN ergaben (siehe S. 40). Haben wir oben ohne nähere Begründung die

Verdunstung in bewegter Luft als allgemein gültigen Fall des Massenaustausches gegenüber unbewegter Luft bezeichnet und daher jenen vorweggenommen, so wird die folgende Darstellung diese Auffassung rechtfertigen. Schon allein durch die große Schwierigkeit einer exakten Definierung der „unbewegten Luft“ ist die Gewinnung zuverlässiger Daten äußerst kompliziert. Der bewegten Luft, die man im Massenaustausch als gut definierbaren Faktor einsetzt, ist keineswegs laminare, geordnete Strömung eigen, vielmehr veranlassen allein schon die Formen der verdunstenden Systeme reiche Turbulenzbildungen, die ohne regelmäßige Wiederholung auftreten. Die üblichen anemometrischen Messungen lassen die Mächtigkeit und die Häufigkeit der turbulenten Strömungen nicht erkennen. Mit zunehmender Stärke des Windes eliminieren sich jedoch zufällige, große Unregelmäßigkeiten. Wie groß die Turbulenzen auch sein mögen, so können sie doch praktisch in die „Windgeschwindigkeit“ mit einbezogen werden. Anders aber ist es bei unbewegter Luft, wo recht schwer meßbare Luftströmungen mit nicht bestimmbar Verlauf vorhanden sind. Die Konvektionsströmungen drücken sich in einer starken Förderung des Massenaustausches aus, die treffend heute als *Scheindiffusion* bezeichnet wird, da der Massenaustausch nicht nur auf dem Ausgleich der Dampfdruckdichten beruht. Wenn man will, kann man die Verdunstung im Winde auch als Scheindiffusion ansehen; es wird sich jedoch empfehlen, dieses Wort in erster Linie für den Massenaustausch in unbewegter Luft zu verwenden. Die Meteorologie hat dem Studium der Scheindiffusion große Aufmerksamkeit geschenkt, während von pflanzenphysiologischer Seite kaum die ersten Anfänge einer gründlichen Untersuchung vorliegen und nur erste qualitative Messungen von RENNER (1911) und SEYBOLD (1927 und 1929) gemacht wurden. Konvektionen müssen naturgemäß entstehen, wenn Temperaturdifferenzen zwischen dem Verdunstungssystem und der Außenluft bestehen. Da solche immer vorhanden sind (siehe S. 62 ff.), erfolgt der Massenaustausch in Ruhe tatsächlich *immer* unter der Wirkung von Konvektionsströmen, so daß es nicht verwunderlich ist, wenn die theoretisch abgeleiteten Diffusionsformeln mit den empirischen Befunden der *Scheindiffusion* so wenig übereinstimmen. Da sich nun die Konvektionen einer genauen Messung entziehen, haben die Meteorologen bereits eine Reihe von Austauschzahlen festgelegt, in denen sich eine große Zahl von Faktoren ausdrückt, die nur mühsam zu analysieren sind. Die allgemeinste Formel des Wasserdampfstromes ist

$$S = - A \cdot s', \quad (24)$$

wobei  $s'$  das Gefälle der spezifischen Feuchtigkeit,  $A$  die Austauschzahl ist. Mittels dieser Formel lassen sich brauchbare Approximativwerte für  $A$  errechnen. Die Differenzen der spezifischen Feuchtigkeit (Wasserdampfgehalt der Luftmasseneinheit, Dampfmenge in Kilogramm feuchter Luft:  $0,623/(b - 0,377 e)$ ), siehe HANN-SÜRING, Lehrb. d. Meteorologie

1926, S. 240) sind empirisch zu ermitteln. SCHMIDT (1925) gibt eine ausführliche theoretische Darstellung der Austauschzahlen an und teilt einige wichtige mit. Eine direkte Übertragung der in der Meteorologie sich gut bewährten Methode ist bei den pflanzlichen Transpirationssystemen nicht geeignet, jedoch kann die allgemeine Formel der Verdunstung in Ruhe, die SEYBOLD (1929) auf Grund seiner theoretischen Überlegungen (1927) aufgestellt hat, recht gute Dienste leisten.

In Anlehnung an die Untersuchungen von STEFAN und v. PALLICH ist die Dampfhaube über dem Verdunstungssystem in ein Flächenfeld

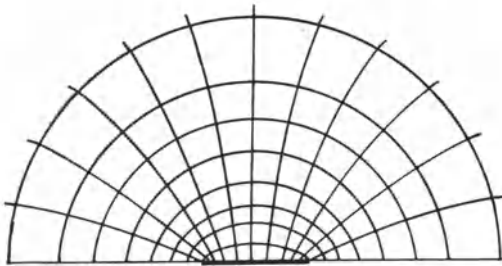


Abb. 7. Schematische Darstellung der Strömungslinien gleichen Dampfdruckes und der Ellipsen gleichen Dampfdruckes. Vgl.

Abb. 1, Nach BROWN und ESCOMBE 1900.

und in ein Randfeld der Verdunstung zerlegt worden, so daß sich die Verdunstung aus rein praktischen Gesichtspunkten als Summe einer Flächenfeld- und einer Randfeldverdunstung darstellt. Je stärker die Randfeldaktivität ausgeprägt ist, um so stärker ist die Verdunstung, und um so mehr weicht die Verdunstung von der Flächenproportionalität ab, was sich in einer Exponentenerniedrigung ausdrückt.

Abb. 7 gibt schematisch die Strömungslinien der Dampfdruckefälle und die Ellipsenbögen gleichen Dampfdruckes wieder (nach

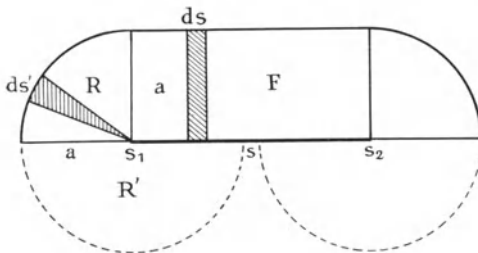


Abb. 8. Analytisch-geometrische Zerlegung der Dampfhaube (unter Vernachlässigung der 3. Dimension) in ein Verdunstungsfeld  $F$  und die Randfelder  $R$  (resp.  $R'$ ). Nach SEYBOLD 1927.

BROWN und ESCOMBE 1900), die sich an die Abb. 1 anlehnt. Die Dampfhaube läßt sich nun mit einiger mathematischer Annäherung im Längsschnitt in ein Rechteck als Flächenverdunstung und in zwei Kreissektoren als Randfeldverdunstung zerlegen (Abb. 8), womit ganz bestimmte gleiche Strömungslinien summarisch in eine Flächenfeldverdunstung und in eine Randfeldverdunstung zusammengefaßt werden. Die Gesamtzahl der in der Dampfhaube enthaltenen Moleküle ist bis zu einer beliebigen Höhe  $a$  bei einem an diesem Punkte herrschenden Dampfdruck  $p_1$ , wenn die Fläche von  $s_1$  bis  $s_2$  genommen wird,

$$S = a \left( s + \frac{\pi}{2} a \right). \quad (25)$$

Der heuristische Wert dieser Vorstellung liegt darin, daß sich das gegenseitige Verhältnis der Flächenfeldverdunstung  $F$  zu der Randfeldverdunstung  $R$  gut darstellen und dabei mit dem physikalisch exakt nachweisbaren Strömungslinienverlauf in Einklang bringen läßt. Je stärker die Verdunstung ist, um so mehr ändert sich das Verdunstungsverhältnis  $F : R$  zugunsten von  $R$ , kurzum die Verdunstung weicht um so mehr von der Flächenproportionalität ab. Die Strömungslinien gleichen Dampfdruckgefälles biegen um so stärker von der Vertikalen ab (Abb. 1, stark ausgezogene Linien, STEFAN), je stärker die Verdunstung ist, was zugleich eine Verkleinerung der linearen Exzentrizität der Ellipsen gleichen Dampfdruckes bedingt. Die Gegensätzlichkeit von STEFAN und v. PALLICH besteht nun tatsächlich nicht. Die Unterschiede in der Ellipsenexzentrizität oder, im anderen Bilde dargestellt, die Abweichungen von der Flächenproportionalität, d. h. die Exponentenhöhen, hängen, wie SEYBOLD (1927) (siehe S. 55) experimentell zeigen konnte, nur vom Dampfdruckgefälle ab. Je größer dieses ist, um so niedriger ist  $n$  und um so kleiner ist die Exzentrizität. Im Falle der flächenproportionalen Verdunstung, wo  $n = 2$  ist (Gleichung 25), ist die lineare Exzentrizität  $\infty$ . Ist die Ausbildung eines Randfeldes nicht möglich, was technisch immer dadurch schon verwirklicht ist, daß der verdunstende Wasserspiegel umrandet wird, das Evaporimeter also nicht bis zum Gefäßrande gefüllt ist, so wird der Verdunstungsexponent sich 2 nähern, was aus Versuchen von THOMAS und FERGUSON (1917) hervorgeht. Bei einer Tiefe des Wasserspiegels von etwa 3 cm (für etwa 20 cm  $\odot$  große Gefäße) ist die flächenproportionale Verdunstung völlig erreicht.

Ist das Verdunstungssystem eine Kreisscheibe, so gilt die Formel

$$V = k \cdot r^2 \pi + k_r \cdot 2 r \pi. \quad (26)$$

$k$  und  $k_r$  sind empirisch zu bestimmen und mögen als Scheindiffusionskoeffizienten gelten. Die Analogie mit anderen Formeln, vor allem mit Gleichung (24), muß nicht weiter hervorgehoben werden. Der Vergleich theoretischer Berechnungen mit empirischen Befunden zeigt nun tatsächlich, daß der Massenaustausch bei Verdunstungssystemen von der Größe der Blätter *größer* ist, als wenn der Diffusionskoeffizient (siehe S. 36) eingesetzt wird. Die bereits von RENNER (1911) und SEYBOLD (1927) angestellten Versuche mit wasserdurchtränkten Pappstücken zeigen, daß unter theoretisch als völlig gleich angenommenen Bedingungen beispielshalber eine verschiedene Raumorientierung bei einem und demselben System ein recht verschieden großer Wasserdampfaustausch erfolgt, was nur auf die Wirksamkeit von Konvektionen zurückzuführen ist. Je nach der Größe der Systeme sind die Konvektionen verschieden wirksam, so daß nach der Formel

$$V = k \cdot r^n$$

dem Verdunstungsexponenten  $n$  kein konstanter Wert zukommt; dieser steigt vielmehr mit wachsendem Wasserdampfaustausch, so daß die Ver-

dunstungsteigerung also nicht auf einer größeren Randfeldaktivität beruhen kann, sondern auf einer Förderung durch Konvektionen. In der Tabelle 1 ist ein Versuch von SEYBOLD (1927) wiedergegeben.

Tabelle 1.

4 Pappstücke  $10 \times 10$  cm, 4 Pappstücke  $5 \times 5$  cm. Versuchsdauer 10 Stunden.

	Gewichtsverluste		Große Stücke zu kleinen Stücken	Exponentenwert $n$
	große Stücke	kleine Stücke		
normal bodenlieg. . .	4,790	1,830	2,61 : 1	1,38
hängend normal. . .	5,340	1,980	2,69 : 1	1,44
hängend invers . . .	6,240	2,040	3,05 : 1	1,60
vertikal gestellt . . .	6,810	2,320	2,63 : 1	1,55

Dieselben Stücke. Versuchsdauer 6 Stunden.

normal bodenlieg. . .	3,190	1,140	2,79 : 1	1,48
hängend normal. . .	3,540	1,270	2,78 : 1	1,47
hängend invers . . .	4,010	1,420	2,80 : 1	1,48
vertikal gestellt . . .	4,670	1,590	2,94 : 1	1,55

RENNER (1911) kam zu ähnlichen Ergebnissen.

Könnten wir aber von den Konvektionen völlig absehen, und ginge der Massenaustausch wirklich in unbewegter Luft vor sich, so wäre es schon außerordentlich schwierig, den Verdunstungsvorgang in Ruhe als reinen Diffusionsvorgang zu verfolgen. Den Dampfdruck in bestimmten Abständen vom Verdunstungssystem zu bestimmen ist sehr erschwert und mit einer Einsetzung des Dampfdruckes der „Luft“, der mit irgendeinem meteorologischen oder physikalischen Instrument (Psychrometer, Taupunktsbestimmung) bestimmt wurde, in die Zustände des Massenaustausches des zu beobachtenden Verdunstungs- und Transpirationssystems ist wenig genutzt. Liegt die Bestimmung der tatsächlichen Dampfdruckzustände über dem verdunstenden System so im argen, so ist natürlich die Bestimmung der Diffusionsströmungslinien kaum möglich. Die Methode von v. PALLICH, die Dampfmengen in verschiedene Höhen von dem Wasserspiegel abzusaugen, ist äußerst zeitraubend und keineswegs einwandfrei. Die Abhängigkeit der linearen Exzentrizität der Rotationsellipsoide gleicher Dampfspannung vom Dampfdruckpotential System/Luft ist durch SEYBOLD (1927) sehr wahrscheinlich gemacht worden. Von einer konstanten Größe des Exponenten  $n$  kann auch in unbewegter Luft nicht die Rede sein. Bei emersen Pflanzensystemen (Schwimblätter) kann sogar der Verdunstungsexponent  $n > 2$  werden. Von Fall zu Fall ist auch in unbewegter Luft über die Höhe des Verdunstungsexponenten zu entscheiden.

Was oben für Systeme mit verminderter Dampfspannung in bewegter Luft ausgesagt wurde, gilt mutatis mutandis auch für unbewegte Luft. Eine Verminderung des Dampfdruckpotentials verändert die Höhe des Exponenten auf dieselbe Weise. Je größer das Potential ist, um so nied-

riger ist der Exponent, je kleiner jenes ist, um so größer ist dieser. Bei einem Versuch von SEYBOLD (1927) ergab sich beispielshalber

relative Feuchtigkeit	70	80	92	93	vH
Exponentenwert $n$	1,52	1,60	1,79	1,72	„

Die Versuchsergebnisse von THOMAS und FERGUSON (1917) ließen sich ebenfalls als Beweis für die Steigerung der Exponentenhöhe mit vermindertem Dampfdruckpotential heranziehen (siehe SEYBOLD 1927).

Absolut wird selbstverständlich bei geringem Dampfdruckpotential weniger verdunstet als bei großem. Verdunstet daher ein System dadurch weniger, daß in ihm die Dampfspannung herabgesetzt wird, oder daß der Verdunstung an der Grenzschicht System/Außenluft Widerstände entgegenstehen, so drückt sich das in einer gleichsinnigen Veränderung (d. h. in unserem Falle in einer Vergrößerung) des Exponenten aus, wie wenn bei einer freien Wasserfläche der Dampfdruck der Außenluft erhöht wird. Die Blattformen haben in unbewegter Luft jedenfalls keinen Sinn als zweckmäßige Transpirationseinrichtung bei der absolut geringen Verdunstung gegenüber der freien Wasserfläche. Somit ist die flächenrelative Transpiration auch in den Fällen starker Kutikulartranspiration gegeben; die Abweichungen sind auf keinen Fall beträchtlich. Darauf kommen wir später noch zurück.

**b) Verdunstungssysteme kleinster Poren.** In derselben Weise, wie nunmehr für Flächen mittlerer Blattgröße die Verdunstung in unbewegter Luft betrachtet wurde, muß der Wasserdampfaustausch für Porensysteme dargestellt werden. Eine direkte Übertragung der Verdunstungszustände von großen Systemen auf kleine, wie die Poren sie darstellen, erweist sich in diesem Falle als ebensowenig zulässig.

Sehen wir nun zunächst ganz von der Wirkung der Konvektionen bei kleinsten Poren ab und betrachten wir, wie die meisten Untersucher, vor allem wie BROWN und ESCOMBE (1900) und RENNER (1910), den Massenaustausch als reinen Diffusionsvorgang, so ist die erste Aufgabe die, den Diffusionswiderstand innerhalb und oberhalb der Poren zu eruieren. Die Formeln von RENNER für spezielle Systeme, die vielleicht für größere, nicht aber für kleine Systeme anwendbar sind, basieren auf denen von BROWN und ESCOMBE. Hat RENNER auch in manchen Fällen zwischen theoretischen und empirischen Werten eine Übereinstimmung gefunden, so darf dabei nicht außer acht gelassen werden, daß die Befunde sich nicht mit Porensystemen ergaben. Als gesichertes Ergebnis für die physikalische Komponente der stomatären Transpiration können sie nicht gelten, für die kutikuläre Transpiration kommen sie nicht in Frage.

Gemäß der von STEFAN entwickelten Formel, setzen BROWN und ESCOMBE die Diffusion durch eine Spaltöffnung

$$D = \frac{k \cdot (p_2 - p_0) \cdot A}{l}, \quad (27)$$

$k$  ist der Diffusionskoeffizient,  $p_2$  der Dampfdruck in den Interzellularen, der als Maximaldruck bei der Temperatur  $t_n$  eingesetzt wird.  $p_0$  ist der in der Luft herrschende Dampfdruck.  $A$  ist die Fläche der Pore,  $l$  deren Höhe. Außer  $p_2$  können ohne Schwierigkeiten alle Faktoren approximativ angegeben werden, zur Angabe von  $p_2$  ist aber vor allem die genaue Kenntnis der Temperatur des Blattes erforderlich. Andere physiologische Momente, die noch weitere Komplikationen bedingen, seien außer acht gelassen. Nun wird man aber die Dampfspannung am inneren Rande der Pore nicht mehr als gesättigt ansehen können. Bezeichnen wir sie mit  $p_1$ , so steht mindestens fest, daß  $p_1 < p_2$  ist. Wird der aus der Pore austretende Wasserdampf nicht durch Wind dauernd hinweggeführt, so muß auch für die Dampfspannung der Luft infolge der Dampfkuppenbildung ein höherer Wert angesetzt werden so daß statt  $p_0$   $p_0'$  gilt, wobei  $p_0' < p_0$  ist. Nehmen wir die Luft als genügend stark bewegt an, so geht die Gleichung (27) über in

$$D = \frac{k \cdot (p_1 - p_0) \cdot A}{l} \quad (28)$$

Wie groß ist nun aber  $p_1$ ? Meßbar ist dieser Druck nicht. BROWN und ESCOMBE setzen anstatt  $l$  eine größere Porenhöhe und zwar eine solche, daß am Grunde dieser gedachten Porentube der Druck  $p_2$  herrscht. Sodann gilt jetzt die Gleichung

$$D = \frac{k \cdot (p_2 - p_0) \cdot A}{l + x} \quad (29)$$

wobei  $x$  die angenommene Porenhöhenverlängerung angibt. Für  $x$  wird nun von BROWN und ESCOMBE der Wert  $\frac{r \cdot \pi}{4}$  interpoliert (Ausbildung der Atemhöhle, siehe S. 130). Die bisher geschilderten Verhältnisse und die gewonnenen Gleichungen gelten nur für bewegte Luft. Ist die Luft aber ruhig, was hier zu diskutieren ist, so bildet sich eine Dampfkuppe, und an Stelle des Druckes  $p_0$  muß der höhere Druck  $p_0'$  gesetzt werden. Seine Größe wird in derselben Weise eingeführt, indem die Porentube um ein Stück  $x$  nach außen verlängert wird, so daß man die Formel (30) erhält

$$D = \frac{k \cdot (p_2 - p_0) \cdot A}{l + \frac{r\pi}{2}} \quad (30)$$

$$D = \frac{k \cdot (p_2 - p_0) \cdot A}{l + \frac{r\pi}{4}} \quad (31)$$

Ist ein spezielles Porensystem zu betrachten, wie etwa eine Schale mit der Randhöhe  $L$ , auf die eine Porenplatte aufgelegt ist, und auf deren Grund sich das verdunstende Wasser befindet, so geben BROWN und ESCOMBE die Gleichung an

$$Q = k \cdot \frac{A(p - p_1)}{L + \frac{\pi}{8} D + \frac{a}{na} \left( l + \frac{\pi}{4} d \right)} \quad (32)$$



$A$  ist in diesem Falle die porentragende Fläche,  $D$  deren Durchmesser,  $a$  die Fläche jeder Pore,  $d$  deren Durchmesser,  $l$  die Höhe der Pore.  $K$  ist der Diffusionskoeffizient,  $p - p_1$  die herrschende Dampfdruckdifferenz. Die Gültigkeit der Formeln und ihre beliebigen Variationen sind sehr beschränkt, schon aus dem einfachen Grunde, weil die Dampfspannungsdifferenz recht schwer zu ermitteln ist, ganz abgesehen davon, daß an Stelle des Diffusionskoeffizienten  $k$  ein Scheindiffusionskoeffizient tritt. Darauf werden wir sogleich zurückkommen.

Auch die von SZYMKIEWICZ (1920) entwickelten Gleichungen sind vorderhand weiter nichts, als eine mathematische Formulierung von Verdunstungszuständen, die von unmeßbaren Faktoren ausgehen. Mit der Formel

$$Q = k \cdot c_1 \cdot (p_1 - p) \cdot \frac{T \cdot 760}{P} \left( \frac{t + 273}{273} \right)^2 + k c_2 \cdot (p_2 - p) \cdot \frac{T \cdot 760}{P} \left( \frac{t + 273}{273} \right)^2, \quad (33)$$

wobei das erste Glied der Summe die stomatare, das rechte die kutikuläre Transpiration wiedergeben soll, sind bereits die nicht präzise meßbaren Druckdifferenzen ( $p_1 - p$ ) bzw. ( $p_2 - p$ ) — von den spezifischen Koeffizienten der Ausdrücke  $c_1$  und  $c_2$  ganz zu schweigen — eingesetzt. Weitere Umformungen der Gleichung vermögen die Schwierigkeiten nicht aufzuheben. Solange die Koeffizienten und die Druckgefälle nicht exakt meßbar sind, hat es wenig Sinn, die Verdunstung aus einem Porensystem formelmäßig ausdrücken zu wollen, was aber mit einer Ablehnung der Erforschung der physikalischen Komponente der pflanzlichen Transpiration nicht gleichbedeutend ist.

Die Frage der Porenverdunstung in unbewegter Luft verdichtet sich zu dem schon von BROWN und ESCOMBE aufgeworfenen Problem, ob die Verdunstung eines multiperforaten Septums nicht die einer gleich großen Wasserfläche erreichen kann. Wird die Frage bejahend beantwortet, so ist unter Umständen die physikalische Analyse der Verdunstung multiperforater Septen mit freien Verdunstungsflächen auszuführen, was eine ungemein große technische Erleichterung bedeutete, und die pflanzlichen Systeme könnten trotz der starken Differenzierung der Außengewebe eine Maximaltranspiration wie eine freie Wasserfläche haben. Bei dem Schluß der Stomata könnte dann diese Maximaltranspiration auf ein Minimum der Kutikulartranspiration reduziert werden. Ohne auf teleologische Deutungen Wert zu legen, hat diese Frage als physikalisches Problem der pflanzlichen Leistungen das allergrößte Interesse.

Die Abweichungen von der flächenproportionalen Verdunstung legen folgenden Gedanken nahe: Eine genügende Anzahl von kleinen Poren, die auf einer Fläche angeordnet sind, erzielt dieselbe Verdunstung wie die Fläche selbst, wenn diese als freie Verdunstungsfläche gerechnet wird. Ist die Verdunstung der Einzelpore größer als der Flächenproportion entspricht, so ist dies auf Grund der Vorstellung des Ausbiegens der Diffusionsströmungslinien verständlich und die Theorie der

Flächen-Randfeldverdunstung findet auch hier ihre Anwendung. BROWN und ESCOMBE (1900) erwähnen nun auf Grund ihrer Ergebnisse, daß die Verdunstung aus Porensystemen dem Maximalfall zustrebt, der gleich der Flächenverdunstung einer komparablen freien Wasserfläche ist. Die Abb. 9 gibt schematisch die Verhältnisse an, welche durch sinn-gemäße Kombination der Einzeldampfhauben einzelner Systeme (siehe Abb. 7) gewonnen ist. Die Horizontallinien sind die Linien gleichen Dampfdruckes, die vertikalen wiederum diejenigen gleichen Dampfdruckgefälles. Experimentell konnte von BROWN und ESCOMBE nicht be-wiesen werden, daß dieser Maximalfall erreicht wird, ihre entwickelten Formeln sind nicht ausreichend, theoretisch diesen Grenzfall erreichen zu lassen, wie SIERP und SEYBOLD (1927) zeigen konnten. Von SIERP

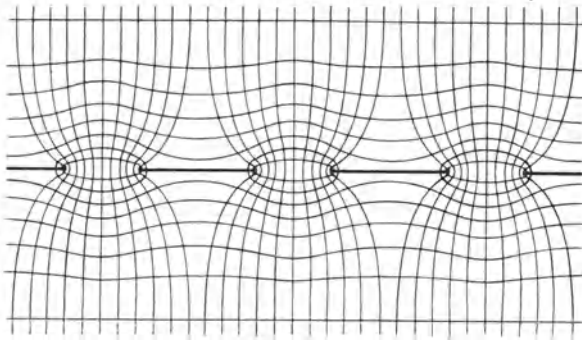


Abb. 9. Schematische Darstellung der Diffusionsverhältnisse durch eine perforierte Membran. (dargest. sind 3 Poren). Die vertikal verlaufenden Linien stellen die Strömungslinien gleichen Dampfdruckes dar, wobei die Richtung des Diffusionsstromes durch das Druckpotential gegeben ist. Die horizontal verlaufenden Linien geben die Flächen gleicher Dampfdrucke wieder. Nach BROWN und ESCOMBE 1900.

und SEYBOLD ist vielmehr eine Argumentation versucht worden, daß der Maximalfall bei Systemen, welche die Bedingungen pflanzlicher Porensysteme einhalten, nicht erreichbar ist.

Durch geeignete Variation von *Porenzahl* und *Exponentengröße*, die von der Porengröße mitbestimmt wird, muß sich theoretisch rechnerisch der Maximalfall annehmen lassen, daß die Porensysteme ebenso stark verdunsten wie eine komparable freie Wasserfläche, es fragt sich dann nur, ob 1. die theoretischen Systembedingungen noch den Forderungen genügen, welche pflanzliche Systeme auferlegen, d. h. vor allem *Zahl* und relativer Abstand der Poren, und 2. ob die angenommenen Exponentengrößen tatsächlich verwirklicht sind. Letzten Endes erfordert die ganze Frage eine experimentelle Entscheidung, die von SIERP und SEYBOLD (1927), SEYBOLD (1929), HUBER (1929) und SIERP und SEYBOLD (1929) herbeizuführen versucht wurde. Die Modellversuche von BROWN und ESCOMBE (1900) bewegen sich noch in Größenbereichen, die mit Stomatagrößen nicht vergleichbar sind (min. 0,3 mm Durchmesser), die Versuche von RENNER (1910) und die von GRADMANN (1923) u. a., welche

die Physik der Transpiration fördern sollten, sind bei den ungeeignet großen Ausmaßen der Modelle zur Klärung dieser Fragen nicht brauchbar. Die technischen Schwierigkeiten der Herstellung von Modellsystemen, welche mit pflanzlichen Spaltöffnungssystemen vergleichbar sind, erschwert vielseitige empirische Prüfung, so daß manche Probleme künftigen Untersuchungen noch anheimgestellt sind.

Gemäß der Abb. 8 läßt sich für jede Pore eines Systems ein Flächenfeld und eine Randfeldverdunstung annehmen, wie die Abb. 10 darstellt. Je mächtiger nun die Dampfhauben sich entwickeln, um so mehr wird eine einheitliche Dampfhaube über dem ganzen System liegen. Ist dies erreicht, so muß der Dampfdruck in einer beliebigen Höhe über dem System an allen Punkten gleich groß sein, die Linien gleichen Dampf-

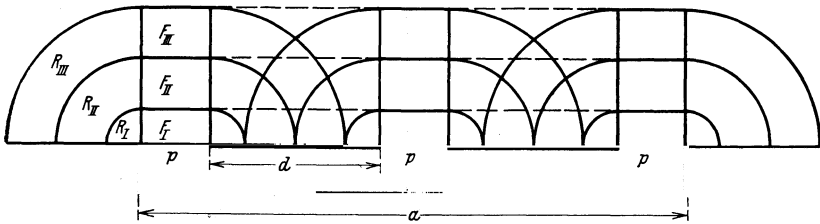


Abb. 10. Schematische Darstellung der Verdampfungskuppen über einer freien Wasserfläche und einem komparablen Porensystem unter Vernachlässigung der 3. Dimension. Die Poren  $p$ , die voneinander einen Abstand  $d$  haben, besitzen im ersten Fall eine Verdampfungshaube, die sich aus den Flächenfeldern  $F_I$  und den dazugehörigen Randfeldern  $R_I$  zusammensetzt. Die unter denselben Bedingungen zu vergleichende, stattfindende „Evaporation“ der freien Wasserfläche mit dem Durchmesser  $a$ , ist gestrichelt wiedergegeben. Durch Steigerung der Verdunstung erfährt die Verdunstungshaube jeder Pore eine Vergrößerung,  $F_I$  wird zu  $F_2$ ,  $R_I$  zu  $R_2$ . *Mutatis mutandis* gilt dieselbe für die „Evaporation“. (Die Evaporationshaube ist immer größer als die integrierten Transpirationshauben der Poren; selbst in dem Falle, wo die Randfelder sich stark beeinflussen, was im 3. Fall dargestellt ist.)

Nach SIERP und SEYBOLD 1928.

druckes müssen in Abb. 9 in Parallelen zur Systemoberfläche übergehen. Die Dampfhauben beeinflussen sich aber gegenseitig, was sich in einer Überschneidung der Randfelder in Abb. 10 ausdrückt.

In der Tabelle 2 sind für die Größenordnungen der Stomatasyteme einerseits die Porenzahlen rein theoretisch vermehrt worden, andererseits die Exponentenhöhen, um die Verdunstung einer freien Wasserfläche zu erreichen. Alle angegebenen Zahlen genügen der Forderung, daß die Verdunstung einer komparablen freien Wasserfläche gleichkommt. Die freie Wasserfläche hat in dem speziellen Fall, der nach SIERP und SEYBOLD (1927, 1928) der Tabelle zugrunde gelegt ist, die Ausdehnung 20 mm  $\times$  20 mm, welches zugleich die Porenanordnungsfigur ist. Die fettgedruckten Zahlen der Tabellen deuten an, daß diese Zahlen im Mittel bei pflanzlichen Systemen am häufigsten verwirklicht sind (siehe Tabelle 20, S. 126), der Abstand ist also das 6—16fache, der Porendurchmesser (50) 10—5  $\mu$ . Die Exponentenhöhe wäre demnach zwischen 1,5 und 1,2. Was oben für die Flächen mittlerer Blattgröße bezüglich der Lage der verdunstenden Fläche zur Umgebung gesagt

Tabelle 2.

Exponent <i>n</i>	Zahl der erforderlichen Poren	Abstand der Poren	<i>n</i> -fache des Durchmessers
1. Porendurchmesser 50 $\mu$ .			
2	201 700	0	0
1,8	60 000	34	1
1,6	10 000	109	2
1,5	9 600	157	3
1,4	4 800	243	5
<b>1,3</b>	<b>2 800</b>	<b>333</b>	<b>6,6</b>
<b>1,2</b>	<b>1 530</b>	<b>461</b>	<b>9</b>
1,1	890	660	13
1	449	947	19
2. Porendurchmesser 10 $\mu$ .			
2	5 040 000	0	0
1,8	1 080 000	9	1
1,6	232 600	37	3,7
1,5	107 000	57	5,7
<b>1,4</b>	<b>49 000</b>	<b>86</b>	<b>8,6</b>
<b>1,3</b>	<b>22 700</b>	<b>123</b>	<b>12,3</b>
1,2	10 800	190	19
1,1	4 900	280	28
1	2 240	430	43
3. Porendurchmesser 5 $\mu$ .			
2	20 000 000	0	0
1,8	3 567 000	5	1
1,6	697 000	20	4
<b>1,5</b>	<b>320 000</b>	<b>30</b>	<b>6</b>
<b>1,4</b>	<b>160 000</b>	<b>45</b>	<b>9</b>
1,3	56 000	80	16
1,2	24 000	117	24
1,1	10 600	196	38
1	4 400	190	60

wurde, gilt auch hier. Ist die Höhe der Pore nicht zu vernachlässigen, also nicht unendlich klein, so muß sie in die Rechnung mit aufgenommen werden. Je größer nun die Porentiefe ist, um so eher erfolgt die Verdunstung flächenproportional, und eine Randfeldverdunstung kommt nicht zum Ausdruck. Von Fall zu Fall muß eine Entscheidung getroffen werden, zumal sich die pflanzlichen Systeme durch eine übergroße Mannigfaltigkeit in der Gestaltung der Poren auszeichnen (siehe S. 130 ff.).

Die experimentellen Ergebnisse zeigten aber, daß die Exponenten stets höher sind, als theoretisch zur Erreichung der Maximalverdunstung gefordert werden muß. Auf die Erörterung von SIERP und SEYBOLD (1928), daß es theoretisch nicht möglich ist, mit einem Porensystem eine freie Wasserflächenverdunstung zu erreichen, kann hier nicht näher eingegangen werden.

Es mögen hier jedoch einige wichtige Daten mitgeteilt werden, die als Grundlage zur quantitativen Beurteilung der Porenverdunstung in jüngster Zeit gewonnen wurden<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Bei der Korrektur aufgenommen.

HUBER (1928) stellte Untersuchungen mit Membranen an, welche Poren von  $50 \mu$  Durchmesser in verschiedenem Abstand voneinander hatten. Die Ergebnisse konnten die Richtigkeit der von SIERP und SEYBOLD (1927, 1928) vertretenen Auffassung (siehe S. 58) bestätigen. In der folgenden Tabelle 3 sind neben den Werten des  $n$ -fachen Porenabstandes des Porendurchmessers auch die vH-Werte der Gesamtporenfläche von der Porenanordnungsfigur nach HUBER mitangegeben.

Tabelle 3.

	Abstand der Poren ist approx. das $n$ -fache des Porendurch- messers (Porendurchmesser $50 \mu$ )	Gesamtporenfläche in vH-Werten der Poren- anordnungsfigur	Porenverdunstung in approx. vH-Werten der Verdunstung der komparablen freien Wasserfläche (Porenan- ordnungsfigur)
SIERP-SEYBOLD (1927)	9	0.8	40
HUBER (1928) {	6	1.8	50
	4	3.2	75
	3	5.0	90

Experimentell konnte HUBER somit nachweisen, daß die Porenverdunstung der Systeme, wie sie die Laubblätter, physikalisch genommen, darstellen, auch in den Extremfällen, wo die Poren nur das dreifache ihres Durchmessers voneinander entfernt sind (s. S. 125, 126), hinter der Verdunstung einer komparablen freien Wasserfläche zurückbleibt. Dieses, mit physikalisch gut definierten Systemen gewonnene Ergebnis ist für die Beurteilung der physikalischen Komponente der pflanzlichen Transpiration von Wichtigkeit; weitere Schlüsse auf die absolute Größe der Transpirationsraten pflanzlicher Systeme sind vorderhand jedoch nicht zulässig.

SIERP und SEYBOLD (1929) konnten mit Membranen, die  $10 \mu$  und  $20 \mu$  im Durchmesser große Poren trugen, weiteren Einblick in die physikalischen Zustände der stomatären Transpiration verschaffen. In Abb. 11 ist die Porenverdunstung als Funktion des Umfanges sämtlicher Poren dargestellt, unter der Voraussetzung, daß die Fläche sämtlicher Poren konstant ist ( $3,1 \text{ mm}^2$ ). Beim Porendurchmesser  $2 \text{ mm}$  findet die Verdunstung durch 1 Pore, bei  $100 \mu$  Porendurchmesser durch 400 Poren, bei  $50 \mu$  durch 1600 Poren, bei  $20 \mu$  durch 10 000 Poren und bei  $10 \mu$  durch 40 000 Poren statt. Die Verdunstungskurve als Funktion des Gesamtumfanges der Poren stellt sich als typische limiting factor-Kurve dar, so daß mit wachsendem Porenumfang bei konstanter Porenfläche die Verdunstung einem Grenzwert zustrebt, der im Größenbereich der Stomatagrößen erreicht ist. Die Verdunstung der komparablen freien Wasserfläche kann bei den gegebenen Bedingungen durch ein Porensystem nicht erreicht werden, so daß die Physik der stomatären Tran-

spiration nicht mit freien Wasserflächen analysiert werden kann und die Evaporation selbst in unbewegter Luft keine zuverlässigen Schlüsse auf die Transpiration zuläßt (siehe S. 89).

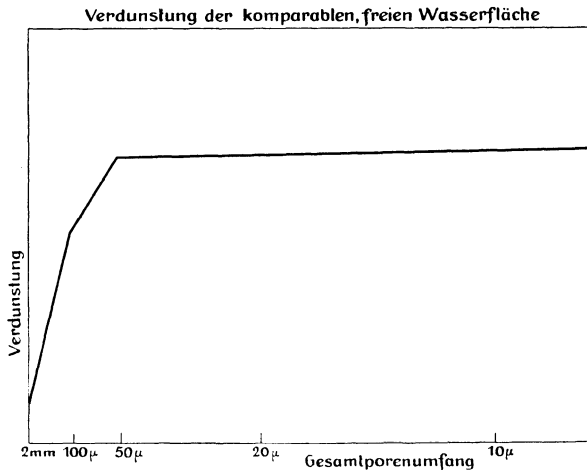


Abb. 11. Verdunstungskurve multiporater Membranen als Funktion des Umfangs sämtlicher Poren. Die Verdunstungshöhe der freien Wasserfläche, die mit der Porenanordnungsfigur vergleichbar ist, wird durch die zur Abszisse parallelen Geraden angegeben. Die Fläche der Poren ist konstant ( $3,1 \text{ mm}^2$ ), die Zahl ist bei  $2 \text{ mm}$  Porendurchmesser 1 Pore, bei  $100 \mu$  Durchm. 400 Poren, bei  $50 \mu$  Durchm. 1600 Poren, bei  $20 \mu$  Durchm. 10 000 Poren und bei  $10 \mu$  Durchm. 40 000 Poren. Nach STIERP und SEYBOLD (1929).

## II. Die Energetik der Transpiration.

Der Massenaustausch der Transpiration kann nur bis zu einem gewissen Grade ohne die Kenntnis der Temperatur der pflanzlichen Systeme quantitativ erfaßt werden, vor allem wenn verschiedene Blätter miteinander verglichen werden bei den gleichen oder gar bei verschiedenen Außenbedingungen. Einblick in die energetischen Verhältnisse der Transpirationssysteme ist unbedingt erforderlich. Dies ist aus den im 1. Kapitel erörterten Druckpotentialzuständen abzuleiten, da ohne Kenntnis der Systemtemperatur die Höhe des Maximaldruckes nicht angegeben werden kann. Eine Wärmebilanz der pflanzlichen Transpirationssysteme ist somit in aller Kürze zu geben, nicht nur, weil die Transpiration von der Temperatur des Blattes in weitgehendem Maße abhängig ist, sondern weil die Transpiration aktiv in den Wärmehaushalt der Blätter eingreift, der für viele andere physiologische Prozesse von nicht geringerer Bedeutung ist.

Die indirekten Beziehungen der Transpiration zu anderen Energiepotentialen des osmotischen Druckes, der Quellung, Kapillarität und Oberflächenspannung kann hier nicht geschildert werden, ebensowenig wir hier die Kohäsionspotentiale, die für das Saftsteigen von besonderer Wichtigkeit sind, dartun können. Die vortrefflichen Darstellungen von

DIXON (1909 und 1914) und BACHMANN (1926) befassen sich unter anderem auch mit der von der Transpiration gelieferten Energie, die zur Hebung des Wassers erforderlich ist. Unter Verweis auf diese Darstellungen kann eine Wiederholung vermieden werden.

Die Abkühlungstemperatur eines feuchten Thermometers als Maß der Verdunstungsgeschwindigkeit wird bei dem Psychrometer praktisch angewendet und die Psychrometertheorie bildet auch die Grundlage des Wärmeaustausches, der bei der Transpiration erfolgt und der nunmehr näher zu beleuchten ist. Da die pflanzlichen Transpirationssysteme aber gleichzeitig noch andere Funktionen erfüllen, die durch Wärmeaustausch begleitet sind, ist ein transpirierendes Blatt nur bis zu einem gewissen Grade mit einem Psychrometer vergleichbar. Die  $CO_2$ -Assimilation und die Atmung vollziehen sich wie die Transpiration mit einem Energiewechsel, und nur mit Kenntnis dieser drei wärmeumsetzenden Prozesse läßt sich der Gesamtenergiewechsel eines pflanzlichen Systems umfassend darstellen und bei genügend genauer Messung quantitativ angeben.

Die drei Prozesse unterscheiden sich hinsichtlich der Wärmetönung derart, daß die Transpiration und die Assimilation endothermisch verlaufen, die Atmung aber exothermisch ist. Noch verhältnismäßig einfach ließe sich der Wärmeumsatz dieser drei Prozesse analysieren, wenn nicht das System von der Umgebung Wärme bezöge, sei es leitende oder strahlende, oder aber absorbiertes Licht. Dieser Umstand, vor allem die Lichtabsorption, erschwert die Analyse ungemein, da die Lichtabsorption bei den hochdifferenzierten Systemen der Blätter schwer exakt meßbar ist und noch vielen künftigen Untersuchungen zur Aufgabe steht. Mit dem günstigen Objekt einer dünnen Algenschicht gelang es kürzlich VAN DEN HONERT (1928), hinsichtlich des Assimilationsprozesses die Lichtabsorption quantitativ festzulegen. Die Ergebnisse von BROWN und ESCOMBE (1905) und BROWN und WILSON (1905) bedürfen wohl weiterer genauer Prüfung.

Die klassischen Untersuchungen der letztgenannten Autoren stellen jedoch die Grundlage der Energetik der Laubblätter dar und diese Arbeiten enthalten die brauchbarsten Daten, die wir uns hier im Rahmen der gedrängten Darstellung zu Nutzen machen können.

Die Analyse der Energetik ist viel einfacher, wenn das Blatt unter Lichtausschluß untersucht wird. Dann fällt nicht nur die Lichtabsorption weg, sondern gleichzeitig ist die endothermische Assimilation ausgeschaltet, so daß im Dunkeln der exothermischen Atmung nur die endothermische Transpiration gegenübersteht. Der Wärmeaustausch, der zwischen Blatt und Umgebung stattfindet, ist nicht einfach zu erfassen. Um nun ein Bild von der Größenordnung der Faktoren zu gewinnen, nehmen wir, den Versuchsergebnissen von BROWN und ESCOMBE folgend, an, daß bei  $20^\circ$  1 cm<sup>2</sup> Blattfläche von *Helianthus annuus* pro Minute 0,000166 cm<sup>3</sup>

$CO_2$  als Atmungskohlensäure abgibt. Diese Menge entspricht einer Verbrennung von  $1,55 \cdot 10^{-7}$  g Dextrose. Die Wärmeentwicklung von 1 g Zucker aus der Hexosegruppe ist approximativ 3760 cal, so daß 1 cm<sup>2</sup> Blattfläche eine Wärme von  $1,55 \cdot 10^{-7} \cdot 3760$  cal = 0,000582 cal entwickelt. Setzen wir zu weiterer Berechnung das Gewicht von 1 cm<sup>2</sup> Blattfläche von *Helianthus* 0,020 g und die spez. Wärme etwa 0,879 (Wasser = 1), so ist die Atmungswärme, wenn keine Ein- oder Ausstrahlung und keine Transpirationsabkühlung erfolgte:

$$\frac{0,000582}{0,020 \cdot 0,879} = 0,033^\circ \text{C pro Minute.}$$

Die Erwärmung durch die Atmung wird nunmehr nicht beliebig gesteigert, sondern sie kommt mit der Temperatur der umgebenden Luft zu einem Gleichgewicht. Der thermische Austausch  $e$ , der zwischen Blatt und Luft stattfindet und von BROWN und WILSON (1905) untersucht worden ist, läßt sich aus drei Argumenten eruieren: 1. Mit Kenntnis der Blattertemperatur bzw. der Temperaturdifferenz zwischen Blatt und umgebender Luft (mit + oder - Vorzeichen) =  $t_d$ ; 2. mit der absoluten Menge des *Transpirationswassers* im Massenaustausch bestimmt, pro Zeiteinheit in Kalorien ausgedrückt, und 3. der absoluten Oberfläche des Blattes. Mittels dieser drei Argumente gilt die allgemeine Formel

$$e_{t_{20}} = \frac{g \cdot 592,6}{\text{sec cm}^2 t_d} \text{ cal für } 1^\circ \text{C Temperaturerhöhung.}$$

(Die latente Verdampfungswärme des Wassers bei 20° ist 592,6 cal.)

Für *Helianthus annuus* ermittelten BROWN und WILSON für ruhige Luft geltend pro Minute für 1° C Temperaturerhöhung den thermischen Austausch = 0,015 cal. Diesen Austausch in die Gleichung (1) eingesetzt ergibt

$$\frac{0,000582}{2 \cdot 0,015} = 0,019^\circ \text{C.}$$

Dabei ist der Wärmeaustausch doppelt zu nehmen, da die Blattfläche 1 cm<sup>2</sup> doppelseitig ist. Die Atmung gibt also maximal eine positive Wärmetönung von 0,019° C. Die Verhältnisse des Austausches in bewegter Luft werden wir später besprechen.

Errechnen wir auf die gleiche Weise mutatis mutandis die Wärmetönung der Transpiration. Bei 20° transpirierte das *Helianthus*-Blatt pro Minute 0,000833g Waser/pro cm<sup>2</sup>. Die zu dieser Verdunstung erforderliche Wärmemenge ist  $0,000833 \cdot 592,6 = 0,04938$  cal. Den thermischen Austausch zu 0,015 cal eingesetzt, gibt für 1° Temperaturerhöhung die Temperaturdifferenz

$$\frac{0,04938}{2 \cdot 0,015} = 1,64^\circ \text{C.}$$

Die *Atmungswärme* beteiligt sich, auf die *Transpirationskälte* bezogen, mit etwa 1 vH an dem Wärmeaustausch des Blattes. Bei thermischen



Messungen der Transpirationsabkühlung fällt die Atmungswärme nicht ins Gewicht und kann bei Messungen und Berechnungen vernachlässigt werden (siehe Tabelle 4).

Weitaus schwieriger gestalten sich die Verhältnisse, wenn das Blattsystem dem Sonnenlichte ausgesetzt wird. Die Lichtmengen  $R$  und die Absorptionskoeffizienten  $a$  der Blätter, ausgedrückt in Kalorien für  $1 \text{ cm}^2$  Blattfläche pro Zeiteinheit stellen die linke Seite der Gleichung dar:

$$Ra = (W + w) + r.$$

Ganz allgemein sei mit  $W$  der Transpirationskalorienumsatz, mit  $w$  die Assimilationskalorienmenge ausgedrückt, während  $r$  den thermischen Austausch durch Strahlung und Konvektion darstellt. Ist  $r = 0$ , so wird  $Ra = (W + w)$ , d. h. das Blatt hat dieselbe Temperatur wie die umgebende Luft. Die Transpirations- und Assimilationskälte werden durch die Lichtstrahlung zum Teil kompensiert. Es kann nicht unsere Aufgabe sein, die kaum in Kürze verständlich darzustellenden Prozesse der Assimilation und des Lichtenergiewechsels zu schildern; es handelt sich vielmehr nur darum, die Größenordnung der Transpirationskälte im Rahmen des Energiewechsels kennen zu lernen. Für *Helianthus annuus* geben BROWN und ESCOMBE (1905) folgende Werte eines speziellen Falles an:

$R$ totale Sonnenstrahlung auf $1 \text{ cm}^2$ Blattfläche pro Minute	. 0,2746 cal
$Ra$ Absorption der Sonnenstrahlung auf $1 \text{ cm}^2$ Blattfläche pro Minute. Absorptionskoeffizient 0,686	. . . . . 0,1884 cal
$w$ verbrauchte Energie durch Assimilation	. . . . . 0,0033 cal
$W$ verbrauchte Energie durch Transpiration	. . . . . 0,3668 cal
$w + W$ totaler Energieverbrauch	. . . . . 0,3701 cal

Das Blatt bezieht somit aus der Umgebung  $r = (W + w) - Ra = 0,1817 \text{ cal}$ . Das Blatt selbst ist also kälter als die Umgebung.

Ob ein transpirierendes Blatt über- oder untertemperiert ist gegenüber der Luft, hängt ganz und gar von der Größe der einzelnen Faktoren ab. Transpiriert ein Blatt sehr stark, im Extrem wie eine freie Wasseroberfläche, so wird es auch bei schwacher Insolation untertemperiert sein, es ist aber bei schwacher Transpiration unter starker Besonnung sicherlich übertemperiert. Ganz allgemein läßt sich natürlich darüber nichts aussagen, da die bei dem Massenaustausch sich geltend machenden Faktoren auch hier wirken. In der Tabelle 4 seien einige von BROWN und ESCOMBE mitgeteilten Zahlen von *Helianthus annuus* ausgewählt und ergänzt zusammengestellt, um die Bilanzaufstellung eines Energieumsatzes kennen zu lernen, und um einen Begriff von der Größenordnung der Einzelfaktoren zu bekommen. Es sind dabei Extremwerte herausgegriffen worden. Die Anordnung der Versuche geschah nach einer steigenden Reihe der Transpirationswerte (Spalte 13), worin sich zweifellos eine gewisse Abhängigkeit von dem herrschenden Dampfdrucke ausdrückt. Man vergleiche die Psychrometerdifferenzen, die Blattertempera-

Tabelle 4.

Nr. des Versuches	Meteorologische Angaben						Energieverlust oder Energiegewinn des Blattes in Kalorien pro cm <sup>2</sup> Blattfläche pro Min.						Energiezufluß a. der umgeb. Luft (H' + w) - Ra						
	Proz. des reg. Sonnenlichts	Temperatur des trockenen Thermometers	Temperatur des feuchten Thermometers	Psychrometerrdifferenz,	Partialdruck des Wasserd. d. Luft in mm Hg	Relative Feuchtigkeit in vH	Windgeschwindigkeit m/sec	Temperaturdifferenz zwischen Blatt und Luft in °C	Approx. Blatttemperatur	Partialdruckerhöhung des Wasserdampfes im Blatt gegenüber der Luft in mm	Assimilation in cm <sup>3</sup> CO <sub>2</sub> pro dm <sup>2</sup> /Stunde	Transpiration in g Wasser pro dm <sup>2</sup> /Stunde		R. In das Blatt einstrahlende Sonnenenergie	Ra. Durch das Blatt absorbierte Sonnenstrahlung	w. Verbrauchte Energie durch Assimilation	W. Verbrauchte Energie durch Transpiration	(w + W). Gesamtenergieverbrauch	r. Energieverlust durch Ausstrahlung und Luftkonvektion
21 a	13	17,4	16,2	1,2	12,89	87	5,8	+ 0,25	17,6	2,06	4,00	0,4096	0,1179	0,0808	0,0033	0,0404	0,0437	0,0371	—
12	50	16,9	13,2	3,7	9,21	65	7,1	+ 0,28	17,1	5,27	2,134	1,259	0,2569	0,1762	0,0017	0,1243	0,1260	0,0502	—
17 a	70	22,2	15,6	6,6	9,60	48	4,8	- 0,74	21,4	9,32	4,00	3,661	0,3931	0,2697	0,0033	0,3614	0,3647	—	0,0950
16 b	100	27,2	19,0	8,2	11,5	43	3,3	- 1,84	25,3	12,44	4,00	3,715	0,2746	0,1884	0,0033	0,3668	0,3701	—	0,1817
13	87	19,4	14,2	5,2	9,24	54	2,05	+ 1,54	20,9	9,11	2,40	3,962	0,7341	0,5035	0,0020	0,3913	0,3933	0,1102	—
16 a	100	27,2	19,0	8,2	11,5	43	3,3	- 0,40	26,8	14,66	4,00	4,178	0,5492	0,3768	0,0033	0,4124	0,4157	—	0,0389
19 a	100	27,5	19,7	7,8	12,26	45	5	- 1,45	26,0	12,69	4,00	5,780	0,5504	0,3775	0,0033	0,5706	0,5739	—	0,1964

$\alpha$  Lichtabsorptionskoeffizient 0,686.

turen und die Blattwasserdampfdrucke! Eine Ausnahme bildet bei dieser Betrachtung Versuch 13, der in mancher Hinsicht aus der Vergleichsreihe herausfällt. Die Psychrometerdifferenz ist in bezug auf den Transpirationswert zu niedrig, ebenfalls die Blatttemperatur; aber die in das Blatt einstrahlende und absorbierte Lichtenergie ist ungleich höher als bei den Nachbarwerten, was auch zu einer Temperaturdifferenz zwischen Blatt und Umgebung führt. Der Raum gestattet nicht, die interessanten Beziehungen alle herauszulösen und diese führten uns auf entlegene Gebiete ab.

Die zahlreichen Messungen, die über die Blattemperaturen vorliegen und zum Teil auch mit den Transpirationszuständen in Zusammenhang gebracht wurden, ergaben, daß die Blätter um viele Grade höher oder niedriger temperiert sein können als die Luft. Die Arbeiten von SHREVE (1914) (siehe auch HUBER 1924), MILLER und SAUNDERS (1923), NUERNBERGK (1925) u. a. vermochten die wechselnden Temperaturverhältnisse der Blätter zu messen; es ist jedoch vorderhand noch recht schwierig, die einzelnen Faktoren des Wärmeaustausches zuverlässig anzugeben.

Die Tabelle 4 können wir uns auch gleich nutzbar machen für die Größenord-

nung der Assimilation bei der endothermischen Seite des Gesamtenergiewechsels (Expenditure account, Soll.). Maximal (Versuch 21a) beträgt die Assimilationsenergie ( $w$ ) 8,1 vH der Transpirationsenergie ( $W$ ), minimal 0,4 vH (Versuch 13). Die anderen Werte liegen zwischen 1,7 vH und 0,8 vH. Daß die Atmungsenergie zu vernachlässigen ist, haben wir oben gesehen, da die Assimilationsenergiegeraten unter Umständen ebenfalls sehr gering sind, ist eine Vernachlässigung bisweilen auch statthaft. Dem endothermischen Transpirationsprozeß steht die einstrahlende Sonnenlichtenergie und der Wärmezufuß gegenüber; die Einstellung der Blattemperatur hängt also vor allem von der Größe der Belichtung, der Lufttemperatur und der Stärke der *Transpiration* ab. Ist die Einstrahlung gering und die Transpiration stark, was besonders bei geöffneten Stomata der Fall sein wird, kann das Blatt untertemperiert sein; ist jedoch die Einstrahlung sehr stark, so wird der umgekehrte Fall verwirklicht sein. Schon hinsichtlich der Differenzierung der anatomischen Strukturen finden sich bei den verschiedenen Pflanzen ganz beträchtliche Unterschiede.

Die Forschung steht heute erst am Anfang der Analyse des Energiewechsels pflanzlicher Systeme, und eine sinngemäße Abgrenzung der Untersuchungen ist eine Notwendigkeit, die auf eine Vollständigkeit der quantitativen Messungen verzichten muß, aber gesicherte Daten für einzelne Faktorenkomplexe ergibt. So hat mit Recht PFEFFER (1904) die Transpirationsleistungen unabhängig von den chemischen Leistungen aufgefaßt und seinen Betrachtungen folgend nehmen wir den „lebenden Organismus nur als Substrat“ für die Wasserdampfverdunstung und den damit verbundenen Energiewechsel.

Wir haben oben die Größenordnung der gleich- oder gegensinnig wirkenden Faktoren des Energiewechsels festgelegt und gefunden, daß die Transpirationskälte als stärkster Faktor der Lichteinstrahlung (Wärmestrahlung) entgegenwirkt. Es kann nicht nur zu einer Kompensation, sondern zu einer Übertemperierung des Blattes gegenüber der Luft kommen. Schalten wir den Lichteinfluß und die strahlende Wärme aus, so können wir den einfachsten Fall des Energieaustausches eines Wärmepotentials betrachten. Die Versuche werden im Dunkeln ausgeführt oder aber bei einer schwachen Beleuchtung, deren Wirksamkeit zu vernachlässigen ist. Die Möglichkeit ist nunmehr gegeben, das Blatt selbst als Psychrometer zu betrachten, wenn gleichzeitig Blatt- und Lufttemperatur gemessen werden (SEYBOLD 1929). Die Schlüsse, die sich daraus ziehen lassen, bilden die Grundlage für die Energetik der Transpiration.

Die Grundlagen der Psychrometertheorie mögen aber hier nur soweit selbst wiedergegeben werden, als sie für unsere Frage in Betracht kommen. Es handelt sich nicht darum, meteorologische Erörterungen anzutreten oder darum die Brauchbarkeit des Psychrometers als Verdunstungsmesser zu prüfen, sondern nur darum zu zeigen, daß prin-

ziell die Zustände des Psychrometers mit einem transpirierenden Blatt vergleichbar sind.

Wie aus den Ausführungen des 1. Kapitels hervorgeht, ist die Verdunstung in unbewegter Luft nur ein Sonderfall des Massenaustausches. Die Meteorologie fordert daher bei psychrometrischen Messungen stets die Ventilierung des feuchten Thermometers. Dabei wird nicht nur die verdunstungshemmende Dampfhaube, die sich um die Bulbe des feuchten Thermometers bildet, weggewischt, sondern zugleich auch die unterkühlte Luft, die sich um diese befindet. SEYBOLD (1929) gelang es, die Ausdehnung der unterkühlten Luftschicht experimentell zu messen. Die

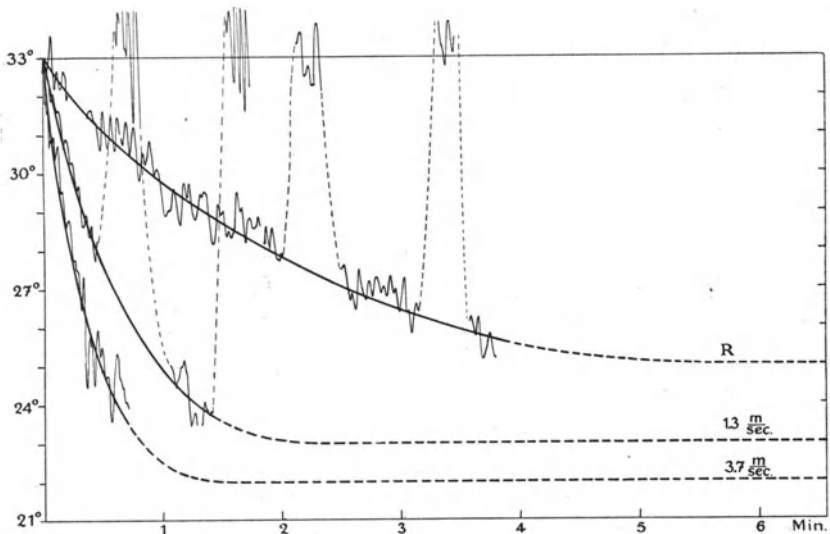


Abb. 12. Abkühlungskurven wasserdurchränkter Pappstücke, die zur Zeit 0 Minuten die Temperatur der Luft ( $33^{\circ}$ ) hatten. Mit *R* ist die Abkühlungskurve in unbewegter Luft angegeben. Je stärker die Luftbewegung ist, um so steiler fällt die Kurve ab und um so früher wird sie der Abszisse parallel. Bei hinreichend starker Luftbewegung kann in erster Annäherung die Psychrometerdifferenz der Abkühlungsgeschwindigkeit gleich gesetzt werden. Thermoelektrische Messung. Nach SEYBOLD 1929.

Psychrometerdifferenz kann nur in bewegter Luft richtig sein, da die Dampfhaube und die unterkühlte Luftschicht als ganz spezielle Zustandsbedingungen zu gelten haben. Das Psychrometer soll aber den Dampfdruck *der* Luftschichten angeben, deren Temperatur am trockenen Thermometer gemessen wird. SCHUBERT (1925) hat den fruchtbaren Gedanken der Verdunstungsgeschwindigkeitsbestimmung in die Psychrometrie aufgenommen, und SEYBOLD (1929) konnte experimentell die Abkühlungstemperaturen in Ruhe und Wind ermitteln. Die Abb. 12 gibt die Abkühlungskurven an, die um so steiler abfallen, je stärker der Wind ist. Ist dieser hinreichend stark, so kann die Verdunstungsgeschwindigkeit der Psychrometerdifferenz gleich gesetzt werden. In unbewegter Luft ist die Psychrometerdifferenz gegenüber der Ver-

dunstungsgeschwindigkeit zu groß, was durch die Unterkühlung der umgebenden Luft zu erklären ist. Es ist somit auch ganz selbstverständlich, daß die Temperatur des feuchten Thermometers die Höhe des maximalen Dampfdruckes bestimmt und nicht die Temperatur des trockenen Thermometers. Die Verdunstung erfolgt somit proportional dem Dampfdruckdefizit, das zwischen dem herrschenden Dampfdruck und dem maximalen Dampfdruck bezogen auf die Temperatur des feuchten Thermometers, besteht, nicht aber proportional dem Dampfdruckdefizit der Lufttemperatur.

Mutatis mutandis gelten die geschilderten Verhältnisse auch für die Transpirationssysteme. Je nach den Ausmaßen des Systems und der absoluten Größe der Transpiration ist eine mehr oder weniger große Windgeschwindigkeit erforderlich, um die Bedingung erfüllen zu können, daß weder eine Dampfhaube noch eine unterkühlte Luftschicht sicherhalten kann.

Aus diesem Grunde ist eine proportionale Änderung von Psycho-

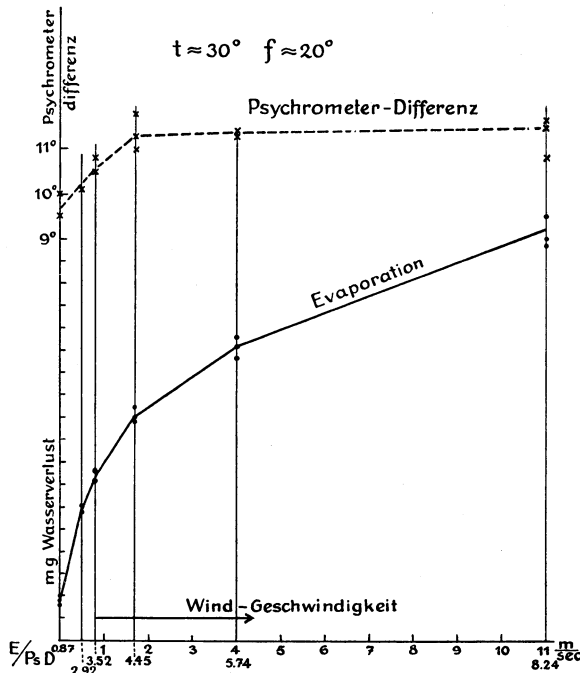


Abb. 13. Steigerung der Evaporation und der Psychrometerdifferenz mit wachsender Windgeschwindigkeit. Unter den Angaben der Abszissenwerte sind die Quotienten  $E/PsD$  angegeben. Die Kurven gelten für spezielle Systeme (Evaporimeterdurchmesser 8 cm, Bulbe der Thermometer  $1,5 \times 0,7$  cm). Nach SEYBOLD 1929.

meterdifferenz und Evaporationskurve auch nicht zu erwarten, wie die Abb. 13 experimenteller Befunde widerspiegelt. Die Kurven verlaufen für andere Systeme wieder anders, wenn auch gleichsinnig; Transpirationskurven sind der vorliegenden Evaporationskurve um so ähnlicher, je stärker die Transpiration, vor allem die kutikuläre, ist. Sobald die Forderung erfüllt wird, daß weder eine Dampfhaube noch eine unterkühlte Luftschicht sich um das System erhält, nimmt die Kurve einen zur Abszisse parallelen Verlauf (limiting factor-Kurve). Je kleiner das System ist, eine um so geringere Luftbewegung vermag diese Forderung zu erfüllen (siehe S. 45).

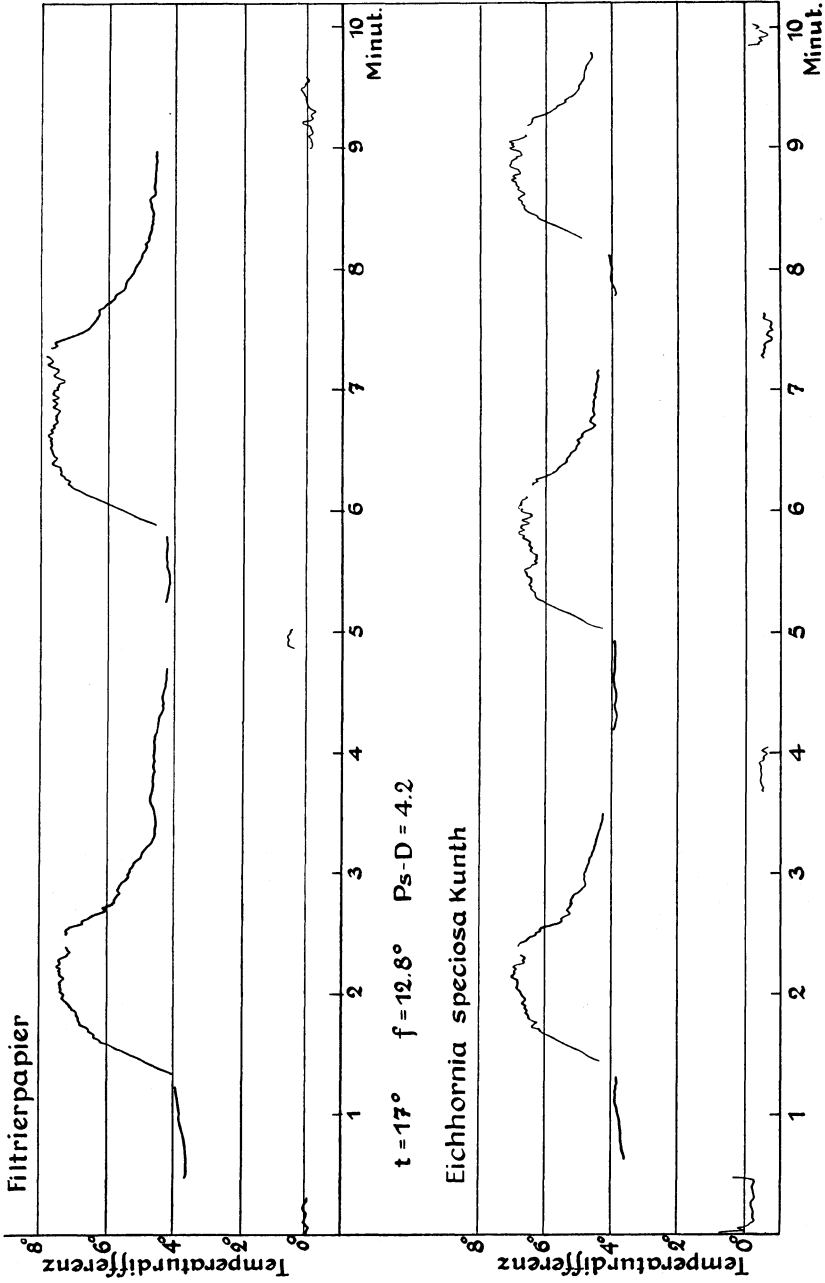


Abb. 14. Abkühlungstemperaturen (Galvanometerdiagramme thermoelektrischer Messungen) einer verdunstenden Filterpapierfläche und eines transpirierenden Blattes von *Eichhornia speciosa*, in unbewegter und bewegter Luft. Die Kurvenansätze bedeuten zunehmende Abkühlung. Mit der Temperatur  $\theta^0$  ist die Lufttemperatur rel. eingezeichnet. Die Abkühlungstemperatur ca.  $4^0$  entspricht der Verdunstung in unbewegter Luft. Nach der 1. Minute wurde Wind eingesetzt, so daß in beiden Fällen eine Abkühlungstemperatur von ca.  $7^0$  resultierte. Nach der 2. Minute ist der Wind abgestellt worden, worauf sich die Temperatur der Verdunstung in Ruhe einstellt. Die Diagramme zeigen Wiederholungen des Versuches. Nach SEYBOLD 1929.

In Abb. 14 sind die Temperaturzustände von einem verdunstenden Filtrierpapier und einem transpirierenden Blatte von *Eichhornia speciosa* in Ruhe und in bewegter Luft dargestellt. Beide Kurvenbilder sind in weitgehendstem Maße ähnlich, da die absolute Transpiration von *Eichhornia* relativ sehr hoch ist (siehe S. 99). Von der 0. bis 1,3. Minute befanden sich Filtrierpapier und Blatt in unbewegter Luft; beide Systeme waren etwa 4° niedriger temperiert als die Luft. Nach der 1,3. Minute setzte Wind ein, der in beiden Fällen zu einem Temperaturabfall auf etwa 7° führte. Nach der 2,4. Minute ist der Wind wieder abgestellt worden, worauf sich das Blatt wieder zu erwärmen begann, bis ungefähr zu derselben Temperatur, die vor der Einwirkung des Windes vorhanden war. Wiederholungen des Versuches sind in dem Diagramm mit demselben Ergebnis ersichtlich. Es hängt nun ganz von den einzelnen Systemen ab, wie die Kurve der Temperatur in Ruhe und Wind verläuft. Eine Reihe von Messungen mit Blattsystemen, die im Winde keine Transpirationssteigerung erfahren, wiesen auch im Winde keine Temperaturveränderung auf (SEYBOLD 1929). Im ökologischen Kapitel werden wir darauf zurückzukommen haben.

BROWN und WILSON (1905) gaben an, daß der thermische Austausch in bewegter Luft proportional der Windgeschwindigkeit gesteigert würde, was jedoch nicht richtig sein kann. SEYBOLD (1929) hat dagegen theoretische und experimentelle Ergebnisse geltend gemacht.

Der Wärmeaustausch ist bei den einzelnen Blättern nun sehr schwer quantitativ zu messen, da nach SEYBOLD (1929) und SEYBOLD und VAN DER WEY (1929) die transpirierenden Blätter an verschiedenen Stellen ganz verschieden hoch temperiert sind, infolge der ungleichen Transpiration an Rand und Mitte des Blattes und des ungleichen Wärmeaustausches, der durch die Transpirationsdifferenzen, Konvektionen der Luft usw. bedingt ist. Die Größe, die Gestalt, die Transpirationsintensität, die spezifische Wärmekapazität und Leitfähigkeit und eine Reihe anderer Faktoren entscheiden darüber, ob ein Blatt an allen Stellen denselben Wärmeaustausch hat, also isokalorisch ist, oder aber heterokalorisch genannt werden muß, wenn sich Stellen besonderer Temperierung ermitteln lassen. Das Wärmefeld und die Austauschzahlen von System/Luft zu prüfen ist die Aufgabe künftiger Untersuchungen.

Kommt aber die Wirkung des Lichtes noch hinzu, so daß Reflexion, Emission, Adsorption und unter Umständen Diathermansie zu messen sind, werden die Verhältnisse für quantitative Messung ungeheuer kompliziert. Unzuverlässigen Messungen haften starke Spekulationen an, womit die Grundlagen exakter Forschung nicht zu klären sind.

### III. Die Methodik der Transpirationsbestimmungen.

Es kann sich hier nicht darum handeln, alle technischen Einzelheiten und sämtliche Versuchsergebnisse der verschiedenen Messungsmethoden mitzuteilen, sondern nur darum, die prinzipiellen Grundlagen der Transpirationsmessung herauszustellen. Dabei ist besonderes Gewicht darauf gelegt worden, die einzelnen Methoden unter sich zu vergleichen, um den Bereich ihrer Anwendbarkeit kennen zu lernen. GRAFE (1914) hat die Technik mehrerer Methoden dargestellt, BURGERSTEIN (1904, 1920) manche kurz skizziert.

#### A. Absolute Messungen.

1. Direkte Messung der Transpiration im Massenaustausch.

a) **Quantitative Methoden.** Die Größe der Transpiration läßt sich als Massenaustausch mittels Abwägen sehr einfach bestimmen, da der Wassermolekülaustausch weitaus den Hauptanteil an dem Gesamtaustausch hat. Alle Methoden des Abwägens haben eine hinreichende Genauigkeit, wenn der  $CO_2$ -Molekülaustausch gewichtsmäßig vernachlässigt werden kann. Aus den vergleichenden Tabellen der klassischen Arbeit von BROWN und ESCOMBE (1905) läßt sich entnehmen, daß die Gewichtszunahme durch die Assimilation etwa 0,1 vH des Transpirationsverlustes ausmacht. Dieser Betrag ist zu dem Transpirationsgewicht zu addieren. Zu subtrahieren wäre das Gewicht, welches durch Atmungsverlust entsteht, und ungefähr dieselbe Größenordnung hat wie die Assimilationsgewichtszunahme. Im Experiment können natürlich diese Werte vernachlässigt werden, da der mittlere Fehler bei den Abwägungen größer ist.

Sinn hat aber die Transpirationsbestimmung eines pflanzlichen Systems nur, wenn dafür Sorge getragen ist, daß nur die Oberfläche transpiriert, deren Verdunstungsgröße zu eruieren ist. In der Regel wird die intakte Pflanze mit einem hinreichend großen Wasservorrat so abgeschlossen, daß nur die Transpirationsorgane Wasser verdunsten können. Wird die Fundamentalforderung, daß das Gefäß, in welches die Pflanze eingeschlossen ist, selbst transpiriert, nicht beachtet, so kommt den ermittelten Werten keine zuverlässige Gültigkeit zu. Völlig unberücksichtigt kann bei der Bestimmung bleiben, welche Mengen von mineralischen Salzen von unten her in die Blätter wandern bzw. umgekehrt, da es sich nur um Massenverschiebungen innerhalb des Systems handelt, aber nicht um Austausch mit der Atmosphäre.

Soweit es für die allgemeine Beurteilung der Transpirationsfrage erforderlich ist, sollen die Methoden der *Transpirationsbestimmungen* besprochen werden. Technische Einzelheiten sind in den Originalarbeiten einzusehen. Es handelt sich häufig um eine große Zahl technischer Angaben, die sich schwer zusammenfassend darstellen lassen.



Im Hinblick auf die obigen Auseinandersetzungen ist der empirisch ermittelte Gewichtsverlust  $G$  der ausbalanzierten Wage = der Wasserdampfabgabe

$$T = G \quad (1)$$

zu setzen, wenn die Bedingung erfüllt ist, daß nur die Transpirationsorgane der Pflanze Wasser zu verdunsten vermögen. Die Schilderungen der technischen Vorkehrungen, jeglichen Gewichtsverlust durch Gefäßverdunstung auszuschalten (Undichtigkeit), liegen außerhalb unserer Darstellung. Die direkte Abwägung liefert zuverlässige Werte und im allgemeinen kann die Pflanze dabei unter denselben äußeren Bedingungen verbleiben, unter denen sie sich natürlicherweise befand (ökologische Methoden).

Je nach der Größe und dem Gewicht der Versuchsobjekte muß die Wahl der Wage vorgenommen werden. Ratsam ist die Verwendung von analytischen Wagen, wenn die Maximalbelastung nicht eine zu große Unempfindlichkeit bedingt. Weitaus die meisten Untersucher gewannen ihre Versuchsdaten auf diese Weise; durch geeignete Wahl der Zeitintervalle, die zwischen den einzelnen Wägungen liegen, lassen sich genügend große Transpirationswerte erlangen. Ist das Bruttogewicht der Versuchsobjekte größer, was vor allem bei langdauernden Versuchen mit Kulturpflanzen oft der Fall ist, so wählt man zweckentsprechende Spezialwagen größeren Ausmaßes, die dabei noch eine genügend große Empfindlichkeit besitzen. Bis auf 10 mg genaue Abwägungen sind meist zulässig, insofern sie nicht mehr als 3 vH des Gewichtsverlustes ausmachen, da sie in den Bereich des mittleren Fehlers fallen, der schon allein dadurch entstehen kann, daß die Pflanze während des Abwiegens transpiriert. v. HÖHNEL verwandte eine Wage großen Ausmaßes, die bei 20 kg Belastung auf 100 mg reagierte. Die Konstruktion solcher Wagen, die für die jeweiligen Versuche geeignet sind, ist eine Aufgabe der Technik.

Sämtliche Vorteile selbstregistrierender Wagen, die in den verschiedensten Konstruktionen zur Ausführung kamen, können hier auch nicht aufgezählt werden. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß bei persönlicher Bedienung einer Wage eine Menge Zeit erforderlich ist, zumal wenn sich die Einzelwägungen in kurzen Zeiträumen viele Stunden wiederholen müssen. Die Zuverlässigkeit der selbstregistrierenden Wagen muß natürlich genügend groß sein und alle Konstruktionen streben das Ideal an, die persönliche Bedienung einer empfindlichen Wage durch eine maschinelle Selbstregulation zu ersetzen. Dem Erfindergeist steht heute noch ein großes Feld der Betätigung offen.

Die Registrierwagen früheren Datums (Richard frères, Paris; die man in manchen Laboratorien antrifft), analog einer chronographischen Thermoregistrierung, sind zu ungenau und heute durch andere Konstruktionen ersetzt. Dem selbstregistrierenden Transpirationsapparat

von L. und K. LINSBAUER (1906) und dem von COPELAND (1898) hat man ebenfalls nicht großes Vertrauen entgegengebracht. Letzterer macht sich das Prinzip der Wellenradhebelübertragung zunutze, auf einer rotierenden berußten Trommel zeichnet sich das Heben der Versuchspflanze durch Transpirationsverlust ab. Die Schreibvorrichtung (ähnlich auch bei dem LINSBAUERSCHEN Apparat) und die Lager der Räder bzw. Hebelkonstruktionen haben einen relativ großen Widerstand. Wenig gern werden die Registrierapparate benutzt, die auf dem areometrischen Prinzip beruhen (CORBETT 1898—1899). Unbrauchbar für quantitative Messungen sind die gebräuchlichen Federwagen. Die Brauchbarkeit der Torsionswagen mit persönlicher Ablesung wird damit nicht in Frage gestellt, ebensowenig wie eine Aräometerwage ohne mechanische Registrierung (wenn bestimmte Momente, wie Dichteveränderung bei Temperaturwechsel, Beachtung finden).

HUBER (1927) beschrieb kürzlich eine Balkentorsionswage, die in Anbetracht ihrer Zuverlässigkeit und Handlichkeit große Dienste leisten dürfte.

Die Konstruktionen der bisher erwähnten Registrierwagen fallen alle in die Zeit vor der Auswertung elektrotechnischer Errungenschaften. Mit Nutzbarmachung dieser war, wie auf vielen anderen Gebieten, eine zuverlässige automatische Registrierung ermöglicht. ANDERSON (1894), GANONG (1905), FRANSEAU (1911), BLACKMAN und PAINE (1914), BRIGGS und SHANTZ (1915) und HAMORAK (1928) bauten verschiedene Transpirationsregistrierwagen mit elektrischer Schaltung, die hier nicht alle geschildert werden können. Um die prinzipiellen Einrichtungen kennen zu lernen, sei der Transpirograph von HAMORAK kurz beschrieben.

Auf der linken Schale der ausbalanzierten Wage befinden sich Pflanze, Meßglas  $M$  und ein Quecksilberkontakt  $Q$ , der bei einer leichten Hebung des Wagbalkens bei der Transpiration den Stromkreis  $Q - Ak_1 - E_2E_2$  schließt. Da bekanntlich die Schwingungen der Wage zu kurzen aufeinanderfolgenden Kontakten führen kann, müssen diese aus der Registrierung ausgeschaltet werden. Bei dem HAMORAKSCHEN Transpirographen wird dies dadurch erreicht, daß erst ein längerer Ankerschluß  $A_2E_2E_2$  die Feder  $F_1$  mittels eines Uhrwerkmechanismus  $G-R$  mit der Feder  $F_2$  in  $K$  zur Berührung bringt, wodurch ein zweiter Stromkreis  $K - Ak_2 - E_3E_3 - E_1E_1 - S$  geschlossen wird. Hierbei werden *gleichzeitig* zwei Ankerschlüsse  $A_3E_3E_3$  und  $A_1E_1E_1$  geschaffen. Der eine ist einer automatischen Registriervorrichtung  $T$ , der andere einer Tropfvorrichtung  $BPa$  dienlich gemacht. Die Tropfvorrichtung  $(B)Pa$  beruht auf dem Prinzip der kommunizierenden Röhren; bei dem Ankerschluß  $A_1E_1E_1$  neigt sich das Rohr  $a$  so weit, daß ein äquilibrierter Tropfen Paraffinöl in das Meßglas  $M$  fällt, was eine Senkung der Wage bedingt, wodurch das alte Gleichgewicht wieder hergestellt ist und der Stromkreis  $Q - Ak_1 - E_2E_2$  unterbrochen wird. Das Diagramm der Registrierung  $T$

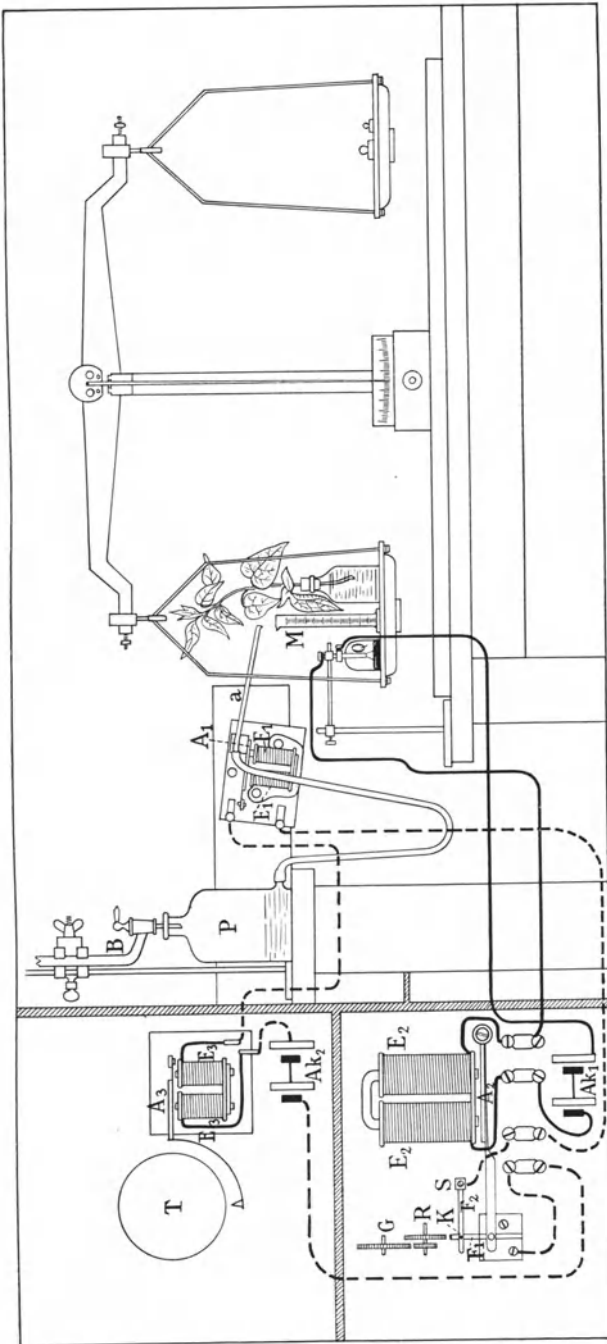


Abb. 15. Transpirograph nach HAMORAK 1928. 1. Stromkreis:  $O-Ak_1-E_2F_2$ . 2. Stromkreis:  $K-Ak_2-E_2E_3-E_1E_1-S$ .  $Q$  Quecksilberkontakt,  $Ak_1$  und  $Ak_2$  Akkumulatoren,  $E_1E_1$ ,  $E_2E_2$  und  $E_3E_3$  Magnetspulen,  $G-K$  Uhrwerk,  $F_1F_1$ ,  $F_2F_2$  Federkontakt,  $S$  Kontaktschraube,  $T$  automatische Registriervorrichtung (Drehwalze),  $B-P$  Tropfvorrichtung,  $M$  Meßglas. Siehe Text.

gibt die Zahl der Tropfen Paraffinöl als Punkte in einer bestimmten Zeit an.

Eine andere Möglichkeit, die Transpiration quantitativ zu ermitteln, besteht darin, daß die *Menge* des abgegebenen Wassers bestimmt wird. Bezeichnet man die quantitativ bestimmte Wasserdampfmenge der Luft ehe die Transpiration erfolgte mit  $D_L$ , und die Wasserdampfmenge nachdem die Transpiration erfolgte, mit  $D_M$ , so erhält man die Transpirationsmenge  $T$  durch die Differenz

$$T = D_M - D_L. \quad (2)$$

Die Methode, die auf dieser Gleichung der Transpiration beruht, kann unter Umständen geeigneter sein als die erste des Wasserverlustes. Vor allem muß hier das wasseraufnehmende System der Pflanze nicht in einen begrenzten Wasserbehälter eingeschlossen werden. Aus rein physikalischen Gründen ist aber das Luftvolumen, welches auf seine Dampfdichte geprüft werden soll, genau zu definieren, da sich hierauf alle Berechnungen gründen, und die Technik des Versuches erheischt meist ein relativ kleines Volumen der Apparatur, das die transpirierenden Organe der Pflanze unter spezielle Bedingungen stellt, die von den natürlichen abweichen können.

Die ersten Transpirationsbestimmungen, die sich auf dieses Prinzip stützen, gehen auf HALES (1727) und GUETTARD (1748) zurück, welche ganz einfach das von der Pflanze abgegebene Wasser als Kondensationswasser sammelten. Die in einem Glasballon eingeschlossene Pflanze kommt hierbei  $\pm$  bald in einen dampfgesättigten Raum, wie sie in einen dampf-armen kommt, wenn in das Gefäß mit den transpirierenden Organen wasserabsorbierende Substanzen mit eingeschlossen werden. Die Gewichtszunahme der Substanzen (Chlorkalzium, Phosphopentoxyd) dient als Maß der Transpiration, was auch unter Berücksichtigung der Dampfdichte der Luft sehr fragliche Werte ergeben muß. Hierher gehören auch die Methoden, in eine abgeschlossene Apparatur ein Feuchtigkeitsmeßinstrument zu stellen (Polymeter, Psychrometer), im Einzelfalle mögen die Ergebnisse gültig sein, wie z. B. bei der schwachen Transpiration von Sukkulente in den Versuchen CANNONS (1905). Es erübrigt sich, alle unzulässigen Versuchsanordnungen, die in vielen Variationen im Laufe der Zeit angestellt wurden, zu erwähnen. Beachtung möge nur die nahezu einwandfreie Methode von FREEMAN (1908) finden, die kurz beschrieben werden soll.

Ein Zweig der im Boden wurzelnden Pflanze *Pfl.* wird in einen Glaszylinder  $Z$  mit einem Thermometer  $Th$  eingeschlossen. Durch den Zylinder wird ein Luftstrom  $E \rightarrow A$  geführt, der an dem Zweige vorbeistreicht. In den Luftstrom sind zwei Röhren  $R_1$  und  $R_2$ , die hygroskopische Substanzen (Chlorkalzium, Phosphorpentoxyd) enthalten, eingeschaltet. Das aus dem Gefäß  $W$  durch das Rohr  $A$  auslaufende Wasser

gibt Strömungsrichtung und Strömungsgeschwindigkeit des Luftstromes an. Die  $L$ -Menge Luft, welche das System durchströmt, kann an der Menge des ausfließenden Wassers gemessen werden; das Gefäß  $W$  trägt eine Standardmarke  $M$ . Auf diese Weise hat man ein direktes Maß der Litermenge Luft mit selbsttätiger Unterbrechung des Luftstromes, sobald das Wasser aus  $W$  abgeflossen ist. Die Gewichtszunahme der Röhren  $R_1$  und  $R_2$  durch Wasserabsorption ist gleich dem Gewicht des von dem Zweige abgegebenen Transpirationswassers, abzüglich der Wasserdampfmenge der Luft. Diese wird in einem „Leerlaufversuch ohne Pflanze“ zu Anfang oder Ende des Versuches bestimmt. Die Resultate dieser Methode sind quantitativ, der Pflanzenzweig kann je nach der Strömungsgeschwindigkeit „ruhiger oder bewegter Luft“ ausgesetzt werden.

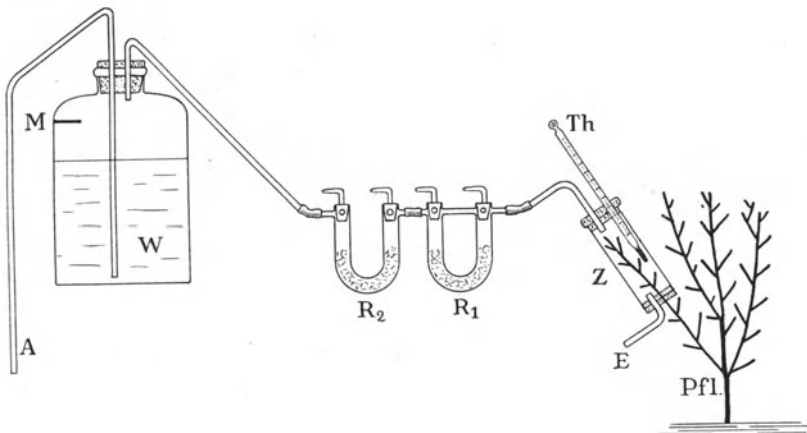


Abb. 16. Quantitative Bestimmung der Transpiration mittels der Absorption der von der Pflanze abgegebenen Menge Wasser. *Pfl* Pflanze, *Z* Umhüllungszylinder, *Th* Thermometer, *E* Einströmungsöffnung des Luftstromes, *E*— $R_1$ — $R_2$ —*A*.  $R_1$  und  $R_2$  Absorptionsgefäße für Wasserdampf, *W* Wasser *M* Standardmarke, *A* Wasserauslauf. S. Text. Nach FREEMAN 1908.

Von der Voraussetzung ausgehend, daß die Wasserabgabe eines pflanzlichen Systems gleich der Wasseraufnahme sei, schufen eine große Zahl von Untersuchern Apparate, deren Unzulänglichkeit für Transpirationmessungen im Laufe der Zeit immer wieder nachgewiesen wurde. Es handelt sich dabei im Prinzip um die Potometermethode (nach anderen Potometer), die als Messung der von der Pflanze aufgenommenen Menge Wasser hinreichend zuverlässig ist und allgemein Anwendung findet. Trotzdem fehlt es bis zum heutigen Tage nicht an Versuchen, die potometrischen Messungen als Transpirationmessungen zu setzen, was nur zulässig ist, wenn der Sonderfall eintritt, daß die Wasserabgabe  $T$  gleich der Wasseraufnahme  $A$  ist. In diesem Falle kann gegen die Bestimmung natürlich nichts eingewendet werden, sobald aber entweder eine Speicherung von Wasser in dem pflanzlichen System stattfindet,

oder aber eine Verminderung in der Wasseraufnahme gegenüber der Transpiration sich einstellt, so ist die Verwendbarkeit dieser Methode hinfällig.

Schreiben wir ganz allgemein die Gleichung

$$\alpha \cdot A = \tau \cdot T, \quad (3)$$

so sind für jeden Fall die Faktoren  $\alpha$  und  $\tau$  pflanzlicher Transpirationsregulation empirisch zu ermitteln, wobei

$$\alpha \text{ und } \tau \begin{matrix} \geq \\ < \end{matrix} 1$$

sein können. Die Gleichung (3) ist für die Wasserbilanzaufstellung von der größten Bedeutung und wird uns noch in den Kapiteln der Transpirationsphysiologie und Wasserökonomie lebhaft beschäftigen.

Die große Schwierigkeit der Ermittlung zuverlässiger Werte für  $\alpha$  und  $\tau$ , die natürlich keine Konstanten für eine Pflanze darstellen, sondern innerhalb gewisser Grenzen schwanken, machen diese Methode für eine quantitative Transpirationsbestimmung hinfällig. Ist  $\alpha$  und  $\tau = 1$ , was in dem oben erwähnten Falle verwirklicht ist, so können wir den Vorgang der Wasseraufnahme und Wasserabgabe rein physikalisch, ohne physiologische Regulation betrachten.

Solange also in der Gleichung

$$T = \frac{\alpha A}{\tau} \quad (4)$$

$\frac{\alpha}{\tau} = 1$  ist, ist die Methode zulässig, wird aber beispielshalber die Transpiration durch sich ändernde Außenverhältnisse gesteigert,  $T$  also größer, so muß sich entsprechend der rechte Ausdruck der Gleichung auch vergrößern, durch entsprechende Veränderung der im rechten Ausdruck der Gleichung (4) sich befindlichen Faktoren. Der Absorptionskoeffizient von  $A$  muß größer werden.  $\tau$  bleibt unverändert, die Gleichung ist bei dieser Annahme befriedigt. Es ist aber auch möglich, daß die Transpiration bei sich ändernden Außenbedingungen eine Regulation erfährt,  $\tau$  nimmt einen solchen Wert an, daß die Gleichung (4) gültig bleibt. Rein theoretisch ließe sich bei der Kenntnis der Begleitkoeffizienten die Methode ausgezeichnet verwenden, aber schon allein die Tatsache, daß die Regulation des Systems in der *Zeit* geschieht, Transpirationsveränderung und korrelative Wasseraufnahmeveränderung aber zeitlich nicht zusammenfallen, macht die Methode für die Transpirationsbestimmungen quantitativer Art unbrauchbar. Darauf muß nachdrücklich hingewiesen werden, weil bis zum heutigen Tag noch ohne Prüfung potometrische Werte als Transpirationsraten ausgegeben werden.

Der einzige Vorteil dieser Methode besteht eigentlich nur darin, in kleinen Zeitabschnitten kleine Mengen aufgenommenen Wassers auch bei bewegter Luft die eine Abwägung sehr erschwert bestimmen zu

können; sonst wäre die Verwendung ganz unverständlich. Die unbeschränkten Wasserreserven für langdauernde Versuche lassen sich auch bei den anderen Methoden leicht schaffen.

Es steht natürlich außer Zweifel, daß das „Potometer auf der Wage“ für die Transpiration ganz einwandfrei ist und zugleich für die Analyse der Wasserbewegung große Vorteile bietet. PFEFFER konstruierte seinen Apparat der Wasseraufnahme, die an einem graduierten Rohr abzulesen ist, auch so, daß zugleich eine Wägung vorgenommen werden kann. EBERT (1889), der sich bei seinen Versuchen zur Bestimmung der Transpiration selbst der unzulässigen Potometermethode bediente, gibt folgenden Versuch an, wobei noch die prozentualen Abweichungen angegeben worden sind.

Tabelle 5.

	Boobachtungszeiten	Wasser- aufnahme	Wasser- abgabe	vH Ab- weichungen
<i>Helianthus annuus</i>	7 <sup>15</sup> —8 <sup>45</sup>	16,67	15,55	+ 7
	8 <sup>45</sup> —11 <sup>45</sup>	4,95	5,53	- 11
	11 <sup>45</sup> —15 <sup>00</sup>	5,50	7,40	- 26
	15 <sup>00</sup> —19 <sup>15</sup>	6,45	5,50	+ 18
Innerhalb von 12 Stunden		33,57	33,98	- 2

KRÖBER (1895) findet ebenfalls sehr starke Abweichungen zwischen der aufgenommenen und abgegebenen Menge Wasser (max. bis 30 vH Abweichung).

Die Abweichungen sind ganz beträchtlich. Die Wasseraufnahme kann bald größer, bald kleiner als die Wasserabgabe sein, so daß man zuverlässige Transpirationswerte nie erhalten kann. FREEMAN (1908) vergleicht mehrere Pflanzenarten miteinander, die in der folgenden Tabelle 6 wiedergegeben sind.

Tabelle 6.

	Eingetopfte Pflanze Transp. in mg pro cm <sup>2</sup> Blattpflanze pro Stunde	Abgeschnittener Sproß im Potometer, gleiche Maßeinheiten	vH der Übereinstimmung
<i>Bellis perennis</i>	7,21	1,44	20
<i>Coleus</i> sp. . .	2,77	0,37	13,3
<i>Portulaca</i> sp. .	1,72	0,47	27,3
<i>Geranium</i> sp. .	0,65	0,65	100,0

FREEMAN zieht daraus den Schluß, daß die Differenz zwischen Wage- und Potometerwert um so größer ist, je stärker die Transpiration ist.

Außerdem mag noch die Abb. 19 als Beispiel dienen, wie stark die Transpiration (Kurve T) von der Wasseraufnahme (Kurve A) abweichen kann.

Die Potometermethode kann nur quantitative Transpirationsdaten ergeben, wenn der Abweichungsgrad: Wasseraufnahme/Wasserabgabe

bekannt ist, der von Fall zu Fall empirisch zu ermitteln wäre. Ob der Abweichung die erforderliche Konstanz, vor allem bei wechselnden Außenbedingungen, zukommt, muß dahingestellt bleiben.

**b) Qualitative Methoden.** Eine Reihe weiterer Methoden zur Bestimmung der Transpirationsgrößen ist im Laufe der Zeit angewandt worden, die streng genommen aber nur qualitative Methoden sind. Es muß zugegeben werden, daß verschiedene Forscher mit viel Mühe diesen Methoden quantitativen Charakter zu geben versuchten, was auch in manchen Fällen gelungen ist. Das praktische Urteil, das sich aus den gestellten Anforderungen und aus dem Erfolg der Anwendung ergibt, hat die Kobaltmethode und auch andere in gewissem Grade zu quantitativen Methoden gemacht. Es ist hier sinnlos darüber zu streiten, welche der qualitativen Methoden, die nunmehr kurz beschrieben werden sollen, letzten Endes die empfindlichste sei, da jedenfalls die Auffassung von DARWIN (1898) von den Anhängern der Kobaltmethode nicht anerkannt werden wird.

Im Prinzip beruht die Kobaltmethode darauf, den Farbumschlag wasserfreier hygroskopischer Substanzen, die durch die Absorption des Transpirationswassers eintritt, festzustellen. Prinzipiell stimmt sie also mit der Absorptionsmethode (siehe S. 76) überein. MERGET (1878) fertigte zu diesem Zwecke ein mit Eisenchlorür-Palladiumchlorür durchtränktes Filtrierpapier, das wasserfrei gelblichweiß gefärbt ist. Durch das Aufnehmen des Transpirationswassers verfärbt sich das Eisen-Palladiumchlorürpapier in gelb-braun-schwarz, je nach dem Grade der Wasserabsättigung. MERGET begnügte sich mit der Feststellung der Farbdifferenzen, ebenso STAHL (1894), der an Stelle der Farbtöne des Eisen-Palladiumpapieres die Farbskala blau-rosa-rot des sich verfärbenden Kobaltchlorürs wählte. Die unzähligen Arbeiten, die Messungen mit der Kobaltpapiermethode enthalten (einzelne mit den sehr widersprechenden Ergebnissen), aufzuzählen, ist hier überflüssig, da nur das Prinzipielle der Methode darzustellen ist.

Zunächst sind die gleiche Zeitabschnitte exponierten Kobaltpapiere (auf den transpirierenden Blättern liegend, nach der Außenseite mit einer Glasplatte gegen die Luftfeuchtigkeit geschützt,) miteinander verglichen worden. Dabei ist Voraussetzung, daß die verwendeten Papiere völlig gleich sind. Die Schwierigkeit objektiver Einstufung der Farbtöne, die in den meisten Fällen rasch verlaufen muß, ließ kaum zuverlässige quantitative Messungen zu.

LIVINGSTON (1913), TRELEASE und LIVINGSTON (1916) und andere Arbeiten der genannten Forscher und ihrer Schüler bemühten sich, die Zeit gleicher Rötungseffekte mit der Stoppuhr genau festzulegen und den Rötungsgrad mit Standardpapieren eindeutiger festzulegen. Bezeichnet man die mit der Stoppuhr ermittelte Zeit, die verstreicht bis ein bestimmter roter Farbton des Kobaltpapieres eintritt, nach LIVING-



STON mit  $T_e$  und die Zeit, die vergeht bis das Papier denselben Farbton über einer freien Wasserfläche im Abstand 1 mm angenommen hat, mit  $T_e$ , so ergibt sich der Index (Quotient)

$$I_h = \frac{T_e}{T_e} \begin{matrix} > \\ < \end{matrix} 1$$

als relatives Maß der Transpirationsstärke eines Blattes. In den allermeisten Fällen ist  $I_h < 1$ , da die Transpiration der Evaporation gegenüber zurückbleibt, doch ist der ungewöhnliche Fall, daß  $I_h = 1$  bei Dampfdruckdifferenzen zwischen System des Blattes und Evaporimeters nicht ausgeschlossen.

Da die Temperaturverhältnisse für das Evaporations- und Blattsystem und somit auch für den Dampfdruck sehr verschieden sein können, muß eine Interpolation auf gleiche Zustände bei exakten Versuchen vorgenommen werden. Da die Methode aber in erster Linie als ökologisch-qualitative Verwendung findet, sind diese Umstände zu vernachlässigen.

BAKKE (1914) untersuchte die Abhängigkeit der Verfärbung des Kobaltpapieres von der Temperatur, wobei die Kenntnis der Blattemperatur und deren Veränderlichkeit aber Voraussetzung ist. Mit der Kobaltpapiermethode können die natürlichen Transpirationsbedingungen nicht gewahrt werden, vielmehr bietet das aufgelegte Kobaltpapier ganz bestimmte, veränderte Bedingungen. Darauf hat kürzlich auch LEICK (1927) ausführlich hingewiesen. Das Dampfdruckgefälle ist für Kutikular- und Stomatatranspiration beim Auflegen des Papieres sehr groß, nimmt aber mit der Wassersättigung des Papieres mehr und mehr ab. Windstille ist natürlich auch damit gegeben, die Randfeldverdunstung ist aufgehoben, die Belichtungsverhältnisse sind verändert und anderes mehr. Bestimmt werden kann mit dieser Methode nur die maximal-mögliche Wasserdampfabgabe des pflanzlichen Systems, solange das Kobaltpapier der Wasseraufnahme fähig ist, nicht aber die wirklichen Transpirationsverhältnisse.

LEICK hat nun an amphistomatischen Blättern geprüft, inwieweit Spaltareale und Rötungszeiten übereinstimmen und gefunden, daß bei *Isatis tinctoria*, wo das Verhältnis der Spalten von Oberseite : Unterseite nicht über 1 : 3 hinausgeht, eine gute Übereinstimmung in den Rötungszeiten vorhanden ist, sobald aber die Spaltenareale von Ober- und Unterseite in einem Verhältnis, das über 1 : 3 hinausgeht, zueinander stehen, sind die Abweichungen von den Rötungszeiten zu groß. Mit dem Rötungseffekt des Papieres wird nur festgestellt, wieviel Wasserdampf aus dem pflanzlichen System in einer bestimmten Zeit entweicht; es wird aber weder etwas Absolutes ausgesagt über die tatsächlichen Transpirationsverhältnisse, noch über die Stomataapertur.

Obwohl wir hinsichtlich der großen Fehlerquellen die Kobaltpapiermethode nur als qualitative Methode gelten lassen können, ohne ihr

damit das Recht einer *orientierenden Transpirationsmessung* abzusprechen, versuchten verschiedene Untersucher, ihr quantitativen Charakter zu verleihen. Die Versuchsergebnisse von LEICK (1927) sprechen beispielsweise dafür, daß mit der Kobaltmethode recht brauchbare Resultate zu erzielen sind. Eine Einstufung der Farbtöne ist immer nur innerhalb gewisser Grenzen eindeutig möglich, was dazu Veranlassung gab, nicht den Farbton als Maß der Wasserabsorption zu nehmen, sondern die tatsächliche Gewichtszunahme des Papiers zu bestimmen, die nach KAMERLING (1913) pro Quadratcentimeter Papierfläche  $\pm 1,3$  mg Wasserdampf betragen kann. COPELAND (1906) wog ebenfalls das verfärbte Papier und in letzter Zeit hat B. S. MEYER (1927) ebenfalls sich dieser Methode bedient. Die Beziehungen zwischen der Zeit des Farbwechsels und der Wasserdampfmenge  $G$  stellen sich in der Gleichung

$$G = \frac{0,4926 \cdot 60}{T}$$

dar, wobei  $T$  in Minuten zu zählen ist (0,4926 g werden von 100 cm<sup>2</sup> Papier über einer freien Wasserfläche aufgenommen). Andere Untersuchungen enthalten zerstreute Angaben solcher Bestimmungen, doch wird eine einwandfreie physikalische Absorptionsbestimmung (siehe FREEMAN 1908) ungleich zuverlässigere Resultate liefern.

Die Absorption des Transpirationswasserdampfes mittels kleiner mit Chlorkalzium gefüllter Glasröhren, die v. PALLICH (1897) bereits zur Eruiierung der Flächen gleichen Dampfdruckes über freien Wasserflächen verwandte, hat HOWES (1923) zu Transpirationsbestimmungen herangezogen. Ob die Apparatur quantitative Werte lieferte, muß dahingestellt bleiben.

An Stelle der Absorptionsmethode hat DARWIN (1897 und 1898) die hygroskopischen Krümmungen von Gramineengrannen (*Stipa*), Epidermisstücke von *Yucca* und Hornplättchen verwandt, die in geeigneter Montierung auf das Blatt gelegt werden. Eine kurze Beschreibung dieser Hygrometer gibt BURGERSTEIN (1904). Die Übereinstimmung der Hygroskopeinstellung mit direkter Wägung, also absoluten Transpirationsraten, ist nur qualitativ. Daß die Cellophanmethode von WEBER (1927) ebenso leistungsfähig ist wie das Hornhygroskop, ist möglich, doch kann sie mit der Kobaltmethode und der Infiltrationsmethode nicht verglichen werden.

BUSCALIONI und POLLACCI (1901—1902) überstrichen das transpirierende Blatt mit einer dünnen Kollodiumschicht (Äther- oder Ätheralkohollösung), die nach der Verdunstung des Äthers als dünnes Häutchen abzuziehen ist. Da die geringste Wassermenge genügt, eine Trübung in der glasklaren Membran hervorzurufen, so kann die Transpiration „differenziert“ untersucht werden. RUDOLPH (1925) hat sich die Methode bei der Untersuchung der Kutikulartranspiration zunutze gemacht mit dem Ergebnis, daß die Antiklinen der Epidermiszellen sich durch

stärkere Transpiration auszeichnen (siehe Kapitel: Physiologie). Außerdem werden bei dem Überschichten des Blattes mit Kollodium die Aperturweiten der Stomata abgedrückt und sozusagen ein Negativ von der Epidermis gewonnen, so daß Stomatazahl, Abstand, Apertur und dergleichen mikroskopisch bequem zu prüfen sind.

Damit sind die wesentlichen Methoden der direkten Transpirationsbestimmung erwähnt, die mehr oder weniger zuverlässige Daten liefern, was zum einen Teil vom Grade der Vollkommenheit der Versuchsanordnung, zum anderen Teil durch die Versuchsanordnung gegeben ist. Lassen sich theoretisch die stomatäre und die kutikuläre Transpiration scheiden, so ist ihre experimentelle Unterscheidung sehr schwierig.

Die indirekten Methoden, die hauptsächlich den Öffnungszustand der Stomata bestimmen, sind zur *Zustandsbestimmung der Transpirationssysteme* konstruiert und hiezu einigermaßen ausreichend; diese Bestimmungen dürfen aber nicht direkt als Transpirationsraten genommen werden, denn die Transpiration ist nicht proportional der Stomataapertur. Lassen wir die Momente einer im System eintretenden Dampfdruckerniedrigung, die bei geöffnetem Zustand auch eintreten kann, was mit incipient drying gemeint ist, ganz außer acht, da uns dies im physiologischen Teil interessiert, so warnt uns die Physik der Transpiration davor, eine Proportionalität zwischen Porenweite und Verdunstungshöhe anzusetzen (BROWN und ESCOMBE 1900, SIERP und SEYBOLD 1927). Mit der Größe der Stomata allein kann die Diffusion nicht beurteilt werden, da die Architektonik der Stomata eine nicht minder große Rolle spielt (siehe S. 130). Sämtliche Transpirationsbestimmungen, die sich mit indirekten Transpirationsmessungen begnügten, sind nicht brauchbar. Die direkten Transpirationsbestimmungen haben bis jetzt keinen anderen Weg, die kutikuläre Transpiration von der stomatären experimentell (nicht nur rechnerisch!) gesondert zu untersuchen, als den, solche Blätter auszuwählen, die nur einseitig Stomata führen (hypostomatistische Blätter, siehe S. 123), also nur einseitig kutikular transpirieren. Dabei wird die andere stomataführende Seite mit Fett und dergleichen wasserdicht abgeschlossen. Die indirekten Methoden geben  $\pm$  zuverlässig an, in welchem Zustand sich die Stomataapertur und unter Umständen gewisse andere Teile des Transpirationssystems befinden. Danach läßt sich bedingt die Stomatatranspiration abschätzen.

## 2. Indirekte Messungen der Transpiration im Massenaustausch.

Sind früher mikroskopische Beobachtungen am lebenden Blatt infolge des Lichtmangels bei relativ zu dicken Objekten nicht möglich gewesen, so lassen die neuzeitlichen Beleuchtungsvorrichtungen mit auffallendem Licht (Illuminatoren) eine direkte Beobachtung und Messung der Stomataapertur zu. Es muß also nicht erst ein „Negativ“ aus Collo-

dium oder die Epidermis abgezogen und fixiert werden, wobei naturgemäß die Blätter vernichtet sind, sondern die direkte Beobachtung kann beliebig oft wiederholt werden. Die starke Belichtung ist sicher nicht ohne Einfluß (siehe Kapitel: Physiologie), und der Spaltenzustand im Dunkeln kann mit dieser Methode auf keinen Fall geprüft werden.

Die verschiedenen Spaltöffnungsfixierungsmethoden (LLOYD 1908, RENNER 1910, RÜBEL 1920 und verschiedene andere) sind hier nicht weiter zu beschreiben.

Ein anderes Verfahren die Apertur der Stomata festzustellen, beruht auf der Luft(Gas-)wegigkeit des Blattsystems. Die Methode ist

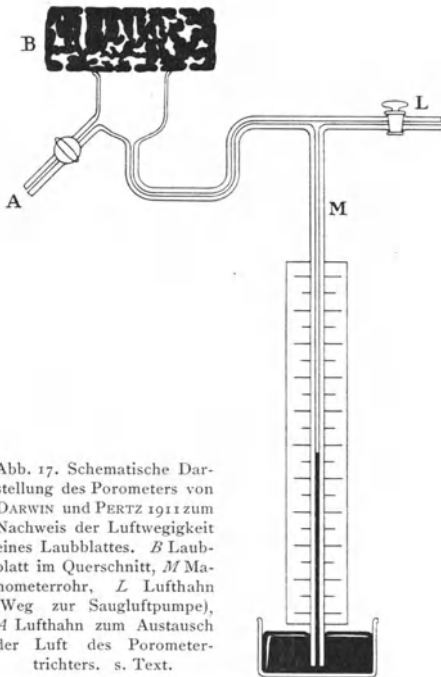


Abb. 17. Schematische Darstellung des Porometers von DARWIN und PERTZ 1911 zum Nachweis der Luftwegigkeit eines Laubblattes. *B* Laubblatt im Querschnitt, *M* Manometerrohr, *L* Lufthahn (Weg zur Saugluftpumpe), *A* Lufthahn zum Austausch der Luft des Porometertrichters. s. Text.

zum erstenmal von DARWIN und PERTZ (1911) angewandt worden, auf dem Prinzip beruhend, daß das Blattsystem zwischen zwei Räumen verschiedenen Druckes dem Ausgleichstrom als Widerstand entgegenwirkt. Die Austauschgeschwindigkeit ist um so größer, je geringer der Widerstand ist, der mit wachsender Apertur der Stomata abnimmt. Da der Luftstrom aber nicht nur in den Porenspalten Widerstand findet, sondern ebenso die ganze Architektur des pflanzlichen Systems als solcher wirkt, ist eine direkte Proportionalität zwischen Porenweite und Luftwegigkeit nicht zu erwarten.

Die Luftwegigkeit pflanzlicher Systeme ist früher schon

von DUTROCHET (1832 und 1837), RAFFENEAU-DELILE (1841), UNGER (1857), vor allem von SACHS (1865) u. a. untersucht worden und fand in den Arbeiten von DENGLER (1912) und NEGER (1912, 1915) weitere Vertiefung, was unmittelbar zu der später zu besprechenden Infiltrationsmethode führte.

Die Apparatur des Porometers, das viele Abänderungen und Verbesserungen erfahren hat, ist folgendermaßen konstruiert (Abb. 17). In dem senkrechten Aste *M* eines T-förmigen Glasrohres wird aus einem Gefäß Wasser oder Quecksilber durch *L* angesaugt; während der eine Seitenast des Porometerrohres mit einer auf die Blattfläche aufgeklebten Glasglocke luftdicht in Verbindung gebracht wird.

Der andere Ast *A* ist mittels eines Hahnes nach dem Ansaugen des Wassers abzuschließen. Die Schnelligkeit des Druckausgleiches, zwischen der Außenluft und dem Porometer, die von der Luftwegigkeit des pflanzlichen Systems *B* abhängt, äußert sich als Abfallgeschwindigkeit des Wassers in dem senkrechten Rohre. Die Zeit, die verstreicht, bis eine bestimmte Meniscusniedrigung eintritt, bezeichnet man als Porometerzeit.

Eine erschöpfende Aufzählung der Porometeruntersuchungen ist nicht die Aufgabe unserer Darstellung. Die mittels der Porometermethode gemachten Untersuchungen von DARWIN (1914, 1915), STEIN (1913), KNIGHT (1915, 1916, 1917, 1922), TRELEASE und LIVINGSTON (1916), ILJIN (1922) u. a., vor allem aber die von VAN SLOGTEREN (1917) und LEICK (1928) werden uns im physiologischen Teil weiter beschäftigen.

Selbstregistrierende Porometer sind von BALLS (1911), NEILSON JOHNES (1914) und LAIDLAW und KNIGHT (1916) konstruiert und beschrieben worden. LEICK (1928) beschreibt ein Doppelporometer zur Untersuchung amphistomatischer Blätter.

BACHMANN (1922) hat die DARWINSche Auffassung, die vor allem von TRELEASE und LIVINGSTON (1916) verwertet wurde, daß die Quadratwurzeln der Porometerzeiten den Transpirationsraten gemäß dem POISEULLESchen Gesetze

$$I_p = \frac{1}{\sqrt{T_p}} \text{ (nach TRELEASE und LIVINGSTON)}$$

proportional sein sollen, als nicht haltbar nachgewiesen. Die theoretischen Befunde über die Strömungsgeschwindigkeiten bei kleinen Poren sprechen ebensowenig für die Richtigkeit dieser Formel als die empirischen Befunde, die TRELEASE und LIVINGSTON selbst gegeben haben.

LEICK (1928) sichtet die Literatur kritisch und sucht die Mängel der Porometermethode zu dezimieren. Nach ihm geben die Porometerzeiten bis zu einem gewissen Grade ein Bild von der Gesamtapertur der Stomata, da sie jedoch von der Ausbildung der Interzellularen, der Mesophyllkonstitution in architektonischer und turgeszenter Hinsicht und ebenso von der Konstruktion der Apparate in sehr starkem Maße abhängig ist, sind die ermittelten Porometerwerte schwer unter sich vergleichbar, zumal bei verschiedenen Pflanzensystemen.

Bei dem Vergleich der Porometermethode mit der Kobaltmethode ergab sich, daß wohl ein ähnlicher Kurvenverlauf der Werte vorhanden ist, aber doch recht beträchtliche Abweichungen eintreten. Wenn man sich vergegenwärtigt, was mit den beiden Methoden bestimmt wird, so ist dies nicht verwunderlich. Mit der Kobaltmethode wird die Transpiration bestimmt, die aus stomatärer und kutikulärer sich zusammensetzt, während mit dem Porometer nur die relative Luftwegigkeit und Aperturweiten ermittelt werden. Die Kenntnis der Luftwegigkeit ist

aber nicht nur für den Wasserdampfaustausch, sondern auch für die  $CO_2$ -Diffusion von Bedeutung.

Die Abweichungen sind sehr verschieden groß. In der Abb. 18 ist eine der graphischen Darstellungen von TRELEASE und LIVINGSTON wiedergegeben, die sehr große Differenzen zeigt, aber bei anderen Versuchen weniger stark sind. Auf jeden Fall ist eine direkte Übertragung von Porometerbefunden auf Transpirationsgrößen und umgekehrt nicht zuverlässig.

Anhangsweise möge noch erwähnt sein, daß sich sichere Beziehungen zwischen Blattdicke und Wassergehalt der Gewebe und schließlich der Transpirationsstärke herstellen lassen. BACHMANN (1922) hat mit einer sehr empfindlichen pachymetrischen Methode wichtige Gesichtspunkte

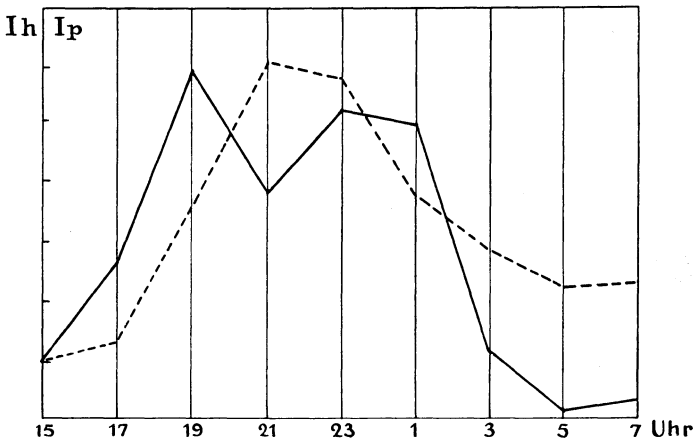


Abb. 18. Die --- Kurve gibt den Index der Porometermessung ( $I_p$ ), die — Kurve den Index der Kobaltverfärbung ( $I_h$ ) eines Versuches mit *Zebrina pendula* wieder. Nach TRELEASE und LIVINGSTON (1916).

zwischen Wassergehalt und Blattdicke feststellen können, doch ist nach BACHMANN eine Proportionalität zwischen Wasserabgabe und Volumeder Dickenänderungen bei den komplizierten Blattsystemen nicht zu erwarten. Trotzdem lassen sich wertvolle Anhaltspunkte aus pachymetrischen Messungen für die Wasserbilanz der Blätter gewinnen.

Die Gasdiffusionsmethoden beruhen darauf, die Geschwindigkeit des Eindringens von Gasen in das pflanzliche System zu messen. Es ist einleuchtend, daß die Diffusionsgeschwindigkeit in weitgehendem Maße vom Grade der Stomataapertur abhängig ist; aber eine Proportionalität zwischen Porusweite und Diffusionswiderstand bzw. Diffusionsgeschwindigkeit besteht nicht. Aus diesem Grunde sind nur Annäherungswerte für die Stomataapertur mit diesen Methoden zu erhalten, so daß auf die Transpirationsintensität auf keinen Fall geschlossen werden kann. WEBER (1916) ließ Ammoniak, das eine Schwärzung der Gewebe zu

Wege bringt, in die Blätter eindringen. Je nach dem Grade der Schwärzung wird auf eine mehr oder weniger große Porenweite geschlossen. Die Luftwegigkeit durch Stomata von evakuierten, in Wasser untergetauchten Blättern demonstrierten NEGER (1912, 1918) und DENGLER (1912) mit dem Lufteintritt bzw. Austritt (Luftblasen, Manometerablesung). Technische Einzelheiten sind hier nicht wiederzugeben. (Lenticellenweite mit  $H_2O_2$ -Methode nach WEBER 1923.)

Diese Gasdiffusionsmethoden erfordern eine ziemlich umständliche Apparatur, wobei zudem die Blätter unter ganz abnorme Verhältnisse kommen (Gasbeeinflussung, Wasseruntertauchung, wobei vor allem die Turgeszenz der Schließzellen sich verändern kann).

Die Infiltrationsmethode kann recht befriedigende Resultate liefern und hat sich auch wegen ihrer leichten Handhabung neben der Kobaltmethode am meisten eingebürgert, zumal bei ökologischen Untersuchungen. An Stelle der Einströmungsgeschwindigkeit von Gasen werden bei der Infiltrationsmethode Flüssigkeiten verwandt wie Äther, Alkohol, Xylol, Paraffinöl und andere, die nach einem ganz bestimmten Einstufen der Eindringung den Grad der Spaltenöffnung mehr oder weniger gut wiedergeben können. Daß dabei nicht nur die Porusweite, sondern auch die Porustiefe, kurzum die ganze Architektonik des Transpirationssystems sich geltend macht und den Vergleich verschiedener Blätter nur bis zu einem gewissen Grade zuläßt, braucht nicht weiter betont zu werden. Behaarung der Blätter schränkt die Verwendbarkeit der Infiltration sehr ein. Einzelheiten sind in den Arbeiten von MOLISCH (1912), STEIN (1912), STÄLFELT (1916, 1926 und andere Arbeiten), GRADMANN (1923), DIETRICH (1925) u. a. einzusehen. Die Modifikationen dieser Methode, wie Zugabe von Jod zu Äther, wodurch bei Anwesenheit von Stärke eine Bläuung eintritt (NEGER 1912), oder die Verwendung von Fuchsinlösung (KAMERLING 1913), dürften sich in manchen Fällen zur qualitativen Abstufung ebenfalls eignen.

Die physikalische Grundlage der Infiltrationsmethode ist noch recht wenig geklärt. URSPRUNG (1924) stellte die Faktoren zusammen, die bei der Infiltration berücksichtigt werden müssen, ohne aber die Größenordnung der Wirksamkeit der einzelnen physikalischen Elementarerscheinungen (Oberflächenspannung, Kapillarität, Zähigkeit der Infiltrationsstoffe usw.) festlegen zu können. Ob nach der LUKASSchen Gleichung  $h'^2 = \frac{\alpha}{\eta} \cdot \frac{r}{2} \cos \vartheta \cdot t$  (wobei  $h'^2$  die Anfangsgeschwindigkeit,  $\alpha$  die Oberflächenspannung in  $\frac{\text{dyn}}{\text{cm}}$ ,  $\eta$  die Zähigkeit,  $\vartheta$  der Randwinkel zwischen Kapillarwand und Flüssigkeitsoberfläche,  $t$  die Zeit und  $r$  der Radius der Kapillare ist), die Infiltration proportional den Stomataradien verläuft, bedarf einer physikalischen Nachprüfung.

Die indirekten Methoden, die Transpiration mit der Abkühlung des

Blattes durch die Verdunstung zu messen, haben keine Bedeutung für die Ermittlung von Transpirationsgrößen, da die Methoden nur den gesamten Energieaustausch, dem das transpirierende System unterliegt, angeben, nicht aber den Massenaustausch der Wasserdampfdiffusion allein. BROWN und ESCOMBE (1905), BROWN und WILSON (1905), MILLER und SAUNDERS (1923), SHREVE (1914), NUERNBERGK (1925) und SEYBOLD (1929) haben nachdrücklichst hervorgehoben, daß von einer Parallelität der Temperaturkurven und Transpirationskurven nicht die Rede sein kann. Die von DARWIN (1904) verwandte elektrometrische Methode vermag auch nur Resultate des Energieaustausches zu liefern. Hiermit sei auf das Kapitel der Energetik der Transpiration verwiesen.

### B. Relative Messungen.

Man kann die Transpirationsintensität nunmehr nicht nur absolut auf direktem oder indirektem Wege mit einer mehr oder weniger großen Genauigkeit zu messen versuchen, sondern es genügen in vielen Fällen Relativzahlen der Transpiration. Mit der Gewinnung von Relativzahlen wird freilich auf die Rekonstruktion der Werte im allgemeinen verzichtet, so daß den gewonnenen Zahlen auch nur ganz beschränkte Allgemeingültigkeit zukommt. Solange ökologische Transpirationsmessungen die Allgemeingültigkeit ihrer Werte nicht fordern, sind die Relativzahlen auch bis zu einem gewissen Grade zulässig. Von Fall zu Fall wird die Bezugseinheit dann auch festgelegt, wie z. B. in der Tabelle 16 von STOCKER (1923) die Transpiration von *Erica* als Einheit gewählt wurde. CLEMENTS, WEAVER und GOLDSMITH (1924) beziehen die Transpirationswerte auf eine Standardpflanze; die phytometrischen Messungen sind im ökologischen Kapitel näher zu erörtern.

Schon UNGER (1861) hat die tägliche flächenrelative Transpiration von *Digitalis* mit der Verdunstung einer freien Wasserfläche verglichen, desgleichen benutzten MASURE (1881) und v. HÖHNEL (1881) Evaporimeter bei ihren Transpirationsmessungen. Die Ergebnisse von UNGER hat SEYBOLD (1929) mit dem relativen Quotienten  $T/E$  (Transpiration gleicher Flächeneinheit : Verdunstung gleicher Flächeneinheit) graphisch dargestellt, um die von UNGER schon konstatierten Abweichungen des Transpirationsvorganges vom Verdunstungsvorgang deutlich zu machen. Das Verhältnis  $T/E$ , das seit LIVINGSTON (1906) relative Transpiration genannt wird, ist nun keineswegs konstant, so daß der Quotient nicht nur theoretisch alle Werte von 0,00 . . .  $n$  bis 1 annehmen kann, sondern nach etlichen empirischen Befunden selbst  $> 1$  werden soll. DIETRICH (1925) gibt denselben für *Heteranthera paradoxa* und *Trianea begotensis*  $> 1$  an, was jedoch nur an der Wahl des Evaporimeters liegt. Da die Kritik von SEYBOLD (1929) hier zu wiederholen sich erübrigt, und die Streitfrage, ob der Quotient den Wert 1 erreichen kann, nicht weiter zu verfolgen ist, kann auf das Kapitel der Physik der Transpiration ver-



wiesen werden, wo die diesbezüglichen Fragen eingehend diskutiert wurden.

Der Begriff der Verdunstungskraft entbehrt jeder eindeutigen Definition und wird sich auch kaum weiter in exakter Transpirationsanalyse halten lassen (siehe SEYBOLD 1929). Die Bestrebungen von LIVINGSTON und seiner Schule, Verdunstungskörper zu bauen, die physikalisch den Blättern möglichst nahe kommen, aus denen also die physiologische Komponente der Transpiration eliminiert wird, stehen mit der Transpirationsanalyse auf physikalischer Grundlage im Sinne von BROWN und ESCOMBE (1900) und SIERP und SEYBOLD (1927) voll in Einklang. Der Vergleich mit einem den Blättern wirklich komparablen, physikalischen System bedeutet für die Erforschung der Transpirationen einen guten Schritt weiter; der Vergleich der Transpiration mit der Verdunstung einer beliebigen Schale Wasser oder Evaporimeters ist rein willkürlich und ohne exakten Wert. Die äußeren Faktoren müssen, rein physikalisch genommen, auf das Transpirationssystem und das Verdunstungssystem denselben Einfluß haben, wenn den relativen Transpirationswerten eine Zuverlässigkeit zukommen soll. Daß dies bei einer beliebigen Verdunstungsschale nicht der Fall ist, konnte SEYBOLD (1929) eindeutig nachweisen. Die Begriffe Transpirationsvermögen und Transpirationskraft sind für eine gedeihliche Analyse wenig geeignet, solange die einzelnen Faktoren nicht einzeln definiert werden. Bei den ökologischen Messungsmethoden werden wir darauf zurückkommen.

Psychrometrische Messungen als „Verdunstungskraftmesser“ zu verwenden, ist nur beschränkt zulässig. Die Verdunstung proportional dem Sättigungsdefizit der Luft zu setzen, hat nur Sinn, wenn der Maximaldruck auf die Temperatur des verdunstenden Systems bezogen wird und nicht einfach auf die herrschende Lufttemperatur, was schlechthin unter Sättigungsdefizit auch in der Meteorologie verstanden wird. Davon war im 2. Kapitel eingehend die Rede.

Auf die relative Transpiration  $T/E$ , die hauptsächlich in der ökologischen Literatur Bedeutung gewann, ist zunächst nicht weiter einzugehen. Nachdem wir aber die verschiedenen Prinzipien der Messungen kennen lernten, vermag uns die Abb. 19 ein gutes Bild von der Übereinstimmung der einzelnen Messungen zu geben, die sich aus der Untersuchung von BLACKMAN und KNIGHT (1917) ergab. Als Transpirationskurve gilt nur die Kurve  $T$ , die durch Abwiegen ermittelt wurde. Diese Forderung ist prinzipiell festzuhalten und wurde selbst von LIVINGSTON (1906) gestellt, der sich wie kein anderer um die Kenntnis der relativen Transpiration bemühte. Wenn verschiedentlich von ökologischer Seite aus die relative Transpiration als gleichwertig, ja als noch umfassender hingestellt wird, so werden dabei ganz wesentliche Momente übergangen. Übereinstimmung der Kurve  $T$  und der Kurve  $E$  der Evaporation ist durchaus nicht vorhanden, was sich in der Kurve  $T/E$  deutlich aus-

drückt!). Die Kurve *A* gibt die potometrische Wasseraufnahme an, die Kurve *S* die porometrisch ermittelte Stomataapertur. Die Übereinstimmung der Indices von Kobaltpapierrötung und Porometerzeiten ist in Abb. 18 ersichtlich, so daß zusammenfassend gesagt werden kann:

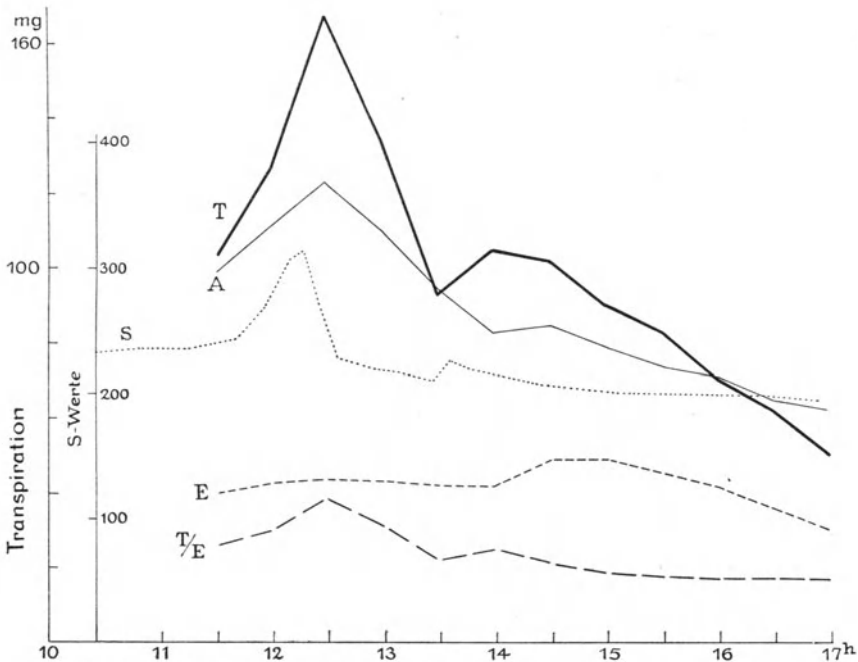


Abb. 19. Transpirationskurve *T* (gewichtsanalyt. Messung), Kurve der Wasseraufnahme *A* (Potometermessung), Kurve der rel. Stomataapertur (Porometermessung), *E* Evaporationskurve, *T/E* relative Transpiration. Versuchspflanze *Helianthus multiflorus*. Nach BLACKMAN und KNIGHT 1917.

außer der quantitativen Transpirationsbestimmung lassen die anderen Methoden nur unzuverlässige Schlüsse auf die Transpiration zu. Damit soll nicht ausgesprochen werden, daß die einzelnen Methoden absolut unbrauchbar sind, sondern nur die Grenze ihrer Anwendbarkeit festgelegt sein.

#### IV. Die aitionomen Faktoren der physikalischen Transpirationskomponente.

Die Abhängigkeit der Verdunstung vom Dampfdruckpotential bei einem physikalisch definierbaren System ist im 1. Kapitel eingehend dargelegt worden. Wie entscheidend die Temperaturhöhe des Systems und der Außenluft für das Dampfdruckpotential ist, ließ sich in kurzen Zügen am Psychrometer erklären (siehe S. 67ff) und sämtliche Faktoren, die wir bei der Psychrometerverdunstung zu beachten hatten, also Wasserdampfdruck der Luft, Temperaturverhältnisse der Luft und des Systems,

Partiärdrucke der Luft und anderer Gase und die Luftbewegung müssen nunmehr hier weiter erörtert werden. Der Einfluß des Lichtes ist außer acht gelassen worden, er wird uns aber im Kapitel der Physiologie der Transpiration eingehend beschäftigen. Der Einfluß der genannten aitonomen Faktoren ist hier nach rein physikalischen Gesichtspunkten zu beurteilen und die Schilderung ihrer Wirksamkeit auf die physiologische Komponente der Transpiration scheidet somit aus. Es ist sehr wohl möglich, daß ein und derselbe äußere Faktor zugleich auf die physikalische Komponente der Transpiration einen fördernden Einfluß ausübt, während er für die physiologische eine Hemmung bedeutet. Schon aus diesem Grunde lassen sich die vielen einander widersprechenden Ergebnisse verstehen.

### 1. Luftfeuchtigkeit.

Der erste aitionome Faktor, der geschildert sei, ist die Luftfeuchtigkeit. Auf die älteren Arbeiten, die sich um die grundsätzliche Frage drehen, ob in feuchter Atmosphäre die Transpiration herabgesetzt wird, braucht nicht ausführlich eingegangen zu werden, da sie rein qualitativen Charakter tragen. MASURE (1880) teilt einen 25tägigen Freilandversuch mit *Xeranthemum annuum* mit, deren Werte in Tabelle 7 enthalten sind.

Tabelle 7.

Relative Feuchtigkeit der Luft	Verdunstung des Evaporimeters	Transpiration der Pflanze
75	0,93	4,96
79	0,52	3,70
88	0,61	2,72
89	0,38	2,58
91	0,25	3,40

Mit Ausnahme des letzten Transpirationswertes ist eine Abnahme der Transpiration mit steigender relativer Luftfeuchtigkeit deutlich. Der letzte Wert muß nun durchaus nicht unrichtig sein, da die Zustände des Transpirationssystems nicht konstant sind. Systematisch durchgeführte Versuche über die Transpiration in verschiedener Luftfeuchtigkeit fehlen gänzlich und sind Aufgabe der Zukunft. Mehrere Arbeiten der letzten Jahre tragen ökologischen Charakter und werden an gegebenem Orte besprochen.

Bei allen Untersuchungen wird eine scharfe Scheidung des Einflusses der Dampfdruckvariation auf die physikalische und die physiologische Komponente von Vorteil sein.

Rein physikalisch genommen muß durch eine Steigerung des Dampfdruckes in der Luft das Dampfdruckpotential Blattsytem/Luft geringer werden, da nach Beachtung der wirklichen Temperaturzustände die Verdunstung proportional dem Dampfdruckpotential erfolgt. Ist das Poten-

tial = 0, so muß die Transpiration bzw. die Verdunstung aufhören, was durch manche Arbeiten experimentell bestätigt wurde (BÖHM 1863, KNOP 1864, EDER 1875, DIXON 1898). Die Gegensätzlichkeit zwischen den Ergebnissen der genannten Autoren und der Anschauung von SACHS (1858) und den Befunden von WIESNER (1877), daß eine Transpiration auch in dampfgesättigtem Raume stattfindet, beruht nur darauf, daß die Temperaturzustände nicht genügend beachtet wurden. Ist der Dampfdruck in dem Transpirationssystem durch die Atemwärme oder durch starke Insolation gesteigert, wobei das Blatt höher als die Umgebung temperiert ist, so kann sehr wohl eine Wasserdampfdiffusion stattfinden. Der Dampfdruck der Pflanze darf nicht nach der Temperatur der Außenluft beurteilt werden (siehe S. 71). Ist das Blatt gleich warm wie die Außenluft, so ist eine Transpiration in dampfgesättigter Atmosphäre unmöglich. Ist die Pflanze in dampfgesättigter Luft untertemperiert, so erfolgt Kondensation des Dampfes (Taubildung). Jedenfalls ist zur Entscheidung der Frage eine Messung der Temperatur von Blatt und Atmosphäre unerlässlich.

Zu bemerken ist noch, daß in den Blattgeweben die Dampfspannung als maximal anzusehen ist, da die „osmotischen Werte“ die Dampfspannung in sehr geringem Maße und überhaupt nur in deturgeszentem Zustande der Zellen erniedrigen (RENNER 1915, siehe II. Teil).

## 2. Temperatur.

Schon die erste Mitteilung über die Wasserverdunstung von Blättern durch MARIOTTE (1679) weist auf den Einfluß der Temperatur hin. Da der Dampfdruck Funktion der Temperatur ist, muß zur Beurteilung der Transpiration aus pflanzlichen Systemen die Kenntnis ihrer Temperatur erste Bedingung sein. Seltsamerweise sind bis in die jüngste Zeit die meisten Transpirationsuntersuchungen ohne Beachtung dieser Forderung ausgeführt worden, und die sehr zahlreichen Arbeiten über Temperaturmessungen sind für die Transpiration nicht weiter nutzbar gemacht und leider auch nicht nutzbar zu machen. Der Wärmeaustausch der pflanzlichen Transpirationssysteme ist im 2. Kapitel bereits dargestellt worden, so daß wir ohne Wiederholung dieser grundlegenden Elemente nur noch einige spärliche Ergebnisse mitteilen können.

Der Dampfdruck in den Blättern ist nur nach der Eigentemperatur zu beurteilen und eine Übertragung der Lufttemperatur ist nicht ohne weiteres zulässig. Schon ASKENASY (1875) beobachtete bei Sukkulente eine Temperaturerhöhung von maximal 20° über die Lufttemperatur. URSPRUNG (1903) konnte die Zahlen bestätigen. Die Fehler, die mit Vernachlässigung der Temperaturmessungen der Transpirationssysteme entstehen können, sind nicht unbedeutend. Soweit die Transpiration physikalisch erfaßbar ist, können wir sie als Blatttranspirationspsychrometrie ansehen, und neben der Ermittlung der Konstanten, d. h. der

Systemeigentümlichkeiten ist nur der Wärmeaustausch zu beachten. Die Forderungen zuverlässiger Messungen können wir dem 2. Kapitel entnehmen.

Die Literatur über die Abhängigkeit der Transpiration von der Temperatur hat nur qualitativen Wert, wobei allerdings mit etlichen entgegengesetzten Angaben (SENEBIER 1800, MEYEN 1838) der Temperatur ein transpirationsfördernder Einfluß zugeschrieben wurde. BURGERSTEIN (1904, 1920) hat die sehr zerstreuten Angaben zusammengefaßt, außerdem teilt er einen Transpirationsversuch mit *Taxus baccata* mit (1875).

Eine lineare Abhängigkeit der Transpiration von der Temperatur scheint nicht vorhanden zu sein. Versuche von WIEGAND (1906) brachten keine Fortschritte.

Die Temperaturmessungen von SHREVE (1918, 1919), MILLER und SAUNDERS (1923), vor allem aber die von BROWN und ESCOMBE, BROWN und WILSON (1905) und SEYBOLD (1929) ergaben, daß die Blätter gegenüber der Luft über- und untertemperiert sein können, je nach der Größe der endothermischen und exothermischen Prozesse in den Transpirationssystemen. Die Einstrahlung der Wärme und des Lichtes sind unter Umständen von noch größerer Bedeutung. Hervorzuheben ist noch, daß die Blattemperatur an verschiedenen Stellen gleichzeitig verschieden hoch sein kann, was SEYBOLD (1929) und SEYBOLD und VAN DER WEY (1929) zu der Aufstellung der iso- und heterokalorischen Blatttypen Veranlassung gab.

### 3. Luftdruck.

Da die Verdunstungsgeschwindigkeit nicht nur vom Partialdruck des Wasserdampfes, sondern auch von dem der Luft abhängig ist, wird die Transpiration auch vom herrschenden Luftdruck abhängig sein. Die Abhängigkeit der Verdunstung vom Dampfdruck konnten wir am Psychrometer klarlegen (siehe S. 68); hier muß noch die Größenordnung der Verdunstungsveränderungen durch Luftdruckvariation angegeben werden. Außerdem sind einige wenige Daten über Transpirationsmessungen bei variiertem Luftdruck wiederzugeben.

Da man die Psychrometerdifferenz als Maß der Verdunstungsgeschwindigkeit wählen darf, läßt sich auch sehr vorteilhaft der Einfluß des Barometerstandes mit der Psychrometerformel entwickeln. Wir setzen den Dampfdruck in diesem Falle konstant; wird nun der Luftdruck ver-

Tabelle 8.

Mittlere Temperatur, bei welcher die Zweige transpirieren °C	Gewichtsverlust in vH des Frischgewichts pro Stunde
– 2,0	0,288
– 2,8	0,227
– 5,2	0,131
– 5,7	0,127
– 6,2	0,093
– 6,8	0,028
– 10,7	0,019

kleinert, so muß, um der Gleichung zu genügen, die Psychrometerdifferenz eine Vergrößerung erfahren. Setzen wir in die Gleichung

$$e = E - Ab(t - t')$$

für  $A = 0,00066$ , so errechnen sich folgende Approximativwerte der Tabelle 9.

Tabelle 9.

Ungefähre Meereshöhe in m	Barometerstand in mm	$Ab$	Absolute Psychrometerdifferenz	Relative Psychrometerdifferenz
—	800	0,530	8,5	0,94
—	780	0,510	8,8	0,97
0—300	755	0,500	9	1
300—500	700	0,460	9,8	1,09
500—1000	650	0,430	10,4	1,15
1000—2000	600	0,390	11,5	1,28
2000—3000	550	0,360	12,1	1,37
3000—4000	500	0,330	13,6	1,50
4000—5000	450	0,300	15,0	1,60
5000—6000	400	0,260	17,3	1,92
6000—7000	300	0,200	22,5	2,50

Mit fallenden  $Ab$ -Werten steigt die absolute Psychrometerdifferenz bei konstanter Feuchtigkeit, die in der vierten Spalte absolut für die Psychrometerdifferenz  $9^\circ$  beim Barometerstand 755 errechnet wurden. Die fünfte Spalte enthält die allgemein gültigen relativen Werte.

Der Luftdruck hat der Berechnung zufolge auf die Verdunstung keinen wesentlichen Einfluß. Die Schwankungen des Luftdruckes am gleichen Ort, die einen maximalen Wert 50 mm betragen können, ergeben bei Vernachlässigung geringe Fehler. Die täglichen periodischen Luftschwankungen sind ebenfalls so gering, daß sie bei den Transpirationmessungen nicht in Betracht kommen. Vergleichen wir aber Transpirationswerte aus sehr verschiedenen Meereshöhen, so darf der Luftdruck nicht vernachlässigt werden. Nach der Tabelle 9 ist die Verdunstung in etwa 6000 m Seehöhe um etwa das Doppelte gesteigert. SCHIMPER (1898) zieht die Höhenlage bei seinen pflanzengeographischen Betrachtungen mit in Rechnung und beruft sich auf die Arbeiten von WIELER (1885) und JACCARD (1893) und SCHAIBLE (1899), welche Versuche mit verändertem Partiärdruck des Sauerstoffes enthalten. SCHIMPER glaubt nun den veränderten Partiärdruck des Sauerstoffes mit wachsender Höhenlage, der nach den genannten Arbeiten eine Wachstumsbeschleunigung bedingen soll, als pflanzengeographischen Faktor berücksichtigen zu müssen. Auf die Frage der indirekten Einwirkung des verminderten Luftdruckes auf die pflanzliche Gestaltung und der damit gesteigerten oder verminderten Transpiration können wir nicht weiter eingehen.

SPRENGEL (1912) weist wohl als erster darauf hin, daß die Pflanzen in großer Meereshöhe infolge geringeren Partiärdruckes stärker tran-

spirieren müssen. Außerdem nimmt der Partiärdruck des Wasserdampfes mit steigender Meereshöhe ab, so daß beide verminderte Drucke zusammen eine ansehnliche Transpirationssteigerung bewirken könnten.

SAMSON und ALLEN (1909) teilen Versuche mit, die in 2600 m und 3800 m Seehöhe gemacht wurden. Die relative Feuchtigkeit ist sogar in den obersten Lagen höher gewesen als in Meereshöhe, so daß die Transpirationssteigerung so ziemlich auf der Abnahme des Luftdruckes beruhen dürfte, zumal die Beleuchtung keine merkliche Differenz zeigen soll. Die maximale Steigerung verhält sich in ihren Versuchen wie 1 : 1,27.

Unter dem Rezipienten angestellte Versuche unter denselben Bedingungen ergaben folgende Werte, die von RENNER (1910) zusammengestellt worden sind.

Tabelle 10.

Druck der Luft in mm Quecksilber	Relative Transpiration	Relative Druckverminderung
734	1	1
508	1,34	1,44
381	1,39	1,99

Von einer direkten Proportionalität von relativer Druckverminderung und relativer Transpirationssteigerung kann natürlich bei der Fülle der wechselnden Faktoren, denen das pflanzliche System unterliegt, nicht die Rede sein.

Weitere exakte Daten sind zweifelsohne erforderlich. Die Frage hat nicht nur theoretisches, sondern auch ökologisches Interesse, da z. B. die Flora des tibetischen Hochlandes unter viel geringerem Luftdruck steht. SCHIMPER u. a. geben eine Schilderung dieser interessanten Hochgebirgsflora, die sicherlich noch viele Untersuchungen fordert. In einer Höhe von etwa 5800 m, wo ein Luftdruck von etwa 300—350 mm herrscht, wächst eine Komposite, *Saussurea tridactyle*, die in dieser Höhe ihren normalen Standort hat (SCHIMPER, S. 79, 753). Die dicke Hülle wolliger Haare deutet SCHIMPER als Transpirationsschutz; die beiden anderen Arten, *Saussurea Thomsoni* und *S. Kunthiana* kommen auch in Höhen von etwa 5000 m vor. Solange wir über die Stärke der anderen Verdunstungsfaktoren nicht näher unterrichtet sind, fehlt jede Berechtigung die Behaarung als „Transpirationsschutz“ anzusehen, der durch den geringen Partiärdruck der Luft gefordert wird.

#### 4. Partiärdruck ätherischer Öle.

Verlangt der Luftdruck nach dem DALTONSchen Gesetz der Partialdrucke eine Beachtung bei dem Verdunstungsvorgange, so wird die Anwesenheit eines anderen Gases nicht ohne Einfluß sein können. Thermodynamische Vorstellungen zwingen zu dieser Auffassung. Da die Verdunstungsgeschwindigkeit nicht nur eine Funktion des herrschenden

Dampfdruckes ist, sondern auch andere Partiärdrucke sich geltend machen, müssen die Drucke anderer etwa vorhandener Gase die Verdunstungsgeschwindigkeit im Sinne einer Luftdruckerhöhung verlangsamen. Schreiben wir den Dampfdruck mit  $p_d$ , den der Luft mit  $p_L$ , so addiert sich der Druck jedes Gases  $p_x$  zu dem Gesamtdruck  $P$ .

$$P = p_d + p_L + p_x.$$

In der Gleichung (S. 94) ist mit dem Faktor  $b$  also gegebenenfalls nicht nur der Luftdruck, sondern auch der Partiärdruck eines anderen Gases mit einzusetzen.

Es gibt nun eine Reihe von Pflanzen, die ätherische Öle zu verdunsten vermögen, welche sich bei ihrem Stoffwechsel bilden, so daß sich ihre Transpirationsorgane in einem Dampf ätherischen Öles befinden können. Das Vorhandensein der ätherischen Öldämpfe bedingt aber nicht nur eine Erhöhung des Gesamtgasdruckes, sondern bedingt zugleich eine diathermische Veränderung für die Pflanze. Diese Frage streiften wir bereits im 2. Kapitel. Ob eine Pflanze elend verwelken müßte oder vergiftet würde, wenn sie nicht mit dem Verdampfen von ätherischen Ölen dem Tode entrinnen könnte, oder ob es ein Schutzmittel gegen Schneckenfraß ist, sind Fragen, die nicht hierher gehören (DETTO 1903). Die physiologischen Veränderungen, die durch die Anwesenheit solcher Gase entstehen können, werden wir im Kapitel der Transpirationsphysiologie erörtern. Hier kann es sich nur darum handeln in Erfahrung zu bringen, welche Größenordnung der Einfluß der Öldämpfe auf die Verdunstung hat, was sich am einfachsten aus physikalischen Experimenten ableiten ließe. Nun bestehen darüber nur einige zerstreute Mitteilungen; der Gegenstand bedarf einer neuen Untersuchung. Dabei ist zu beachten, daß durch das Vorhandensein der Öle verschiedene physikalische Zustände geändert werden: 1. ist die Diffusionsgeschwindigkeit in einer Atmosphäre von ätherischen Ölen geringer (höheres Molekulargewicht), der Diffusionskoeffizient wird erniedrigt; 2. ist der Partiärdruck der Luft auch noch vorhanden, der Gesamtdruck ist also erhöht und 3. kommen noch diatherme Veränderungen hinzu, die auch verdunstungsverzögernd wirken. Bei pflanzlichen Systemen ist es wohl möglich, daß durch das Zusammenwirken der einzelnen Faktoren effektiv eine geringere Transpiration resultiert. Auf die Untersuchungen von TÉODORESCO (1923) und SCHMUCKER (1928) kommen wir im physiologischen Kapitel zurück, da sich bei ihren Versuchen eine aktive Beteiligung des Protoplasmas bei dem Transpirationsprozeß in einer Gasatmosphäre zeigte. Außer DIXON (1898) hat niemand Transpiration und Evaporationsmessungen zugleich angestellt. Die Versuchsergebnisse, die mit einem Zweig von *Cytisus Laburnum* und einer 41 cm<sup>2</sup> großen Evaporationsfläche gewonnen wurden, sind in Tabelle II mit Hinzufügung der Molekulargewichte wiedergegeben.



Tabelle II.

	Molekulargewicht	Relative	
		Transpiration	Evaporation
Sauerstoff . . . .	32	135,8	104
Luft . . . . .		100	100
ϕ <sub>2</sub> Kohlendioxyd	44	87,5	89
Äther . . . . .	74	82,3	81
Chloroform . . . .	119	66,4	59

DIXON selbst will nun durchaus nicht die Verdunstung des Evaporimeters mit der Transpiration identifizieren; wichtig erweist sich nur die Tatsache, daß tatsächlich die Evaporation in einer Gasatmosphäre vermindert ist. Zu erklären ist dieses Verhalten ohne weiteres auf Grund der gaskinetischen Vorstellungen, die wir im 1. Kapitel entwickelt haben. Künftigen exakten Forschungen ist somit die Bearbeitung der Frage anheimgestellt: wie groß ist die physikalische Komponente und wie groß die physiologisch-protoplasmatische der Transpiration in einer Gasatmosphäre?

### 5. Wind.

Die Beurteilung der Transpiration in bewegter und unbewegter Luft kann ohne die Kenntnis der grundlegenden physikalischen Zustände der Verdunstung von Systemen, die sich mit Blättern vergleichen lassen, nicht geschehen. Es liegen gut 40 Arbeiten vor, welche die Frage behandeln, in welchem Maße die bewegte Luft die Transpiration fördert. Die recht verschiedenen Beantwortungen sind meist so ausgesprochen teleologisch eingestellt, daß wir sie übergehen können. Die widersprechenden experimentellen Befunde, daß der Wind keinen Einfluß ausübt (RISLER 1871), oder daß er gegenüber der Temperatur und der Feuchtigkeit nur einen geringen Einfluß auf die Transpiration hat (HELLRIEGEL 1883), sind hinsichtlich der Verschiedenheit der Systeme und der Bedingungen, welche herrschend sind, ebenso verständlich, wie die von BERNBECK (1904) vertretene und von STOCKER (1923 und andere Arbeiten) unkritisch übernommene Auffassung, daß der Wind unter Umständen die Transpiration ganz ungewöhnlich stark beeinflusst. Es erübrigt sich völlig eine Aufzählung aller Daten, welche bei den ungenauen Definitionen der wirksamen Faktoren keine Allgemeingültigkeit haben. Das ganze Problem kann nur von dem Standpunkt aus beurteilt werden, den WIESNER (1887) anstrebte, nämlich die Kutikulartranspiration und die Stomatatranspiration gesondert zu betrachten. RENNER (1910) hat erfolgreich von dieser Einstellung aus die Transpirationsanalyse mit Laubblättern gefördert, aber eine zuverlässige Beurteilung konnte erst erfolgen, als die physikalische Komponente geklärt war. Die grundlegenden Versuche von BROWN und ESCOMBE (1900) und vor allem die von SIERP und SEYBOLD (1927) ließen die Ergebnisse von SEYBOLD (1929) verständlich finden und erkennen, wie groß der Anteil der physikalischen Komponente

des Transpirationsprozesses in bewegter Luft ist. Hat WIESNER die in Tabelle 12  $n$ -fachen Werte der Transpiration im Winde gegenüber in Ruhe gefunden, so sind sie keinesfalls mit denen von RENNER (1910) in Einklang zu bringen (Tabelle 13).

Tabelle 12 (nach WIESNER).

	Transpiration im Winde $n$ -fach des Ruhewertes
<i>Saxifraga sarmentosa</i> (Blatt <sup>1</sup> ) . . . . .	etwa 0,8
<i>Selaginella</i> sp. . . . .	„ 1,2
<i>Zea Mais</i> . . . . .	„ 1,5
<i>Tradescantia zebrina</i> . . . . .	„ 2
<i>Phaseolus multiflorus</i> . . . . .	„ 2
<i>Adiantum Capillus Veneris</i> . . . . .	„ 2
<i>Populus tremula</i> . . . . .	„ 2
<i>Agapanthus umbellatus</i> (Blatt) . . . . .	„ 2
<i>Hedera helix</i> . . . . .	„ 2
<i>Aucuba japonica</i> . . . . .	„ 2
<i>Goldfussia glomerata</i> (Blatt) . . . . .	„ 2,5
<i>Epiphyllum truncatum</i> . . . . .	„ 4,5
<i>Hydrangea hortensis</i> (Blatt <sup>2</sup> ) . . . . .	„ 4,5
<i>Tradescantia zebrina</i> (Blatt) . . . . .	„ 5
<i>Clivia</i> sp. (Blatt) . . . . .	„ 7
<i>Gleditschia horrida</i> (Internodium) . . . . .	„ 8
<i>Aloe vulgaris</i> . . . . .	„ 9
<i>Goldfussia</i> (Stammstück) . . . . .	„ 12
<i>Rhipsalis</i> . . . . .	„ 20

Tabelle 13 (nach RENNER).

	Ruhe	Wind	Verhältnis Ruhe : Wind
<i>Nuphar luteum</i> 1 . . . . .	0,025	0,110	1 : 4,6
„ 2 . . . . .	0,0167	0,083	1 : 5
<i>Hydrangea hortensis</i> . . . . .	0,012	0,021	1 : 1,8
<i>Archangelica officinalis</i> . . . . .	0,033	0,120	1 : 4
<i>Gentiana lutea</i> 1 . . . . .	0,018	0,044	1 : 2,5
„ 2 . . . . .	0,0143	0,045	1 : 3
<i>Rhododendron hybridum</i> . . . . .	0,0013	0,0013	1 : 1

Die umfangreichen Versuche von SEYBOLD (1929) (siehe Tabelle 14), der auch eine theoretische Kritik der Versuche WIESNERS versucht hat, lassen sich mit denen von RENNER gut vereinbaren. Leitete WIESNER aus seinen Versuchen ab, daß ein System, je weniger es absolut transpiriert, eine desto stärkere Transpirationssteigerung im Winde erfährt, so ist SEYBOLD (1929) zu dem entgegengesetzten Ergebnis gekommen. Günstigstenfalls können manche Versuchsergebnisse von WIESNER als

<sup>1</sup> Spalten bleiben im Winde offen.

<sup>2</sup> Spalten werden im Winde rasch geschlossen.

Tabelle 14 (nach SEYBOLD).

	Ruhe	Wind	Verhältnis Ruhe : Wind
<i>Lemma minor</i> . . . . .	1970	{ 6593 8437	{ 1 : 3,3 1 : 4,3
<i>Pistia Stratiotes</i> . . . . .	1556	3810	1 : 2,4
<i>Eichhornia speciosa</i> . . . . .	634	1268	1 : 2
<i>Alisma plantago</i> . . . . .	278	384	1 : 1,4
<i>Impatiens parviflora</i> . . . . .	144	159	1 : 1,1
<i>Datura suaveolens</i> . . . . .	284	524	1 : 1,8
<i>Chelidonium majus</i> . . . . .	167	168,7	1 : 1,01
<i>Eranthis hiemalis</i> . . . . .	659	978,4	1 : 1,5
<i>Sempervivum Haworthii</i> . . . . .	32,2	26,3	1 : 0,8
<i>Nopalea coccinellifera</i> . . . . .	110,5	127,	1 : 1,1
<i>Cotyledon Desmetiana</i> . . . . .	78	78	1 : 1
<i>Rosmarinus officinalis</i> . . . . .	186,5	299	1 : 1,1
<i>Pistatia Lentiscus</i> . . . . .	83	84	1 : 1,01
<i>Erica arborea</i> . . . . .	38,3	36,6	1 : 0,92
<i>Laurus nobilis</i> . . . . .	41	32	1 : 0,8
<i>Taxus baccata</i> . . . . .	58	64	1 : 1,1
<i>Hedera helix</i> . . . . .	49,1	43,5	1 : 0,9
<i>Rhododendron hybridum</i> . . . . .	69	58	1 : 0,84
<i>Quercus Ilex</i> . . . . .	80	96	1 : 1,2
<i>Nerium Oleander</i> . . . . .	89	80	1 : 0,9
<i>Ilex aquifolium</i> . . . . .	85	81	—
<i>Olea europaea</i> . . . . .	24	19	1 : 0,8
<i>Metrosideros tomentosa</i> . . . . .	56	56	1 : 1

außergewöhnlicher Sonderfall gelten, die meisten Versuche sind aber sicherlich nicht zuverlässig. RENNERS Befunde sprechen auch nicht für WIESNERS Ergebnisse. Wie wir S. 49 sehen konnten, hat der Wind auf Porensysteme von der Größe der Spaltöffnungen keinen verdunstungsfördernden Einfluß, wohl aber auf die Flächen mittlerer Blattgröße. Wird also die Transpiration im Winde gegenüber der in Ruhe gesteigert, so ist dies in erster Linie eine Steigerung der Kutikulärtranspiration. Vorderhand haben wir keinen zwingenden Grund, den maximalen Sättigungsdruck in den Stomata bei Wind tiefer anzunehmen als in Ruhe, wie RENNER (1910) auf Grund seiner Modellversuche anzunehmen müssen glaubt. „Windschutzeinrichtungen“, die GRADMANN (1923) bei den Stomata als nützlich zu beweisen suchte, sind ebenfalls nur für Größenbereiche nachgewiesen, die weit über der Stomatagröße liegen.

Blattsysteme mit reiner stomatärer Transpiration erfahren im Winde keine Transpirationssteigerung (UNGERS [1861] Versuch mit *Digitalis purpurea* läßt sich dafür auch anführen!), wohl aber Systeme mit kutikulärer Transpiration. Die letzteren finden wir bei den hygromorphen Pflanzen, die ersteren bei den Xeromorphen. Im Kapitel der Ökologie werden wir darauf zurückkommen. In Abb. 20 seien die Transpirationskurven eines xeromorphen (*Metrosideros*) und eines hygromorphen Systems (*Eichhornia*) wiedergegeben. Die Pflanzen sind abwechselnd bewegter und unbewegter Luft ausgesetzt worden mit dem Ergebnis, daß

die Transpirationsraten in bewegter Luft bei *Alisma* gegenüber unbewegter Luft höher waren, währenddem die Transpiration von *Metrosideros* vom Winde völlig unbeeinträchtigt verläuft. Die Tabelle 14 gibt ein umfangreiches Material von Transpirationswerten in Ruhe und Wind. Sind die Verhältniszahlen Ruhewert : Windwert bei den Xeromorphen nicht immer 1 : 1, so sind die Schwankungen durch die physiologische Komponente bedingt. Durch die Wirksamkeit des Stomatenschlusses ist

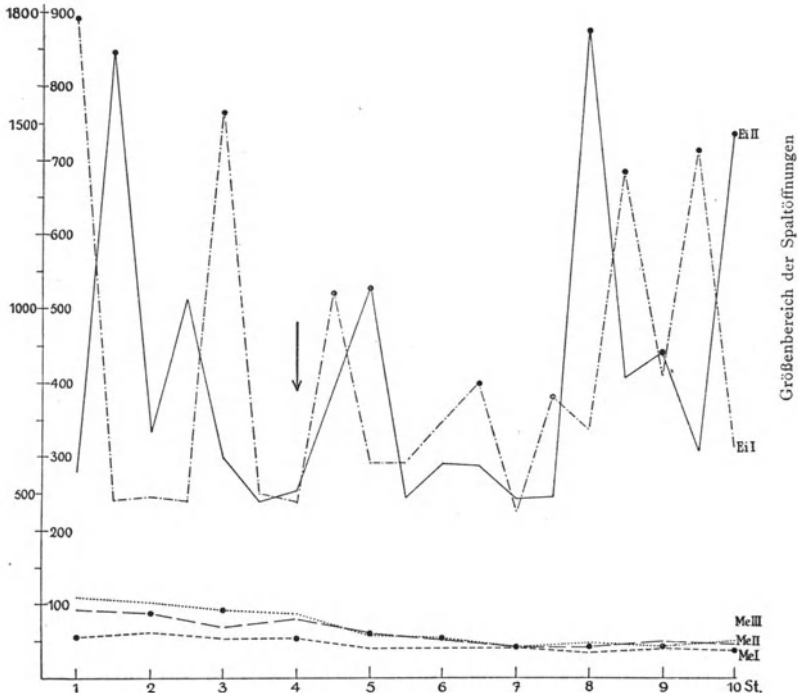


Abb. 20. Transpirationskurven in unbewegter und bewegter Luft. Die in bewegter Luft gewonnenen Transpirationswerte sind mit • bezeichnet. *Ei I* und *Ei II* beziehen sich auf *Eichhornia speciosa*, *Me I*, *Me II* und *Me III* auf *Metrosideros*. Die Blätter der letzten Pflanzenart sind xeromorph, mit geringer Kutikulartranspiration, die Blätter von *Eichhornia* dagegen hygromorph mit starker Kutikulartranspiration. Die Transpiration des hygromorphen Systems wird im Winde stark gefördert, die des xeromorphen Systems ist von der Luftbewegung nicht beeinflusst. Nach SEYBOLD 1929.

es sehr wohl möglich, daß der „Windwert“ niedriger ausfällt als der Ruhewert (siehe Tabelle 12, *Saxifraga sarmentosa*); zum Entscheid der Frage wie groß der Einfluß durch Wind ist, muß der Versuch über den durch den täglichen Spaltöffnungsschluß gegebenen Zeitraum ausgedehnt werden (siehe Kapitel: Physiologie der Stomata).

Von besonderer Wichtigkeit ist der experimentelle Befund, daß pflanzliche Systeme mit maximaler Transpiration in unbewegter Luft einen Transpirationsindex  $T/E=1$  erreichen können, wie z. B. Lemna.

In bewegter Luft erfährt die Evaporation dagegen eine relativ stärkere Steigerung als die Lemna-Fläche, so daß der Index  $< 1$  wird (Abb. 21). Die auf S. 46 diskutierten Zustände eines limiting factors des Wasserdampfaustausches in bewegter Luft machen sich hier bemerkbar.

Die Versuchsergebnisse von BERNBECK (1904), die in anderen Arbeiten wiederholt diskutiert werden, haben sicherlich pflanzenpathologisches Interesse, kommen aber für das Transpirations-

problem nicht in Frage. Die Zerstörung der pflanzlichen Systeme durch übermäßig starken Wind liegt außerhalb des Transpirationsproblems und kann höchstens zu ökologischen Fragen mit herangezogen werden.

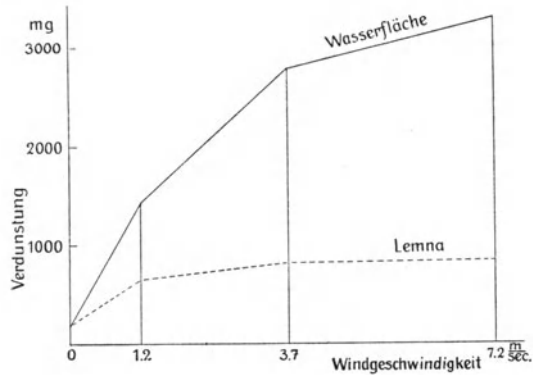


Abb. 21. Die Steigerung der Verdunstung einer freien Wasserfläche und die Transpirationserhöhung einer gleichgroßen Fläche von *Lemna minor* bei wachsender Windgeschwindigkeit. Nach SEYBOLD 1929.

## 6. Die Verdunstung des Bodens und die freier Wasserflächen als Standort der Pflanzen.

Die Analyse der physikalischen Komponente der pflanzlichen Transpiration erfordert nun nicht nur genaue Erforschung der meteorologischen Zustände der Atmosphäre, sondern verlangt auch genaue Kenntnis der Wasserverhältnisse des Bodens und seiner Verdunstungsfaktoren, die in direkter und indirekter Weise in den Wasseraustausch der Pflanzensysteme eingreifen. Bei emersen Pflanzen muß die Verdunstung der Wasserflächen beachtet werden.

Damit ist der Übergang zu ökologischen Problemen gegeben, die wir in einem besonderen Kapitel besprechen werden. Hier handelt es sich nur um einige allgemeine Gesichtspunkte, die als Abschluß der autonomen Faktoren der Transpiration dienen. Vor allem hat GREGOR KRAUS (1911) das Augenmerk auf die „klimatologischen“ Verhältnisse des Bodens gerichtet; aber die Meteorologie befaßt sich auch in neuester Zeit mit der „bodennahen Luftschicht“, wovon die zusammenfassende Darstellung von GEIGER (1927) ein gutes Bild geben kann. Auf die Ergebnisse werden wir später zu sprechen kommen.

Der indirekte Einfluß des Bodens bzw. des „Sees“ als Wasserspeicher und Wasserspender verdient bei unserer Darstellung nur Beachtung hinsichtlich der Funktionsbeteiligung am Transpirationsvorgang. Die physikalische Erforschung der *Wasser Aufnahme* muß sich in der gleichen Weise

mit den einzelnen Komponenten des Bodens bzw. Seewassers auseinandersetzen, wie die Analyse der Wasserabgabe die der Atmosphäre zu beachten hat. Die Fragen der Wasseraufnahme liegen außerhalb unseres abgegrenzten Gebietes, zu beachten haben wir nur, daß der Wassergehalt des Bodens genügend groß ist, um nicht als limiting factor in die Transpiration einzugreifen. Mutatis mutandis muß emersen Pflanzen ebenfalls hinreichend Wasser zur Verfügung stehen, was im allgemeinen verwirklicht sein wird. Experimentelle Transpirationsuntersuchungen werden daher immer so angestellt, daß Wasser im Überschuß vorhanden ist, sei es, daß Wasser, Nährlösungen oder maximal durchfeuchteter Boden den Versuchspflanzen zur Erhaltung eines ungehemmten Transpirationsstromes geboten wird. Im Kapitel der Transpirationsmethodik war davon die Rede. Die ökologischen Untersuchungen können ohne Beachtung des Wasserzustandes im Boden nie Anspruch auf große Gültigkeit machen; bei emersen Pflanzen ist von selbst die geforderte Ausschaltung der begrenzenden Wirkung des wasserliefernden Substrates gegeben.

Steht eine Pflanze unter dem Mangel genügender Wasserversorgung, so wird die Transpiration bei gleichbleibenden Verdunstungszuständen der Atmosphäre herabgesetzt. Somit tritt eine Änderung im Transpirationssystem selbst ein, die im Extrem jedermann als Welkungserscheinungen bekannt sind. Hier können wir auf diese Veränderungen nicht eingehen, sie werden in dem physiologischen Teile der pflanzlichen Transpiration hinreichend berücksichtigt werden. Die schädigende Wirkung zu großer Wassermengen wird auch in dem physiologischen Teile Erörterung finden.

Dem *direkten* Einfluß des Wasserzustandes des Bodens auf die Transpiration muß hier ein erhöhtes Interesse entgegengebracht werden. Das Problem ist bis jetzt nur bei ökologischen Untersuchungen beachtet worden, und seit einigen Jahren hat es auch das Interesse der Meteorologie; es aber als Faktor der physikalischen Komponente der pflanzlichen Transpiration darzustellen, ist bisher noch nicht geschehen und nur zerstreute Angaben lassen sich dieser Betrachtung nutzbar machen.

Wie wir in den vorhergehenden Kapiteln den Wasserdampfaustausch zwischen dem pflanzlichen System und der Atmosphäre betrachtet haben, so werden wir jetzt den Wasserdampfaustausch zwischen dem System des Bodens und der Atmosphäre darstellen, womit wir ein zentrales Problem der Bodenkunde und der Ökologie zugleich angeschnitten haben. Die Notwendigkeit dieser Darstellung ist mit unserer eigentlichen Frage gegeben: wie wirkt die Bodenverdunstung auf die Transpiration der pflanzlichen Systeme ein. Die bisherige Darstellung der pflanzlichen Transpiration ist streng genommen nur ein Sonderfall, nämlich, daß die Verdunstung des „Bodens“ bzw. des Wasserspiegels bei emersen Pflanzen gleich Null gesetzt werden konnte; ja, die Ermittlung der Transpirationsraten mittels

Gewichtsverlustbestimmung verlangen vollständigen Ausschluß einer Boden- bzw. Wasserflächenverdunstung der Kultur und Versuchsgefäße. Die Physiologie im Laboratorium ließ hauptsächlich aus diesem Grunde die Verhältnisse der Boden-Wasserflächenverdunstung außer acht; der Ökologe aber, der am natürlichen Standorte seine Versuche anstellte, zog in seine meteorologischen Messungen eine exakte Boden-Wasserflächenverdunstungsmessung nicht mit ein. Freilich haben viele Ökologen die Meßinstrumente der klimatologischen Faktoren so aufgestellt, daß die physikalischen Zustände für Pflanze und Instrument dieselben

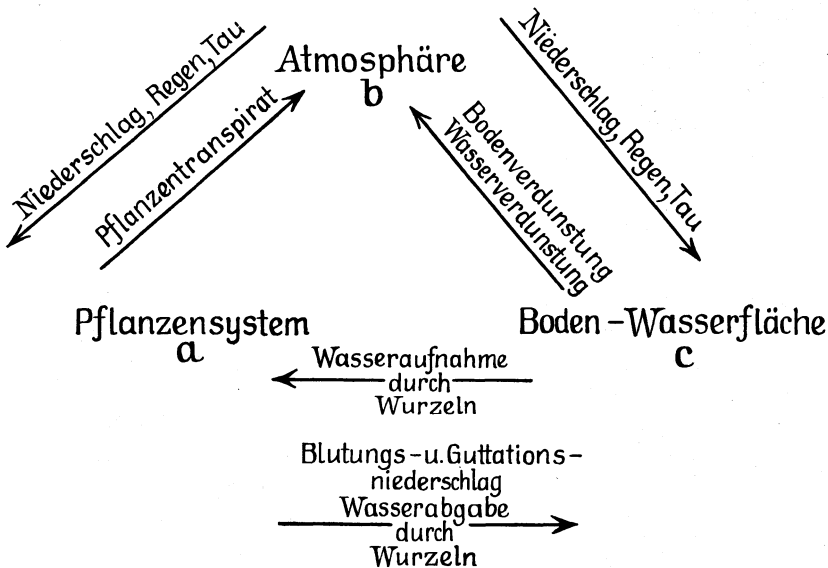


Abb. 22. Bildliche Darstellung des Wasseraustausches, der zwischen der Atmosphäre, dem Boden und dem Pflanzensystem stattfindet. Die Pfeile geben die Richtung des Austauschstromes zwischen den einzelnen Etappen an; s. Text.

sein sollten, aber eine eindeutige Kausalerklärung der herrschenden Zustände war damit nicht möglich, und somit auch keine Einsicht in die Zustandsänderungen gegeben. Bei der Kritik der ökologischen Transpirationsuntersuchungen werden wir darauf näher eingehen.

Den sehr verwickelten Austausch der Wassermoleküle zwischen dem pflanzlichen System und der Außenwelt, die sich nunmehr vorteilhaft in Atmosphären und Boden betrachten läßt, stellen wir am besten bildlich dar (Abb. 22). Unsere bisherige Darstellung konnte auf diese allgemeinen Verdunstungszustände ohne Schaden verzichten. In welcher Richtung und über welche Etappen der Molekülaustausch vollzieht, ist von der Struktur und von dem absoluten und relativen Wasserreichtum der an dem Wasserkreislauf sich beteiligenden Systeme abhängig, also von Pflanze und Boden, von der Luft abgesehen. Die Dynamik

der Wasserbewegung in flüssiger oder dampfförmiger Phase zwischen den drei Systemen: Atmosphäre, Pflanze, Boden ist als Ausdruck einer Gleichgewichtsanstrengung zu betrachten. Jeder Vorgang des Austausches ist reversibel, wengleich eine bevorzugte Austauschrichtung unverkennbar ist. Mit welcher Geschwindigkeit sich nun der Austausch vollzieht, hängt von der Größe der herrschenden Potentiale und der spezifischen Struktur und Leistung der Transpirationssysteme ab. Die Abbildung gibt alle Möglichkeiten des Wasseraustausches wieder. Die Austauschrichtungen sind durch Pfeile angedeutet. Im ganzen sind fünf Kreisläufe möglich, die im folgenden kurz besprochen werden sollen.

Der Kreislauf, der schlechthin als der allgemeingültigste angesehen wird (mit dem wir uns bislang befaßten, ohne die Bodenverdunstung zu berücksichtigen), stellt sich dar: Niederschlag der Atmosphäre als Regen und Tau bzw. deren Modifikationen, passive und aktive Aufnahme des Niederschlages durch den Boden (siehe unten), Wasserabgabe an die Pflanzenwurzeln, Wasseraufnahme der dampfhungrigen Luft aus dem Transpirationssystem der Pflanze, in abgekürzter Form ausgedrückt

$$abc \cdot / abc. \quad (1)$$

Quantitativ steht der Massenaustausch dieses Kreislaufes nur dem des direkten Austausches Boden-, Wasser und Atmosphäre nach, da die Gesamttranspiration der Pflanzen relativ gering ist hinsichtlich der unbewachsenen Boden- und Wasserflächen.

Wird auch die pflanzenbewachsene Oberfläche (Oberfläche der Transpirationsorgane) um ein vielfaches größer sein als die nackte Bodenfläche (siehe GEIGER, wo das 20fache angenommen ist), so setzen die pflanzlichen Strukturen der Wasserdampfdiffusion Widerstand entgegen, so daß die Transpiration nicht zu hoch einzuschätzen ist.

Dieser direkte Kreislauf des Wassers ohne Beteiligung pflanzlicher Systeme bildet in erster Linie den Gegenstand meteorologischer Forschung. Nach unserer Abbildung ist er zu formulieren:

$$bc \cdot / bc. \quad (2)$$

Die meteorologischen Angaben können, solange sie die pflanzliche Transpiration außer acht lassen, zu unseren Fragen nur indirekte Beziehungen haben, sie sind aber für die Beurteilung klimatischer Zustände nicht zu vernachlässigen.

Wie wir aus dem Kreislauf (1) *a* ausscheiden können, so auch *c*, der Austausch findet in diesem Falle nur zwischen der Atmosphäre und der Pflanze statt.

$$ab \cdot / ab. \quad (3)$$

Dieser Austausch hat nur in extremen Fällen pflanzlicher Gestaltung Bedeutung, im allgemeinen dienen die Transpirationsorgane nicht zugleich zur Wasseraufnahme, was in diesem Falle Voraussetzung ist, da die Wurzelaktivität in Boden eliminiert ist.



Die Transpirationssysteme, die zugleich als wasserabsorbierende funktionieren, werden wir im Kapitel der Physiologie besprechen.

Die vierte mögliche Kombination wäre

$$ac \cdot / \cdot ac, \quad (4)$$

also der Austausch zwischen Boden-, Wasserfläche und Pflanzensystem ohne Vermittlung der Gasphase der Atmosphäre. Dieser Austausch wird sich übrigens selbst nur in der Hydrophase vollziehen und hat bei emersenen Pflanzen zweifelsohne Bedeutung. In welchem Maße sich die Gasphase in wurzeltragendem Boden geltend macht, ist schwer zu entscheiden, kann sich aber in relativ trockenem Boden auswirken und zwar so, daß die Wurzel an den Boden Wasser bzw. Wasserdampf abgibt.

Der Guttations- und Blutungsniederschlag kann als Austausch zwischen Boden-, Wasserfläche und Pflanze eine gewisse Rolle spielen, ohne daß der Wasseraustausch in der Gasphase erfolgt.

Die letzte Möglichkeit ist verwirklicht, wenn wir die speziellen Fälle, daß Guttation, Blutung und Wurzelwasserabgabe ins Gewicht fallen, heranziehen. Sie stellt sich dar als inverser Kreislauf von (1) bzw. als Kombination der Fälle (2) und (4)

$$acb \cdot / \cdot acb. \quad (5)$$

Die große Bedeutung der Ablauffolge  $cb \cdot / \cdot cb$  (2) ist oben hervorgehoben worden, der Austausch (4)  $ac \cdot / \cdot ac$  hat aber geringe Bedeutung, so daß der Austausch (5) mehr theoretischen Sinn als praktische Bedeutung hat.

Den direkten Einfluß der Bodenverdunstung auf die Transpiration der pflanzlichen Systeme darzustellen, ist nun unsere eigentliche Aufgabe, die im Kapitel der Transpirationsökologie eingehend behandelt wird. In der Abb. 22 handelt es sich also um die beiden Austausche  $ab \cdot / \cdot ab \dots$  und um  $cb \cdot / \cdot cb$ . Das relative Maß  $\frac{ab}{cb}$  vermag die herrschenden Zustände auszudrücken. Die pflanzlichen Transpirationssysteme bestehen neben denen des Bodens, so daß, bildlich gesprochen, mosaikartige Verteilung beider vorhanden ist. Je mehr die pflanzlichen Systeme in der Ebene des Bodens liegen, um so zutreffender ist dieser Vergleich. Daß zwischen den beiden Systemarten Beziehungen vorhanden sind, im selben Maß wie zwischen Pflanze und Atmosphäre, wird sich aus dem folgenden ergeben.

Nachdem uns die physikalische Komponente der pflanzlichen Systeme und die autonomen Verdunstungsfaktoren der Atmosphäre bekannt geworden sind, haben wir die des Bodens kennen zu lernen, soweit sie für die Bodenverdunstung von Bedeutung sind. Es ist hier völlig unmöglich, die verschiedenen Bodenarten hinsichtlich ihrer Verdunstungsgrößen und anderer, damit in Zusammenhang stehender Fragen der Wasserbewegung ausführlich darzutun, wir begnügen uns hier mit der

Schilderung der wesentlichsten Umstände, wie sie zwei extrem verschiedenen Böden zukommen bzw. dem ariden und dem humiden Gebiete eigen sind. Dem wasserarmen Sandboden stellen wir den wasserreichen Humusboden gegenüber, dessen Verhalten unter Umständen mit einer freien Wasserfläche übereinstimmt. Obgleich alle Übergänge vorhanden sind, behalten wir nur die beiden extremen Bodenausbildungen im Auge

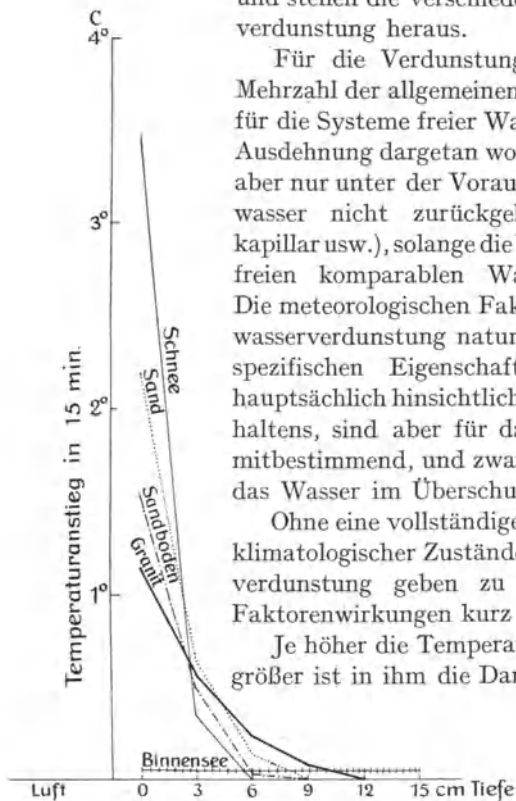


Abb. 23. Graphische Darstellung der von W. SCHMIDT (1925) mitgeteilten Werte des Temperaturanstieges von verschiedenen Substanzen mit wachsender Tiefe während 15 Minuten.

und stellen die verschiedenen Faktoren der Bodenverdunstung heraus.

Für die Verdunstung des Bodens gelten die Mehrzahl der allgemeinen Gesetze, die im 1. Kapitel für die Systeme freier Wasserflächen relativ großer Ausdehnung dargetan worden sind. Gültig sind sie aber nur unter der Voraussetzung, daß das Bodenwasser nicht zurückgehalten wird (molekular, kapillar usw.), solange die Verdunstung absolut einer freien komparablen Wasserfläche gleichkommt. Die meteorologischen Faktoren sind auf die Bodenwasserverdunstung naturgemäß alle wirksam; die spezifischen Eigenschaften der Bodensysteme, hauptsächlich hinsichtlich ihres physikalischen Verhaltens, sind aber für das Maß der Verdunstung mitbestimmend, und zwar um so mehr, je weniger das Wasser im Überschuß vorhanden ist.

Ohne eine vollständige Analyse der Verhältnisse klimatologischer Zustände in bezug auf die Bodenverdunstung geben zu können, müssen einige Faktorenwirkungen kurz erwähnt werden.

Je höher die Temperatur des Bodens ist, um so größer ist in ihm die Dampfspannung, unter Voraussetzung gleichen Wassergehaltes. Je mehr nun das pflanzliche System dem Boden

abhängig. Eine Messung der Bodentemperatur ist in diesem Falle bei der Bestimmung der Außenfaktoren der pflanzlichen Transpiration wichtiger als eine Messung der Luftwärme. Hierbei wird von der Wirkung der Bodenwärme auf das Wurzelsystem, also von einem indirekten Einfluß auf die Transpiration ganz abgesehen. Wir verweisen auf die bodenkundliche Literatur, da wir hier keine weiteren Einzelheiten bringen können und stellen hier graphisch von SCHMIDT (1925) ermittelte Werte dar, die an dieser Stelle zureichend sind. Es handelt

den anliegt, um so mehr ist seine Temperatur von der des

sich um die Temperaturzunahme während 15 Minuten in verschiedenen Tiefen. Der wasserarme Sand bzw. Sandboden hat einen ungleich stärkeren Temperaturanstieg in den oberen 6 cm Tiefe als das Wasser des Binnensees, das sich bis zu 15 cm etwa gleich stark erwärmt. Granit nimmt eine Mittellage ein, die Erwärmung ist natürlich nicht nur eine Funktion des Wassergehaltes, sondern vor allem spielt die Struktur der Gesteine und Böden eine ganz erhebliche Rolle (Körnchengröße usw.).

Die rasche Erwärmung des Sandbodens, zu der noch eine starke Wärmekapazität tritt, bedingen nicht nur eine Verdunstung des Bodenswassers selbst bis auf die geringsten Mengen (siehe Bodenwasseranalysen), sondern versetzen den Pflanzenwuchs in eine Atmosphäre starker Transpirationsförderung. Denken wir dabei an eine Heideformation mit spärlicher Pflanzenverteilung; so wird die Verdunstung des Bodens nur in geringem Maße beeinträchtigt, was beispielshalber von einer dichtbewachsenen Wald- oder gar Wiesenbodenfläche nicht behauptet werden kann. Herrschen noch starke Winde, so findet auf dem trockenen Sandboden keine Wasserdampfabsättigung längs der Windrichtung statt, die auch durch den spärlichen Pflanzenwuchs, relativ schwach transpirierender Arten nicht eingebracht wird, so daß sozusagen an jedes Exemplar der angesiedelten Pflanzen die größten Anforderungen der Wasserökonomie gestellt werden.

Die Verhältnisse auf feuchtem Boden sind für das Pflanzensystem ganz anderer Art. Wie das Wasser sich langsamer erwärmt, so auch der wasserhaltige Boden; die Eigenverdunstung kann somit nicht allein nach dem Wassergehalt beurteilt werden, sondern auch die Temperaturverhältnisse sind unbedingt zu berücksichtigen. Stark verdunstender Boden, wie Moorboden, ist häufig der Luft gegenüber unterkühlt (Verdunstungskälte), so daß vergleichende Messungen von Sand- und Moorbodenverdunstung eine genaue Messung der Zustände erheischen.

HENSELE (1893) suchte die Bodenverdunstung einer quantitativen Untersuchung zu unterwerfen, die nach Angaben von RAMANN im folgenden kurz zusammengestellt worden sind, leider aber manche zweckdienliche Angabe vermissen lassen.

## Quarzsand

0	3	6	9	12	m Windgeschwindigkeit
0,23	3,03	4,57	5,50	6,43 6,2 20,3	Temperatur ca. 17° Temperatur 12° Temperatur 40°

## Lehmkrümel

0,31	2,70 5,00	4,50 6,73 4,7 9,0	6,23 8,50	7,80 10,87	Temperatur ca. 17° Temperatur ca. 17° 30° geneigt feuchter Wind getrockneter Wind
------	--------------	----------------------------	--------------	---------------	--

Die Angaben beziehen sich auf 100 cm<sup>2</sup> Oberfläche pro Stunde und Gramm. Daß sie für quantitative Betrachtungen unzureichend sind, ist ohne weiteres ersichtlich. Deutlich tritt hervor, daß die Verdunstung nicht direkt der Windgeschwindigkeit proportional ist, und die Steigerung bei wachsenden Windgeschwindigkeiten recht verschieden sein kann. Die limiting factors treten bei der Bodenverdunstung nicht minder in Erscheinung als bei pflanzlichen Systemen, sind aber noch weiter zu analysieren.

Allgemein gültige Werte zu erlangen, ist bei der schwierigen Definition der Bodensysteme kaum möglich, vorderhand müssen wir uns mit Angaben der Größenordnungen der Bodenverdunstung begnügen.

Daß die Kenntnis der Verdunstungsgröße des Milieus, also des Bodens oder bei emersen Blättern der Wasserfläche, erforderlich ist, geht aus den Untersuchungen von SEYBOLD (1927) hervor. Die Blattgestalt und die Größe muß unter ganz anderen Gesichtspunkten betrachtet werden, da unter Umständen der Transpirationsexponent  $n > 2$  sein kann, was ganz unberücksichtigt blieb, da nur die üblichen Verdunstungszustände, welche die Atmosphäre bietet, Beachtung fanden.

## V. Die Transpirationssysteme und die physikalische Komponente der Transpiration.

### 1. Die Systeme thallöser Pflanzen.

Die anatomische Differenzierung der thallösen Pflanzen ist hinsichtlich des Transpirationssystems sehr gering, vor allem sind die Gewebe im allgemeinen durch eine gleichförmige Außenzellschicht bzw. Membranbildung abgeschlossen, die nicht durch Poren erhöhter Transpiration durchbrochen ist. Die Transpiration dieser Gewebe ist mit der Kutikulartranspiration der Systeme der höheren Pflanzen vergleichbar, wie sich aus dem Folgenden ergeben wird. Die Transpiration solcher Gewebe ist demnach unter den Gesetzen der Verdunstung relativ großer Flächen zu betrachten (s. S. 43 ff. u. 50 ff.). Sind die Gewebe wasserreich und die Membranen für Wasserdampf stark permeabel, so folgt ihre Transpiration  $\pm$  stark der Verdunstung freier Wasserflächen, was um so eher verwirklicht ist, je weniger Regulationseinrichtungen der Gewebe sich geltend machen. In vielen Fällen macht sich erst bei starkem Wasserverlust der Quellungswert als limiting factor bemerkbar; das kann aber keineswegs als spezifische biologische Funktion gelten, da sie vielen kolloiden Systemen eigen ist. Die Transpiration ist im Extremfalle Funktion der Außenbedingungen und der Evaporation identisch.

Es ist im Rahmen der Darstellung ganz unmöglich, die Größenordnung dieser Transpirationszustände in speziellen Fällen zu schildern, was eine umfangreiche Darstellung der anatomisch-histologischen Verhältnisse voraussetzte. Zudem sind die exakten Messungen erst in neuerer

Zeit in Angriff genommen worden und die untersuchten Fälle sehr beschränkt. Zwei Fälle mögen genügen, die prinzipiellen herrschenden Zustände der Transpiration der thallosen Gewebe darzutun. Im Einzelfalle mögen sich recht beträchtliche Differenzen ergeben; die Transpirationskurven werden aber immer demselben Kurventypus angehören.

Eine Reihe von Meeresalgen (Tange) transpirieren während der Ebbe ganz erhebliche Mengen von Wasser, während sie bei Flut submers, unter Wasser getaucht, keinen Wasserdampf abgeben können. PRINGSHEIM (1923) hat mehrere Fucaceen untersucht mit dem Ergebnis, daß die Transpiration nahezu linear der Zeit erfolgt innerhalb der ersten 24 Stunden. Die Abb. 24 stellt die Transpirationskurve von *Fucus serratus* und zugleich die von *Euphorbia helioscopia*, einer typischen Land-

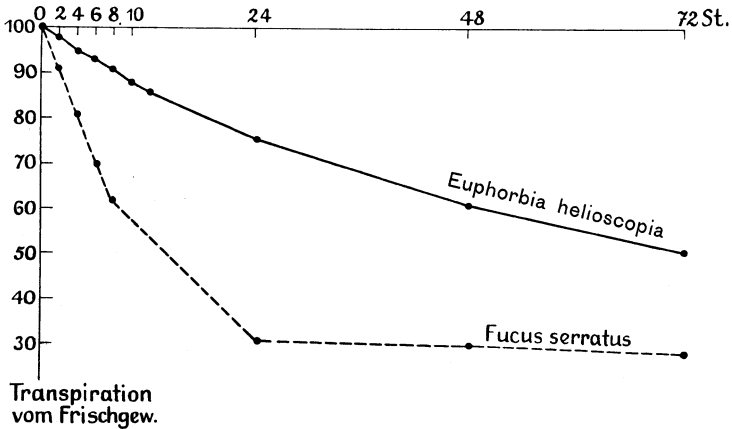


Abb. 24. Transpiration von *Fucus serratus* und *Euphorbia helioscopia* während 72 Stunden.  
Nach PRINGSHEIM 1923.

pflanze, dar. Der scharfe Knick der Kurve von *Fucus* nach 24 Stunden mit dem Übergang in die Horizontale verrät die Wirksamkeit des limiting factor des hydrogelen Systems, die wir bereits oben als allgemeine, bekannte Eigenschaft der Kolloide erwähnten. Die Transpiration von *Euphorbia* ist nicht nur absolut geringer, sondern sie erfolgt nach ganz anderen Umständen, die vor allem in Systemeigentümlichkeiten begründet sind. Wir brauchen hier nicht näher auf diese Verhältnisse einzugehen, da wir uns nachher ausführlich im Zusammenhange damit befassen wollen. Erwähnt werden möge nur, daß der scharfe Eingriff eines limiting factor in der *Euphorbia*-Kurve nicht in Erscheinung tritt.

Ganz ähnliche Transpirationskurven ergaben sich aus den Untersuchungen an Flechten, die in letzterer Zeit mehrfach eingehend untersucht worden sind. Vor allem sind die Arbeiten von SIEVERS (1908), BACHMANN (1922 und 1923), v. GOEBEL (1926) und STOCKER (1927) zu nennen. Die Flechten sind von ganz besonderem Interesse hinsichtlich

des Wasseraustausches, da die Flechtenthalli der Wasseraufnahme und der Wasserabgabe zugleich dienen. Auf Einzelheiten kann nur in Verbindung mit weitabführenden anatomisch-histologischen Gestaltungen eingegangen werden, wir müssen uns daher hier mit einigen allgemeinen Tatsachen begnügen.

Die Abb. 25 gibt den Transpirationsverlauf von *Lobaria pulmonaria* in der Sonne und im Schatten wieder, desgleichen die Transpiration von *Umbilicaria pustulata* in der Sonne, wobei beide Flechtenarten sich in wassergesättigtem Zustande befanden. Auf die Identität der Kurven mit der von *Fucus* (siehe Abb. 24) muß nicht weiter hingewiesen werden. Die

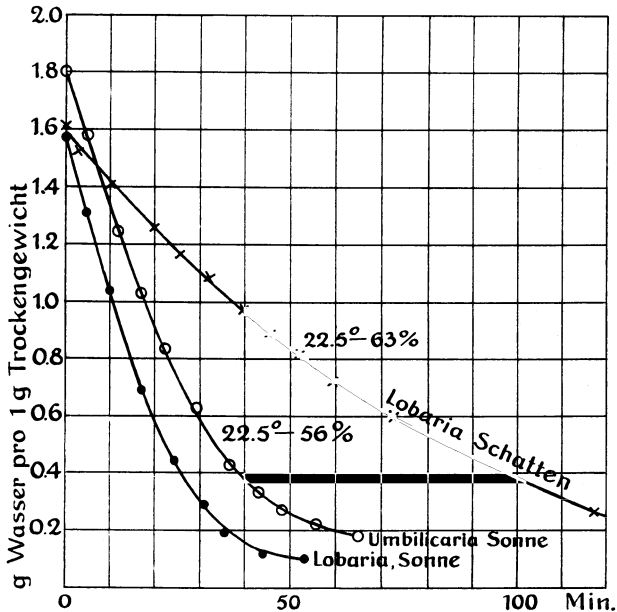


Abb. 25. Geschwindigkeit der Wasserverdampfung aus wassergesättigten Flechten *Lobaria pulmonaria* und *Umbilicaria pustulata* in der Sonne und im Schatten bei unbewegter Luft. Nach STOCKER 1927.

Kurven sind bei den einzelnen Flechtentypen und -Arten recht verschieden, worauf besonders BACHMANN hingewiesen hat; das ist von der Baueigenart sicher ebenso abhängig, wie von der physikalisch-chemischen Struktur der Flechtenelemente. Sehr instruktiv ist der Verlauf der Wassergehaltskurven von *Usnea hirta* und *Parmelia furcureacea*, die STOCKER ermittelt hat und die eine völlige Parallelität zu der herrschenden relativen Feuchtigkeit der Luft ergaben (Abb. 26). Der Wassergehalt ist demnach, ohne physiologische Regulation von seiten der Flechte lediglich durch den herrschenden Dampfdruck bestimmt. Die maximale Quellung der Flechte und nahezu völlige Wasserfreiheit der Thalli sind die Extremwerte des Wassergehaltes. Je stärker die Quellung, um so eher ist die völlige Zeitproportionalität der Transpiration verbürgt. Je

nach dem morphologischen Aufbau der Flechte wird neben dem Wassergehalt der quellbaren Elemente noch das zwischen den Flechtenhyphen festgehaltene *Kapillarwasser* in Betracht zu ziehen sein. Seine Anwesenheit verändert aber die Transpirationszustände quellbarer Substanzen in keiner Weise, da die Verdunstung des Kapillarwassers gegebenenfalls ganz gleichsinnig erfolgt. Weitere Untersuchungen müssen hier noch abgewartet werden. Das wichtigste Ergebnis der vorliegenden

Untersuchungen ist aber die Feststellung, daß die Transpiration der thallosen Pflanzen im allgemeinen ohne physikalische Differenzierung der Systeme und physiologische Regulation verläuft, die bei den höher differenzierten Pflanzen eine große Rolle spielt.

Eine große Zahl von *Pilzen* und niedrigen *thallosen Moosen* wird eine Transpiration haben, wie wir sie bei Algen und Flechten kennen lernten, wengleich in speziellen Fällen noch große Abweichungen festgestellt werden mögen. Die Transpiration der höheren

Pilze (Hutpilze, Hymenomyceten) (PIESCHEL 1924, BRAUNHOLZ 1928) soll nach BRAUNHOLZ wenig oder nicht geringer sein als die Evaporation, so daß die relative Transpiration der Hutpilze = 1 ist. Da die Vergleichbarkeit des Evaporimeters nur beschränkt ist und die Transpiration in bewegter Luft nicht untersucht wurde, so daß die auf S. 46 u. 101 dargestellten Verhältnisse unberücksichtigt blieben, harret die Frage einer erneuten Untersuchung. Transpirationsuntersuchungen mit Systemen geringer Differenzierung, wozu auch die Hymenophyellen zu zählen sind (Hautfarne) (SHREVE 1911), dürften nicht nur zur Kenntnis dieser Systeme selbst von Interesse sein, sondern zugleich zur Analyse der komplizierten Systeme einen wesentlichen Beitrag liefern. Auf verschiedene spezielle

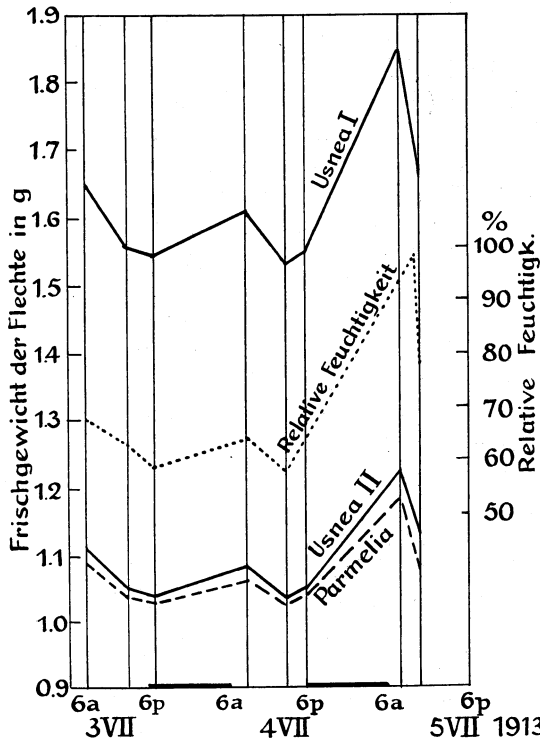


Abb. 26. Abhängigkeit der Transpiration von der Feuchtigkeit bei den Flechten *Usnea hirta* und *Parmelia furfuracea*. Nach STOCKER 1927.

Daten ist im Kapitel der Transpirationsökologie einzugehen; den gestaltenden Einfluß der Transpiration auf die Systeme werden wir später zu besprechen haben.

Ältere Literatur über die Transpiration niedriger Pflanzen (Kryptogamen), die keine zuverlässigen Angaben enthält, wohl aber als Anregung für weitere exakte Untersuchungen dienen kann, ist bei BURGER-STEIN (1904, 1920) aufgezählt.

## 2. Die Systeme der höheren Pflanzen.

Die Differenzierung der Transpirationssysteme bei den höheren Pflanzen (Phanerogamen, Farne usw.) ist nun durchwegs derart, daß das Außengewebe der Blätter bzw. der Stengel mit feinen Poren bevorzugter Wasserdampfabgabe ausgerüstet sind: den Spaltöffnungen bzw. Lentizellen, während die Außengewebe selbst in verschiedenem Maße schwächer transpirieren. Die Poren dienen in erster Linie dem Gasaustausch der tiefer liegenden Gewebe, vor allem der Assimilation. Prinzipielle Gültigkeit der Definitionen ohne Ausnahmen ist bei den mannigfaltigen Ausbildungen der Pflanzen nicht vorhanden, da es genügend Ausnahmefälle gibt, wo diese Scheidung hinfällig wird, wie z. B. bei submersen, d. h. unter Wasser getauchten Phanerogamen. Bei diesen Pflanzen können besondere Poren des Wasseraustausches fehlen. In diesem Falle kann natürlich nicht mehr von einem Wasserdampfaustausch, also Transpiration, gesprochen werden, sondern nur von einer molekularen Wasserdiffusion aus pflanzlichen Geweben.

Unter Voraussetzung der elementaren Kenntnisse der anatomisch-histologischen Elemente der Laubblätter, die neben dem  $O_2$ - $CO_2$ -Austausch dem Wasserdampfaustausch dienen und unter Hinweis auf die Abb. 27 soll zunächst die Transpiration der Außenmembran, die *Kutikulartranspiration* betrachtet werden. Die Scheidung in eine Kutikular- und Stomatärtranspiration erweist sich nicht nur als vorteilhaft bei der Betrachtung der physikalischen Komponente der Transpiration, sondern ergibt sich auch aus der physiologischen, wie sich im zweiten Teile der Darstellung zeigen wird. Beide Transpirationsarten sind durch die Differenzierung der Systeme natürlich gegeben. Synonym mit Kutikulartranspiration wird nach WIESNER (1887) Epidermoidaltranspiration gebraucht, wobei WIESNER die Transpiration des Stomataapparates miteinschließen wollte. An Stelle der stomatären Transpiration setzte WIESNER den Terminus: interzelluläre Transpiration, womit richtig die Gegensätzlichkeit zur epidermoidalen ausgedrückt wird. So man aber unter der stomatären Transpiration wie heute ganz allgemein die Transpiration *durch den Porus* der Schließzellen (siehe S. 123) und nicht die *Transpiration des Apparates selbst* versteht, ist jedes Mißverständnis ausgeschlossen. Die Transpiration der Schließzellen selbst muß unter die Kutikulartranspiration gerechnet werden. Die *juvenile Transpiration*



(SCHECHNER 1909) undifferenzierter junger Transpirationssysteme kann unter den Gesichtspunkten der Kutikulartranspiration betrachtet werden.

Verschiedene andere Begriffsbildungen sind außerdem dann und wann angewandt worden, die sich aber nicht einbürgerten. BURGERSTEIN

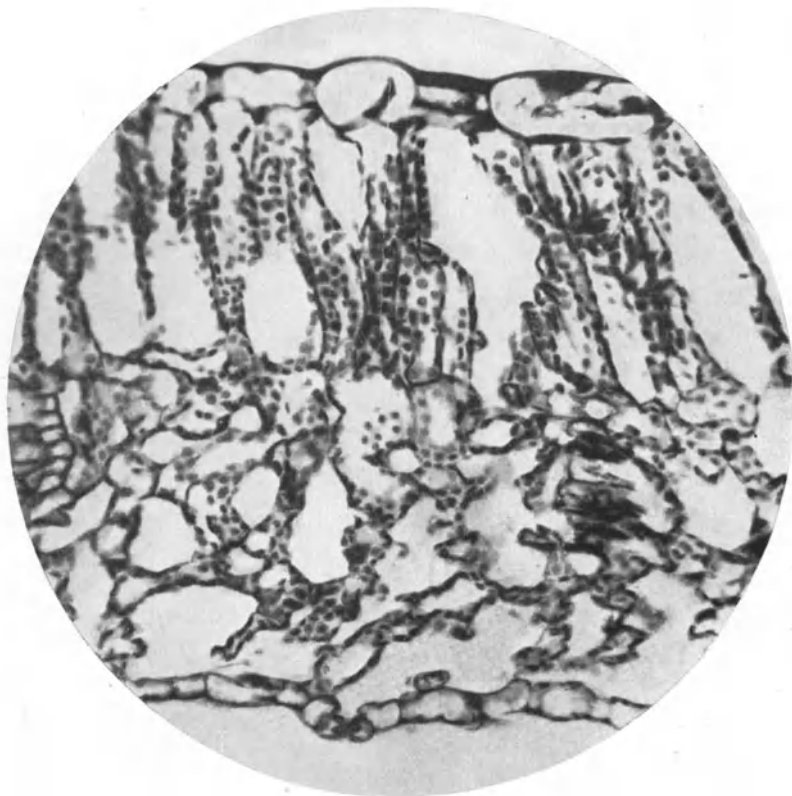


Abb. 27. Lichtbild eines Blattquerschnitts von *Solanum tuberosum* bei 330facher Vergrößerung. In der unteren Epidermis ist eine Spaltöffnung getroffen. Die großen Interzellularräume sind für die Beurteilung der Porometerfrage von großer Wichtigkeit. Vgl. Abb. 17. Nach LOFTFIELD 1921.

(1904, 1920) hat eine Zusammenfassung bereits gegeben. Andere, hauptsächlich transpirationsökologische Begriffe sollen an gegebenem Ort erwähnt werden.

a) **Die Systeme der Kutikulartranspiration.** Der Größenordnung nach ist die Kutikulartranspiration allein unter Berücksichtigung der physikalischen Komponente nach den Gesetzmäßigkeiten der Verdunstung von Flächen mittlerer Blattgröße zu beurteilen, währenddem die Physik der stomatären Transpiration den Gesetzen kleinster Poren folgt. Die kutikuläre Transpiration kann im extremen Falle so stark sein, daß sie einer komparablen freien Wasserfläche gleich ist. Bei manchen

Pflanzensystemen fehlt dabei unter Umständen jede Stomatadifferenzierung (siehe oben). Der Quotient  $T/E$  wird in solchen Fällen = 1, oder nur wenig geringer. Der andere Extremfall ist aber der, daß die Kutikulartranspiration = 0 wird oder wenigstens praktisch = 0 gesetzt werden kann, so daß die Transpiration solcher Systeme allein nach den Gesichtspunkten der Porenverdunstung zu betrachten ist. Die physiologische Komponente bleibt dabei freilich außer acht, ebenso wie wir zunächst auch nur die physikalische Seite der Kutikulartranspiration betrachten.

Die Stärke der Kutikulartranspiration bei einer Pflanze hängt von der Größe der Oberfläche ab, welche transpiert, und von dem Widerstand, den die Außengewebe, die Kutikula, der Wasserdampfdiffusion entgegensetzen. Der Widerstand der Kutikula im weitesten Sinne ist zuverlässig durch Vergleich flächenrelativer Verdunstungsgrößen erfassbar, während die Entwicklung der Gesamtoberfläche schwer durch Vergleiche beurteilt werden kann. Solange man die Pflanze als Einheit und als Ganzheitssystem vor allem bezüglich ihrer physiologischen Leistungen betrachtet, kann die These: Reduktion der Transpirationsfläche meist nur als subjektives Urteil gelten. Zuverlässig ist sie nur, wenn sich brauchbare Vergleichsreihen von Pflanzenarten aufstellen lassen. Mit der Reduktion der Oberfläche wird natürlich nicht nur die Fläche der *Kutikulartranspiration* herabgesetzt, sondern auch die *Gesamtzahl der Stomata*. Die Stomatatranspiration wird demnach auch eingeschränkt (siehe S. 123).

Die älteren Florenwerke (z. B. GRIESEBACH, KERNER VON MARILAUN), vor allem aber VOLKENS (1886, 1887) und die SCHIMPERSche Schule schildern die Pflanzen mit stark reduzierter Belaubung als Bewohner von Standorten mit großem Dampfhunger (Cacteenvegetation). Die von MOLISCH (1886) und in neuerer Zeit von SHREVE (1914) und CANNON (1921) u. a. angestellten Beobachtungen über den Laubfall in trockener Jahreszeit, zeigen eine Einschränkung der Belaubung an einem und demselben Individuum. Die Deutung kann nun final und kausal einsetzen, was aber ganz außerhalb unserer Darstellung liegt.

Schwierig gestaltet sich die Frage, wenn vergesellschaftete verschiedene Pflanzenarten unter sich zu vergleichen sind, zumal wenn diese einen recht verschiedenen Habitus tragen. Solange man naheverwandte Arten verschiedenen Standorts bezüglich der Blattflächen miteinander vergleichen kann, läßt sich der Grad der Reduktion noch verhältnismäßig leicht angeben und unter Umständen sogar genau zahlenmäßig erfassen, wenn man z. B. Standortsmodifikation vor sich hat, wie Nanismus (KRAUS 1906). Das absolute Größenverhältnis der oberirdischen Organe gibt hier einige Anhaltspunkte. Aber befriedigend ist der Vergleich erst, wenn alle anderen Faktoren gleich oder gut definierbar sind. Von Reduktion der Belaubung kann einwandfrei erst dann ge-

sprochen werden, wenn die an der Wasserbilanz sich beteiligenden Faktoren beachtet werden, vor allem die Leistungen der Wasseraufnahme durch das Wurzelsystem und die der Leitfähigkeit der Leitungsbahnen. Durch den Quotienten Absorptionsfläche (aktives Wurzelsystem): Transpirationsfläche (Transpirationssystem), wie er von verschiedenen ökologischen Untersuchern, z. B. ANDERSON (1927), gebildet worden ist, gewinnt man ein Bild von der relativen Oberflächenausbildung der Transpirationssysteme. Die Frage wird im Kapitel der Transpirationsoökologie weiter erörtert.

Die Größe der Blätter, die Gestalt und die Zahl ist schon bei den einzelnen Individuen sehr stark variabel. Von rein nach morphologischen Prinzipien zu beurteilenden Fragen der Blattgröße, der Blattform und der Blattverteilung (Stellung) ganz abgesehen, sind eine Reihe von physiologischen Faktoren an der Ausbildung der Blätter beteiligt, so daß nicht allein die Transpirationsbilanz für ihre Gestaltung und Zahl verantwortlich gemacht werden kann. Die Oberflächengestaltung läßt sich auch unter ganz anderen Gesichtspunkten betrachten. Weitere Einzelheiten werden wir später näher erörtern.

Es ist nun zunächst von großer Wichtigkeit, das Verhältnis von Oberfläche : Volumen bei einem Transpirationssystem kennen zu lernen. Für die Kutikular- und die Stomatatranspiration können sich daraus wertvolle Grundlagen ergeben.

TSCHIRCH (1880—1882) stellt folgende Berechnung an, um bei verschiedenen Blattflächenausdehnungen und wechselnden Dickenverhältnissen, das Verhältnis von Oberfläche : Volumen kennen zu lernen. Ein parallelepipedischer Körper hat die Länge  $l$ , die Breite  $b$  und die Dicke  $d$ . Das Verhältnis von Volumen zu Oberfläche ist:

$$\frac{\text{Volumen}}{\text{Oberfläche}} = \frac{l \cdot b \cdot d}{2(bd + ld + lb)}$$

Durch Umformung erhält man

$$\frac{\text{Volumen}}{\text{Oberfläche}} = \frac{1}{2\left(\frac{1}{l} + \frac{1}{b} + \frac{1}{d}\right)}$$

Länge und Breite des Körpers lassen wir konstant und variieren nur die Dicke  $d$ .

$$\frac{1}{l} + \frac{1}{b} = \frac{1}{k},$$

$$\frac{1}{d} = x \text{ gesetzt, gibt,}$$

wenn  $x = k \dots \dots \dots$   $x = \frac{k}{1000}$  gewählt wird.

Werte für $x$	$k$	$\frac{1}{10} k$	$\frac{1}{100} k$	$\frac{1}{1000} k$
Oberfläche	$4 \cdot \frac{1}{k}$	$22 \cdot \frac{1}{k}$	$202 \cdot \frac{1}{k}$	$2002 \cdot \frac{1}{k}$

Wird die relative Dicke von  $k$  auf  $\frac{1}{1000}k$  vermindert, so steigt das Verhältnis des Volumens zur Oberfläche von  $1:4 \cdot \frac{1}{k}$  auf  $2002 \cdot \frac{1}{k}$ . Bei Organen mit relativ geringer Dicke ist die Oberfläche zum Volumen ungleich groß. Bei der gewöhnlichen Blattausbildung liegen solche Verhältnisse vor.

Im großen und ganzen wird das Verhältnis

$$x = \frac{1}{100}k$$

für die meisten Blätter zutreffend sein, für Sukkulente ist aber

$$x < \frac{1}{10}k.$$

Die pachymetrischen Messungen der Dickenvariation der Laubblätter von BACHMANN (1924) stehen mit der Transpirationsfrage nur in mittelbarem Zusammenhang. Im Kapitel der Transpirationsphysiologie werden wir näher darauf eingehen.

Die quantitative Beurteilung der Gesamtoberflächenentwicklung ist recht schwierig und Aufgabe weiterer Untersuchungen, die eine Klärung der flächenrelativen Kutikulärtranspiration zur Kenntnis des Kutikulartranspirationssystems voraussetzen. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen mögen nunmehr geschildert werden.

Geht man von der Tatsache aus, daß das Außengewebe, vornehmlich die Kutikula, der Wasserdampfdiffusion einen Widerstand entgegensetzt, wie sich aus dem einfachen Versuch mit geschälten und ungeschälten Äpfeln ergibt, so liegt der Gedanke nahe, daß mit zunehmender Dicke der Kutikula die flächenrelative Transpiration sich verkleinert. KOHL (1886) hat aber bereits nachdrücklich darauf hingewiesen, daß die Kutikula nicht allein nach der Dicke, sondern auch nach der *Struktur* zu beurteilen sei. Ist die Dicke leicht festzustellen, so sind bei der Struktur verschiedene physiologische Momente im Spiele, die man heute erst zu analysieren anfängt (RUDOLPH 1925). Trotzdem liegen mehrere umfangreiche Messungen über Dickenentwicklung der äußeren Epidermiswände und der Kutikula vor, so daß sich doch einige Übereinstimmung zwischen Außenmembrandicke und Transpirationsgröße zeigt. Aus einer umfangreichen Tabelle von ALTENKIRCH (1894) seien einige instruktive Werte herausgegriffen und in Tabelle 15 wiedergegeben. Dabei sind immer ähnliche Pflanzenarten miteinander vergleichbar, wenn es sich nicht um eine und dieselbe Pflanze auf verschiedenem Standort handelt. Die Transpirationsraten sind zu unsicher, jedenfalls ist der Dampfhunger bei der Geröllhalde größer als bei der Wiesentrift. Stomatazahl und Membrandicke alterieren. Ausnahmen, die sich auch stets in anderen Wertangaben finden, sind vorhanden.

Die Zahl der Arbeiten, die sich mit dieser Frage befassen, ist außerordentlich groß. BURGERSTEIN (1904, 1920) hat viele, auch sehr zer-

Tabelle 15.

Geröllhalde				
	Zahl der Stomata pro mm <sup>2</sup>		Äußere Epidermis- wand + Kutikula in $\mu$	
	Oberseite	Unterseite	Oberseite	Unterseite
<i>Carex humilis</i> . . . . .	—	130	8,4	9,4
<i>Rumex acetosa</i> . . . . .	84	100	7	8,5
<i>Euphorbia cyparissias</i> . . . . .	80	60	5,6	5,6
<i>Asperula cynanchica</i> . . . . .	75	35	7,7	9,7
<i>Centaurea panniculata</i> . . . . .	60	85	8,6	8,6

Wiesentrift				
	Zahl der Stomata pro mm <sup>2</sup>		Äußere Epidermis- wand + Kutikula in $\mu$	
	Oberseite	Unterseite	Oberseite	Unterseite
<i>Carex canescens</i> . . . . .	—	120	4,1	4,1
<i>Rumex acetosa</i> . . . . .	80	116	4	5
<i>Euphorbia cyparissias</i> . . . . .	85	50	5,5	4,5
<i>Galium verum</i> . . . . .	—	180	4,9	4,9
<i>Centaurea jacea</i> . . . . .	130	165	4,7	4,7

streute Angaben zusammengestellt, worauf hier verwiesen sei. Eine Tabelle von STOCKER (1923) enthält aber noch einige für diese Frage wichtige Daten, die in Tabelle 16 zusammengestellt sind. Außerdem hat kürzlich SEYBOLD (1929) seine umfangreichen Transpirationszahlen mit der Außenmembranentwicklung der verschiedenen Pflanzen verglichen mit dem Ergebnis, daß mit stärkerer Kutikula sich die relativen Transpirationsraten erniedrigen. Eindeutig sind aber diese Befunde nicht, da die Zahl und die Architektur der Stomata bei den Transpirationsraten ebenfalls ins Gewicht fällt.

Vom physikalischen Standpunkt aus verständlich ist die Erhöhung des Transpirationswiderstandes durch Wachs und Haarbeläge. Die Versuche, ob die Wachsbeläge bei Blättern nun tatsächlich so groß sind, daß sie die Transpiration vermindern, reichen in die früheste Zeit der Transpirationsversuche zurück. GARREAU (1849) gibt eine Transpirationssteigerung um 150—300 vH an, wenn die Wachsbeläge abgewischt werden (*Iris*, *Syringa*, *Sedum* u. a.). REYNOLDS (1898) fand bei Agaven, denen der Wachsbelag abgewischt wurde, ebenfalls eine Steigerung um ungefähr 30 vH. Die Versuche von SEYBOLD (1929) konnten für den Transpirationswiderstand von Wachs ebenfalls Größen dieser Ordnung feststellen. Eine Reihe anderer zerstreuter Angaben finden sich bei HABERLANDT (1877), TSCHIRCH (1880—1882), VOLKENS (1890), die im einzelnen bei BURGERSTEIN aufgezählt sind.

Um die teleologischen Deutungen, welche die Wachsbeläge bis in die neueste Zeit hinein erfahren haben, kann sich eine wissenschaftliche Analyse nicht kümmern. Versuche von WIEGAND (1910) mit Modellen

Tabelle 16 (nach STOCKER 1923).

	Transpiration der Flächeneinheit bezogen auf <i>Erica</i> = 1	Hundertfache relative Transpiration	Dicke der oberseitigen Epidermiswand in $\mu$	Anzahl d. Spaltöffnungen pro qmm im Durchschnitt der Ober- und Unterseite	Länge des Spaltes in $\mu$	Transpiration auf 1 g Trockengewicht ( <i>Erica</i> = 1)	Transpiration in vH des Gesamtwasser- gehaltes ( <i>Erica</i> = 1)	Gesamtwassergehalt in g auf 1 qdm Blattfläche	Transpiration auf 1 g Wurzelfrisch- gewicht ( <i>Erica</i> = 1)	Transpirierende Ober- fläche in qdm auf 1 g Wurzelfrischgewicht
<i>Cereus</i> sp. . . .	0,4	1,8	5,5	13	26	0,06	0,01	52,0	0,08	0,5
<i>Sempervivum</i> <i>tectorum</i> . . . .	0,6	2,6	7,5	21	22	0,5	0,1	9,2	0,3	1,2
<i>Oxalis acetosella</i> (Schatten). . . .	0,7	3,7	1,5	32	13	3,9	0,6	1,6	0,2	0,8
<i>Asperula odorata</i> (Schatten). . . .	0,7	3,1	3	39	18	3,0	0,7	1,4	1,3	5,0
<i>Calluna vulgaris</i> <i>Empetrum</i> <i>nigrum</i> . . . .	0,7	3,2	5	—	—	1,1	1,2	1,0	1,4	4,3
<i>Erica tetralix</i> <i>Sarothamnus</i> (unbelaubt). . . .	0,8	3,6	8	18	12	0,7	0,8	1,5	1,0	3,5
<i>Erica tetralix</i> <i>Sarothamnus</i> (belaubt). . . .	1,0	4,4	9	—	3	1,0	1,0	1,5	1,0	2,2
<i>Oxalis acetosella</i> <i>Ilex aquifol.</i> . . . .	1,0	5,2	10	—	20	0,5	0,4	3,1	0,4	0,7
<i>Sedum purpureum</i> <i>Sedum album</i> . . . .	1,0	4,4	1,5	32	13	4,0	0,7	1,6	0,4	0,8
<i>Andromeda</i> <i>polifolia</i> . . . .	1,2	5,6	6	82	9	0,7	0,6	3,0	0,3	0,5
<i>Viola odorata</i> <i>Aegopodium podagraria</i> . . . .	1,2	4,9	2	48	20	1,9	0,2	7,9	0,4	0,7
<i>Molinia coerulea</i> <i>Hieracium</i> <i>pilosum</i> . . . .	1,3	?	2,5	37	20	1,9	0,3	4,6	1,3	3,1
<i>Viola palustris</i> <i>Potentilla silvestris</i> . . . .	1,4	6,2	6	310	13	1,0	0,8	2,3	0,6	0,9
<i>Fragaria vesca</i> <i>Arnica montana</i> <i>Genista anglica</i> <i>Senecio vulgaris</i> . . . .	1,5	7,1	2,5	69	19	4,2	1,1	1,7	0,7	1,3
<i>Eriophorum</i> <i>vaginatum</i> . . . .	1,7	8,0	2	70	15	6,0	1,1	2,4	0,5	0,8
<i>Campanula rotundifolia</i> <i>Hieracium umbellatum</i> . . . .	1,7	8,0	3,5	147	10	3,3	0,8	3,3	0,3	0,4
<i>Potentilla palustris</i> <i>Epilobium angustifolium</i> (Schatten). . . .	1,9	8,3	2,3	198	12	2,5	1,0	2,7	0,6	0,7
<i>Anemone nemorosa</i> <i>Sarothamnus</i> (belaubt). . . .	2,2	10,7	1	57	22	6,8	1,4	2,3	0,7	0,8
<i>Veronica agrestis</i> <i>Veronica agrestis</i> . . . .	2,4	12,4	4,5	173	12	7,9	1,7	2,0	0,8	0,8
<i>Veronica agrestis</i> <i>Veronica agrestis</i> . . . .	2,4	13,0	5	240	10	4,0	1,4	2,1	0,7	0,6
<i>Veronica agrestis</i> <i>Veronica agrestis</i> . . . .	2,8	13,0	1,3	6,2	21	7,2	1,0	4,4	0,3	0,3
<i>Veronica agrestis</i> <i>Veronica agrestis</i> . . . .	3,2	18,5	6	173	13	6,9	1,1	5,9	0,4	0,2
<i>Veronica agrestis</i> <i>Veronica agrestis</i> . . . .	3,3	14,4	4	78	21	6,3	2,0	2,7	2,9	2,0
<i>Veronica agrestis</i> <i>Veronica agrestis</i> . . . .	3,4	15,2	10	200	15	2,2	0,9	6,1	0,4	0,2
<i>Veronica agrestis</i> <i>Veronica agrestis</i> . . . .	3,4	19,7	5	120	19	9,1	1,7	2,4	1,2	0,7
<i>Veronica agrestis</i> <i>Veronica agrestis</i> . . . .	3,6	20,9	3	103	19	11,2	0,8	6,1	0,3	0,1
<i>Veronica agrestis</i> <i>Veronica agrestis</i> . . . .	3,6	16,8	1,7	165	17	7,0	2,5	1,7	1,2	1,1
<i>Veronica agrestis</i> <i>Veronica agrestis</i> . . . .	3,7	18,9	1	205	9	9,6	2,1	3,0	1,4	0,7
<i>Veronica agrestis</i> <i>Veronica agrestis</i> . . . .	3,7	16,4	2	26	38	12,0	1,5	3,4	0,6	0,3
<i>Veronica agrestis</i> <i>Veronica agrestis</i> . . . .	4,2	24,4	3	186	20	2,7	1,2	4,1	0,6	0,3
<i>Veronica agrestis</i> <i>Veronica agrestis</i> . . . .	4,3	20,3	1,5	48	28	13,0	1,0	6,5	0,3	0,2
<i>Veronica agrestis</i> <i>Veronica agrestis</i> . . . .	4,5	19,8	2	26	38	14,5	2,0	3,4	0,8	0,3
<i>Veronica agrestis</i> <i>Veronica agrestis</i> . . . .	4,6	20,1	1,3	65	18	10,6	4,5	1,6	3,7	1,8

erscheinen aber recht bedeutsam, wengleich sie noch nicht ausreichend sind. Die Tabelle 17 gibt einige charakteristische Werte wieder.

Tabelle 17.

7 cm <sup>2</sup> -Fläche	ruhige Luft			Wind				
	Wasserverlust g pro Stunde	relativer Wasserverlust	Verminderung in g	Wasserverlust g pro Stunde	relativer Wasserverlust	Verminderung in g	$\frac{\text{Ruhe}}{\text{Wind}}$	relativer Wasserverlust
Unbedecktes Filtrierpapier	0,3444	1,000	—	3,58	1,000	—	—	—
Haarbelag auf Filtrierpapier	0,3399	0,987	0,013	3,38	0,944	0,056	4,30	2,9
Wachsbelag auf Filtrierpapier	0,1580	0,459	0,541	0,73	0,204	0,796	1,47	1

Ist die Steigerung der Verdunstung im Winde gegenüber der Ruhe bei dem unbedeckten Filtrierpapier das 10,4fache, so ist sie bei dem Wachsbelag nur das 4,6fache. Die im 1. Kapitel dargestellten physikalischen Zustandsbedingungen machen dieses Verhalten verständlich.

Ist die Evaporationserniedrigung bei dem künstlichen Haarbelag nicht sehr stark, so liegt das daran, daß er nicht genügend dicht gewählt wurde. Ehe wir nunmehr der Frage der *Haarbildungen* als Transpirationswiderstand nähertreten, muß ein wichtiger Umstand vorausgeschickt werden. Sind die Haare *lebend*, also wasserhaltig, so transpirieren sie selbst und können für die Blattfläche eine große Oberflächenvergrößerung bedeuten. Als Transpirationswiderstand kommen lebende Haare nicht in Frage. Wohl aber, wenn die Haare leblos sind, wobei sie meist nur Luft führen (FLEISCHER 1885). Die mannigfache, anatomische, histologische Differenzierung, welche die Haare erfahren, muß hier übergangen werden, worüber aber jedes Lehr- und Handbuch den nötigen Aufschluß gibt. Mit Berücksichtigung physiologischer Leistungen hat HABERLANDT (1918) die anatomische Gestaltung dieser epidermoidalen Bildungen dargetan.

Um die Frage experimentell zu prüfen, ob Haarbeläge als Transpirationswiderstand in Betracht kommen, wurde prinzipiell ebenso verfahren wie bei dem Abwischen der Wachsbeläge. Die Haare wurden mit einem Messer entfernt, ohne die darunter liegenden Gewebe zu verletzen. Außer dieser experimentellen Analyse suchten verschiedene Forscher durch Vergleich verschiedener Pflanzen verschiedener Standorte bezüglich ihrer Haarbedeckungen sichere Schlüsse für die Transpirationssysteme zu ziehen.

Die Haarbeläge bilden natürlich nicht nur für die Kutikulartranspiration eine Diffusionswiderstandserhöhung, sondern auch für die stomatare, zumal wenn Haare (es handelt sich hier nur um nicht transpirierende) in die Bauart der Stomata mit einbezogen werden, was häufig vorkommt, und wofür *Nerium oleander* ein bekanntes Beispiel liefert.

Vorweggenommen sei noch, daß die verkappte teleologische Frage, was als Transpirationsschutz nützlicher ist, *Wachs* oder *Haare*, wie WIEGAND (1910) sie aufwirft und dahin beantwortet, daß Wachs in ruhiger Luft, Haare aber im Winde besser schützen, keinen wissenschaftlichen Wert hat, da eine prinzipielle Beantwortung doch gänzlich unmöglich ist. Auf teleologische Schutzhypothesen einzugehen, ist völlig überflüssig.

Die Modellversuche von WIEGAND (1910), die oben bereits erwähnt sind (siehe S. 119), bekräftigen die vom physikalischen Standpunkte aus zu fordernde transpirationshemmende Wirkung der Haare.

SAYRE (1919) prüfte an *Verbascum thapsus* die Frage der Transpirationserniedrigung, was übrigens UNGER (1862) früher schon getan hat. UNGER vergleicht oberflächengleiche Stücke von *V. thapsus* und der nichtbehaarten *Polygonum lapathifolium*, mit dem Ergebnis eines Transpirationsverhältnisses 1 : 3. SAYRE analysierte die *Verbascum*-Transpiration weiter und kommt zu folgendem Ergebnis: Bei Insolation kann zwischen der normal behaarten Pflanze und den Pflanzen, deren Blätter der Haare beraubt sind, kein Unterschied in der Transpiration festgestellt werden; im Winde scheinen die Haare aber doch transpirationshemmend zu wirken. Im Dunkeln wird aber mit der Entfernung der Haare ein beträchtlicher Transpirationszuwachs konstatiert. Leider fehlen Versuche im Dunkeln mit bewegter Luft. Den Versuchen ist bei der ganzen Berechnungsweise und den Versuchsbedingungen kein quantitativer Wert zuzuerkennen, zumal bei einer exakten Entscheidung die Blattertemperaturen von der größten Wichtigkeit sind.

SEYBOLD (1929) konnte die behaarten Blätter von *Cyneraria maritima* als etwas wärmer als die unbehaarten messen; künftigen Untersuchungen bleibt es aber auf Grund des Energieaustausches vorbehalten, zu prüfen, ob den Blättern mit gehemmter Transpiration in allen Fällen die höhere Temperatur eigen ist.

Viele ältere, sehr zerstreute Literaturangaben, die mehr qualitativ als quantitativ die transpirationshemmende Wirkung der Haare feststellten, sind bei BURGERSTEIN (1904, 1920) zusammengestellt.

Nach physikalischen Vorstellungen muß eine Anreicherung des Wasserdampfes über dem verdunstenden System die Verdunstung verzögern, weil das Dampfdruckpotential System/Außenluft geringer wird. Die Haarbildungen müssen zum Teil schon unter diesem Gesichtspunkt betrachtet werden, noch mehr aber die Profilausbildung der transpirierenden Flächen. Von der Architektur der Stomata sei zunächst noch abgesehen. Als bekanntes Beispiel einer Profilfigur, die als „Transpirationsschutz“ überall Erwähnung findet, ist das Rollblatt, vor allem das der Gramineen. In Abb. 28 ist von *Festuca glauca* ein offenes Blatt mit hygromorphem Gepräge und in Abb. 29 ein Rollblatt mit xeromorpher Ausbildung wiedergegeben. VISCHER (1914), GOEBEL (1916) und seine Schule haben sich mit Rollblatt vielfach beschäftigt, GOEBEL findet, daß bei der



Einrollung des Blattes von *Leersia orizoides* die Transpiration um die Hälfte vermindert wird. Daß durch die Einrollung die Transpiration vermindert werden muß, weil die Bildung einer Dampfhaube begünstigt

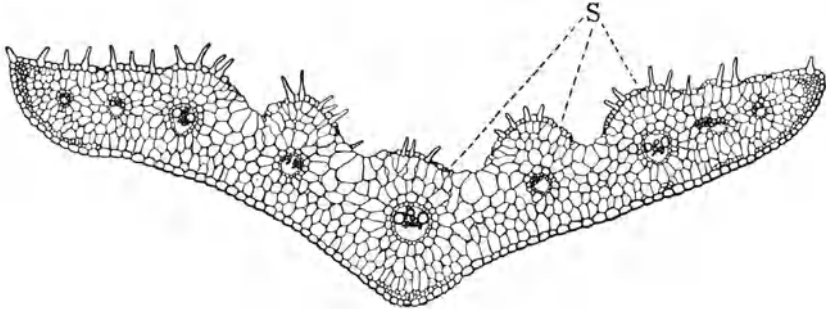


Abb. 28. Blattquerschnitt von *Festuca glauca*. Hygromorphe Differenzierung, Blattlamina flach, Sklerenchymausbildung schwach. S Spaltöffnungen. Nach VISCHER 1915.

wird, ist nicht von der Hand zu weisen, doch solange größeres zuverlässiges Zahlenmaterial fehlt, sind ökologisch zuverlässige Schlüsse nicht zu ziehen.

Arbeiten früherer Jahre, die sich hauptsächlich auf die gründlichen Untersuchungen von PFITZER (1869), DUVAL-JOUVE (1875) und TSCHIRCH (1882) stützen, finden sich bei BURGERSTEIN zusammengestellt.

Unter demselben Gesichtspunkt der Dampfhaubenbildung und -erhaltung lassen sich hinsichtlich der Transpirationsbilanz die sogenannten Polsterpflanzen betrachten. In jüngster Zeit hat HEILBRONN (1925) sich mit dem Begriff der Polsterpflanzen eingehend auseinandergesetzt, HAURI (1912, 1916) und HAURI und SCHRÖTER (1914) geben vor allem eine systematische Übersicht derselben. Indem nun viele Pflanzen einer und derselben Art, oder aber verschiedener Arten zu einem Polster zusammentreten, muß die Transpiration der Einzelpflanze herabgesetzt werden. Im Kapitel der Ökologie werden wir darauf zurückkommen.

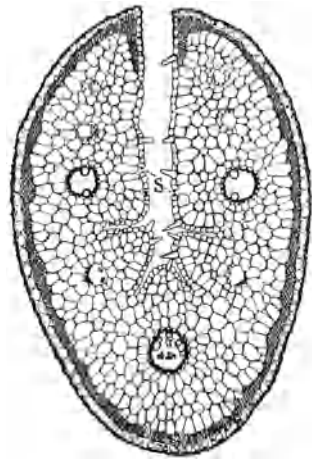


Abb. 29. Blattquerschnitt von *Festuca glauca*. Xeromorphe Differenzierung, Blattlamina gefaltet, Sklerenchymausbildung stark. S Spaltöffnungen. Nach VISCHER 1915.

Außer der Profilfrage ist noch die Raumorientierung des Transpirationssystems zu beachten. Bisher ist dieses Problem nur spekulativ betrachtet worden. Die exakten Grundlagen sind eben erst in Angriff genommen. Scheint es bei der australischen Flora einigermaßen einleuchtend, daß eine vertikale Lage der Blattlamina

für transpirationsökologische Betrachtungen herangezogen werden kann, so ist es schwer verständlich, wie z. B. *Iris*blätter sich gegen zu hohe Transpiration durch Vertikalstellung „schützen“ müssen. ERMANN (1926) hat sie sogar als Kompaßpflanzen beschrieben. RENNER (1911) und SEYBOLD (1927) konnten zeigen, daß bei Vertikalorientierung einer verdunstenden freien Wasserfläche die Verdunstung gesteigert wird gegenüber der normalen Horizontallage. Ob und inwieweit die stärkere bzw. schwächere Lichteinstrahlung den verdunstungsfördernden Effekt durch Vertikalorientierung zu kompensieren vermag, muß abgewartet werden. Die Kompaßpflanzen können wohl kaum allein vom Standpunkte der Transpirationsverhältnisse aus beurteilt werden, zumal SEYBOLD (1925) die Symmetrieverhältnisse der Pflanzen in weitgehendem Maße für die Blattdrehungen verantwortlich gemacht hat. Seit STAHL (1881) sind bis in die jüngste Zeit (STOCKER 1926) die Kompaßpflanzen vielfach untersucht worden, meist unter wenig geklärten ökologischen Gesichtspunkten. Die von MARLOTH (1908, 1909) beschriebene Kapflora zeichnet sich durch deutliche Vertikalstellung der Spreiten aus, DIELS (1897) hat dies von Australien beschrieben. Im Kapitel der Ökologie wird darauf noch weiter einzugehen sein. Die Einstrahlungsfrage ist dabei stark zu berücksichtigen und solange exakte Untersuchungen ausstehen, ist das ganze Problem nur spekulativ zu behandeln. ALEXANDROV (1927) teilt einige Daten mit, daß die vertikal umgebogenen Blätter von *Atriplex laciniatum* weniger transpirieren als die horizontal orientierten Blätter anderer Arten. Da leider nur zwei Wertangaben vorliegen von einer normalorientierten und einer um 45° geneigten Pflanze, die stärkerer Insolation ausgesetzt ist, müssen weitere Untersuchungen abgewartet werden, welche die Größenordnung der Transpirationsveränderung durch Blattorientierung festlegen können.

Die umfassende Untersuchung des „Tagesschlafes“ bei Pflanzen, wobei sich die Laubblätter in eine vollkommene vertikale Lage einstellen (paraheliotropische Blattlage), von NUERNBERGK (1925), enthält Transpirationsbestimmungen von Pflanzen mit paraheliotropischer Blattstellung. Dabei ergab sich, daß die Transpiration um 20—43 vH herabgesetzt wird gegenüber Pflanzen, welche diese „Schlafstellung“ nicht einnehmen konnten; das läßt sich durch die herrschenden energetischen Zustände leicht erklären. Bei den vertikal gestellten Blättern ist die Lichteinstrahlung bedeutend herabgesetzt, die Temperatur kann dadurch indirekt erniedrigt werden, wodurch die Dampfspannung in den Blattgeweben herabgesetzt wird.

Was bisher von den pflanzlichen Systemen erwähnt worden ist, läßt sich vom Standpunkte der Verdunstung von Flächen mittlerer Blattgröße aus beurteilen, die Porensysteme der Blätter, durch die hauptsächlich der Wasserdampfaustausch erfolgt, sollen nunmehr vom Standpunkte der physikalischen Komponente der pflanzlichen Transpiration

dargestellt werden. Die Physiologie der Stomata wird in einem speziellen Kapitel behandelt.

b) **Die Systeme der Stomatärtranspiration.** HEDWIG (1793) scheint der erste zu sein, der die von F. VON GLEICHEN<sup>1</sup> um 1770 entdeckten Spaltöffnungen an Blättern mit der Wasserverdunstung in Zusammenhang brachte. KNIGHT (1803) lieferte dafür den ersten Beweis, indem er angab, daß das Weinblatt nur an der spaltöffnungsführenden Unterseite „Wassertröpfchen“ abgäbe. Die Untersuchungen folgender Jahrzehnte konnten wenig zuverlässige Daten zeitigen, da meist nur qualitative, gelegentliche Beobachtungen gemacht wurden. Die anatomischen Untersuchungen der Stomata aus dieser Zeit sind aber wertvolle Ergebnisse, die bereits vielseitig zusammengefaßt worden sind.

Haben wir eben erwähnt, daß nach KNIGHT das Weinblatt nur auf der Blattunterseite Spaltöffnungen führt, nicht aber auf der Oberseite, so schien eine statistische Feststellung der Blattpen hinsichtlich der Stomataverteilung erwünscht, was auch verschiedentlich ausgeführt wurde. Den hypostomatischen Blättern, die nur unterseitig Stomata tragen, stehen die epistomatischen gegenüber. Die amphistomatischen, also beiderseits spaltöffnungsführenden Blätter lassen sich in iso-amphistomatische (oben- und unterseitig die gleiche Zahl von Stomata), in hypo-amphistomatische (unterseits mehr Stomata) und epi-amphistomatische (oberseits mehr Stomata) einteilen.

Die Berechnungen von BURGERSTEIN (1920) und LEICK (1927) (Tabelle 18), die sich auf ein umfangreiches Material stützen, ergeben eindeutig, daß weitaus die Mehrzahl der untersuchten Pflanzen, wenn nicht alle, so doch wenigstens mehr Stomata auf den Blattunterseiten tragen als auf der Oberseite. Die teleologischen Spitzfindigkeiten, die auf diesem Tatsachenbefund üppig gediehen, können ganz übergangen werden.

Tabelle 18.

	Zahl der Art	epistomat.	hypostomat.	amphistomatisch		
BURGERSTEIN	3340	1,4 vH	72 vH	26,4 vH		
				iso-	hypo-	epi-
				11,7	65,5	22,8
LEICK . . .	868	53 vH		47 vH		
				iso-	hypo-	epi-
				25,8	62	12,2

<sup>1</sup> VON GLEICHEN, FRIEDRICH WILHELM Freiherr: Das Neueste aus dem Reiche der Pflanzen oder mikroskopische Untersuchungen und Beobachtungen der geheimen Zeugungsteile der Pflanzen usw. Nürnberg 1764. Auserlesene mikroskopische Entdeckungen bei den Pflanzen, Blumen und Blüten, Insekten und anderen Merkwürdigkeiten. Nürnberg 1777—1781.

Zunächst ist keine Notwendigkeit zu erkennen, daß die Spaltöffnungen zweckmäßig auf der Unterseite sich befinden müßten und die epistomatischen sich von Schwimmblättern ableiten lassen, bei welchen sozusagen notgedrungen die Stomata sich auf der Oberseite befinden müssen. Da die Stomata nicht nur im Dienste des Wasserdampfaustausches stehen, sondern für den  $CO_2$ - $O_2$ -Gasaustausch ebenfalls von der größten Bedeutung sind, kann das Transpirationsproblem für die Erklärung der Verteilungsfrage nicht allein ausreichend sein. DIETRICH (1925) geht

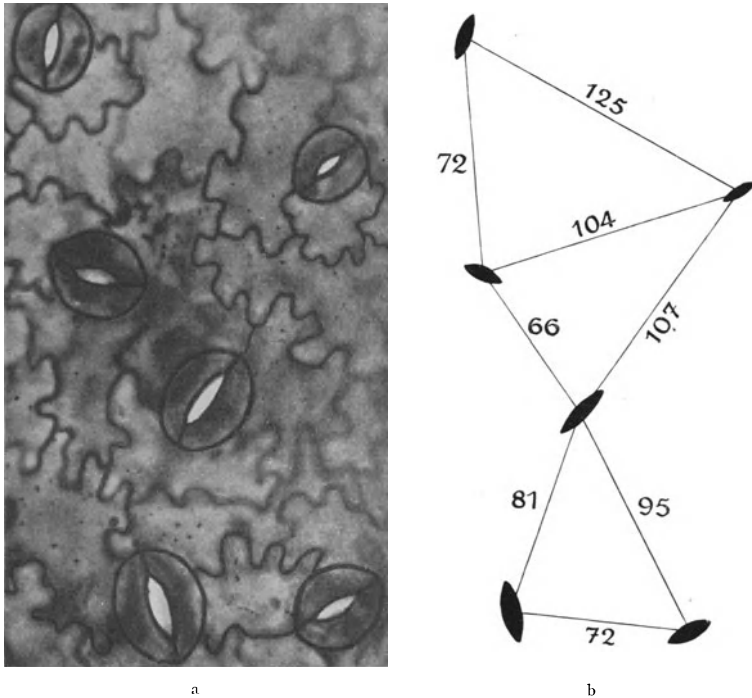


Abb. 30. Aufsicht auf die untere Epidermis von *Solanum tuberosum* bei 330facher Vergrößerung. Links Lichtbild, rechts schematische Darstellung. Auf dem Lichtbilde erscheinen die Stomataporen weiß, in der Zeichnung sind sie schwarz angegeben. Die Zahlen der Verbindungsstrecken sind  $\mu$  der Entfernungen. Nach LOFTFIELD 1921.

nun so weit, eine Funktionsdifferenzierung zwischen den Stomata der Ober- und Unterseite anzunehmen: die oberen Spalten sollen mehr im Dienste der Transpiration stehen, die der Unterseite dagegen mehr für den  $CO_2$ -Austausch in Betracht kommen. Das mag in einzelnen Fällen (*Asarum*) zutreffen, kommt aber sicherlich allgemein nicht in Frage, da sich bei Blättern in größerem Abstand vom Boden kaum noch Differenzen in der  $CO_2$ -Konzentration finden dürften. Vorderhand fehlen einwandfreie Daten über den relativen Wasseraustausch der einzelnen Blattparten hinsichtlich der Stomataverteilung.

Für das Transpirationsproblem weitaus wichtiger ist die Gestalt, die Größe und die Zahl der Stomata pro Flächeneinheit, wenn die Transpirationsraten verschiedener Blätter miteinander verglichen werden. Hat die systematisch-anatomische Forschung die Mannigfaltigkeit der Stomataarchitektur beschreibend nahezu erschöpfend untersucht, so fehlen heute noch umfassende transpirationstheoretisch brauchbare Angaben über Zahl und Größe der Stomata mit zuverlässigen Transpirationsraten. Für die physikalische Komponente der Transpirationsanalyse ist die Förderung dieser Fragen nicht minder wichtig wie für die physiologische. Nur wenige Daten sind vorhanden.

Die Abb. 30a gibt eine photographische Aufnahme der Epidermis von *Solanum tuberosum* (Blattunterseite) bei 330facher Vergrößerung wieder. Die hellerscheinenden Stellen sind die Öffnungen, die Spalten der Spaltöffnungszellen wollen wir nachher kurz beschreiben. Die Stomataaperaturen sind in Abb. 30b als elliptische Spalten schwarz herausgezeichnet mit dem jeweiligen gegenseitigen Abstand voneinander, angegeben in  $\mu$ . Messend ergab sich, daß der mittlere Porendurchmesser  $11,5 \mu$  ist, wenn

$$2r = \frac{\text{Länge} + \text{Breite des Spaltes}}{2}$$

ist. Die Poren sind in diesem Falle das etwa Achtfache ihres Durchmessers voneinander entfernt. Die Tabelle 19, die SIERP und SEYBOLD (1927) nach Messungen von RENNER (1910) zusammengestellt haben, gibt mehrere Werte der Abstände der Stomata wieder.

Tabelle 19.

	Blattseite	Zahl der Stomata pro mm <sup>2</sup>	Porendurchmesser in $\mu$	Abstand der Poren in $\mu$	Abstand <i>n</i> -fache des Porendurchmessers
<i>Nuphar luteum</i> . . . . .	O	410	5,3	45	8
<i>Hydrangea hort.</i> . . . . .	U	165	5,4	73	13
<i>Aconitum lycoctonum</i> . . . . .	U	82	9	100	11
<i>Archangelica officinalis</i> . . . . .	U	450	6,3	42	6
<i>Gentiana lutea</i> . . . . .	O	62	6,3	122	20
	U	123	6,3	36	6
<i>Rhododendron hyb.</i> . . . . .	U	206	2,25	70	30
<i>Callisia repens</i> . . . . .	U	16	15,7	280	16
<i>Tradescantia viridis</i> . . . . .	U	22	13,4	280	20

Oberseite O, Unterseite U.

Die Tabelle 20 von ECKERSON (1908) enthält weitere Daten. Den niedrigsten Wert des *n*-fachen Abstandes finden wir bei *Helianthus annuus* (Blattunterseite 4,5). Mit wenig Ausnahmen scheint demnach die physikalische Forderung erfüllt, daß die Poren sich nicht in der Verdunstung gegenseitig beeinflussen, wenn sie den zehnfachen Abstand haben (nach BROWN und ESCOMBE 1900); nach SIERP und SEYBOLD (1927) genügt der sechsfache des Durchmessers.

Tabelle 20.

	Mittlere Zahl der Stomata pro mm <sup>2</sup>		Poren-durchmesser $2r = \frac{l+b}{2} \mu$		Abst. der Poren in $\mu$	n-fach des Durchmessers	Unterseite	
	Ober-seite	Unter-seite	Obers.	Unters.			Abst. der Poren in $\mu$	n-fach des Durchmessers
<i>Abutilon</i> . . . . .	0	333	0	4,5	0	0	54	12
<i>Avena sativa</i> . . . . .	25	23	19	23	226	12	221	9,6
<i>Begonia coccinea</i> . . . . .	0	40	0	14,5	0	0	152	10,5
<i>Cestrum elegans</i> . . . . .	0	146	0	10,5	0	0	79	7,5
<i>Chrysanthemum frutescens</i>	15	34	22	22	304	14	173	7,8
<i>Cineraria cruenta</i> . . . . .	0	55	0	16,6	0	0	126	8
<i>Coleus Blumei</i> . . . . .	0	141	0	7,5	0	0	83	11
<i>Cucurbita Pepo</i> . . . . .	28	269	3,5	4,5	196	56	58	13
<i>Cyclamen latifolium</i> . . . . .	0	68	0	14	0	0	111	8
<i>Euphorbia pulcherrima</i> . . . . .	0	233	0	9	0	0	61	6,8
<i>Fagopyrum esculentum</i> . . . . .	45	152	7,5	9	158	20	81	9
<i>Ficus elastica</i> . . . . .	0	117	0	7,5	0	0	91,7	12
<i>F. repens</i> . . . . .	0	282	0	4	0	0	58	14,5
<i>Fuchsia speciosa</i> . . . . .	0	121	0	13	0	0	85	6,6
<i>Hedera Helix</i> . . . . .	0	158	0	7,5	0	0	75	10
<i>Helianthus annuus</i> . . . . .	85	156	13	15	110	8	67	4,5
<i>Heliotropium peruvianum</i>	0	149	0	7	0	0	70	10
<i>Impatiens Sullani</i> . . . . .	0	208	0	7,5	0	0	63	8,4
<i>Lycopersicum esculentum</i> . . . . .	12	130	7,5	9,5	326	43	81	9
<i>Oxalis Bowiei</i> . . . . .	0	77	0	7,5	0	0	118	15,5
<i>Pelargonium domesticum</i> . . . . .	19	59	15,5	16,5	235	15	124	7,5
<i>P. pellatum</i> . . . . .	11	28	13	14,5	300	23	185	12,7
<i>P. zonale</i> . . . . .	22	118	12,5	15,5	239	20	83	5,3
<i>Phaseolus vulgaris</i> . . . . .	40	281	5,5	5	160	50	57	11,2
<i>Primula obconica</i> . . . . .	0	47	0	11,5	0	0	112	10
<i>P. sinensis</i> . . . . .	0	31	0	19,5	0	0	180	9
<i>Ricinus communis</i> . . . . .	64	176	6	7	136	22,5	75	10
<i>Salvia involucrata</i> . . . . .	0	263	0	6	0	0	56	9,3
<i>Senecio mikanooides</i> . . . . .	0	114	0	8,5	0	0	91,5	10,7
<i>S. Petasitis</i> . . . . .	0	106	0	16,5	0	0	83	5
<i>Tradescantia zebrina</i> . . . . .	0	14	0	21,5	0	0	305	14
<i>Triticum sativa</i> . . . . .	33	14	23,5	22,5	176	7,0	303	13,5
<i>Tropaeolum majus</i> . . . . .	0	130	0	9	0	0	82	9
<i>Tulipa hyb.</i> . . . . .	40	47	12,5	21	154	12	142	6,3
<i>Vicia Faba</i> . . . . .	48	52	13,5	14	151	11	150	10,7
<i>V. Faba equina</i> . . . . .	34	48	13	13,5	184	13,5	151	11
<i>Zea Mais</i> . . . . .	52	68	11,5	12	131	11	113	9,4

Die Tabellen 20 und 21 geben außerdem ein ausgezeichnetes Bild von der Variabilität der Stomata (siehe auch Tabellen 15 und 16) pro Flächeneinheit. Ausführliche Listen über Stomatazahlen und Aperturgrößen haben WEISS (1890) und MORREN (1863) veröffentlicht. Aus der übersichtlichen umfassenden Darstellung ließen sich keine direkten Beziehungen zur Außenwelt erkennen, d. h. zu den Transpirationsbedingungen. Es finden sich Hygrophyten, Pflanzen feuchter Standorte mit viel und wenig, großen und kleinen Stomata, wie sich Xerophyten finden mit wenig und viel, kleinen und großen Stomata. Darauf werden wir später zurückkommen.

Die alte Frage, ob zwischen der Stomatazahl und Größe bzw. der Gesamtporenfläche und den Transpirationsraten eine Proportionalität

Tabelle 21.

	Maximal- transp. <sup>1</sup>	Gesamt- fläche · $\pi^2$	$\mu^2$	$l \times b$	vH der Gesamt- fläche
<i>Vicia Faba</i> . . . . .	98,4	2080	52	20 × 8	0,7
<i>Chrysanthemum fr.</i> . . . . .	93,0	3094	34	33 × 11	0,9
<i>Helianthus ann.</i> . . . . .	80,9	6884	156	22 × 8	2,1
<i>Pelargonium dom.</i> . . . . .	78,7	3186	59	24 × 9	1
<i>Tropaeolum majus.</i> . . . . .	73,5	2340	130	12 × 6	0,7
<i>Euphorbia pulch.</i> . . . . .	69,0	4427	233	11 × 7	1,3
<i>Heliotropium peruv.</i> . . . . .	64,4	1668	149	9 × 5	0,5
<i>Senecio mikan.</i> . . . . .	54,4	1995	114	10 × 7	0,6
<i>Fuchsia spec.</i> . . . . .	54,3	3393	121	19 × 7	1
<i>Pelargonium zonale</i> . . . . .	54,1	6726	118	19 × 12	2
<i>Abutilon striatum</i> . . . . .	47,9	1498	333	6 × 3	0,4
<i>Salvia involuc.</i> . . . . .	47,4	1762	263	9 × 3	0,5
<i>Ficus elastica</i> . . . . .	43,3	3334	117	19 × 6	1
<i>Pelargonium pelt.</i> . . . . .	38,7	1078	118	22 × 7	0,3
<i>Senecio Petasitis.</i> . . . . .	36,4	6095	106	23 × 10	1,9
<i>Lycopersicum escul.</i> . . . . .	35,6	2538	130	13 × 6	0,8
<i>Hedera Helix</i> . . . . .	35,6	1738	158	11 × 4	0,5
<i>Tradescantia</i> . . . . .	32,7	882	14	31 × 12	0,3
<i>Cucurbita Pepo</i> . . . . .	32,3	1210	269	6 × 3	0,4
<i>Ricinus com.</i> . . . . .	32,0	1760	176	10 × 4	0,5
<i>Cineraria stellata</i> . . . . .	29,7	2750	55	25 × 8	0,9
<i>Zea Mais</i> . . . . .	29,4	1870	68	19 × 5	0,6
<i>Coleus Blumei</i> . . . . .	27,5	1734	141	10 × 5	0,5
<i>Begonia arg. gutt.</i> . . . . .	21,9	1680	40	21 × 8	0,5
<i>Cestrum elegans.</i> . . . . .	16,3	3577	146	14 × 7	1,1
<i>Phaseolus vulg.</i> . . . . .	15,0	1489	281	7 × 3	0,4

besteht, konnte in keinem Falle positiv beantwortet werden. Hat EDER (1875) eine Proportionalität zwischen Transpirationsgröße und Stomatazahl angegeben, so ist diese schon von GAURREAU (1849), UNGER (1862) u. a. als nicht bestehend nachgewiesen worden. In der Tabelle 21 sind Werte von CLAPP (1908) sinngemäß zusammengestellt. Die Maximaltranspiration ist mit der Zahl, der Gesamtfläche der Poren, deren Länge und Breite zu vergleichen. Außerdem ist in Prozenten die Gesamtfläche der Poren bezüglich der Blattfläche angegeben.

WEISS (1890) hat eine ausführliche Liste der Zahl und der der Aperturgröße der Stomata (auch Gesamtflächeninhalt dieser) von über 150 Arten angegeben. Den Maximalfall der Stomatazahl stellt *Eleagnus japonicus* mit 950 Spaltöffnungen pro Quadratmillimeter dar, die größte prozentuale Arealfläche der Poren insgesamt hat *Cassinia Maurosonia* mit 3,6 vH.

MUENSCHER (1915) u. a. konnten ebenfalls keine Proportionalität feststellen. Da wir vorderhand schlecht darüber unterrichtet sind wie groß der Anteil der Kutikulartranspiration an der Gesamttranspiration ist, kann auch kein zuverlässiger Betrag mit in Rechnung gesetzt

<sup>1</sup> Tabelle von CLAPP.

<sup>2</sup> Tabelle von ECKERSON. Nur Unterseite der Blätter.

werden. Die Werte, die RENNER (1910) für die Kutikulartranspiration angibt, sind bislang empirisch nicht verifiziert. Künftige Untersuchungen müssen in 24- und mehrstündigen Versuchen bei konstanten Bedingungen

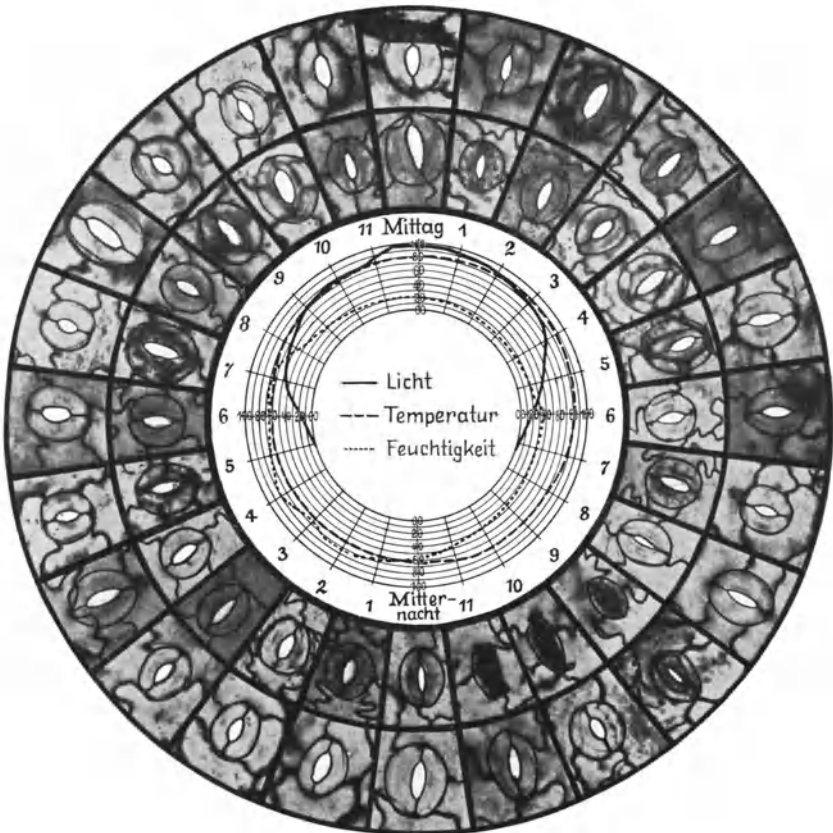


Abb. 31. Die Spaltöffnungsaperturen der Blattoberseite (äußerer Kreis) und der Blattunterseite (innerer Kreis) von *Solanum tuberosum* bei 190facher Vergrößerung. Die Lichtbilder sind während 24 Stunden aufgenommen worden. Vgl. Abb. 32. Nach LOFTFIELD 1921.

die Transpirationsraten feststellen. Ist bei völligem Schluß der Stomata die Transpiration  $T_0$ , so ist die Gesamttranspiration  $T$ , wenn  $T_1$  die stomatare darstellt

$$T = T_1 + T_0.$$

$T_0$  ist als Approximativwert gleich der Kutikulartranspiration zu setzen. Ohne auf die ganze Frage der Stomatavariation einzugehen, muß hier unter Verweis auf Abb. 31 hervorgehoben werden, daß die Stomataapertur keine konstante ist, sondern Funktion verschiedener Innen- und Außenfaktoren (siehe Kapitel Physiologie des Stomata). Die Spaltöffnungsvariation innerhalb 24 Stunden mit stündlicher Auf-



nahme ist von *Solanum tuberosum* nach LOFTFIELD (1921) in Abb. 31 wiedergegeben. In Abb. 32 ist die Aperturweite graphisch dargestellt, die Durchmesser sind nach

$$2r = \frac{\text{Länge} + \text{Breite des Spaltes}}{2}$$

ermittelt worden. Ist der Spaltenschluß vollständig,  $T_1 = 0$  und die Kutikulartranspiration  $T_o$ , so muß die Transpiration  $T$

$$T = T_o$$

sein. Der andere Extremfall wäre der, wo  $T$  einen annähernd konstanten Wert hätte. Die Kutikulartranspiration wäre in diesem Falle so stark, daß der Zustand der Stomataapertur keinen wesentlichen Einfluß auf die Gesamttranspiration hätte. Auf jeden Fall liegen bei Pflanzen mit

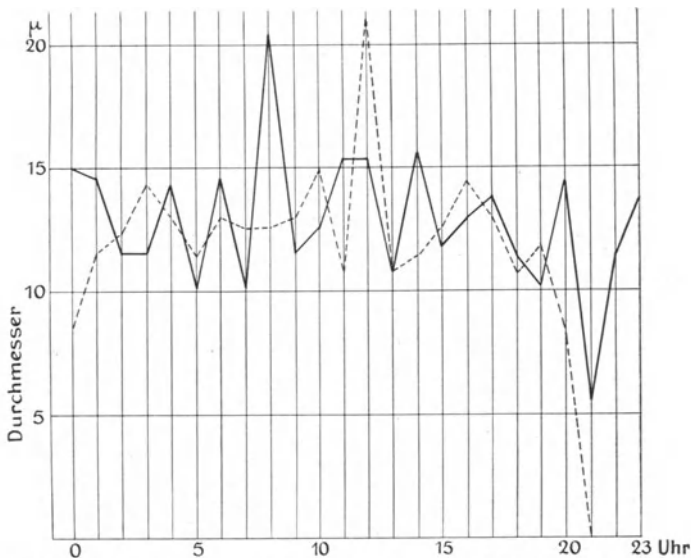


Abb. 32. Graphische Darstellung der mittleren Porendurchmesser der in Abb. 31 abgebildeten Stomata. —, Oberseite — — —, Unterseite.

geringer Kutikulartranspiration die Extremwerte der Gesamttranspiration  $T$  weiter auseinander, als wenn die Kutikulartranspiration stark ist, was SEYBOLD (1929) wahrscheinlich gemacht hat. Das Maximum-Minimum-Gesetz der Transpirationswerte hat für die Beurteilung pflanzlicher Systeme größte Bedeutung (siehe Kapitel: Ökologie der Transpiration). In welchem Maße die Größe der Stomataapertur nun tatsächlich die Transpiration beeinflusst, werden wir im physiologischen Kapitel eingehend diskutieren müssen, da die diesbezüglichen Ergebnisse sehr auseinandergehen. Unsere hier vom physikalischen Standpunkte aus ganz richtige Einstellung, daß eine Verkleinerung der Apertur eine Diffusionswiderstandserhöhung bedeutet, behält auf alle Fälle ihre Gül-

tigkeit und ist für die Prüfung der extremen Auffassung, daß die Stomatoregulation für die Transpiration bedeutungslos sei, von grundlegender Wichtigkeit (LLOYD, BRIGGS und SHANTZ, GATES, LIVINGSTON).

Bisher betrachteten wir die Stomata nur als zweidimensionale Gebilde; da die Diffusion des Wasserdampfes durch Poren aber in weitgehendstem Maße von der Porushöhe abhängig ist (siehe S. 55 ff.), muß die Höhenausdehnung der Poren, oder besser ihre ganze Architektonik Beachtung finden. Rechnerisch die Dimensionen der Stomata in die Diffusionsgleichungen aufzunehmen, dürfte noch verfrüht sein, da die grundlegenden Experimente noch zu wenig zahlreich sind. RENNER (1910) hat aber bereits solche Berechnungen unternommen, gestützt auf Modellversuche größerer Dimensionen. Die nötige Zuverlässigkeit im

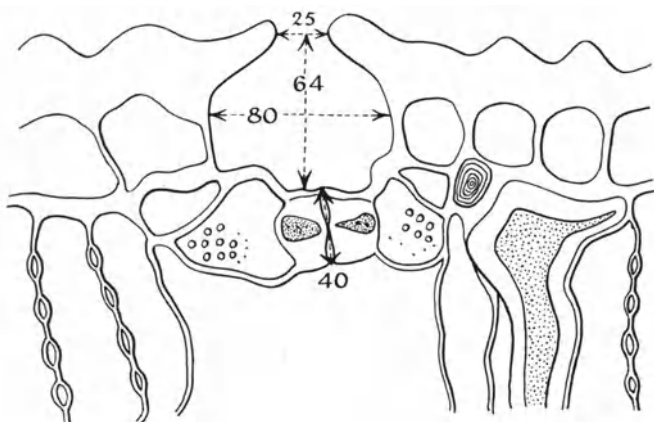


Abb. 33. Spaltöffnungsquerschnitt von *Hakea suaveolens*. Höhe der äußeren Atemhöhle 64  $\mu$ , Breite 80  $\mu$ , Wallöffnung dieser 25  $\mu$ . Die Höhe des Stomataporus ist 40  $\mu$ . Vergrößerung 480fach.  
Nach TSCHIRCH 1881.

Größenbereich der Stomata kommt ihnen nicht zu. Auf jeden Fall steht soviel fest, daß mit der Porushöhe der Spaltöffnung der Diffusionswiderstand zunimmt. Die Porushöhe ist nun im einzelnen recht verschieden, mindestens hat sie aber die Höhe der Schließzellen. Wird die Höhe der Atemhöhle mit hinzu genommen, — was dann geschehen muß, wenn man den Maximaldampfdruck der Temperatur des Blattes nicht an der Innenseite der Porenmündung annimmt, sondern im Mesophyll — und sind die Schließzellen unter das Kutikulaniveau eingesenkt, so ist der Diffusionskanal sehr lang.

Wegen der großen Mannigfaltigkeit architektonischer Gestaltung der Stomata ist es hier nicht einmal annähernd möglich, bestimmte charakteristische Bautypen darzustellen. HABERLANDT (1918) und verschiedene andere Lehr- und Handbücher haben übrigens zum Teil ganz ausführlich die Beziehungen der Bauweisen zur Wasserdampfdiffusion dargetan.

Die Abb. 33 gibt zur allgemeinen Orientierung mit den nötigen Bezeichnungen und Größendimensionen eine Spaltöffnung von *Hakea suaveolens* wieder. Fällt die Versenkung der Atemhöhle weg, so kann man die Oberseite der Schließzellen als Kutikulaniveau ansehen. Viele Blätter führen die Schließzellen in dieser Höhe. Eine starke Ausbildung der äußeren Epidermiszellenwand bzw.

Kutikula bedingt schon häufig eine Tieferlagerung der Schließzellen. Die Ein-

senkung nimmt nun in verschiedenem Grade zu. Die Abb. 34 gibt die Spaltöffnung von *Agave americana* wieder. Es finden sich aber auch viele Fälle, wo die Spaltöffnungen zusammen in einen tiefen Trichter eingesenkt sind, wie die Abb. 35 von *Ecdeicola monostachya* zeigt. Die effektive Porushöhe ist hier recht schwer anzugeben (wirksame Länge bei RENNER 1910). RENNER (1910) versuchte die Depression, welche die Diffusionskapazität erleidet, zu berechnen und verglich sie mit der Diffusion einer in dem Epidermisniveau liegenden Spalte. Die Tabelle 22 gibt die errechneten Werte wieder.

RENNER geht dabei immer von der Annahme aus, daß die Luft in der äußeren Atemhöhle vollkommen ruhig bleibt. Ob dies tatsächlich der Fall ist, muß dahingestellt bleiben. Wie SIERP und SEYBOLD (1927) zeigten, hören bei kleinen Poren alle

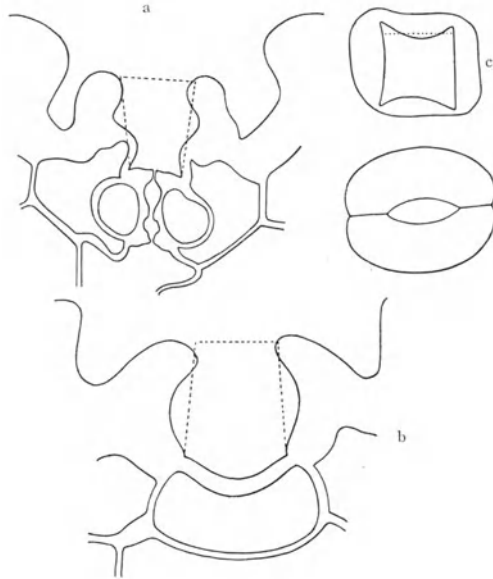


Abb. 34. *Agave americana*. a Querschnitt, b Längsschnitt, c äußere Atemhöhle von oben, d Schließzellen von der Fläche des Stomaapparates. Durch die gestrichelten Linien sind zu theoretischen Berechnungen zugrundezulegenden Formen angegeben. Vergr. ca. 300fach. Nach RENNER 1910.

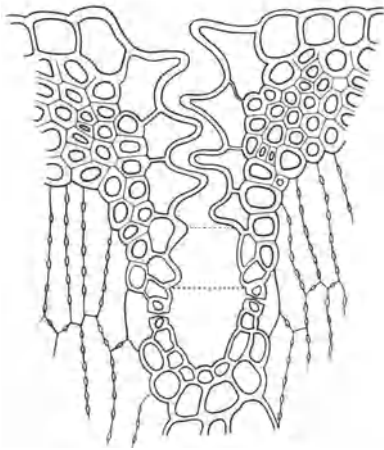


Abb. 35. Querschnitt durch eine Stengelrinne von *Ecdeicola monostachya*. Die Stomata sitzen zu mehreren in einem Trichter eingesenkt. Vergr. ca. 300. Nach RENNER 1910.

Tabelle 22.

	vH Ernied- rigung	Wirksame Länge
<i>Agave americana</i> L. . . . .	31	32,08
<i>Hakea suaveolens</i> R. Br. . . .	37	25,9
<i>Hakea leucoptera</i> R. Br. . . .	46	16,7
<i>Dasyliirion acrotrichum</i> Zucc..	42	32,4
<i>Nerium Oleander</i> L. . . . .	77,6	47,5
<i>Ecdeicola monostachya</i> F. M.	46	11,28
<i>Elegia</i> sp. . . . .	53	16,4
<i>Hypodiscus striatus</i> Mast. . .	39	16,3

Unterschiede zwischen Ruhe und Wind auf, wie auch SEYBOLD (1929) in vielen Fällen mit Blättern nachweisen konnte. Ob die Windschutzeinrichtungen bei den Spaltöffnungen nach den Analogieschlüssen mit großen Modellen die Bedeutung haben, die GRADMANN (1923) diesen zuschreibt, bedarf einer exakten Prüfung. Soweit wir heute sehen, wird die Porentranspiration bei den Ausmaßen, wie sie die Spaltöffnungen bieten, nach physikalischen Gesichtspunkten den Verdunstungsexponenten  $n = 2$  haben, wenngleich er sich nicht direkt bei den verschiedenen Spalten nachweisen läßt, da die Porenhöhe zu sehr ins Gewicht fällt und sich noch einer exakten Erfassung entzieht.

Nach der Architektonik der Stomata kann natürlich nicht auf die Transpirationsgröße eines Blattes direkt geschlossen werden, wenn sich auch einige Anhaltspunkte aus der Differenzierung der Spaltöffnungen ergeben. TSCHIRCH (1880—1882) schreibt daher treffend, wenngleich vom Standpunkt der Schutzhypothesen aus geurteilt: „Wenn die Form des Spaltenapparates das einzige Mittel wäre, womit die Pflanze sich gegen ein Übermaß von Verdunstung schützen könnte, so müßte man an Hand des eben aufgestellten Systems (es handelt sich um eine Einteilung der Stomataausbildungen, S. 131) entscheiden können, ob eine Pflanze befähigt ist, große Trockenheit zu ertragen oder nicht. Doch dem ist nicht so. . . . Die Form des Spaltöffnungsapparates ist nur eines der vielen angewandten Mittel — wenschon ein ganz hervorragendes und wichtiges.“

Im Anschluß hieran ist noch zu erwähnen, daß die Spaltöffnungen durch Verstopfen inaktiviert werden können. Die Verstopfung erfolgt durch Wachs oder Harz. WULFF (1898) hat sich besonders eingehend mit dieser Frage befaßt. Es lassen sich in einigen Fällen Parallelen zur Thyllenbildung in Gefäßen herausstellen. SCHWENDENER (1882) stellte sogar bei *Camellia japonica* und *Prunus Lauracerasus* Thyllen fest, die in die Atemhöhle von den Parenchymzellen aus hineinwachsen. Bei BURGERSTEIN findet sich die zerstreute Literatur angegeben.

Werden tote Haarausbildungen mit in die Stomataarchitektur einbezogen, so können sie nur als Diffusionswiderstand funktionieren. Experimentell dürfte sich die Größe der Widerstandserhöhung nur schwer

feststellen lassen, vergleichend-anatomisch-physiologische Deduktionen sind daher vorsichtig aufzunehmen.

c) **Die Transpiration bei jungen und alten Blättern.** Es herrscht nun nicht nur eine große Mannigfaltigkeit im Bau der einzelnen Blattarten, sondern auch die einzelnen Systeme können nicht als konstant angesehen werden. Während der ontogenetischen Differenzierung der Blattgewebe nehmen die Transpirationssysteme ganz verschiedenen Charakter an. In einem Stadium der Entwicklung kann ein Blattsystem eine bevorzugte Kutikulartranspiration haben, während in einem anderen Zeitabschnitt die stomatäre überwiegt.

Die anatomisch-histologische Seite dieses Problems kann hier nicht ausführlich dargetan werden, es mögen nur einige Daten über die Stomatazahlen bei jungen und alten Blättern mitgeteilt sein. Die Tabellen stellte LEICK (1927) nach eigenen Untersuchungen und nach den Angaben von WEISS (1890) zusammen.

Eine Reihe von Untersuchungen befaßten sich mit der Transpiration junger und alter Blätter, (bei BURGERSTEIN 1904, 1920 zusammengestellt), denen aber eine sehr geringe quantitative Zuverlässigkeit zukommt. Die wichtigsten Untersuchungen sind die von HÖHNEL (1879) und SEELIGER (1911).

Den Versuchsergebnissen von SEELIGER ist leider ebensowenig wie den vorhergehenden Arbeiten durch die Inkonstanz der Außenfaktoren eine Allgemeingültigkeit eigen, so daß die ganze Frage erneut einer Untersuchung bedarf. Der qualitative Entscheid, daß die jüngeren Blätter kräftiger transpirieren, darf aber als gesichert angesehen werden. Ehe wir die bereits von HÖHNEL plausible Erklärung für dieses Verhalten anwenden, soll einer der zahlreichen Versuche (*Acer pseudoplatanus*) von SEELIGER eine graphische Darstellung finden. Die Daten wurden mit unter Wasser abgeschnittenen Blättern gewonnen. Einzelheiten können der Abb. 36 entnommen werden. Die ausgezogenen Linien geben die Transpirationsmengen pro 100 cm<sup>2</sup> Verdunstungsfläche (Ober- und Unterseite) in Milligramm pro Stunde an. Auf der Abszisse sind die aufeinanderfolgenden Blätter abgetragen, wobei 1 das jüngste ist. Die gestrichelten Kurven sind die absoluten Flächengrößen der Blätter, die nach oben, d. h. mit dem Alter größer werden. Unter Umständen haben die Blätter mittleren Alters die maximale Blattfläche. Auf die morphologischen Gesetzmäßigkeiten dieser Verteilungen kann natürlich nicht eingegangen werden (siehe S. 143).

Die Kurve I vom 16. Mai 1911 zeigt ein Transpirationsmaximum, das auch bei der Kurve VI vom 15. Juli 1910 noch deutlich erhalten ist. Im Herbst ist es verschwunden (Kurve IX), da alle Blätter völlig ausdifferenziert sind; die Transpiration ist bei allen Blättern wenig verschieden im Gegensatz zu den Kurven I und VI. In der frühen Jugend des Blattes ist die kutikuläre Transpiration des Blattes so groß, daß im

gesamten Transpirationsverlauf das absolute Maximum auftritt. Sollten die jüngsten Blätter behaart sein, oder sonst Vorrichtungen für einen Transpirationswiderstand haben, so wird das Maximum auf spätere Altersphasen der Blätter verschoben. Mit der Verdickung der Kutikula bei dem wachsenden Blatt nimmt die Transpiration rasch ab, jedoch setzt

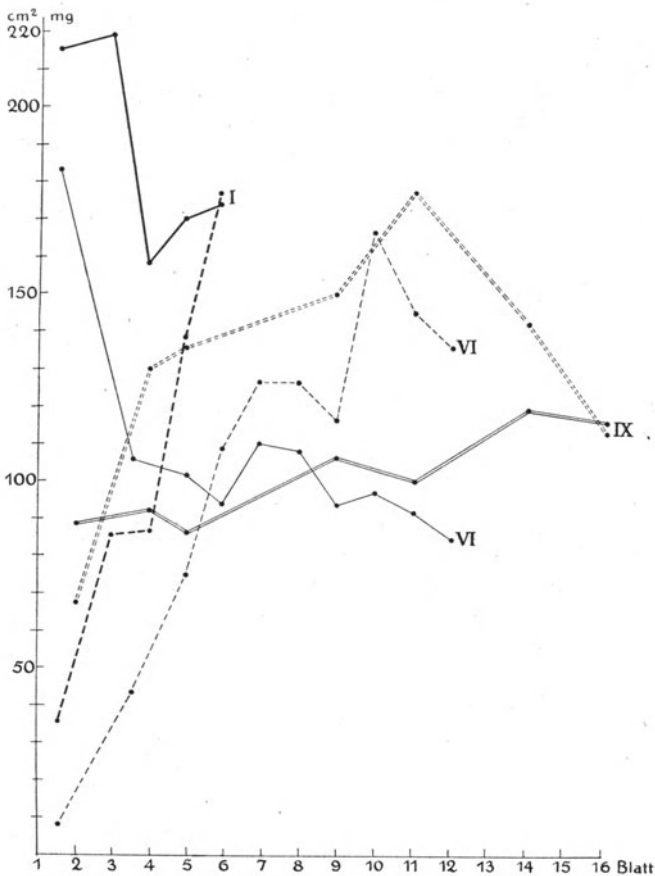


Abb. 36. Die Transpirationsraten der Laubblätter von *Acer pseudoplatanus* in verschiedenem Altersstadium. Die gestrichelt gezeichneten Linien sind  $\text{cm}^2$  der Blattflächen, die ausgezogen beziehen sich auf Transpirationsraten pro  $100 \text{ cm}^2$  Fläche pro Stunde. I ist die Kurve vom 16. Mai, VI die vom 15. Juli und IX vom 27. September. Nach SEELIGER 1911.

um diese Zeit die Bildung der Stomata ein, die in den Dienst des Wasserdampfaustausches treten, so daß die Transpiration wieder eine Steigerung erfährt. Wenn HÖHNELS apodiktische Fassung, daß die stomatäre Transpiration späterer Entwicklungsstadien nie wieder die Transpirationsgröße der ersten Jugendstadien erreicht, sich in Zukunft noch bei exakten Untersuchungen bestätigen wird, so ist damit zugleich ein Beweis er-

Tabelle 23.

		Zahl d. Stomata pro mm <sup>2</sup> Unterseite	vH
1. <i>Ficus elastica</i> . . . . .	jung älter	260 145	44
2. <i>Ilex Brunonii</i> . . . . .	jung älter	270 130	52
3. <i>Ilex Cassine</i> . . . . .	jung älter	403 212	47
4. <i>Ilex Thunbergii</i> . . . . .	jung älter	174 146	16
5. <i>Olea europaea</i> . . . . .	jung älter	1072 625	42
6. <i>Pittosporum Tobira</i> . . . . .	jung älter	496 382	23
7. <i>Portulacca oleracea</i> . . . . .	jung älter	216 27?	87,5

Tabelle 24.

		Zahl der Stomata p. mm <sup>2</sup>		O : U
		Oberseite	Unterseite	
1. <i>Acacia decipiens</i> . .	jung alt	0? 103	153 96	I : 153 I : 0,9
2. <i>Asarum europaeum</i>	jung alt	0? 50	104 18	I : 104 I : 0,3
3. <i>Mimosa pudica</i> . .	jung alt	0? 138	617 302	I : 617 I : 2,2
4. <i>Pinus Cedrus</i> . . .	jung alt	0? 62	96 32	I : 96 I : 0,5
5. <i>Isatis tinctoria</i> . . .	jung mittel alt	371 224 103	477 310 146	I : 1,29 I : 1,38 I : 1,42
6. <i>Colchicum autumnale</i>	mittel alt	86 51	93 61	I : 1,08 I : 1,19

bracht, daß ein Porensystem bezüglich der Verdunstung immer hinter einer komparablen Wasserfläche zurückbleiben muß, die in diesem Falle durch die starke Kutikulärtranspiration des Jugendblattes dargestellt würde (siehe SIERP und SEYBOLD 1927 und 1928). Mit der fortschreitenden Blattdifferenzierung können sehr wohl Volumveränderungen stattfinden, so daß unter Umständen pachymetrische Erforschung Erfolge haben kann (siehe BACHMANN 1924).

Versuche mit Pflanzen, welche mehrjährige Blätter tragen, sind ebenfalls angestellt worden, können aber nur qualitativen Wert haben, da die Bedingungen zu inkonstant und nicht zuverlässig definiert sind.

In der Tabelle 25 sind einige Werte mitgeteilt, die sehr wenig Übereinstimmung zeigen, was nicht verwunderlich ist. Künftigen Untersuchungen steht eine exakte Beweisführung anheim.

Tabelle 25.

	Nach BERGEN (1904)			Nach V. GUTTENBERG	
	alt	jung		vor- jährig	dies- jährig
<i>Olea europaea</i> . . .	I	1,05		I	2
<i>Quercus Ilex</i> . . .	I	3,35		I	1,35
<i>Nerium Oleander</i> . .	I	2,45			
<i>Pistacia Lentiscus</i> .	I	1,08		I	6,09
<i>Smilax aspera</i> . . .	I	2,16			
<i>Viburnum Tinus</i> . . .	I	2,10		I	3,43
<i>Rhamnus Alaternus</i> .	I	0,78		I	0,78
<i>Hedera Helix</i> . . .	I	0,18			
Nach ROSENBERG (1900)			<i>Laurus nobilis</i> . . .	I	1,94
			<i>Arbutus unedo</i> . . .	I	1,74

d) Die Transpiration in verschiedener Stammhöhe. Ist es in der Organographie eine bekannte Tatsache, daß die im Laufe einer Vegetationsperiode morphologisch gleichwertigen Organe recht verschiedene anatomische Eigentümlichkeiten tragen können, wie z. B. die Laubblätter in verschiedener Sproßhöhe, so sind nur wenige Untersuchungen über die physiologischen Zustände derart unterschiedlicher Blätter vorhanden. Untersuchungen über die Transpiration von Blättern verschiedener Stammhöhen, die bei vieljährigen Pflanzen (Bäumen) ganz besonderes Interesse haben, sind erst in den letzten Jahren in Angriff genommen worden, wenngleich schon früher die Transpirationsunterschiede von Keimblättern und Laubblättern geprüft wurden. So fand HABERLANDT (1877), daß die Kotyledonen etwa doppelt so stark transpirieren als die Laubblätter. BURGERSTEIN kam zu ähnlichen Werten (*Fagopyrum*). Da die Zahl der Stomata bei den Keimblättern größer ist, so ist ihre größere Transpiration verständlich. Eine direkte Proportionalität zwischen Transpirationsraten und Stomatanzahlen besteht aber nicht.

SALENSKY (1904, 1911 und 1923), YAPP (1912), HEUSER (1915), RIPPEL (1919), ALEXANDROV, ALEXANDROV und TIMOFEEV (1921) stellen bei höher am Sproß inserierten Blättern einige xeromorphe Struktureigentümlichkeiten fest, die den unteren Blättern fehlen und mehr mesophytischen Charakter tragen. SALINSKY (1904) suchte einen ursächlichen Zusammenhang zwischen der xeromorphen Differenzierung und ungenügender Wasserversorgung, wobei starke Insolation und Lufttrockenheit gleichsinnige Wirkung haben können. In welchem Maße innere, in der Pflanze wirkende Faktoren die Differenzierung der Blätter bestimmen, ist noch nicht geklärt.



Durch direkte Wägung ermittelte GIDDINGS (1914) bei gleichen Außenbedingungen die flächenrelative Transpiration abgeschnittener und in Wasser gestellter Blätter von *Silphium laciniatum*, die aus verschiedenen Insertionshöhen stammten. Die folgende Tabelle 26 gibt die Werte von zwei Versuchen wieder.

Tabelle 26.

Vom Boden aus gemessene Blatthöhe	11stündige Transpirationsrate in g pro dm <sup>2</sup> Blattfläche	Vom Boden aus gemessene Blatthöhe	7stündige Transpirationsrate in g pro dm <sup>2</sup> Blattfläche
13 cm	6,18	16 cm	4,65
47 „	7,08	50 „	6,04
71 „	6,04	71 „	5,04
100 „	5,36	85 „	5,01

Die Transpiration nimmt demnach mit steigender Höhe zu, fällt aber wieder weiter nach oben ab. Ob dieses Verhalten so nützlich ist, wie man daraus schloß, ist doch sehr fraglich.

BAKKE (1914), der mittels der Kobaltmethode den Index der Transpirationsintensität in verschiedener Stammhöhe von *Verbascum thapsus* feststellte, kam zu folgenden Werten (Tabelle 27). Die Tagbestimmungen und Nachtbestimmungen sind gesondert angeführt.

Tabelle 27.

Blattnummer (von unten gezählt)	Durchschnittsindex der Tagbestimmung	Durchschnittsindex der Nachtbestimmung
1	0,2559	0,0532
2	0,3948	0,0428
5	0,4255	0,0748
6	0,4936	0,0675
8	<b>0,5976</b>	0,0948
10	0,4814	0,0871
11	0,4243	0,1115
60 cm v. d. Spitze	0,4305	<b>0,1304</b>

HUBER (1923) untersuchte die Transpiration von abgeschnittenen Zweigen verschiedener Stammhöhen einer *Sequoia gigantea* (Stammhöhen 2, 4, 6, 8, 10, 12 und 14 m) mit dem Ergebnis, daß die unteren Zweige wesentlich mehr (bis zum Fünffachen) transpirieren als die oberen. HUBER erklärt dieses Verhalten nicht aus Verschiedenheiten des Blattbaues, sondern betrachtet sie als Folgen der Dampfspannungsdifferenzen der Gewebe. Außerdem soll eine fein differenzierte Stomataregulation mit im Spiele sein. Da die Zweige unter denselben Außenumständen in abgeschnittenem Zustande untersucht worden waren, bleibt die Frage noch offen, ob nicht durch den größeren Dampf hunger, der in größerer Höhe mächtiger sein kann, die oberen Zweige absolut ebenso stark transpirieren wie die unteren.

e) **Die Beziehungen der Transpirationssysteme zu autonomen Faktoren.** Die Veränderlichkeiten der Transpirationssysteme, die wir bisher betrachteten, können als Ausdruck von Gesetzmäßigkeiten pflanzlicher Gestaltung gelten, ohne daß besondere äußere Faktoren sie bedingen. Damit soll keineswegs gesagt sein, daß die Systemformen und Architekturen sich unabhängig von diesen verwirklichten, wissen wir doch, wie sehr das Wachstum und korrelative physiologische Prozesse des Stoffwechsels von der Umwelt abhängen. Vor allem wird die Größe der Transpiration in weitgehendem Maße von Faktoren der Umwelt beeinflußt.

Im 4. Kapitel haben wir die äußeren Transpirationsfaktoren im einzelnen besprochen unter der Voraussetzung, daß diese Faktoren die Systeme selbst unverändert lassen. Vergleichende Beobachtungen und experimentelle Untersuchungen ergaben aber, daß die Systeme von den Transpirationsfaktoren beeinflußt werden, die Transpiration also durch „Umbau des Systems“ reguliert werden kann. Vorauszuschicken ist, daß erstens die Frage hier durchaus nicht erschöpfend behandelt werden kann, da seit 100 Jahren eine sehr umfangreiche Literatur, die vielfach widersprechend ist, sich anhäufte und die mehr „Zweckmäßigkeiten“ als Tatsachen feststellte; zweitens, daß die Zahl der Faktoren, welche den Systembau beeinflussen, nicht erschöpfend erkannt worden ist. Die Beobachtungen sind heute noch nicht mehr als erste orientierende Perspektiven. Im Kapitel der Physiologie der Transpiration werden die Fragen eingehender diskutiert, Wiederholungen sollen vermieden werden. Im übrigen ist die Frage zum Teil ökologisch, so daß sie hier nur so weit Interesse hat, als eine Reihe von Daten als Grundlage der physikalischen Transpirationskomponente dienen.

An Hand der übermittelten Werte ist es unmöglich, die Analyse so fortzuführen, daß die einzelnen Faktoren, die wir bei der Transpiration berücksichtigt haben, in ihrer Wirkung auf die Transpirationssysteme gesondert betrachtet werden können. Im großen und ganzen wird der Standort, von welchem die Beobachtungen mitgeteilt werden, als „trocken“ oder „feucht“ angegeben, und die meisten bisherigen experimentellen Versuche begnügen sich auch mit der Schaffung extremer Transpirationsbedingungen. Der feuchte Standort kann sich außer dem hohen Wassergehalt der Luft durch niedrige Temperatur, Windschutz und Lichtmangel auszeichnen, so daß alle Faktoren gleichsinnig die Transpiration beeinflussen können und die Differenzierung des Systems in derselben Weise gestalten. Beispielshalber mag der schattige Waldboden angeführt werden. Orte mit starker Insolation (Waldrand) können bis zu einem gewissen Grade als Gegenbeispiel gelten (siehe Sonnenschattenblätter). Bei der Fülle der oft gleichsinnig wirkenden Faktoren ist die Wirksamkeit einzelner Faktoren schwer zu analysieren und weitere zuverlässige Untersuchungen müssen zu weiterer Klärung dieser Frage abgewartet werden.

Verschiedene *Ranunculus*arten, wie *R. reptans* L. und *R. flammula* L. (ANDRÉE 1875/76) oder *R. aquatilis* und *R. divaricatus* (ASKENASY 1870) unterscheiden sich hauptsächlich hinsichtlich ihrer Blätter und werden von verschiedenen Systematikern identifiziert. Das ganze Problem amphibischer Pflanzen mit heteroplastischen Blättern, die submers oder emers oder auf dem Lande leben können, hat nicht nur vom rein morphologischen Standpunkt aus das größte Interesse, sondern muß auch eine zentrale Frage der Wasserbewegung bei Pflanzen sein. Dabei ist wohl zu beachten, daß WOLTERECK (1928) wieder bestätigt, was von GOEBEL, KLEBS u. a. öfters nachdrücklich betont wurde, daß die Luftblätter auch unter Wasser gebildet werden können und umgekehrt; das Verhältnis von Nährsalzen zu den Assimilaten scheint von der größten Bedeutung zu sein, so daß die äußeren Faktoren höchstens indirekt gestaltend auf die Pflanze einwirken. Die Blattgestalt ist auf keinen Fall vom Wasserhaushalt allein determiniert. Die Umgestaltung ist nun keineswegs immer vollkommen, so daß sehr wohl bei submersen Pflanzen sich Stomata finden können (SAUVAGEAU 1891 u. a.). Darauf kommen wir im Kapitel der Ökologie zurück.

Experimentelle Untersuchungen hat KOHL (1886) mit *Tropaeolum majus* angestellt; die Tabelle 28 enthält einige Ergebnisse.

Tabelle 28.  
Pflanzen unter Glaslocken mit und ohne Chlorkalzium.  
Temperatur und Belichtung gleich, absolute Angaben fehlen.

Boden	Atmosphäre	Kutikula	Epidermiszellen	Collenchym unter der Epidermis	Relative Blattgröße
1. feucht	feucht	dünn	tangential gestreckt	kein C	5
2. feucht	trocken	dick	radial gestreckt	starkes C	4
3. trocken	feucht	dünn	kubisch	kaum C	3
4. trocken	trocken	dick	stark radial gestreckt	Collenchym	1

Ist der Boden und die Atmosphäre trocken, so sind die Blätter am kleinsten, das andere Extrem mit den größten Blättern kommt dann zustande, wenn Boden und Atmosphäre feucht sind.

Außerdem hat KOHL vergleichende Messungen über die Zahl, den mittleren Durchmesser und den Gesamtquerschnitt des Gefäßsystems gemacht, die mit dem vorliegenden Problem in direkter Beziehung stehen. (Tabelle 29).

In jüngster Zeit sind viele Untersuchungen über die Beeinflussung der anatomischen Gestaltung der Blätter durch äußere Umstände gemacht worden, die im einzelnen später zu besprechen sind.

LEBEDINCEV untersuchte den Einfluß der Feuchtigkeit auf die anatomische Gestaltung der Blätter mit dem Ergebnis, daß die Trockenpflanzen (etwa 64 vH relative Feuchtigkeit) pro Flächeneinheit eine größere Zahl von Stomata ausbilden, die Blattnervatur dichter wird,

Tabelle 29.

	Auf gleiche Stengelquerschnitte		
	Zahl der Gefäße	mittlere Durchmesser in mm	Gesamtquerschnitt des Gefäßsystems in mm
<i>Hippuris vulgaris</i> . . . . .	80	1	60
<i>Casuarina quadrivalvis</i> . . . . .	100	1	300
<i>Bowiea volubilis</i> . . . . .	48	3—4	576
<i>Tamarix tetrandra</i> . . . . .	200	2—2,5	940
<i>Vinca minor</i> . . . . .	200	1—1,5	1350
<i>Vitis vinifera</i> . . . . .	120	3—4	1440
<i>Aristolochia Siph</i> . . . . .	130	3—4	1560
<i>Acacia juniperina</i> . . . . .	400	2,5	1873
<i>Menispermum canadense</i> . . . . .	120	5	2775

die Blattfläche kleiner und das Trockengewicht der Wurzeln größer. Die trocken-gezogenen Pflanzen haben in der trockenen Atmosphäre eine stärkere Transpiration als die feuchtgezogenen in der feuchten. Werden die Pflanzen aber denselben Bedingungen ausgesetzt, so ist die Transpiration der feuchtgezogenen größer. Die Versuche sind sehr unvollständig.

Wie wir später im Kapitel der Transpirationsökologie sehen werden, ist heute die Auffassung auf Grund mehrerer russischer Untersuchungen sehr verbreitet, daß die Pflanzen trockener Standorte eine viel größere Zahl von Stomata besitzen als die feuchter. Daß die Transpirationsgrößen nicht allein nach der Zahl der Stomata beurteilt werden dürfen, ist schon öfters hervorgehoben worden; überflüssig erscheint es aber nicht, einige ältere, in Vergessenheit geratene Daten anzuführen, die nicht dafür sprechen, daß die Pflanzen trockener Standorte sich durch Stomatareichtum auszeichnen<sup>1</sup>.

TSCHIRCH (1880—1882) hat mehrere Daten von MORREN, ZINGLER, CZECH und WEISS in der Tabelle 30 zusammengefaßt, woraus sich eindeutig ableiten ließ, daß die Transpirationssysteme trockener Standorte stomataärmer wären.

Es bestehen aber sicherlich sehr viele Ausnahmen, und vielleicht fiel es nicht schwer, eine entgegengesetzte Reihe aufzustellen. Zuverlässiger scheint die Zusammenstellung von CZECH (1869), indem jeweils Arten gleicher Gattungen von dem trockenen Standort, solchen von dem feuchten gegenübergestellt werden. Auch bei dieser Zusammenstellung scheinen die feuchte Standorte bewohnenden Arten stomatareicher zu sein.

Weitaus am brauchbarsten ist aber die Tabelle 32, die TSCHIRCH (1880—1882) nach Angaben von ZINGLER mitteilt, die sich allein auf die Gattung *Carex* erstreckt. Die auf trockenen Orten wachsenden Arten haben nur etwa den vierten Teil der Stomata der an feuchten Stellen wachsenden. STIER (1904) hat eine ähnliche Zusammenstellung für mehrere Gräser gegeben (siehe SEYBOLD 1929). Es wäre sehr erwünscht, wenn auch weiterhin Tabellen im Sinne der *Carex*-Gattung für andere

Tabelle 30.

	Oberseite	Unterseite	Gesamtzahl	Standort	
<i>Nymphaea alba</i> . . . .	460	0	460	Wasser feuchte Wälder	
<i>N. terminalis</i> . . . .	625	0	625		
<i>Quercus robur</i> . . . .	0	346	346	Obstgärten	
<i>Qu. pedunculata</i> . . . .	0	288 (438)	288		
<i>Prunus domestica</i> . . . .	0	253	253		
<i>P. armeniaca</i> . . . . .	0	228	228		
<i>P. cerasus</i> . . . . .	0	216	216		
<i>Amygdalus persica</i> . . . .	0	186	186		
<i>Pirus malus</i> . . . . .	0	246	246		
<i>Populus pyramidalis</i> . . . .	41	149	190		Chausseen
<i>P. nigra</i> . . . . .	20	115	135		
<i>P. virginiana</i> . . . . .	41	107	148		
<i>Pinus sylvestris</i> . . . . .	74	84	158	Wälder	
<i>P. nigricans</i> . . . . .	56	70	126		
<i>Larix europaea</i> . . . . .	0	39	39		
<i>Abies pectinata</i> . . . . .	0	98	98		
<i>A. canadensis</i> . . . . .	0	112	112		
<i>Triticum sativum</i> . . . . .	47	32	79	Felder	
<i>Secale cereale</i> . . . . .	49	42	91		
<i>Avena sativa</i> . . . . .	40	27	67		
<i>Sedum album</i> . . . . .	49	25	74		
<i>Sedum acre</i> . . . . .	21	14	35		
<i>Sempervivum tectorum</i> . . . .	11	14	25	steinige, trockene Stellen	

Tabelle 31.

Trockener Standort			Feuchter Standort		
	Oberseite	Unterseite		Oberseite	Unterseite
<i>Populus nigra</i> . . . .	20	115	<i>P. alba</i> . . . . .	0	315
<i>Brassica lyrata</i> . . . .	158	401	<i>B. palustris</i> . . . . .	309	609
<i>Solanum tuberosum</i> . . . .	0	263	<i>S. Dulcamara</i> . . . . .	60	323
<i>Veronica chamadrys</i> . . . .	0	175	<i>V. Beccabunga</i> . . . . .	122	248
<i>Pinus silvestris</i> . . . .	50	71	<i>P. balsamea</i> . . . . .	0	228
<i>Betula alba</i> . . . . .	0	71	<i>Alnus glutinosa</i> . . . . .	0	112
<i>Quercus pedunculata</i> . . . .	0	228	<i>Qu. Coccinea</i> . . . . .	0	368
			Wassereiche . . . . .	0	368

Tabelle 32.

	Zahl der Spaltöffnungen pro mm <sup>2</sup>	Standort
<i>Carex ornithopoda</i> . . . . .	56	Kalk, trocken
<i>C. tomentosa</i> . . . . .	66	lichte Orte
<i>C. montana</i> . . . . .	69	Berge, Höhen
<i>C. digitata</i> . . . . .	61	schattige Orte
<i>C. vesicaria</i> . . . . .	103	feuchte Stellen
<i>C. flava</i> . . . . .	161	feuchte Stellen
<i>C. pallescens</i> . . . . .	102	schattige, feuchte Orte
<i>C. ampullacea</i> . . . . .	265	stehende Gewässer
<i>C. glauca</i> . . . . .	254	Weiber
<i>C. paradoxa</i> . . . . .	244	feuchte Stellen, Weiber
<i>C. acuta</i> . . . . .	367	Gräben, stehende Gewässer

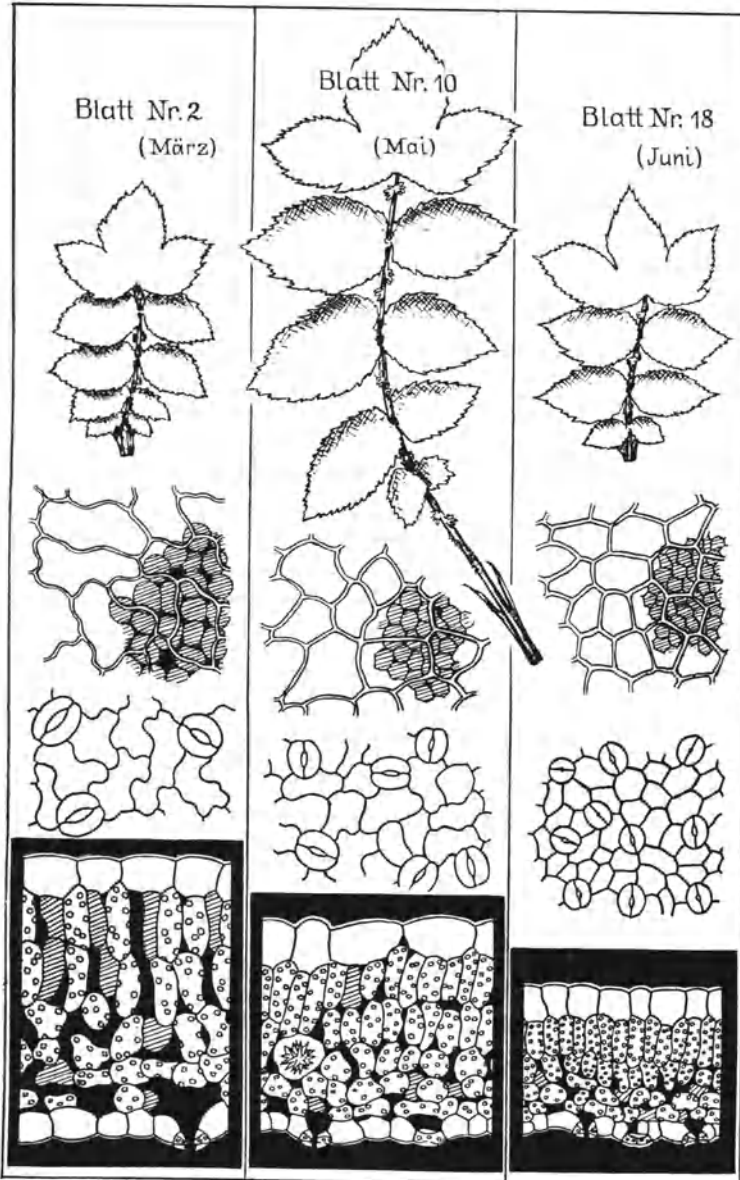


Abb. 37. Anatomische Differenzierung der Blätter von *Spiraea ulmaria* zu verschiedenen Jahreszeiten.  
Nach YAPP 1912.

Gattungen zusammengestellt würden und dabei zugleich die Angabe exakter Transpirationswerte erfolgte.

Hat die Umwelt Einfluß auf die Gestaltung der Transpirations-

systeme, so muß sich das nicht nur in der Zahl und Größe der Stomata ausdrücken, sondern auch in anderen anatomischen Merkmalen. Die Abb. 37, die YAPP (1912) von *Spiraea ulmaria* gibt, zeigt, daß mit wechselnden Außenbedingungen verschiedener Jahreszeiten nicht nur die Zahl und Größe der Stomata variiert, sondern auch die Größe der Epidermiszellen, die Blattdicke und die Dichtigkeit des Blattmesophylls. Außerdem schwankt die absolute Größe der Blätter. Abb. 38 gibt eine nach einer Abbildung von YAPP konstruierte Kurve der Blattlängen an, wobei die absolut kürzeren Blätter einer Pflanze sonnigen Standorts angehören. Weitere Beispiele werden wir im ökologischen Kapitel schildern. Was die Haarausbildungen anlangt, die wir als Transpirationswiderstand bereits erwähnten, geben LOHR (1919) sowie schon ältere Untersucher an, daß Alpenpflanzen in hoher Lage eine dichtere Be-

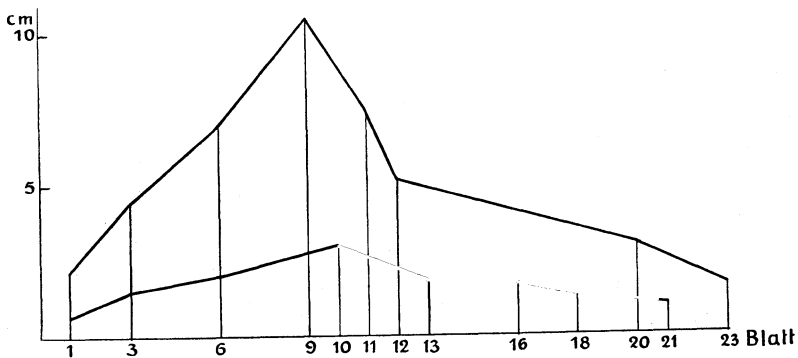


Abb. 38. Die Blattlängen von *Spiraea ulmaria* in cm. Die tiefer liegende Kurve bezieht sich auf eine Pflanze trockenem, die höher liegende Kurve auf eine Pflanze feuchten Standorts. Konstruiert nach einem Bilde von YAPP 1912.

haarung aufweisen als in der Ebene wachsende. Inwieweit diese Veränderungen mit der Transpiration in Zusammenhang gebracht werden dürfen, ist freilich bis jetzt noch nicht einwandfrei bewiesen worden.

Für die Gattung *Eucalyptus* wird von TSCHIRCH (1880—1882) angegeben, daß Arten, die an trockenen Orten wachsen, ein viel engeres Intercellularsystem besitzen als die feuchter Plätze. Für porometrische Messungen ist diese Gestaltung von Wichtigkeit und sicherlich sind weitere vergleichend anatomische Untersuchungen anderer Gattungen mit parallelgehenden Transpirations- und Porometermessungen aussichtsreich.

Nicht nur der „Standort“ hat auf die anatomisch-histologische Differenzierung der Transpirationssysteme großen Einfluß, wie wir gesehen haben, sondern die Welkungs Zustände, denen eine Pflanze für mehr oder weniger lange Zeit bei erheblichem Wassermangel unterliegt, können die Strukturen auch ganz erheblich beeinflussen. Auf die Zustände des Welkens und ihre physiologische Bedeutung werden wir später zurückkommen, hier handelt es sich nur darum, einige Daten mitzu-

teilen, die in der Hauptsache in den letzten Jahren sich aus einer Reihe von Untersuchungen ergeben haben. In der Hauptsache sind es russisch geschriebene, schwer zugängliche Arbeiten und die meisten Ergebnisse sind noch sehr problematisch.

TUMANOW (1927) teilt mit, daß Blätter dem Welken unterworfenen Pflanzen von *Helianthus annuus* im Vergleich zu denen der Kontrollpflanzen pro Flächeneinheit der Blattfläche 22—25 vH mehr Stomata haben, die Größe aber um 12—16 vH kleiner wird (wodurch nicht ohne weiteres eine Vergrößerung der Gesamtporenfläche gegeben ist), das Blattgewebe hat kleinere Zellen, die Nervatur ist um 22—24 vH dichter und die Blattdicke nimmt um 19 vH zu. Für *Phaseolus vulgaris* ergaben sich nach TUMANOW noch größere Abweichungen, während FREY (1923) keine nennenswerten Abweichungen bei den Welkungspflanzen feststellen konnte.

Der gestaltende Einfluß des Lichtes auf die Laubblätter ist bisher nicht besonders hervorgehoben worden; zu einer umfassenden Darstellung des Sonnen-Schattenblattproblems ist die Kenntnis der physiologischen Komponente Voraussetzung. Nur einige Daten mögen hier mitgeteilt werden, da sie direkt zu den Fragen der Transpirationsphysiologie überleiten. Es ist nun durchaus nicht einfach, Sonnen- und Schattenblätter zu kennzeichnen und ihre Unterschiede rundweg als Ausdruck stärkerer Insolation zu erklären, da mit stärkerer Sonnenbestrahlung nicht nur häufig eine Temperaturerhöhung, sondern auch eine Dampfdruckerniedrigung parallel geht. Wie dem auch sei, die schon von SACHS gebrauchte Unterscheidung zwischen Sonnen- und Schattenblättern hat zweifelsohne eine gewisse Berechtigung. NORDHAUSEN (1903, 1911), SCHRAMM (1912) u. v. a. haben zahlreiche vergleichende Messungen mitgeteilt. Die Tabelle 33 gibt einige Daten nach SCHRAMM wieder.

Tabelle 33.

	Anzahl der Stomata pro mm <sup>2</sup>			Länge der Nervatur auf 1 mm <sup>2</sup> in mm		
	Primär- blatt der Sonnen- sämmlinge	Schatten- blatt	Sonnen- blatt	Primär- blatt der Sonnen- sämmlinge	Schatten- blatt	Sonnen- blatt
<i>Fagus sylvatica</i> . .	188	113	416	7,0	8,8	12,2
<i>Quercus sessiliflora</i>	469	468	810	11,7	9,9	14,3
<i>Ulmus campestris</i>	168	450	800	8,7	10,5	17,2
<i>Alnus glutinosa</i> .	364	425	608	4,9	3,6	8,1
<i>Carpinus betulus</i> .	146	170	365	5,3	6,9	9,8
<i>Acer pseudoplatanus</i>	200	215	860	4,3	5,6	7,8
<i>Fraxinus excelsior</i>	225	478	1265	4,4	9,3	11,8
<i>Tilia platyphyllos</i> .	265	450	759	7,2	8,4	12,1
<i>Sambucus nigra</i> . .	77	70	165	3,7	3,6	6,1
<i>Cornus mas</i> . . .	177	162	364	7,3	7,9	11,4
<i>Berberis vulgaris</i> .	152	172	232	4,8	6,0	6,7



Konnten POOL (1923) u. a. mit der Kobaltmethode ermitteln, daß die xeromorph gebauten Sonnenblätter weniger transpirieren als die mesomorphen Schattenblätter, so konnten diese Befunde von verschiedenen russischen Forschern nicht bestätigt werden. Auf diese Widersprüche werden wir später zurückkommen.

### Literatur.

(Einige in diesem Teil zitierte Literatur wird in dem Literaturverzeichnis des 2. Teiles angeführt werden.)

- ALBEGGIANI, E.: Misure ed osservazioni comparative sulla sviluppo in superficie degli organi fogliare e radicali. Bull. Orto Botan. Palermo 2. 1920.
- ALESSANDRI, P. E.: Studi sulla evaporazione comparata dell' acqua, del suolo e di pianta erbacee. L'Italia agricola 20, 378. Milano 1888.
- ALEXANDROV, W.: Über die Produktivität der Transpiration. Travaux du Jardin Bot. de Tiflis. Ser. II. 2. 1920. 56 S. (Russisch mit deutscher Zusammenfassung.)
- ALEXANDROV, W. G.: Über die Transpirationsintensität der Pflanzen. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 46, 67. 1927.
- ALEXANDROV, W., ALEXANDROV, O. und TIMOFEEV, A.: Die Wasserversorgung der Blätter und ihre Struktur. Memoiren der wiss. Abt. d. Botan. Gartens in Tiflis. 1921. 85 S. (Russisch mit deutscher Zusammenfassung.)
- ALOÏ, A.: Relazioni esistenti tra la traspirazione delle piante terrestri ed il movimento delle cellule stomatiche. Ricerche originali. Catania, Rizzo 1891.
- ALTENKIRCH, G.: Beiträge über die Verdunstungsschutzeinrichtungen in der trockenen Geröllflora Sachsens. Engler, Botan. Jahrb. 18, 354. 1894.
- ANDERS, J.: On the transpiration of plants. Americ. Naturalist 12, 160. 1878.
- ANDERSON, AL. P.: On a new registering balance. Minnesota Botan. Studies 1, 98. 1894.
- ANDERSON, V. L.: Studies of the vegetation of the English chalk. V. The water economy of the chalk flora. Journ. of Ecol. 15, 72. 1927.
- ARESCHOU, F. W. C. (1): Der Einfluß des Klimas auf die Organisation der Pflanzen, insbesondere auf die anatomische Struktur der Blattorgane. Engler, Botan. Jahrb. 2, 511. 1882.
- (2): Über die Bedeutung des Palisadenparenchyms für die Transpiration der Blätter. Flora 96. 1906.
- ASCHERSON: Vorläufiger Bericht über die botanischen Ergebnisse der ROHLF'schen Expedition zur Erforschung der libyschen Wüste. Botan. Zeitg. 32, 592. 1874.
- ASKENASY, E. (1): Über den Einfluß des Wachstumsmediums auf die Gestalt der Pflanzen. Ebenda 28, 193. 1870.
- (2): Über die Temperaturen, welche Pflanzen im Sonnenlichte annehmen. Ebenda 33, 441. 1875.
- Aspirationspsychrometertafeln. Herausgeg. v. Kgl. Preuß. Meteorolog. Inst. Zweite erw. Aufl. 1914.
- ASSMANN: Apparat zur Ventilation des feuchten Thermometers. Meteorol. Zeitschr., 8. Jahrg. 1891. 15.
- AUBERT, M. (1): Recherches sur la turgescence et la transpiration des plantes grasses. Ann. des sciences nat. Bot., 7. sér., 16, 1. 1892.
- (2): Recherches physiologiques sur les plantes grasses. I. Acides organiques, turgescence et transpiration des plantes grasses. Paris: Masson 1892.

- BACHMANN, F. (1): Studien über die Dickenveränderungen von Laubblättern. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **61**, 372. 1922.
- (2): Zur Physiologie der Krustenflechten. *Zeitschr. f. Botanik* **14**, 193. 1922.
- (3): Untersuchungen über den Wasserhaushalt einiger Felsenflechten. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **62**, 20. 1923.
- (4): Das Saftsteigen der Pflanzen. *Ergebn. d. Biol.* **1**. Berlin 1926.
- (5): Über die Beziehungen zwischen dem Wassergehalte des Bodens und seinem Wasserdampfdrucke, sowie über diejenigen der Saugkraft des Bodens und dem Welken der Pflanzen. *Planta* **4**, 140. 1927.
- BAKKE, A. L.: Studies on the transpiring power of plants as indicated by the method of standardized hygrometric paper. *Journ. of Ecol.* **2**, 145. 1914.
- BAKKE, A. L. and LIVINGSTON, B. E.: Further studies of foliar transpiring power plants. *Physiol. Res.* **2**, 51. 1916.
- BALLS, W. L.: The stomatograph. *Proc. of the Roy. Soc. of London (B.)* **85**, 33. 1912.
- BARANETZKY, J.: Über den Einfluß einiger Bedingungen auf die Transpiration der Pflanzen. *Botan. Zeitg.* **30**, 65. 1872.
- BARTHÉLEMY, A. (1): De l'exhalation aqueuse des plantes dans l'air et dans l'acide carbonique. *Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences* **77**, 1080. 1873.
- (2): L'évaporation des plantes, de ses causes et de ses organes. *Rev. des sciences nat.* 1874.
- (3): L'exhalation aqueuse des plantes dans l'air et dans l'acid carbonique. *Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences* **77b**, 1080. 1873.
- BENNECKE-JOST: *Pflanzenphysiologie* 1923/24.
- BERGEN, J. Y.: The transpiration of *Spartium junceum* and other xerophytic shrubs. *Botan. Gaz.* **36**, 464. 1903.
- (2): Concavity of leaves and illumination. *Ebenda* **48**, 459. 1909.
- (3): Transpiration of sun leaves and shade leaves of *Olea europaea* and other broad-leaved evergreens. *Ebenda* **38**, 285. 1904.
- (4): Relative transpiration of old and new leaves of the *Myrtus* type. *Ebenda* **38**, 446. 1904.
- BERNBECK, O. (1): Der Wind als pflanzenpathologischer Faktor. *B. Transpiration.* Diss. Bonn 1907.
- (2): Wind und Pflanze. *Flora* **17**, 293. 1924.
- (3): Die Wasserversorgung der Pflanze im Winde. *Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft* **18**, 121. 1920.
- BESSEY, C. F. and WOODS, A. F.: Transpiration, or the loss of water from plants. *Proc. of the Americ. Assoc. Adv. Science* **40**, 305. 1891.
- BJERKANDER: Bemerkungen über die Ausdünstung der Pflanzen usw. *Abh. d. kgl. schwed. Akad. d. Wissensch.* **35**. 1773.
- BLACKMAN, F. F. and MATTHAEI, G. L.: A quantitative study of carbon-dioxide assimilation and leaf-temperature in natural illumination. *Proc. of the Roy. Soc. of London (B.)* **76**, 402. 1905.
- BLACKMAN, V. H. and KNIGHT, R. C.: A method of controlling the rate of air movement in transpiration experiments. *Ann. of Botany* **31**, 217. 1917.
- BLACKMAN, V. H. and PAINE, S. G.: A recording transpirometer. *Ann. of Botany* **28**, 109. 1914.
- BOBILIOFF, W. (1): Onderzoekingen over de transpiratie van *Hevea brasiliensis*. *Arch. Rubbercult.* **4**, 498. 1920.

- BOBILIOFF, W. (2): Over de functie van de melksapvaten van *Hevea brasiliensis* als water reservoir. *Ebenda* 5, 367. 1921.
- BOLTZMANN, L.: Vorlesungen über Gastheorie. I. und II. Teil, 3. Aufl. Leipzig 1923.
- BONNET, CH.: Recherches sur l'usage des feuilles. V. Abt., Satz 88. Genève 1754.
- BORZI, A.: Aparechi indrofori di alcune xerofile della flora mediterranea. *Nuovo giorn. botan. ital.* 3, 80. 1896.
- BOSE, J. C.: Physiology of the ascent of sap. London: Logmans, Green and Co. 1923.
- BOUSSINGAULT, J. (1): *Agronomie. Chimie agricole* 6, 357. 1878.
- (2): Etude sur les fonctions physiques des feuilles: transpiration, absorption de la vapeur aqueuse, de l'eau, des matières salines. *Ann. de chim. et de physique*, 5. sér., 13, 1878.
- BRAUNHOLZ, K.: Über die physiologische Bedeutung des Hautgewebes der höheren Pilze. *Arch. f. Protistenkunde* 63, 262. 1928.
- BRENNER, W. (1): Untersuchungen an einigen Fettpflanzen. *Flora* 87, 387. 1900.
- (2): Klima und Blatt bei der Gattung *Quercus*. *Ebenda* 90, 114. 1902.
- BRIGGS, L.: Comparison of the hourly evaporation rate of atmometers and free waters surfaces with transpiration rate of *Medicago sativa*. *Journ. of Agricult. Research. Washington* 9, 277. 1917.
- BRIGGS, L. J. and SHANTZ, H. L. (1): An automatic transpiration scale of large capacity for use with freely exposed plants. *Ebenda* 5, 117—132. 1915.
- (2): Hourly transpiration rate on clear days as determined by cyclic environmental factors. *Ebenda* 5, 583. 1916.
- BROWN, H. T. and ESCOMBE, F. (1): Static diffusion of gases and liquids in relation of the assimilation of carbon and translocation in plants. *Philos. Transact. Roy. Soc. of London (B.)* 93, 223. 1900.
- (2): Researches on some of the physiological processes of green leaves, with special reference to the interchange of energy between the leaf and its surroundings. *Proc. of the Roy. Soc. of London (B.)* 76, 29. 1905.
- BROWN, H. and WILSON, W. E.: On the thermal emissivity of a green leaf in still and moving air. *Ebenda* 76, 122. 1905.
- BROWN, M. A.: The influence of air currents on transpiration. *Prov. Jowa Acad. Science* 17. 1910.
- BUKVIĆ, J.: Die thylloiden Verstopfungen der Spaltöffnungen bei den Cacteen. *Österr. botan. Zeitschr.* 62. 1912.
- BURGERSTEIN, A. (1): Über die Transpiration von Taxuszweigen bei niederen Temperaturen. *Ebenda* 25, 183. 1875.
- (2): Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Transpiration der Pflanzen. 12. Jahresber. d. Realgymn. im 2. Gemeindebezirk von Wien. 1876.
- (3): Die Transpiration der Pflanzen. Jena, 1. Teil 1904. 2. Teil 1920. 3. Teil 1925.
- BURNS, G. P.: Beiträge zur Kenntnis der Styliaceen. *Flora* 87, 313. 1900.
- BURNS, G. P. and HOOPER, F. P.: Relation of shade to evaporation and transpiration in nursery beds. *Vermont Agricult. Exper. St. Bull.* 181, 235. 1914.
- BUSCALIONI, L. e POLLACCI, G.: L'applicazione delle pellicole di collodio allo studio di alcuni processi fisiologici delle piante ad in particolar modo della trasporazione. *Atti d. R. istit. Botan. Pavia*, 2. ser., 7. 1901/02.
- BUYS-BALLOT: De verdamping van water-oppervlakten, gronden en planten. *Jaarb. v. de kon. acad. v. wetensch. (Amsterdam)* 1879.

- DE CANDOLLE, A. P.: *Physiologie végétale* etc. Paris 1832. Deutsche Übersetzung von Joh. Röper. 1, 108. 1833. 2, 1835.
- CANNON, W. A. (1): A new method of measuring the transpiration of plants in place. *Bull. Torrey Botan. Club* **32**, 515. 1905.
- (2): Plants habits and habitats in the arid portions of South Australia. *Carnegie Inst. of Washington*, Nr. 308. 1921.
- (3): General and physiological features of the vegetation of the more arid portions of Southern Africa with notes of the climatic environment. *Ebenda* Nr. 354. 1924.
- CATALANO, G.: Xerofilia e traspirazione. *Boll. d. soc. science natur. ed econom. di Palermo* 1920.
- CAVARA, F.: Alcune ricerche intorno all' azione del vento sullo sviluppo delle piante. *Rend. d. R. accad. delle science fis. et matem. di Napoli* 1910.
- CLAPP, GRACE L.: A quantitative study of transpiration. *Botan. Gaz.* **45**, 254. 1908.
- CLEMENTS, F. E., GOLDSMITH, W. G. and WEAVER, J. E.: The Phytometer method. *Carnegie Inst. of Washington*, Yearbook **20**.
- CLEMENTS, F. E.: *Research methods in ecology* Lincoln. 1905.
- CLEMENTS, F. E. and GOLDSMITH, G. W.: The phytometer method in ecology. The plants and community as instruments. *Carnegie Inst. of Washington*, Nr. 356. 1924. 1.
- COMES, O. (1): Azione della temperatura, della umidità relativa e della luce sulla traspirazione delle piante. *Rend. d. R. accad. delle science fis. e matem. di Napoli*, 1878. 56.
- (2): Ricerche sperimentali intorno all' azione della luce sulla traspirazione delle piante. *Ebenda* 1879.
- COPELAND, E.: A new self registering transpiration machine. *Botan. Gaz.* **26**, 343. Chicago 1898. II.
- COVILLE, F. V. and MACDOUGAL, D. T.: Transpiration and temperatures. *The desert Botanical Laboratory Carnegie Inst. of Washington*, Nr. 6. 1903. 38.
- CURTIS, C.: Some observations on transpiration. *Bull. Torrey Botan. Club. New York* **29**, 363. 1902.
- CZECH, C. (1): Untersuchungen über die Zahlenverhältnisse und die Verbreitung der Stomata. *Botan. Zeitg.* **13**, 106. 1865.
- (2): Über die Funktion der Stomata. *Ebenda* **27**, 801. 1869.
- DACHYOWSKI, A. (1): Physiologically arid habitats and drought resistance in plants. *Botan. Gaz.* **49**. 1910.
- (2): The problem of xeromorphy in the vegetation of the Carboniferous Period. *Americ. Journ. of Science* **32**. 1911.
- (3): The vegetation of Cranberry (Ohio) and its relations to the Substratum, Temperature and evaporation. *Botan. Gaz.* **52**. 1911.
- DARWIN, F. (1): Observations on stomata by a new method. *Proc. of the Cambridge Philos. Soc.* **9**, 303. 1897.
- (2): Observations on stomata. *Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London (B.)* **190**, 531. 1898.
- (3): On a self recording method applied to the movements of stomata. *Botan. Gaz.* **37**, 81. 1904.
- (4): On a method of studying transpiration. *Proc. of the Roy. Soc. of London (B.)* **87**, 269. 1914.
- (5): On the relation between transpiration and stomatal aperture. *Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London (B.)* **207**, 413. 1915.
- DARWIN, F. and PERTZ, D. F. M.: On a method of measuring the aperture of stomata. *Proc. of the Roy. Soc. of London* **84**, 136. 1911.

- DASTUR, R. ST.: Water content, a factor in photosynthesis. *Ann. of Botany* **38**, 779. 1924.
- DÉHERAIN, P. (1): Sur l'évaporation de l'eau et la décomposition de l'acide carbonique par les feuilles des végétaux. *Ann. des sciences nat. Bot.*, 5. sér., **17**, 5. 1869.
- (2): Sur l'évaporation de l'eau par les végétaux. *Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences* **69**, 381. 1869.
- DELÉ, E. M. (1): Transpiration and behaviour of stomata in Halophytes. *Ann. of Botany* **25**, 485. 1911.
- (2): Transpiration in succulent plant. *Ebenda* **26**, 409. 1912.
- (3): The meaning of xerophyli. *Journ. of Ecol.* **3**, 110. 1915.
- DENGLER, A.: Eine neue Methode zum Nachweis der Spaltöffnungsbewegung bei den Coniferen. *Ber. d. Dtsch. Botan. Ges.* **30**, 452. 1912.
- DETO, C.: Über die Bedeutung der ätherischen Öle bei Xerophyten. *Flora* **92**, 147. 1903.
- DIELS, L.: Vegetationsbiologie von Neuseeland. *Engler, Botan. Jahrb.* **22**, 202. 1897.
- DIXON, H. H. (1): On the effects of stimulative and anaesthetic gases on transpiration. *Proc. of the Roy. Irish Acad.* **4**, 618. 1896—1898.
- (2): Transpiration into a saturated atmosphere. *Ebenda* **4**, 627. 1896 bis 1898.
- (3): Note of the rôle of osmosis in transpiration. *Ebenda* **3**, 767, 3. ser. Dublin 1896. Ferner: Notes from the Botan. School of Trinity Coll. Dublin 1897. 35.
- (4): A transpiration model. *Proc. of the Roy. Irish Acad. Dublin Soc. N. S.*, **10**, 114. Dublin 1903.
- (5): Transpiration and the ascent of sap. *Progr. Rei Botanicae* **3**, 1. 1909.
- (6): Transpiration and the ascent of sap in plants. London: MacMillan Co. London 1915.
- DOLL, T.: Über die Sonnen- und Schattenblätter einiger Bäume. *Journ. of Coll. Science Imp. Univ. Tokyo* **40**, 1. 1917.
- DUHAMEL DU MONCEAU: La physique des arbres où il est traité de l'anatomie des plantes et de l'économie végétale. Paris 1758. Deutsche Übersetzung von Chr. Oelhafen von Schoellenbach. Nürnberg 1764.
- DUTROCHET, H. (1): L'agent immédiat du mouvement vital dévoilé dans la nature et dans son mode d'action chez les végétaux. Paris 1826.
- (2): Mémoire sur les organes aërières des végétaux et sur l'usage de l'air que contiennent ces organes. *Ann. des sciences nat. Bot.* **25**, 242. 1832.
- (3): Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux. **1**, 334. Paris 1837.
- (4): Des causes de la progression de la sève. *Mém. pour servir à l'hist. anatom. et physiol. des végétaux et des animaux.* **1**, 389. Paris 1837.
- DUTROCHET, M.: Recherches sur la chaleur propre des êtres vivans à basse température. *Ann. des sciences nat. Bot.* **13**, 5. 1840.
- EBERHARDT, P. H.: Influence de l'air sec et de l'air humide sur la forme et la structure des végétaux. *Ebenda*, 8. sér., **18**. 1903.
- EBERT, O. (1): Beitrag zu den Untersuchungen über die Entstehungsweise des Palisadenparenchyms. *Diss. Freiburg i. Br.* 1887.
- (2): Die Transpiration der Pflanzen und ihre Abhängigkeit von äußeren Bedingungen. Marburg: Elwert 1889.
- ECKERSON, S. H.: The number and size of the stomata. *Botan. Gaz.* **46**, 221. 1908.

- EDER, C.: Untersuchungen über die Ausscheidung von Wasserdampf bei den Pflanzen. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I. 72, 241. 1875.
- ERMAN, C.: Über Lichtorientierungen bei Irisblättern. Botaniska Notiser Lund 1926. 45.
- ERRARA, L.: Ein Transpirationsversuch. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. Berlin. 4, 16. 1886.
- FABER, F. C.: Zur Physiologie der Mangroven. Ebenda 41, 227—234. 1923.
- FITTING, H. (1): Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. Zeitschr. f. Botanik 3, 209. 1911.
- (2): Aufgaben und Ziele einer vergleichenden Physiologie auf geographischer Grundlage. Jena 1922.
- (3): Die ökologische Morphologie der Pflanzen. Jena 1926.
- FLEISCHER, E.: Die Schutzeinrichtungen der Pflanzenblätter gegen Vertrocknung. 16. Bericht üb. d. K. Realgymnasium Döbeln. 1885.
- FLEISCHMANN, W. und HIRZEL, G.: Untersuchungen über den Hopfen. Landwirtschaftl. Versuchsstationen. Herausgeg. von Nobbé. 9, 178. 1867.
- FREEMAN, G. F. (1): A method for the quantitative determination of transpiration in plants. Botan. Gaz. 46, 118—129. 1908.
- (2): Studies in evaporation and transpiration. Ebenda 70, 190—210. 1920.
- GALLENKAMP, W. (1): Über den Zusammenhang von Windgeschwindigkeit und Verdunstung. Meteorol. Zeitschr. 34. 1919.
- (2): Versuche über den Zusammenhang von Verdunstungsmenge und Größe der verdunstenden Fläche. Ebenda 36. 1919.
- GANONG, W. F.: New precision applicances for use in plant physiology. II. Serie 3. Autographic transpirometer; Serie 4. Adjustable leaf clasp. Botan. Gaz. 39, 145. 1905. III. Serie 7. Aluminium shells for transpiration experiments. Ebenda 41, 212. 1906.
- GARREAU: Recherches sur l'absorption et l'exhalation des surfaces aerienne des plantes. Ann. des sciences nat. Bot. 13, sér. III, 321. 1849.
- GATES, F. C.: Xerofotic movements in leaves. Botan. Gaz. 61, 399. 1916.
- GAY-LUSSAC: Extrait d'un mémoire sur le froid produit par l'évaporation des liquides. Ann. de chim. et de physique 21, 82. 1822.
- GEIGER, R.: Das Klima der bodennahen Luftschicht. Die Wissenschaft 78. Braunschweig 1927.
- GENEAU DE LAMARTIÈRE, L.: Recherches physiol. sur les feuilles développées à l'ombre et au soleil. VI. Transpiration. Rev. gén. de Botan. 4, 529. 1892.
- (2): Sur la respiration, la transpiration et les poids sec des feuilles développées au soleil et à l'ombre. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 115, 521. 1892.
- GIDDINGS, L. A.: Transpiration of *Silphium laciniatum*. Plant World 17, 309. 1914.
- GILG, E.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie der xerophilen Familien der *Restionaceae*. Engler, Botan. Jahrb. 13, 541. 1891.
- GILTAY, E. (1): Vergleichende Studien über die Stärke der Transpiration in den Tropen und im mitteleuropäischen Klima. Jahrb. f. wiss. Botanik 30, 615. 1897.
- (2): Die Transpiration in den Tropen und in Mitteleuropa II. Ebenda 32, 477. 1898.
- (3): Die Transpiration in den Tropen und in Mitteleuropa III. Ebenda 34, 405. 1900.
- (4): Nochmals über die Transpiration in den Tropen und in Mitteleuropa. Beih. z. Botan. Zentralbl. 9, 112. 1900.

- v. GOEBEL, K. (1): Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. *Botan. Zeitg.* **38**. 1880.
- (2): Pflanzenbiologische Schilderungen. Marburg: Elwert. I. Teil 1889. II. Teil 1891.
- (3): Das Rumphius-Phänomen und die primäre Bedeutung der Blattgelenke. *Biol. Zentralbl.* **36**, 49. 1916.
- (4): Einleitung in die experimentelle Morphologie. Leipzig und Berlin 1908.
- (5): Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. 2. Aufl. Jena 1924.
- (6): Die Wasseraufnahme der Flechten. *Ber. d. Dtsch. Botan. Ges.* **44**, 158. 1926.
- (7): Ein Beitrag zur Biologie der Flechten. *Ann. du jardin botan. Buitenzorg* **36**, 1. 1926.
- GOEBELER, E.: Die Schutzvorrichtungen am Stammscheitel der Farne. *Flora* **69**, 487. 1886.
- GRADMANN, H.: Die Windschutzöffnungen an den Spaltöffnungen der Pflanzen. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **62**, 449. 1923.
- GRIESEBACH: Die Vegetation der Erde.
- GROSSMANN (1): Beitrag zur Geschichte und Theorie des Psychrometers. *Meteorol. Zeitschr.* **24**. 1889.
- (2): Die Psychrometerformel. *Annalen der Hydrogr. u. maritimen Meteorologie.* 44. Jahrg. 1916.
- GUETTARD, J. STEPH.: Mémoire sur la transpiration insensible des plantes. *Hist. de l'acad. royale des sciences. Paris.* I. mémoire 1748. 569. II. mémoire 1749. 265.
- GÜNZ, M.: Untersuchungen über die anatomische Struktur der Gramineenblätter in ihrem Verhältnis zu Standort und Klima. Leipzig 1886.
- GUPPENBERGER, L.: Versuche über Pflanzentranspiration. 7. Jahresber. d. Vereins f. Naturkunde in Österreich ob der Enns. Linz 1876. 1.
- v. GUTTENBERG, H.: Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das immergrüne Laubblatt der Mediterranflora. *Engler, Botan. Jahrb.* **38**, 383. 1907.
- HABERLANDT, F.: Wissenschaftlich-praktische Untersuchungen aus dem Gebiet des Pflanzenbaues **2**, 156. 1877.
- HABERLANDT, G. (1): Zur Physiologie der Lenticellen (Arb. aus dem pflanzenphysiol. Inst. d. Wiener Univ.). *Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl.* **72**, 175. 1875.
- (2): Über Wasser sezernierende und absorbierende Organe. I u. II. *Ebenda* **103**. 1894. **104**. 1895.
- (3): Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1904.
- (4): Die Schutz Einrichtungen in der Entwicklung der Keimpflanze. Wien: C. Gerolds Sohn 1877.
- (5): Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **17**, 359. 1886.
- (6): Physiologische Pflanzenanatomie 1918.
- HALES, STEFAN: Vegetable statics, or on account of some statical experiments on the sap in vegetables. London 1727. Deutsche Übersetzung mit einer Vorrede von Wolff, Halle 1748.
- HAMORAK, N.: Ein neuer Transpirograph. *Ber. d. dtsch. botan. Ges.* **46**, 2. 1928.
- HANN-SÜRING: Lehrbuch der Meteorologie. 4. Aufl. Leipzig 1926.
- HANSEN, A. (1): Experimentelle Untersuchungen über Beschädigung der Blätter im Wind. *Flora* **93**, 32. 1904.

- HANSEN, A. (2): Die Vegetation der ostfriesischen Inseln. Ein Beitrag zur Pflanzengeographie, besonders zur Kenntnis der Wirkung des Windes auf die Pflanzenwelt. Darmstadt 1901.
- HARTIG, TH.: Verdunstung von Zweigspitzen in unbelaubtem Zustande. Botan. Zeitg. 21, 261. 1863.
- HAURI, H. (1): *Anabasis aethioides*. Eine Polsterpflanze der algerischen Sahara. Botan. Zentralbl., Beih., 28, 323. 1912.
- (2): Anatomische Untersuchungen an Polsterpflanzen nebst morphologischen und ökologischen Notizen. Ebenda 33, 275. 1916.
- HAURI, H. und SCHRÖTER, C.: Versuch einer Übersicht der siphonogamen Polsterpflanzen. Engl. Botan. Jahrb. 50 (Supplementband), S. 618, 1914.
- HEDWIG, J.: Von den Ausdünstungswegen der Gewächse. Sammlung zerstreuter Abhandl. über botan.-ökonom. Gegenstände 1, 116. Leipzig 1793.
- HEILBRONN, A.: Über die experimentelle Beeinflussung der Blattnervatur. Biol. Zentralbl. 46, 477. 1926.
- HEILBRONN, O.: Contributions to the ecology of the Ecuadorian Paramos with special reference to the cushion plants and osmotic pressure. Svensk Botan. Tidskr. 19, 153. 1925.
- HELLRIEGEL, H.: Beiträge zu den naturwissenschaftlichen Grundlagen des Ackerbaues 1883.
- HESSELMANN, H.: Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. Botan. Zentralbl., Beih., 17, 311. 1904.
- HEUSER, W.: Untersuchungen über den anatomischen Bau des Weizenblattes je nach seiner Höhe des Standortes am Halme und unter dem Einfluß äußerer Bedingungen. Kühn-Archiv 6, 391. 1915.
- HILDEBRAND: Über die Schwimmblätter von *Marsilia* und einigen anderen amphibischen Pflanzen. Botan. Zeitg. 1870. 22.
- HOFMEISTER: Pflanzenzelle 1867. 238.
- v. HÖHNEL, F. (1): Über das Welken abgeschnittener Sprosse. Wissenschaftl. prakt. Untersuchungen a. d. Gebiete d. Pflanzenbaues. Herausgeg. von Fr. Haberlandt, 2, 120. Wien 1877.
- (2): Über den Gang des Wassergehaltes und der Transpiration bei der Entwicklung des Blattes. Wollny: Forschungen a. d. Gebiete der Agrikulturphysik 1, 299. 1878.
- (3): Über die Transpirationsgröße der forstlichen Holzgewächse mit Beziehung auf die forstlich-meteorologischen Verhältnisse. Mitt. a. d. forstl. Versuchswesen Österreichs 2. Wien 1879.
- (4): Weitere Untersuchungen über die Transpirationsgröße der forstlichen Holzgewächse. Ebenda 2. Wien 1880.
- HOHNFELDT, R.: Über das Vorkommen und die Verteilung der Spaltöffnungen auf unterirdischen Pflanzenteilen. Inaug.-Diss. Königsberg 1880.
- HOLTERMANN, K. (1): Anatomisch-physiologische Untersuchungen in den Tropen. Die Transpiration der Pflanzen in den Tropen. Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. 30, 656. 1902.
- (2): Über den Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Anatom.-physiol. Untersuchungen in den Tropen. Leipzig: W. Engelmann 1907. 249 S., 16 Tafeln, 6 Vegetationsbilder.
- HONERT, T. H. VAN DEN: Koolzuurassimilatie en beperkende Factoren. Diss. Utrecht 1928.
- HOWES, F.: Researches on the vegetation of Natal. I, 2. A new Calcium chloride method for measuring the resistance of water loss in leaves. Mem. Bot. Surv. South Africa 5, 23. 1923.
- HUBER, B. (1): Transpirationen in verschiedener Stammhöhe. I. *Sequoia gigantea*. Zeitschr. f. Botanik 15, 465. 1923.



- HUBER, B. (2): Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung der Pflanze. (Vorl. Mitt.) Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. **42**, 19. 1924.
- (3): Die Beurteilung des Wasserhaushaltes der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Botanik **64**, 1. 1924.
- (4): Eine einfache Methode zur Messung der Verdunstung am Standort. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. **42**, 19. 1924.
- (5): Psychrometerdifferenz als Verdunstungsmaß. Eine Richtigstellung. Ebenda **44**, 321. 1926.
- (6): Ökologische Probleme der Baumkrone. Planta **2**, 476. 1926.
- (7): Zur Methodik der Transpirationsbestimmung am Standort. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. **45**, 611. 1927.
- (8): Zur Physik der Spaltöffnungstranspiration. I. Das maximale Diffusionsvermögen von Porenmembranen. II. Die Abhängigkeit der Verdunstungsgröße von der Porendichte. Ebenda **46**, 610. 1928.
- IWANOFF, L. A. (1): Über die Transpiration der Holzgewächse im Winter I. Ebenda **42**, 45. 1924. II. Ebenda **42**, 210. 1924.
- (2): Zur Methodik der Transpirationsbestimmung am Standort. Ebenda **46**, 306. 1928.
- ILJIN, W. S., NAZAROWA, P. and OSTROWSKAJA, M.: Osmotic pressure in roots and in leaves in relation to habitat moisture. Journ. of Ecol. **4**, 160. 1916.
- JACCARD, P.: Influence de la pression des gaz sur le développement des végétaux. Rev. gén. d. botan. **5**. 1893.
- JÄGER, G.: Die Fortschritte der kinetischen Gastheorie. 2. Aufl. Braunschweig 1919.
- JEFFREYS, H.: Some problems of evaporation. Philosoph. Mag. 6. Ser., **35**, 270. 1918.
- JELINEKS Psychrometertafeln, erweitert und vermehrt von J. HANN, neu herausgeg. und mit Hygrometertafeln versehen von J. M. PERNER. 5. Aufl. Leipzig 1903.
- JOHOW, F.: Über die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu den Standortverhältnissen. Jahrb. f. wiss. Botanik **15**, 282. 1884.
- JUMELLE, H.: Influence des anaesthésiques sur la transpiration des végétaux. Rev. gén. de botan. **2**, 417. Paris 1890.
- JUST, L.: Untersuchungen über den Widerstand, den die Hautgebilde der Verdunstung entgegenstellen. Mitt. a. d. pflanzenphysiol. u. agrikult. Laborat. des Polytechn. Inst. Karlsruhe 1874. 11.
- KAMERLING, Z. (1): Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen. Flora **84**, 1. 1897.
- (2): Kleine Notizen. 1. Kobaltpapier; 2. Das Infiltrationsverfahren; 3. Hydathoden. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. **31**, 483. 1913.
- KARSTEN, G.: Über Kompaßpflanzen. Flora **111/112**, 48. 1918.
- KEEBLE, F. W.: The hanging foliage of certain tropical trees. Ann. of Botany **9**, 59. 1895.
- KEENER, A. E. A.: A study of the factors concerned in the redding of leaves of *Diervilla Lonicera*. Americ. Journ. of Botany. **11**, 61. 1924.
- KELLER, R. (1): Die Transpiration der Pflanzen und ihre Abhängigkeit von äußeren Bedingungen. Biol. Zentralbl. **9**, 449. 1889.
- (2): Die Verdunstung der Pflanzen. Mitt. d. naturforsch. Ges. Winterthur **2**. 1900.
- KERNER v. MARILAUN: Das Pflanzenleben. Leipzig und Wien 1916.
- KLEBAHN, H.: Über die Struktur und Funktion der Lenticellen. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. **1**, 113. 1883.
- KLEBS, G.: Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.

- KNIGHT, TH. A.: Account of some experiments on the descent of the sap in trees. *Philosoph. Transact.* **2**, 277. 1803.
- KNIGHT, R. C. (1): A convenient modification of the Porometer. *New Phytologist* **14**, 212. 1915.
- (2): On the use of the porometer in stomatal investigation. *Ann. of Botany* **30**, 57. 1916.
- (3): Relativ transpiration as a measure of the intrinsic transpiring power of a plant. *Ebenda* **31**, 221. 1917.
- (4): The interrelations of stomatal aperture, leaf water content and transpiration rate. *Ebenda* **31**, 221. 1917.
- (6): Further observations on the transpiration stomata, leaf water content and wilting plants. *Ebenda* **36**, 361. 1922.
- KNOBLAUCH, E.: *Ökologische Anatomie der Holzpflanzen der südafrikanischen immergrünen Buschregion*. Tübingen 1896.
- KNOP, W.: Einige Bestimmungen der Quantitäten Wasser, welche die Pflanzen durch die Blätter verdunsten. *Landwirtschaftl. Versuchsstat. von Nobbe* **6**, 239. 1864.
- KOHL, F. G.: (1) Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe. Braunschweig: H. Bruhn 1886. 94.
- (2) Über Assimilationsenergie und Spaltöffnungsmechanik. *Botan. Zentralbl.* **64**. 1892.
- KRATZMANN, E.: Sonnen- und Schattenblätter bei *Asarum europaeum*. *Österreich. botan. Zeitschr.* **64**, 169. 1914.
- KRAUS, G. (1): Anemometrisches vom Krainberg bei Gambach. 1904.
- (2): Über den Nanismus unserer Muschelkalkpflanzen. *Verhand. d. physik.-med. Ges., Würzburg, N. F.*, **38**, 193. 1906.
- (3): Boden und Klima auf kleinstem Raum. Jena 1911.
- KRÖBER, E.: Ist die Transpirationsgröße der Pflanze ein Maßstab für ihre Anbaufähigkeit. *Landwirtschaftl. Jahrb.* **24**, 503. 1895.
- KRUITZKY: Beobachtungen über die Transpiration der Gewächse. *Botan. Zeitg.* **38**, 87. 1882.
- KUNTZE, O.: Die Schutzmittel der Pflanzen gegen Wetterungunst und Tiere. Leipzig 1877.
- LAIDLAW, C. G. and KNIGHT, R. C.: A description of a recording porometer and a note on a stomatal behavior during wilting. *Ann. of Botany* **30**, 47. 1916.
- LARMOR, J.: Transpiration through leaf stomata. *Philosoph. Mag.* **35**. 1918.
- LASPEYERS: *Ann. d. Physik und Chemie, N. F.*, **2**, 478. 1878.
- LEAVITT, R.: A psychrometer applicable to the study of transpiration. *Americ. Journ. of Science, 4. Ser.*, **5**, 440. New Haven 1898.
- LEBEDINCEV, E.: Physiologische und anatomische Besonderheiten der in trockener und in feuchter Luft gezogenen Pflanzen. *Ber. d. Dtsch. Botan. Ges.* **45**, 83. 1927.
- LECLERC, A.: De la transpiration dans les végétaux. *Ann. des sciences nat. Bot., sér. 6*, **16**, 231. 1883.
- LEICK, E. (1): Untersuchungen über die Blütenwärme der Araceen. Greifswald 1910.
- (2): Über das thermische Verhalten der Vegetationsorgane. *Sep. a. d. naturwiss. Ver. f. Neuvorpommern und Rügen* **43**, 3. 1911.
- (3): Die Erwärmungstypen der Araceen und ihre blütenbiologische Bedeutung. *Ber. d. Dtsch. Botan. Ges.* **33**, 518. 1915.
- (4): Über Wärmeproduktion und Temperaturzustand lebender Pflanzen. *Biol. Zentralbl.* **36**. 1916.

- LEICK, E. (5): Über Wärmeproduktion bei keimendem Samen. *Beih. z. Botan. Zentralbl.* **33**, 1. 1917.
- (6): Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes auf die Spaltöffnungen unterseitiger und oberseitiger Stomata desselben Blattes. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **67**, 1. 1927.
- LEIST, K.: Über den Einfluß des alpinen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. *Mitt. d. naturforsch. Ges. in Bern* 1890. 159.
- LEITGEB, H.: Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsapparate. *Mitt. d. botan. Inst. Graz* **1**, 123. 1886.
- LESAGE, P. (1): Recherches expérimentales sur les modifications des feuilles chez les plantes maritimes. *Rev. gén. de botan.* **2**, 55. 1890.
- (2): Etudes sur les variations des pallisades dans les feuilles. Concordance entre une augmentation du tissu palissadique et un excès de transpiration. *Bull. de la soc. scient. et méd. de l'ouest. Rennes* **3**, 89. 1894.
- LEWAKOFFKI, N.: Zur Frage über den Einfluß des Mediums auf die Form der Pflanzen. *Gelehrte Schriften der kaiserl. Univ. Kasan* 1873. 594. *Ref. Botan. Jahrb.* 1873.
- LINSBAUER, L. und LINSBAUER, K.: Ein selbstregistrierender Transpirationsapparat. *Vorschule der Pflanzenphysiologie*. Wien: Konegen 1906. 2. Aufl. 1911.
- LINSBAUER, K.: Zur physiologischen Anatomie der Epidermis und des Durchlüftungsapparates der Bromeliaceen. *Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl.* **120**, 319. 1911.
- LIPPOLD, E.: Anpassung der Zwergpflanzen des Würzburger Wellenkalkes nach Blattgröße und Spaltöffnungen. *Aus der Pflanzenwelt Unterfrankens. III. Würzburg.*
- LIVINGSTON, B. E. (1): The relation of desert plants to soil moisture and to evaporation. *Carnegie Inst. of Washington*. Nr. 50. 1906.
- (2): The physics of transpiration in plants. *Ebenda*, Yearbook 8 for 1909. 62.
- (3): Evaporation and soil moisture. *Ebenda*, Yearbook 10 for 1911.
- (4): The resistance offered by leaves to transpirational water loss. (Prelimin. abstr.) *John Hopkins Univ. Circ.* **242**, 11—13. 1912.
- (5): A rotating table for standardizing porous cup Atmometers. *Plant World* **15**, 157. 1912.
- (6): The resistance offered by leaves to transpirational water loss. *Ebenda* **16**, 1. 1913.
- (7): Influence of humidity and illumination on transpiration. *Ebenda* **17**, 216. 1914.
- (8): Atmometry and the porous Cup Atmometer. *Ebenda* **18**, 21, 51, 95, 143. 1915.
- (9): Spherical porous cups for Atmometry. *Carnegie Inst. of Washington, Yearbook* 13.
- (10): A modification of the Bellani porous plate Atmometer. *Science, N. S.*, **41**, 272. 1915.
- (11): Porous clay cones for the autoirrigation of potted plants. *Plant World* **21**. 1918.
- (12): Studies upon the influence of solar radiation on the rate of transpirational water loss from plants. *Carnegie Inst. of Washington, Yearbook* **22**, 288. 1923.
- (13): Dynamic relations between plant and soil, with special reference of supply of water and oxygen. (Laborat. of Plant Physiol., Johns Hopkins Univ., Baltimore.) *Proc. of the Nat. Acad. of Sciences (U. S. A.)* **14**, Nr. 4, 293. 1928.

- LIVINGSTON, B. E. and BAKKE, A. L.: The transpiring power of plant foliage as measures by the method of standardizes hygrometric paper. Carnegie Inst. of Washington, Yearbook 13 for 1914.
- LIVINGSTON, B. E. and BROWN, W. H.: The resistance offered by leaves to transpirational water loss. Plant World 16, 1. 1913.
- — Relation of the daily march of transpiration to variations in the water content of foliage leaves. Botan. Gaz. 53, 309. 1922.
- LIVINGSTON, B. E. and HOPPING, ALEITA: Permanent standardization of cobald chlorid paper for use in measuring the transpiring power of plants surfaces. Carnegie Inst. of Washington, Yearbook 13 for 1914.
- LIVINGSTON, B. E. and SAMPSON, H. C.: Atometric Units. Ebenda, Yearbook 13 for 1914.
- LIVINGSTON, B. E. and SHREVE, E. B.: Improvements in the method for determining the transpiration power of plant surfaces by hygrometric paper. Plant World 19, 287. 1916.
- LIVINGSTON, B. C. and THONE, F. A.: Simplified non absorbing mounting porous porcelain Atmometer. Science, N. S., 52, 85. 1920.
- LLOYD, F. E.: The physiology of stomata. Carnegie Inst. of Washington, Nr. 82. 1908.
- LOFTFIELD, J. V. G.: The behaviour of stomata. Ebenda Nr. 314. 1921.
- LOHR, P. L.: Untersuchungen über die Blattanatomie von Alpen- und Ebenenpflanzen. Recueil des travaux botan. néerlandées 16, 1. 1919.
- LOSCHMIDT, J.: Experimentaluntersuchungen über die Diffusion von Gasen ohne poröse Scheidewände. I. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. II. 56, 367. 1870. II. Ebenda 57, 468. 1870.
- MAC DOUGAL, D. T.: A convenient potometer. Botan. Gaz. 24, 110. London 1897.
- MAC MILAN, C.: Anaesthetics and transpiration. Ebenda 1890. 28.
- MAQUENNE: Recherches sur la détermination des pouvoirs absorbants et diffusifs des feuilles. Ann. Agron. 6, 1880.
- MARIOTTE, Edme (1): Essais de physique. Premier essay de la végétation des plantes 12, 98. Paris 1679.
- (2): Oeuvres de Mariotte. Leide. 1, 121. 1717.
- MARLOTH, R. (1): Das Kapland. Wissenschaftl. Ergebn. d. dtsh. Tiefsee-expedition (Dampfer Valdivia 1898/99). Jena 1908.
- (2): Die Schutzmittel der Pflanzen gegen übermäßige Insolation. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 27, 362. 1909.
- (3): Weitere Beobachtungen über die Wasseraufnahme der Pflanzen durch oberirdische Organe. Ebenda 44, 448. 1926.
- MARVIN, C. F.: Methods and apparatus for the study of evaporation. II. Instruments monthly weath. Rev. 37, 182. 1909.
- MASURE, F. (1): Recherches sur l'évaporation de l'eau libre etc. Botan. Zentralbl. 1881. 307.
- (2): Recherches sur l'évaporation de l'eau libre, de l'eau contenue dans les terres arables et sur la transpiration des plantes. Ann. agronom. 6, 441. Paris 1880.
- MEIGEN, F.: Biologische Beobachtungen aus der Flora Santiagos in Chile. Engler, Botan. Jahrb. 18, 394. 1894.
- MER, E.: Recherches sur les causes de la structure des feuilles. Bull. de la soc. botan. de France 30, 2. sér., 110.
- MERGET, A. (1): Sur les fonctions des feuilles dans les phénomènes d'échanges gazeux entre les plantes et l'atmosphère; rôles des stomates. Cpt. rend. 84, 376. Paris 1877.

- MERGET, A. (2): Sur les fonctions des feuilles. Rôle des stomates dans l'exhalation et dans l'inhalation des vapeurs aqueuses par les feuilles. *Ebenda* **87**, 293. Paris 1878.
- v. MESCHAJEFF: Über die Anpassungen zum Aufrechterhalten der Pflanzen und die Wasserversorgung bei der Transpiration. *Bull. de la soc. imp. d. naturalist. de Moscou* 1882. Nr. 4. 1883.
- MEYER, BERNARD S.: The measurement of the rate of watervapor loss from leaves under standard conditions. *Dep. of Botany, Ohio State Univ. Columbus*. *Americ. Journ. of Botany* **14**, Nr. 10, 582. 1927.
- MEYER, O. E.: Die kinetische Theorie der Gase. Breslau 1877; 2. Aufl. Breslau 1895.
- MEZ, C.: Physiologische Bromeliaceenstudien. I. *Jahrb. f. Botanik* **40**, 158. 1904.
- MILLER, E. C. and SAUNDERS, A. R.: Some observations on the temperature of the leaves of crop plants. *Journ. of Agricult. Research* **26**, 15. 1923.
- MOHL, H.: Welche Ursachen bewirken die Erweiterung und Verengung der Spaltöffnungen? *Botan. Zeitg.* **14**, 697. 1856.
- MOLISCH, H. (1): Zur Kenntniss der Thyllen. *W. I. W. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl.* **97**. 1888.
- (2): Über hochgradige Erwärmung lebender Laubblätter. *Botan. Zeitg.* **66**, H. 1, 221. 1908.
- (3): Das Offen- und Geschlossenein der Spaltöffnungen, veranschaulicht durch eine neue Methode (Infiltrationsmethode). *Zeitschr. f. Botanik* **4**, 106. 1912.
- MORREN, E.: Détermination du nombre des stomates chez quelques végétaux indigènes ou cultivés en Belgique. *Bull. de l'acad. roy. des sciences de Belgique* **16**, 2. sér., 1863.
- MUENSCHER, L. C.: A study of the relation of transpiration to the size and number of stomata. *Americ. Journ. of Botany* **2**, 487. 1915.
- MÜLLER, N. J. C. (1): Die Anatomie und die Mechanik der Spaltöffnungen. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **8**, 75. 1872.
- (2): Die Verdunstungsgröße verschiedener Pflanzenblätter. *Botanische Untersuchungen von MÜLLER* **1**, 155. Heidelberg 1877.
- MUNTINGH: Waare Oeffening der planten. Amsterdam 1672.
- MUSCHEMBROEK: Cours de physique. Ref. Unger, Exantheme. 57.
- NEGER, F. W. (1): Eine abgekürzte Jodprobe. *Ber. d. Dtsch. Botan. Ges.* **30**, 93. 1912.
- (2): Spaltöffnungsschluß und künstliche Turgorsteigerung. *Ebenda* **30**, 179. 1912.
- (3): Studien über die Resupination von Blättern. *Flora* **104**, 102. 1912.
- (4): Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage. Stuttgart 1913.
- (5): Die Atemwege der höheren Pflanzen. *Naturwissenschaften* **3**. 1915.
- (6): Die Wegsamkeit der Laubblätter für Gase. *Flora (Festschrift Stahl)* 1918. 152—161.
- (7): Beiträge zur Kenntniss des Baues und der Wirkung der Lenticellen. II. *Ber. d. Dtsch. Botan. Ges.* **40**, 306—313. 1922.
- NEILSON-JONES, W. A.: Selfrecording Porometer and Potometer. *New Phytologist* **13**, 353. 1914.
- NICHOLS, G. E.: The musch-rain correcting mounting for porous porcelain Atmometers. *Science* **57**, 26. 1923.
- NORDHAUSEN, M.: Über Sonnen- und Schattenblätter. I. *Ber. d. Dtsch. Botan. Ges.* **21**, 2. 1903. II. *Ebenda* **30**, 483. 1912.

- NUERNBERGK, E.: Beiträge zur Physiologie des Tagesschlafes der Pflanzen. Botan. Anhandl. 1925. H. 8.
- OTIS, CH. H.: The transpiration of emersed waterplants, its measurement and its relationships. Botan. Gaz. 58, 457. 1914.
- OVERTON, J. B.: Studies of the relation of the living cells to transpiration and sap flow in *Cyperus*. I. Ebenda 51, 28. 1911 und II. Ebenda 51, 102. 1911.
- PALLADIN, W.: Transpiration als Ursache der Formänderung etiolierter Pflanzen. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 8, 364. 1890.
- v. PALLICH, J.: Über die Verdunstung aus einem offenen, kreisförmigen Becken. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. II. 106, 384. 1897.
- PAULMANN, R.: Über die Anatomie des Laubblattes. Flora 107. 1914.
- PETHYBRIDGE, G. M.: A improved simple form of potometer. Science Proc. Roy. Dublin Soc. 1904.
- PFEFFER, W. (1): Studien zur Energetik der Pflanzen. Abh. d. mathem.-phys. Kl. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss. Leipzig 18, Nr. 3, 149. 1892.
- (2): Physiologie. II. S. 847ff. 1, 177. 1897.
- PFITZER, E.: Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botanik 7. 1870.
- PIESCHEL, E.: Über die Transpiration und Wasserversorgung der Hymenomyceten. Ein Beitrag zur Biologie der Hutzpilze. Botan. Archiv 8. 1924.
- PLENK, J.: Physiologia et pathologia plantarum. Viennae 1794. Franz. Übersetzung von P. CHANIN. Paris 1802.
- POOL, R. J. (1): The significance of transpiring power. Carnegie Inst. of Washington, Yearbook 20.
- (2): Xerophytism and comparative leaf anatomy in relation to transpiration power. Botan. Gaz. 76, 221. 1923.
- PORSCH, O.: Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena 1905.
- POTTER, C.: Observations on the protection of buds in the tropics. Journ. of the Linnean Soc. 28, 343. 1891.
- PRINGSHEIM, E. (1): Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botanik 43, 89. 1906.
- (2): Über die Transpiration bei *Fucus*. Ebenda 62, 244. 1923.
- RAFFENEAU-DELEILE: Evidence du mode respiratoire des feuilles de *Nelumbium*. Ann. des sciences nat. Bot. 16, 2. sér., 328. 1841.
- RAMME, G.: Die wichtigsten Schutzeinrichtungen der Vegetationsorgane der Pflanzen. I. und II. Teil. 1895/96. Progr. des Fr. Realgymnasiums, Berlin. 2, 13.
- REA, M. W.: Stomata and Hydathodes in *Campanula rotundifolia* an their relation to environment. New Phytologist 20, 56. 1921.
- REICHE, K.: Über polster- und deckenförmig wachsende Pflanzen. Verhandl. d. wiss. Ver. Santiago 2. 1893.
- RENNER, O. (1): Zur Morphologie und Ökologie der pflanzlichen Behaarung. Flora 99. 1908.
- (2): Beiträge zur Physik der Transpiration. Flora 100, 451. 1910.
- (3): Zur Physik der Transpiration. I. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 29, 125. 1911.
- (4): Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung. Flora 103, 171—247. 1911.
- (5): Zur Physik der Transpiration. II. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 30, 572—575. 1912.
- (6): Theoretisches und Experimentelles zur Kohäsionstheorie der Wasserbewegung. Jahrb. f. wiss. Botanik 56, 617. 1915.

- REYNOLDS, R.: The effect of bloom on the transpiration of leaves. Bull. of Oberlin Coll. Labor. 9, 1. 1898.
- RIPPEL, A.: Der Einfluß der Bodenfeuchtigkeit auf den anatomischen Bau der Pflanzen, insbesondere von *Sinapis alba*. Beih. z. Botan. Zentralbl. 36, Abt. I, 187. 1919.
- RISLER, E.: Recherches sur l'évaporation. Arch. des sciences phys. et. nat. de la bibliothèque univers. 1871; 2. édition 1879.
- ROBERTSON, R. A. and WILKIE, S. J.: A new method of contineous automatic registration of transpiration. Transact. of the Botan. Soc. Edinburgh 26, 432. 1915.
- RODEWALD, H.: Quantitative Untersuchungen über die Wärme- und Kohlen-säureabgabe atmender Pflanzenteile. Jahrb. f. wiss. Botanik 18, 263. 1887.
- ROSANOFF, S.: Über den Bau der Schwimmorgane von *Desmanthus natans* WILLD. Botan. Zeitg. 1871. 829.
- ROSENBERG, O. (1): Über die Transpiration der Halophyten. Ofversigt af Kongl. Vetenskaps Akad. Förhandl. Stockholm 1897. 531.
- (2): Über die Transpiration mehrjähriger Blätter. Medd. fram Stockholms Högskola Nr. 201. Ofversigt af Kon. Svenska Akad. Förhandl. 1900.
- ROTH, E.: Über einige Schutz Einrichtungen der Pflanzen gegen übermäßige Verdunstung. Sammlung v. Vortr. von R. VIRCHOW und W. WATTENBACH, N. F., 10. Ser., H. 218. Hamburg 1895.
- RÜBEL, E.: Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Wasserleitungsbahn und Transpirationsverhältnissen bei *Helianthus annuus*. Beih. z. Botan. Zentralbl. 37, 1. 1920.
- RUDOLPH, K.: Epidermis und epidermale Transpiration. Botan. Archiv 9, 49. 1925.
- RUHLAND, W.: Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceen. Jahrb. f. wiss. Botanik 55, 409. 1915.
- Russisch geschriebene, schwer zugängliche Literatur ist in das Literaturverzeichnis sehr unvollständig aufgenommen.
- SACHS, J. (1): Über Verdunstungsphänomene in Pflanzen. Flora 39, 613. 1856.
- (2): Beiträge zur Lehre von der Transpiration der Gewächse. Botan. Zeitg. 18, 121. 1860.
- (3): Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen. Leipzig 1865.
- SALINSKY, W.: Über die charakteristischen Merkmale der Xerophilie bei den Pflanzen des S. O. I. Generalversammlung der russ. Botaniker. Petr. 1921 (russisch).
- SAMPSON, A. W. and ALLEN, L.: Influence of physical factors on transpiration. Minnesota Botan. Studies 1, Ser. 4, 33. 1909.
- SASSENFELD, M.: Temperaturmessungen an Laubblättern. Meteorolog. Zeitschr. 1924. 392.
- SAYRE, J. D. (1): The relation of hairy leaf coverings to the resistance of leaves to transpiration. Ohio Journ. of Science 20. 1919.
- (2): A recording atmometer. (Dep. of Botany, Ohio State Univ., Columbus.) Ecol. 9, Nr. 2, 123—125. 1928.
- SAUVAGEAU, M. C.: Sur les feuilles de quelques monocotylédones aquatiques. Paris 1891.
- SCHAIBLE, F.: Physiologische Experimente über das Wachstum und die Keimung einiger Pflanzen unter vermindertem Luftdruck. Beitr. z. wiss. Botanik 4, 30. 1899.

- SCHECHNER, K.: Zur Kenntnis des absteigenden Wasserstromes. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I. 118, 917. 1909.
- SCELLENBERG, H. C.: Beiträge zur Kenntnis vom Bau und Funktionen der Spaltöffnungen. Botan. Zeitg. 54, 170. 1896.
- SCHENCK, H.: Über Strukturveränderung submers vegetierender Landpflanzen. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 2, 481—486. 1884.
- SCHIMPER, A. F. W.: Über Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration, besonders in der Flora Javas. Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. 40, 1045. 1890.
- SCHIRMER, K.: Zur Kenntnis der Transpiration saftreicher Pflanzen. Diss. d. Univ. Rostock. Leipzig 1873.
- SCHMIDT, W. (1): Messungen von Blattemperaturen in wüstenartiger Gegend. Meteorolog. Zeitschr. 1924. 128.
- (2): Der Massenaustausch in freier Luft und verwandte Erscheinungen. Probl. d. kosm. Physik 7. Hamburg 1925.
- (3): Zur Frage der Verdunstung. Ann. d. Hydrographie u. maritimen Meteorologie, 44. Jahrg. 1916.
- SCHMITZ, J.: Über die Eigenwärme der Pflanzen. Inaug.-Diss. Jena 1870.
- SCHMUCKER, TH.: Über den Einfluß narkotischer Stoffe auf Transpiration und Wasserleitung. Jahrb. f. wiss. Botanik 68, 771. 1928.
- SCHNEIDER, A.: Influence of anaesthetics on plant transpiration. Botan. Gaz. 18, 56. London 1893.
- SCHOUW, J. F.: Grundtraek til en almindelig Plantegeografie. Kopenhagen 1822.
- SCHRAMM, R.: Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. Flora 104, 225. 1912.
- SCHRÖDER, D.: Über den Verlauf des Welkens und die Lebensfähigkeit der Laubblätter. Diss. Göttingen 1909.
- SCHUBERT, J.: Eine neue Methode zur Messung der Verdunstung mit Hilfe des Psychrometers. Naturwissenschaften 13, 515. 1925.
- SCHWENDENER, S. (1): Die Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen. Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. 39. 1889.
- (2): Über Bau und Mechanik der Spaltöffnung. Monatsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. 1881. 833 ff.
- SEELIGER, R.: Über den Verlauf der Transpiration in den verschiedenen Altersstadien des Blattes. Diss. Göttingen 1911.
- SEELY, D. A.: Relation between temperature and crops. Monthly Weather Rev. 1917. 354.
- SENEBIER, J.: Physiologie végétale. Genève 1800.
- SENN, G.: Die Gestalt- und Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren. Leipzig 1908.
- SEYBOLD, A. (1): Über die Drehung bei der Entfaltungsbewegung der Blätter. Botan. Anhandl. Jena 1925. H. 6.
- (2): Qualitativ-kinematische Betrachtung über die Transpirations- und Diffusionsverhältnisse von Flächen mittlerer Blattgröße. Planta 4, 788. 1927.
- (3): Zur Klärung des Xerophytenproblems. Koning. Akad. van wetensch. Proc. 31, Nr. 2. 1928.
- (4): Die physikalischen Komponenten der pflanzlichen Transpiration. Monographien aus dem Gesamtgeb. d. wiss. Botanik. Berlin 1929.
- SEYBOLD, A. und VAN DER WEY, G. H.: Untersuchungen über iso- und heterokalorische Laubblätter. Recueils des travaux botan. néerl. 26. 1929.



- SHREVE, E. (1): Studies of Jamaican Hymenophyllaceae. *Botan. Gaz.* 51. 1911.
- (2): The daily march of transpiration in a desert perennial. *Carnegie Inst. of Washington*, Nr. 194. 1914.
- (3): Temperature, transpiration and water content of leaves. *Ebenda*, Yearbook 13. 1914.
- (4): Apparatus for determining the temperature of leaves. *Ebenda*, Yearbook 17. 1918.
- (5): The index of transpiration power of plants. *Ebenda*, Yearbook 17. 1918.
- (6): The role of temperature in the determination of the transpiring power of leaves by hygrometric paper. *Plant World* 22, 172. 1919.
- (7): A thermo-electrical method for determination of leaf temperature. *Ebenda* 22, 100. 1919.
- (8): Measuring the temperature of leaves. *Monthly Weather Rev.* 1919. 358.
- SIERP, H.: Über die Beziehungen zwischen Individualgröße, Organgröße und Zellgröße mit besonderer Berücksichtigung des erblichen Zwergwuchses. *Jahrb. f. wiss. Botanik* 53, 55. 1914.
- SIERP, H. und NOACK, K. L.: Studien zur Physik der Transpiration. *Jahrb. f. wiss. Botanik* 6, 459. 1921.
- SIERP, H. und SEYBOLD, A. (1): Untersuchungen zur Physik der Transpiration. *Planta* 3, 115. 1927.
- — (2): Kann die Transpiration aus einem multiperforaten Septum die einer gleich großen Wasserfläche erreichen? *Ebenda* 5, 616. 1928.
- — (3): Weitere Untersuchungen über die Verdunstung aus multiperforaten Folien mit kleinsten Poren. *Ebenda*. 1929.
- SIEVERS, F.: Über die Wasserversorgung der Flechten. *Wiss. Beilage z. 38. Jahresber. d. Landwirtschaftl. Schule Marienberg zu Helmstedt* 1908.
- SKIPPER, E. G.: The ecology of the gorse (*Ulex*) with special reference to the growth forms on hindheat common. *Journ. of Ecol.* 10, 24.
- SLOGTEREN, E. VAN: De Gasbeweging door het blad in verband met stomata en intercellulaire ruimten. *Diss. Groningen* 1917.
- SMITH, A. M.: On the internal temperature of leaves in tropical insolation, with special reference to the effect of their colour on the temperature; also observations on the periodicity of the appearance of young coloured leaves of trees growing on Peradeniya Gardens. *Ann. of the Roy. Botan. Gardens Peradeniya* IV. 5. 1909.
- SORAUER: Studien über Verdunstung. *Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik von E. WOLLNY* 3, H. 4/5, 4.
- STAHL, E. (1): Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Lenticellen. *Botan. Zeitg.* 56. 1873.
- (2): Über den Einfluß des sonnigen und schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. *Jena'sche Zeitschr. f. Naturwissenschaften* 16, N. F. 9. 1883.
- (3): Regenfall und Blattgestalt. *Ann. du jardin botan. Buitenzorg* 11, 98. 1893.
- (4): Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. *Botan. Zeitg.* 52, 117. 1894.
- (5): Über den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen. *Ebenda* 55, 71. 1897.
- (6): Zur Biologie des Chlorophylls. *Jena* 1909.
- STÄFELT, M. G.: Über die Wirkungsweise der Infiltrationsmethode von MOLISCH und einige Versuche mit derselben. *Svensk. Botan. Tidskrift* 10, 37. 1916.

- STEFAN, J. (1): Versuche über die Verdampfung. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I. **86**, 385. 1873.
- (2): Über die Verdampfung aus einem kreisförmig oder elliptisch begrenzten Becken. Ebenda, Kl. II. **83**, 943. 1881.
- STIER, A.: Zur Kenntnis der Verteilung der Spaltöffnungen bei Würzburger Muschelkalkpflanzen. Diss. Würzburg 1904.
- STEIN, EMMY (1): Bemerkungen zu der Arbeit von MOLISCH: Das Offen- und Geschlossenein der Spaltöffnungen, veranschaulicht durch eine neue Methode. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. **30**, 66. 1912.
- (2): Über Schwankungen der stomatären Öffnungsweiten. Diss. Jena 1913.
- STOCKER, O. (1): Über transversale Kompaßpflanzen. Flora **120**, 371. 1926. **121**. 1927.
- (2): Physiologische und ökologische Untersuchungen an Laub- und Strauchflechten. Ebenda **121**. 1927.
- STONE, G. E.: Physiological appliances. II. Method of determining hourly transpiration. Mass. Agric. Coll. Amherst. Torreya **4**. 1904.
- v. STRAKOSCH, S.: Über den Einfluß des Sonnen- und des diffusen Tageslichtes auf die Entwicklung von *Beta vulgaris*. Österr. botan. Zeitschr. **56**, 129. 1906.
- SÜSSENGUTH, A.: Über die Behaarungsverhältnisse der Würzburger Muschelkalkpflanzen. Diss. Würzburg 1904.
- SZYMKIEWICZ, DEZYDER: O niektórych zagadnieniach ekologii roślin (über einige Probleme der Pflanzenökologie). Kosmos, Bull. Soc. Polon. des Naturalistes. Leopold. 1920. 163 (polnisch mit ausführlicher französischer Zusammenfassung).
- TÉODORESCO, E. C.: L'athermanéité des essences végétales et la transpiration. Rev. gén. de botan. **35**, 382. 1923.
- THODAY, D.: On the behaviour during drought of leaves of two Cape species of Passerina with some notes of their anatomy. Ann. of Botany **35**, 585. 1921.
- TICHOMIROW, W.: Zur Frage über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Pflanzen der Trockengebiete. Mitt. d. Saratower Landwirtschaftl. Inst. 1927 (russisch).
- THOMAS, N. and FERGUSON, A.: On the reduction of transpiration observations. Ann. of Botany **31**, 241. 1917.
- TRANSEAU, E. N. (1): Apparatus for the study of comparative transpiration. Botan. Gaz. **52**, 54. 1911.
- (2): The relation of plant societies to evaporation.
- TRELEASE, S. F. and LIVINGSTON, B. E. (1): The daily march of transpiration power as indicated by the porometer and by standardized hygrometric paper. Journ. of Ecol. **4**, 1. 1916.
- (2): Foliar transpiring power and the DARWIN and PERTZ porometer. Carnegie Inst. of Washington, Yearbook **14**. 1915.
- TREVIRANUS, L.: Beiträge zur Pflanzenphysiologie. Göttingen 1811.
- TSCHAPLOWITZ, F. (1): Über Verdunstung und Substanzzunahme der Pflanzen. Landwirtschaftl. Versuchsstat. von NOBBE **20**, 74. 1878.
- (2): Untersuchungen über die Einwirkung der Wärme und der anderen Formen der Naturkräfte auf die Vegetationserscheinungen. Leipzig: Voigt 1882.
- (3): Gibt es ein Transpirationsoptimum? **41**, 353. Botan. Zeitg. 1883.
- TSCHIRCH, A. (1): Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort mit spezieller Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparates. Linnaea, N. F. **9**, 139. 1881.

- TSCHIRCH, A. (2): Beiträge zu der Anatomie und dem Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter. *Jahrb. f. wiss. Botanik* 13, 544. 1882.
- TUMANOW, J. J.: Ungenügende Wasserversorgung und das Welken der Pflanzen als Mittel zur Erhöhung ihrer Dürre-resistenz. *Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. E: Planta, Arch. f. wiss. Botanik* 3, H. 2/3, 391. 1927.
- UNGER, F. (1): Nehmen die Blätter der Pflanzen dunstförmiges Wasser aus der Atmosphäre auf? *Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl.* 9, 885. 1852.
- (2): Öffnen und Schließen der Spaltöffnungen bei Pflanzen. *Ebenda* 25, 459. 1857.
- (3): Neue Untersuchungen über die Transpiration der Pflanzen. *Ebenda* 44, 181. 1862.
- (4): Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Wien-Leipzig: Hartleben 1855. 173.
- URSPRUNG, A. (1): Die physikalischen Eigenschaften der Laubblätter. *Bibliotheca Botan.* 1903. H. 60.
- (2): Über das Eindringen von Wasser und anderen Flüssigkeiten in Interzellularen. *Beih. z. Botan. Zentralbl.* 41, H. 1, S. 15. 1924.
- VESQUE, J. (1): L'espèce végétale considérée au point de vue de l'anatomie comparée. *Ann. des sciences nat. Bot., 6. sér.,* 12. 1881.
- (2): De l'absorption de l'eau par les racines dans ses rapports avec la transpiration. *Ebenda* 4, 89. 1876.
- VESQUE, J. et VIET, CH. (1): De l'influence du milieu sur la structure anatomique des végétaux. *Ebenda* 9. 1881.
- (2): De l'influence du milieu sur la structure anatomique des végétaux. *Ebenda* 12, Nr. 3.
- VISCHER, W.: Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Jugend- und Formen xerophiler Pflanzen. *Flora* 108, 1. 1915.
- VÖCHTING, H.: Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Rhipsalideen. *Jahrb. f. wiss. Botanik* 9, 381. 1873.
- VOLKENS, G. (1): Die Kalkdrüsen der Plumbagineen. *Ber. d. Dtsch. Botan. Ges.* 2, 334. 1884.
- (2): Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane. *Jahresber. d. Botan. Gartens u. Botan. Museums Berlin* 2. 1884.
- (3): Zur Flora der ägyptischen Wüste. *Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss., Mathem.-naturw. Kl.* 6, 63. 1886.
- (4): Die Flora der ägyptischen Wüste auf Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen. Berlin 1887.
- (5): Über Pflanzen mit lackierten Blättern. *Ber. d. Dtsch. Botan. Ges.* 8, 120. 1890.
- VOSS, G.: Über Unterschiede im anatomischen Bau der Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite der Laubblätter einiger Dikotylen. *Diss. Bonn* 1916.
- WALTER, H. (1): Die Verdunstung von Wasser in bewegter Luft und ihre Abhängigkeit von der Größe der Oberfläche. *Zeitschr. f. Botanik* 18. 1921.
- (2): Verdunstungsmessungen auf kleinstem Raume in verschiedenen Pflanzengesellschaften. (*Biol. Stat., Lunz a. See u. Botan. Inst., Univ. Heidelberg.*) *Jahrb. f. wiss. Botanik* 68, H. 2, 233—288. 1928.
- WARMING, E.: Der Wind als pflanzengeographischer Faktor. *Engler, Botan. Jahrb.* 31. 1902.
- WEBER, F. (1): Über eine einfache Methode, die Wegsamkeit der Lenticellen für Gase zu demonstrieren. *Ber. d. Dtsch. Botan. Ges.* 34, 73. 1916.
- (2): Über eine einfache Methode zur Veranschaulichung des Öffnungszustandes der Spaltöffnungen. *Ebenda* 34, 174. 1916.

- WEBER, F. (3): Veranschaulichung der Lenticellen-Wegsamkeit durch die  $H_2O_2$ -Methode. Ebenda 41, 336. 1923.
- (4): Stomataöffnungszustand bestimmt mit Cellophan. Ebenda 1927. 543.
- WEBERBAUER, A.: Anatomische und biologische Studien über die Vegetation der Hochlande Perus. Engler, Botan. Jahrb. 37, 60. 1905.
- WEHMER, C.: Zur Physiologie der Kakteen. Monatsschr. f. Kakteenkunde v. K. Schumann 4, 63. 1894.
- WEISS, A.: Weitere Untersuchungen über die Zahlen- und Größenverhältnisse der Spaltöffnungen mit Einschluß der eigentlichen Spalte derselben. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I. 99. 1890. Sep.
- WENT, F. A. F. C.: Über Zwecklosigkeit in der lebenden Natur. Biol. Zentralbl. 27, 257.
- WESTERMAIER, F.: Über Spaltöffnungen und ihre Nebenapparate. Festschr. f. SCHWENDENER 1899. 63.
- WIEGAND, K. M.: The relation of hairy and cutinized coverings to transpiration. Botan. Gaz. 49, 430. 1910.
- WIELER, A. (1): Die Beeinflussung des Wachstums durch veränderte Partiär-  
 pression des Sauerstoffes. Arb. a. d. Botan. Inst. Tübingen 1. 1885.
- (2): Das Bluten der Pflanzen. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. Herausgeg. v. COHN 6, 1. 1892.
- WIESBAUER, J.: Schutz der Pflanzen gegen übermäßige Verdunstung. Natur u. Offenbarung 38, 227. Münster 1892.
- WIESNER und PACHER: Über die Transpiration entlaubter Zweige und des Stammes der Roßkastanie. Österr. botan. Zeitschr. 25. 145. 1875.
- WIESNER, J. (1): Untersuchungen über die herbstliche Entlaubung der Holzgewächse. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. 64, 461. 1871.
- (2): Über die Transpiration entlaubter Zweige. Österr. botan. Zeitschr. 1875. Nr. 5.
- (3): Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transpiration der Pflanze. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. 74, 477. 1877.
- (4): Versuche über den Ausgleich des Gasdruckes in den Geweben der Pflanzen. Ebenda 79, 368. 1879.
- (5): Studien über Welken von Blüten und Laubsprossen. Ebenda Kl. I. 86. 1882.
- (6): Grundversuche über den Einfluß der Luftbewegung auf die Transpiration der Pflanzen. Ebenda 96, 182. 1887.
- (7): Versuche über die Wärmeverhältnisse kleiner, insbesondere linear geformter, von der Sonne bestrahlter Pflanzenorgane. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 26a, 702—711. 1908.
- WISSER, K.: Über den angeblichen chemischen Transpirationsschutz der Pflanzen. Diss. Kiel 1904. 37 S.
- WOLLNY, E. (1): Der Einfluß der Pflanzendecke und Beschattung auf die physikalischen Eigenschaften des Bodens. Berlin: Wiegand 1877.
- (2): Untersuchungen über die Wasserverbrauchsmengen der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen in Rücksicht auf die agrar-meteorologischen Faktoren. Forsch. a. d. Geb. d. Agrik.-Physik. Herausgeg. v. WOLLNY, 4. 1881.
- (3): Untersuchungen über die Verdunstung und das Produktionsvermögen der Kulturpflanzen bei verschiedenem Feuchtigkeitsgehalte der Luft. Ebenda 20, 528. 1898.
- WOODS, A. F. (1): Some recent investigations on the evaporation of water from plants. Botan. Gaz. 18, 304. 1893.

- WOODS, A. F. (2): Recording apparatus for the study of transpiration of plants. *Ebenda* **20**, 473. 1895.
- WOODWARD, J.: Some thoughts and experiments concerning vegetation. *Philosoph. Transact. of London* **21**, 193. 1699.
- WOLTERECK, I.: Experimentelle Untersuchungen über die Blattbildung amphibischer Pflanzen. *Flora* **123**, 30. 1928.
- WULFF, TH. (1): Studien über verstopfte Spaltöffnungen. *Österr. botan. Zeitschr.* **48**, 201. 1898.
- (2): Über die Transpiration der arktischen Gewächse. *Botan. Betrachtung aus Spitzbergen*. Lund 1902.
- YABE, Y. and YASUI, K.: A newly modified autographic transpirometer. *Botan. Mag. Tokyo* **27**, 401. 1913 (japanisch geschrieben).
- YAPP, R. H. (1): On stratification in the vegetation of a Marsh, and its relations to evaporation and temperature. *Ann. of Botany* **23**, 275. 1909.
- (2): *Spiraea Ulmaria* L., and its bearing on the problem of Xeromorphy in Marsh plants. *Ebenda* **26**, 815. 1912.
- ZAHLEBRUCKNER, A.: Neue Beiträge zur Kenntnis der Lenticellen. *Verhandl. d. zool. botan. Ges. Wien* **34**, 107. 1885.
- ZALENSKI, W. R. (1): Materialien zur qualitativen Anatomie verschiedener Blätter derselben Pflanze. *Mitt. d. Polytechn. Inst. Kiew* **1**. 1904 (russ.).
- (2): Über die Größe der Transpiration der oberen und unteren Blätter. *Sep. d. Mitt. d. Univ. Saratow* 1923 (russ.).
- ŽEMČUŽNIKOV, E.: On the question of stomatal regulation of the transpiration of plant. *Journ. of Agricult. Res. for Don and Northern Caucasus* **1**. 1922.
- ZINGLER: Die Spaltöffnungen der *Carices*. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **9**, 142. 1878.

# Das Winden und Ranken der Pflanzen.

Von H. GRADMANN, Erlangen.

Mit 24 Abbildungen.

## Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Geschichte der Forschung . . . . .	166
a) Die Anfänge . . . . .	166
b) Der Gang der Windeforschung . . . . .	168
c) Der Gang der Rankenforschung . . . . .	175
II. Die Hauptprobleme . . . . .	176
A. Die Kreisbewegungen der Ranken . . . . .	176
1. Raumgeometrische Grundlagen . . . . .	176
2. Die beobachteten Bewegungen . . . . .	178
3. Die Überkrümmungstheorie . . . . .	181
a) Die Reaktionen bei senkrecht befestigter Basis . . . . .	182
b) Der Einfluß des Geotropismus . . . . .	186
c) Der Einfluß des Autotropismus . . . . .	189
B. Die Kreisbewegungen der Windepflanzen . . . . .	190
1. Raumgeometrische Grundlagen . . . . .	190
2. Die beobachteten Bewegungen . . . . .	192
3. Die Theorie des Lateralgeotropismus . . . . .	194
4. Die Theorie der autonomen Nutation . . . . .	197
5. Die Überkrümmungstheorie . . . . .	199
6. Die Theorie der Lateralwirkung . . . . .	200
C. Das Umschlingen der Stütze durch die Windepflanzen . . . . .	202
D. Das Umschlingen der Stütze durch die Ranken . . . . .	205
1. Der Haptotropismus . . . . .	205
2. Das Erfassen der Stütze . . . . .	208
3. Nachträgliche Veränderungen . . . . .	209
III. Übersicht über die ökologische und physiologische Sonderstellung der Winde- und Rankenpflanzen . . . . .	211
Literatur . . . . .	217

## I. Geschichte der Forschung.

a) **Die Anfänge.** Die windenden und rankenden Pflanzen spielen in der Geschichte der Pflanzenphysiologie eine hervorragende Rolle. Die Zahl der Forscher, die die Bewegungen dieser Pflanzen untersucht haben, ist nicht groß. Aber es ist eine ganze Reihe der bedeutendsten Männer darunter, wie KNIGHT, HUGO MOHL und DUTROCHET, CHARLES DARWIN und HUGO DE VRIES, SCHWENDENER, SACHS, NOLL und PFEFFER, um nur die älteren zu nennen. Es ist darum kein Wunder, daß viele dieser Untersuchungen über Ranken und Windepflanzen eine Bedeutung erlangt haben, die weit über das zunächst behandelte Gebiet hinausging,

ja daß sie teilweise geradezu bahnbrechend gewirkt haben in der Geschichte der Reizphysiologie. Die Geschichte unseres Teilgebietes gibt uns einen Einblick in die allmähliche Entwicklung der heutigen Physiologie.

Daß ausgewachsene Ranken oder Windepflanzen Stützen umschlungen hatten, wurde natürlich schon immer bemerkt und es wurde auch daraus geschlossen, daß die Pflanzen, um dies zu erreichen, Bewegungen ausführen müssen. Dafür lassen sich Zeugnisse schon bei VARRO<sup>1</sup> und CICERO<sup>2</sup> finden. CAESALPIN, der nach SACHS (Geschichte der Botanik 1875) die erste gute Beschreibung der windenden und rankenden Pflanzen gab, beobachtete auch die Bewegungen selbst und erklärte sie recht zutreffend als ein Suchen nach einer Stütze. Doch dachte bis zum Anfang des 19. Jahrhunderts offenbar niemand daran, die Bewegungen richtig zu verfolgen. Im allgemeinen herrschte trotz CAESALPIN mehr oder weniger ausgesprochen die Vorstellung, daß diese Pflanzen unmittelbar auf eine Stütze zuzuwachsen vermöchten, und man begnügte sich damit in der Überzeugung, daß bei Lebensvorgängen die Frage nach mechanischen Ursachen zwecklos sei. Die wenigen Forscher, die schon im 18. Jahrhundert und früher eine mechanische Erklärung gewisser Lebenserscheinungen wagten, haben dieses Gebiet nicht berührt. Als dann gegen Ende dieses Jahrhunderts der Vitalismus zu neuer Blüte gelangte und alles Unverständliche durch die „Lebenskraft“ erklärt wurde, hatte man vollends keinen Anlaß, dieser vermeintlichen wunderbaren Fähigkeit der Kletterpflanzen auf den Grund zu gehen. So konnte TREVIRAN noch im Jahre 1799 (II, S. 169) ohne Bedenken behaupten: „Wenn man in einer beträchtlichen Entfernung von einem Weinstock, dessen Zweige in gerade entgegengesetzter Richtung fortlaufen, eine Stange setzt, so verändert derselbe augenblicklich seinen Lauf, bis er jene Stange umschlungen hat.“

Bald darauf haben andere den Weg zielbewußter Forschung erfolgreich beschritten. Der erste, der planmäßig nach den Ursachen der Rankenbewegungen suchte, war KNIGHT (1812), derselbe, der auch den Geotropismus entdeckt hat. Er begann seine Versuche mit *Parthenocissus quinquefolia*, was ihn zur Entdeckung des negativen Phototropismus führte (vgl. S. 212), einer Erscheinung, die damals noch völlig unbekannt war. Aber gerade dadurch wurde er von der richtigen Erkenntnis abgelenkt. Er deutete nun auch die Kreisbewegungen von *Vitis* und *Pisum*, die er tatsächlich vor sich hatte, etwas gezwungen als negativ phototropische Bewegungen und glaubte damit die allgemeine Ursache für

<sup>1</sup> De re rustica I, 31: „is enim (capreolus) vites ut teneat, serpit ad locum capiendum“.

<sup>2</sup> CATO MAIOR de senectute 15: „*Vitis* quidem, quae natura caduca est et, nisi fulta est, ad terram fertur, eadem, ut se erigat, claviculis suis quasi manibus quiddid est nacta complectitur“.

das Auffinden der Stütze durch die Ranken gefunden zu haben, während in Wirklichkeit *Parthenocissus* einen Sonderfall darstellt. Abgesehen von dem Nachweis des Phototropismus bei *Parthenocissus* waren eben seine Beobachtungen zu spärlich, als daß er die Bewegungen hätte richtig erkennen können. Daher konnte 1827 HUGO MOHL in seiner Arbeit über den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen mit einem gewissen Recht sagen, daß „noch nie ein Botaniker mit dem in dieser Schrift behandelten Gegenstande, so wichtig er auch für die Pflanzenphysiologie ist, sich ernsthaft beschäftigte“.

Das Verdienst, die ersten gründlichen Untersuchungen veranlaßt zu haben, gebührt der Medizinischen Fakultät in Tübingen, die für das Jahr 1826 eine Preisfrage über die Ursachen des Umschlingens einer Stütze durch Ranken und Windepflanzen erließ. Es wurden zwei Arbeiten preisgekrönt: die eben genannte von HUGO MOHL, die durch die Klarheit der Fragestellung, die Gründlichkeit der Versuche und die Gewandtheit der Darstellung vorbildlich gewirkt hat, und die Untersuchungen „Über das Winden der Pflanzen“ von PALM, die zwar den überlegenen Standpunkt HUGO MOHLS vermissen lassen, aber dafür noch mehr gute Beobachtungen und weniger Irrtümer enthalten als die seines Mitbewerbers. Sehr zweckmäßig war der Gedanke von MOHL, die Windepflanzen und Ranken gesondert zu behandeln. War diese Einteilung auch zunächst nur eine morphologische - bei den Windepflanzen ist es der Sproß selbst, welcher die Stütze umschlingt, bei den Ranken handelt es sich um besondere Seitenorgane, an denen der Sproß aufgehängt wird —, so zeigte sich doch, daß sie sich im allgemeinen auch physiologisch ganz verschieden verhalten. Wir müssen daher diese Trennung auch durchführen und verfolgen zuerst die Entwicklung der Windeforschung, die sich ziemlich unabhängig von der Erforschung der Ranken vollzogen hat.

**b) Der Gang der Windeforschung.** Das Wesentlichste an den Bewegungen der Windepflanzen haben HUGO MOHL und PALM beide erkannt, daß nämlich die überhängende Spitze der wachsenden Pflanze solange im Kreise herumgeführt wird, bis sie irgendwo an ein Hindernis anstößt, das sie dann gewöhnlich als Stütze benutzen kann. Beide stellten auch fest, daß die Richtung dieser Kreisbewegung stets mit der Winderichtung übereinstimmt, daß sie links herum erfolgt bei Linkswindern, wie der Bohne, rechts herum bei Rechtswindern, wie dem Hopfen. HUGO MOHL glaubte aber irrtümlicherweise, daß diese Bewegung der Spitze durch die gleichgerichteten Torsionsbewegungen der älteren, aufrechten Stengelteile verursacht werde, während PALM die beiden Erscheinungen richtig auseinanderhielt. Eine Bewegung im Sinne von MOHL könnte für sich allein niemals zum Umschlingen einer Stütze führen, und so war MOHL genötigt, für die Windepflanzen Berührungseizbarkeit anzunehmen als die Ursache des Windens. PALM dagegen



zog aus der Übereinstimmung von Kreisbewegungs- und Winderichtung den näherliegenden und richtigen Schluß, daß beide Vorgänge auf dieselbe Grunderscheinung zurückgehen. Beide machten auch die wichtige Feststellung, daß das Winden im Gegensatz zum Ranken im allgemeinen nur nach aufwärts erfolgt und nur aufrechte oder bis zu einem bestimmten Grade geneigte Stützen umwunden werden. Was aber die Mechanik der Bewegung angeht, so hat abermals PALM das Richtige getroffen. Daß MOHL in Ablehnung der Theorie von der Kontraktilität der Pflanzefasern die Bewegungen auf eine Expansion des Zellgewebes zurückführte und mit den Blattbewegungen von *Mimosa* verglich, wo DUTROCHET und L. C. TREVIRANUS bereits die Rolle des Bewegungsgewebes erkannt hatten, war an sich nicht schlecht. PALM beobachtete jedoch die weitgehende Abhängigkeit der Kreisbewegungen vom Wachstum und gelangte so damals schon dazu, die Bewegungen als Wachstumserscheinungen aufzufassen. Die ablehnende Kritik der PALMschen Arbeit, mit der HUGO MOHL seine Veröffentlichung abschließt, war also sicher nicht berechtigt. Trotzdem waren die irrümlichen Ansichten MOHLS etwa 40 Jahre lang die herrschenden — noch SACHS vertritt sie in den ersten Auflagen seines Lehrbuches —, bis im Jahre 1865 DARWINS wichtiges Buch „on the movements and habits of climbing plants“ erschien.

In der Zwischenzeit entdeckte DUTROCHET (1844), ohne die deutschen Arbeiten zu kennen, selbständig noch einmal die Kreisbewegungen der Windepflanzen und wies in gründlichen Untersuchungen an zahlreichen Pflanzen jedesmal die Übereinstimmung in der Richtung des Windens, der Kreisbewegung und der spontan entstehenden Torsionen nach (die angebliche Übereinstimmung auch der Richtung der Blattspirale erwies sich später als ein Irrtum). Neu war die Beobachtung einer Windepflanze (*Solanum dulcamara*), deren Zweige verschiedene Winderichtung zeigten, wobei er aber dieselbe Gesetzmäßigkeit feststellen konnte. Der Versuch, die übereinstimmende Richtung bei den drei verschiedenen Vorgängen auf eine „force intérieur et vitale dont l'action est revolvative autour de l'axe central de la tige“ zurückzuführen, war freilich verfehlt und unfruchtbar, wenn auch bei weitem nicht so schlimm, wie die phantastischen und unklaren Theorien, durch die J. LÉON (1858) die Kreisbewegungen zu erklären versuchte.

Die Natur der Bewegung, die HUGO MOHL gänzlich verkannt hat und über die PALM sich nicht näher äußert, scheint DUTROCHET, nach einer gelegentlichen Bemerkung zu schließen, richtig erkannt zu haben. Aber erst DARWIN (1865) hat die Kreisbewegung als eine Krümmung des Sprosses, die fortlaufend nach allen Himmelsrichtungen hin erfolgt, klar und erschöpfend dargestellt.

Die schon genannte Arbeit DARWINS enthält neben der richtigen Darstellung der Kreisbewegungen, die viel sorgfältiger als früher verfolgt wurden, eine Fülle trefflicher Beobachtungen über Windepflanzen und

Ranken verschiedener Art und läßt die überragende Bedeutung des Verfassers wohl erkennen. Bei den Windepflanzen bestand das wichtigste Ergebnis darin, daß nun der Mangel einer Berührungsreizbarkeit als erwiesen gelten konnte und die Windebewegung als ein bloßer Fortgang der nunmehr geklärten Kreisbewegung leicht verständlich erschien. Wenn der überhängende Sproß in seiner Kreisbewegung durch eine Stütze aufgehalten wurde, der über die Stütze hinausragende Teil die kreisende Bewegung aber fortsetzte, so mußte es dadurch zu einer Umschlingung der Stütze kommen. Es ist nach DARWINS Ansicht, die heute von allen Physiologen geteilt wird, nur der Widerstand der Stütze, welcher aus der bloßen Kreisbewegung eine Windebewegung macht. Die Kreisbewegung selbst betrachtete DARWIN als autonom (SACHS führte dann den Ausdruck „rotierende Nutation“ dafür ein) und damit, zum mindesten vorläufig, nicht weiter erklärbar und auch keiner Erklärung bedürftig. Man hat durchaus den Eindruck, daß DARWIN alle wesentlichen Fragen für geklärt hält. Damit war der erste Abschnitt der Windeforschung beendet.

Es zeigte sich aber bald, daß bei genauerem Zusehen die Vorstellungen DARWINS den Tatsachen nicht genügten. HUGO DE VRIES (1873) hatte sich die Aufgabe gestellt, das Fehlen der Berührungsreizbarkeit bei den Windepflanzen noch sorgfältiger als DARWIN nachzuweisen, was ihm auch vollkommen gelang. Dabei machte er die Beobachtung, daß ein Festhalten des kreisenden Sproßgipfels in einiger Entfernung von der Spitze genügte, um wenigstens vorübergehend eine schraubenförmige Krümmung des freien Endes zu bewirken, die mehr als eine volle Windung betragen konnte. Eine Stütze, deren Widerstand die Schraubenwindungen hätte veranlassen können, war in diesem Fall gar nicht vorhanden. Aber auch beim gewöhnlichen Fall der Schraubenbildung um eine Stütze beobachtete H. DE VRIES, daß nach der Berührung der Stütze das freie Ende sich durchaus nicht so gleichmäßig um die Stütze herumlegte, wie es DARWINS Vorstellung entsprochen hätte, sondern daß es mannigfache Bewegungen ausführte, dabei aber merkwürdigerweise die im Sinne der Windebewegung schief aufsteigende Richtung ungefähr beibehielt, auch ohne durch die Stütze festgehalten zu sein. Dann deckte H. DE VRIES aber auch die theoretische Unvollkommenheit der DARWINSchen Theorie auf. Es genügte nicht, wie es DARWIN tat, die kreisende Windepflanze mit einem geschwungenen Seil zu vergleichen, das gegen einen Stab stößt. Die Bewegungen des Windesprosses erfolgten ja durch aktives Wachstum — darüber war man sich im klaren, nachdem SACHS das Vorkommen der Wachstumsbewegungen allgemein klargelegt hatte —, und eine bloße Fortsetzung der bisherigen Wachstumsweise im freien Gipfelteil nach dem Auftreffen auf die Stütze hätte durchaus nicht ein Herumlegen des freien Endes um die Stütze, wie beim geschwungenen Seil, zur Folge, sondern ein Kreisen um eine Achse,

die von der Stütze absteht, in geradliniger Verlängerung des Stengelteils, der der Stütze anliegt. H. DE VRIES erkannte es als ein Problem, daß die Spitze von der Berührungsstelle aus nicht gerade weiter wuchs, sondern sich weiterhin der Stütze bogenförmig bald mehr, bald weniger zuwandte. Die Lösung vermutete er in den Torsionen gefunden zu haben, die infolge des Eigengewichtes der zunächst einmal seitwärts gerichteten Spitze entstehen. Diese Torsionen verlaufen antidrom, entgegen der Richtung der Kreisbewegung, sie wirken auf eine Senkung der Spitze hin, wenn diese durch die Kreisbewegung gehoben wird, und H. DE VRIES nahm nun an, daß die Torsionsbewegung die Wirkung der autonom fortschreitenden Kreisbewegung vollkommen ausgleiche und dadurch die Krümmung immer seitwärts gerichtet bleibe. Wir brauchen die theoretische Unhaltbarkeit dieses Erklärungsversuches nicht darzulegen. Es genügt, daß SCHWENDENER (1881) zeigte, daß die tatsächlich durch das Gewicht der überhängenden Sproßspitze entstehenden Torsionen in diesem Fall außerordentlich geringfügig sind und daß der Windevorgang in der gleichen Weise vor sich geht, wenn das Eigengewicht der Spitze durch einen nach oben ziehenden Faden vollkommen ausgeschaltet ist.

Auch SCHWENDENER durchschaute es, daß der Erklärung des Windevorganges durch die Fortdauer einer autonomen Kreisbewegung erhebliche Schwierigkeiten entgegenstanden. Ihn beschäftigte vor allem die Frage, wie es komme, daß an der Stütze *bleibende* Krümmungen entstehen, während doch die bei der Kreisbewegung entstehenden Krümmungen sonst immer wieder aufgelöst werden. Er sah eben auch, daß es nicht der dauernde Widerstand der Stütze war, der ein Wiederauflösen der entstandenen Krümmungen verhinderte. Denn die Spitze war ja gar nicht dauernd angelegt. Aber er beobachtete bei seinen Versuchen, daß die Spitze von Zeit zu Zeit der Stütze angedrückt wurde, daß dabei ein Spannungszustand entstand, der aus mechanischen Gründen gewisse *Krümmungen* und *Torsionen* zur Folge hatte, und diese sollten nun nach der Theorie SCHWENDENERS allein dauernd erhalten bleiben. SCHWENDENER suchte also die seitliche Krümmung gegen die Stütze hin als mechanisch entstandene, bleibende Krümmung zu erklären. Die Entstehung jener, in regelmäßigem zeitlichem Abstand sich wiederholenden „Greifbewegungen“ betrachtete er als eine notwendige Folge von rotierender Nutation und Geotropismus und als unentbehrlich für die Bildung von Windungen, und als er entdeckte, daß seine Versuchspflanzen bei der Drehung um die horizontale Klinostatenachse zu winden aufhörten, erklärte er das damit, daß die Greifbewegungen eben nur unter dem Einfluß des negativen Geotropismus sich vollziehen.

Es war für spätere Untersucher nicht schwer, zu zeigen, daß die „Greifbewegungen“ SCHWENDENERS, wie er sie ursprünglich schilderte, überhaupt nur in bestimmten Fällen vorkommen. Und wenn später

SCHWENDENER und ebenso AMBRONN auch alle jene Fälle als „Greifbewegungen“ bezeichnen, wo nicht die Endknospe, sondern irgendeine tiefer liegende Stelle an die Stütze angedrückt wird, so reichten doch auch diese nicht aus zur Erklärung der Seitwärtsbewegung des freien Sproßendes, die ja ebenso ohne jede Berührung mit einer Stütze erfolgt. Trotzdem waren die Untersuchungen von SCHWENDENER, AMBRONN und die später noch sich anschließenden von KOLKWITZ keineswegs nutzlos. Sie haben über die Mechanik des Windens im einzelnen, insbesondere über das Zustandekommen der Torsionen und ihre Auswirkung beim Windevorgang, sehr viel Aufklärung gebracht, und wenn wir heute scheinbare und wirkliche Torsionen verschiedener Art an gewundenen Stengeln unterscheiden können, so verdanken wir das fast allein den klaren Ausführungen SCHWENDENERS.

Immerhin waren die Versuche von H. DE VRIES wie von SCHWENDENER und seinen Schülern, die Windebewegungen auf der Grundlage der autonomen Nutation wirklich zu erklären, gescheitert, und noch rascher war KOHL (1884) widerlegt (durch AMBRONN 1884), der auf Grund sehr anfechtbarer Versuche nochmals zur Hypothese der Berührungseizbarkeit zurückgekehrt war. So herrschte Anfang der achtziger Jahre eine ziemliche Verwirrung, was auch in den „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie“ von SACHS zum Ausdruck kommt. Man kann fast sagen, daß SACHS (1882) unter Verkennung des schon Geleisteten noch einen Schritt rückwärts ging, wenn er den Windepflanzen neben der autonomen Nutation auch noch eine Tendenz zur Bildung von Schraubenwindungen zuschrieb, die nur während der freien Kreisbewegung durch eine Wirkung ähnlich der am Klinostaten unterdrückt sein sollte.

Wenn dann WORTMANN im Jahre 1886, ohne wesentlich neue Versuche gemacht zu haben, eine Theorie des Windens aufstellte, die alles restlos erklären sollte, so war das nur möglich durch eine ganz oberflächliche Betrachtungsweise, die alle Schwierigkeiten übersah. Wenn er etwa die Entstehung freier Windungen „aufklärt“ als das Ineinandergreifen von Nutation und Geotropismus, so bleibt das für jemand mit exakter Denkweise einfach unverständlich. Man begreift die heftige Ablehnung dieser „Gefühlsmechanik“ durch SCHWENDENER und AMBRONN.

Inzwischen hatte aber BARANETZKI (1883) eine Entdeckung von weittragender Bedeutung gemacht, die Entdeckung, daß die Krümmungsrichtung freischwebender Windesprosse durch die Schwerkraft bestimmt ist und die ganze Kreisbewegung im wesentlichen als geotropische Reaktion aufgefaßt werden kann, wenigstens beim freien Windesproß, der um eine senkrechte Achse kreist. Damit war der Bann gebrochen und der Anfang gemacht zu einem Eindringen in das Wesen der „autonomen Nutation“. Man muß es BARANETZKI jedoch besonders hoch anrechnen, daß er die Schwierigkeiten, die einer rein geotropischen Theorie entgegenstehen, nicht übersah. Er stellte fest, daß häufig, namentlich beim

Emporwachsen des Sprosses an einer Stütze, eine sogenannte „asymmetrische Nutation“ eintrat, eine Kreisbewegung um eine schief stehende Achse, wobei dann im wesentlichen immer dieselbe Seite des Sprosses nach unten gekehrt sein konnte, und er war sich darüber klar, daß eine Kreisbewegung dieser Art nicht allein durch Geotropismus zu erklären war.

Von nun ab war bis in die allerjüngste Zeit herein die ständige Streitfrage: Sind die Kreisbewegungen der Windepflanzen *autonom* oder *geotropisch*? WORTMANN war der erste, der in seiner Arbeit „Über die Natur der rotierenden Nutation der Schlingpflanzen“ (1886) den Gedanken BARANETZKIS aufnahm. Freilich waren seine Theorien wieder reichlich unklar. Was sollte man mit einer „rein spontanen“ Krümmung, deren Richtung durch die Schwerkraft bestimmt sein sollte, anfangen? Durchaus klar und folgerichtig waren dagegen die Vorstellungen NOLLS, der (1892) den Begriff des Lateralgeotropismus aufstellte, der Eigenschaft eines geneigten Organs, sich unter dem Einfluß der Schwerkraft nach einer bestimmten Seite zu krümmen (entspr. Abb. 13 S. 194), und zeigte, wie sich dadurch eine Reihe bekannter Beobachtungen, z. B. das Wiederaufwickeln schon fertiggestellter Windungen beim Inversstellen der Pflanze, erklären ließ. Später (1901) führte er eine Anzahl weiterer Versuche zugunsten seiner rein geotropischen Theorie an, so die Krümmungen isolierter Medianschnitte und die Wirkung der Zentrifugalkraft auf die Sprosse, die mit der Schwerkraftwirkung vollkommen übereinstimmt. Sehr hübsch war insbesondere der Nachweis, daß abgeschnittene Sprosse der Winde, wenn sie an der Spitze statt an der Basis festgehalten werden, mit dem freien (basalen) Ende in umgekehrter Richtung winden als gewöhnlich, ein Verhalten, das er auf Grund seiner Theorie vorausgesagt hatte. Man kann wohl sagen: Das Vorhandensein des Lateralgeotropismus hat NOLL sichergestellt, aber er hat die Beobachtungen, die durch seine Theorie nicht zu erklären waren, zu gering geachtet.

Die Forscher dagegen, die sich von der Unzulänglichkeit einer rein geotropischen Theorie überzeugt hatten, suchten meist umgekehrt wieder die Kreisbewegung allein durch autonome Kräfte zu erklären und den Lateralgeotropismus ganz zu leugnen. AMBRONN (1885) versuchte die nicht abzuleugnende Flankenkrümmung eines horizontal befestigten Sprosses auf ein Zusammenwirken von Nutation und negativem Geotropismus zurückzuführen, wobei die *scheinbaren Torsionen* die entscheidende Rolle spielen sollten, ein Versuch, der theoretisch ganz unhaltbar war<sup>1</sup>. NIENBURG nahm 1911 AMBRONNS Gedanken noch einmal auf, ohne ihn besser begründen zu können. Die Theorie BREMEKAMPS (1912) von einer autonomen Wanderung des Wachstums um den Stengel herum, deren Geschwindigkeit aber ganz unter dem Einfluß der Schwer-

<sup>1</sup> Siehe S. 198.

kraft stehen sollte, ist so verwickelt und widerspruchsvoll, daß sie hier nicht nochmals erörtert werden soll. Schließlich griff RAWITSCHER 1924 zu der Annahme von Geotorsionen, welche die autonom entstehenden Krümmungen in eine andere als die ursprüngliche Ebene verlagern und dadurch eine Flankenkrümmung vortäuschen sollten, einer Annahme, die sich ebenfalls als Irrtum erwies. Die Versuche, die Annahme eines Lateralgeotropismus zu umgehen, waren also alle vergeblich, ja durch die Untersuchungen von ÚLEHLA (1920) und die noch sorgfältiger durchgeführten von JOST und G. v. UBISCH (1926) wurde die geotropisch bedingte Flankenkrümmung aufs neue unter Berücksichtigung etwaiger Torsionen nachgewiesen<sup>1</sup>.

Auf der anderen Seite haben sich aber auch die Fälle gemehrt, die durch Lateralgeotropismus sicher nicht erklärt werden können. Es handelt sich einmal um Kreisbewegungen um eine schiefe Achse, die schon BARANETZKI (1883) und neuerdings RAWITSCHER (1927) als einen Widerspruch gegen eine rein geotropische Theorie erkannten, vor allem aber die Fortdauer der Kreisbewegungen bei Drehung um die horizontale Klinostatenachse, die zuerst MIEHE (1915) bei *Akebia quinata*, hierauf RAWITSCHER (1924) und TEODORESCO (1925) im Gegensatz zu früheren Angaben bei verschiedenen anderen Pflanzen nachweisen konnten. Hierbei kann der Geotropismus nichts zu tun haben.

GRADMANN (1928) zog aus all dem die Folgerung, daß die Frage, ob die Kreisbewegung *autonom oder geotropisch bedingt* sei, falsch gestellt war, daß tatsächlich innere wie äußere Ursachen eine Kreisbewegung im Gang halten können und gewöhnlich zugleich wirksam sind, und zwar in gleicher Weise. Denn daß zwei grundverschiedene Bewegungsweisen, eine lateralgeotropische Bewegung und unabhängig davon ein stetiges autonomes Kreisen nebeneinander wirken und eine einheitliche Kreisbewegung zustande bringen sollten, ist äußerst unwahrscheinlich. Wir sind somit genötigt, den Begriff der autonomen Nutation, der bisher immer noch mehr oder weniger die Rolle eines deus ex machina bei allen auftauchenden Schwierigkeiten hat spielen müssen, nun auch durch bestimmtere Vorstellungen zu ersetzen. Hierbei kann uns eine Entdeckung von VOSS (1902) den Weg weisen, wonach *Bowiea volubilis* bei Drehung um die horizontale Klinostatenachse im allgemeinen nicht kreisen noch schlingen kann, wohl aber dann, wenn die einseitige Wirkung der Schwerkraft durch einseitige Belichtung ersetzt wird. Wenn es nun hier offenbar nicht auf die Art des Reizanlasses ankommt, sondern verschiedene Tropismen in gleicher Weise wirken können, so lag es nahe, auch dem *Autotropismus* eine entsprechende Wirkung zuzu-

<sup>1</sup> Die Unterscheidung des Lateralgeotropismus von dem stets vorhandenen negativen Geotropismus ist zunächst nur eine begriffliche. Daß es sich dabei um getrennte Vorgänge handle, soll keineswegs behauptet werden. Vgl. unten S. 194.

schreiben. Denn damit finden alle jene Fälle eine mühelose Erklärung, in denen man bisher einen Widerspruch gegen die Theorie des Lateralgeotropismus gefunden hatte. Tatsächlich wurden diese Folgerungen aber erst gezogen, nachdem bei den Bewegungen der *Ranken* diese gleichartige Wirkung von Geotropismus und Autotropismus festgestellt und eine weitgehende innere Übereinstimmung zwischen den Kreisbewegungen der Windepflanzen und der Ranken bekannt geworden war.

c) **Der Gang der Rankenforschung.** Wesentlich einfacher war der Gang der Rankenforschung. Die *Kreisbewegungen* der Ranken wurden merkwürdigerweise von MOHL wie von PALM übersehen. Erst DUTROCHET (1843) beschrieb die Kreisbewegungen der Ranken der Erbse richtig und beobachtete auch schon, daß der Sproß sich an den Bewegungen beteiligt und daß die Richtung der Bewegung verschieden sein kann. DARWIN (1865) verfolgte dann die Bewegungen an zahlreichen Rankenpflanzen, beschreibt sie aber als sehr unregelmäßig, ohne zu erkennen, daß die Unregelmäßigkeiten nur durch störende Einflüsse, namentlich durch das Eigengewicht der Ranke, zustande kommen. Der erste, der regelmäßige Kreisbewegungen genau beobachtete, war O. MÜLLER (1887), während WORTMANN (1887) kurz darauf noch einmal eine außerordentliche Unregelmäßigkeit der Bewegungen betont. WORTMANN hebt vor allem hervor, daß auch seitwärts abstehende Ranken kreisen können, wobei dann immer dieselbe Seite nach oben gekehrt ist und ist sich darüber klar, daß eine solche Bewegung nicht durch den richtenden Einfluß der Schwerkraft in Gang gehalten werden kann. Da er aber übersieht, daß der entsprechende Vorgang auch bei den Windepflanzen vorkommt, glaubt er, daß die Bewegungen der Ranken mit denen der Windepflanzen, „abgesehen von der rein äußerlichen Ähnlichkeit“, nichts gemein haben und führt sie auf ein rein autonomes Wandern der Wachstumszone rings um die Ranke zurück. Die ausgedehnteren Untersuchungen von GRADMANN (1921—1927) zeigten dann, daß die Bewegungen der Ranken sich bei Fernhaltung aller störenden Einflüsse ungemein regelmäßig gestalten, daß sie bei aller Mannigfaltigkeit im einzelnen doch nach einfachen Gesetzen ablaufen und daß sie als tropistische Überkrümmungsbewegungen, als ständige Schwankungen um eine tropistische Gleichgewichtslage, zu verstehen sind. Mit diesen Ergebnissen stehen die Untersuchungen LINSBAUERS (1925) insofern im Einklang, als sie zeigen, daß es ein immanentes Fortschreiten der Wachstumszone um die Ranke herum nicht gibt und daß die zunächst verwirrenden Torsionen auf die Lastwirkung der überhängenden Spitze zurückgeführt werden können.

Die *Berührungsreizbarkeit* der Ranken wurde schon von KNIGHT (1812) erkannt, allerdings nur auf Grund der Beobachtung der eine Stütze ergreifenden Ranken. Den Nachweis durch planmäßige Versuchsanstellung hat erst HUGO MOHL (1827) geliefert. Aber die außerordentlich große

Empfindlichkeit vieler Ranken gegen Berührung blieb noch lange verborgen, bis sie DARWIN (1865) eingehend schilderte. DARWIN machte außerdem noch viele wichtige Beobachtungen an Faden- und Blattranken, von denen nur zwei hervorgehoben seien: die scheinbare Unempfindlichkeit der morphologischen Oberseite bei *Passiflora* und den Cucurbitaceen, wo FITTING später nachwies, daß es nicht an der Reizaufnahme, sondern nur an der Ausführung der Reaktion fehle, und die Unwirksamkeit aufprallender Wassertropfen, eine Beobachtung, die schon ein Licht wirft auf die dann von PFEFFER genauer untersuchte Eigentümlichkeit der Kontaktreizbarkeit. H. DE VRIES (1873) hat dann als erster Messungen über das Wachstum der verschiedenen Flanken nach der Reizung angestellt und auf die Weiterleitung des Berührungszweizes auf benachbarte Rankenabschnitte aufmerksam gemacht. Nun folgt PFEFFERS Untersuchung über die Art der Berührungszweizbarkeit der Ranken (1884), in der die Bedingungen der Reizung so scharf festgelegt wurden, daß man daran bis heute nichts zu verbessern gewußt hat. Auch die Fühlköpfel, deren Bau und mutmaßliche Wirkungsweise später HABERLANDT (1901) noch eingehender schilderte, wurden von PFEFFER entdeckt und beschrieben. In ebenso gründlicher Weise wurden dann die Mechanik der Krümmungen und die Wachstumsvorgänge bei fortdauernder Berührung mit der Stütze durch FITTING (1903) aufgeklärt. So gehören die Berührungsreaktionen der Ranken schon seit längerer Zeit zu den bestuntersuchten Reizvorgängen der Pflanzen.

## II. Die Hauptprobleme.

### A. Die Kreisbewegungen der Ranken.

#### 1. Raumgeometrische Grundlagen: Krümmungen an einem zylindrischen Körper.

Die meisten Irrtümer in der wechselreichen Geschichte der Winde- und Rankenforschung beruhten auf unklaren Vorstellungen über die räumlichen Beziehungen an sich krümmenden und tordierenden Körpern. Daher mag es am Platze sein, einige Bemerkungen darüber vorzuschicken. Wir beschränken uns zunächst auf Krümmungen, da Torsionen bei den Ranken keine große Rolle spielen.

Die Krümmung eines geraden zylindrischen Körpers ist, wenn dabei, wie bei unseren Objekten, keine wesentliche Veränderung des kreisförmigen Querschnittes eintritt, mit bestimmten Längenänderungen der verschiedenen Flanken untrennbar verbunden. Eine Linie stärkster Verlängerung muß unter allen Umständen auf der konvex werdenden Flanke, eine Linie geringster Verlängerung (oder stärkster Verkürzung) auf der konkav werdenden Flanke liegen. Umgekehrt ist *durch die Angabe der Linie stärkster Verlängerung ein Krümmungsvorgang qualitativ vollkommen bestimmt*. Die Größe der Krümmung hängt natürlich von der Größe der



einseitigen Verlängerung ab, aber auch vom Durchmesser des Zylinders. Aus leicht ersichtlichen Gründen wird bei gleicher einseitiger Verlängerung die Krümmung um so stärker, je dünner der Körper ist, so daß wir bei solch langgestreckten dünnen Organen wie den Ranken und den windenden Sprossen von vornherein sehr ausgedehnte Bewegungen erwarten dürfen.

Durch die Längenänderungen der Konvex- und der Konkavlinie sind aber auch die aller übrigen Längslinien gegeben. Daß etwa zwei Linien maximaler Verlängerung in einiger Entfernung voneinander an dem Zylinder herabfließen, ist geometrisch unmöglich. Besteht also ein solches Verlängerungsbestreben, etwa bei gleichzeitiger Wirksamkeit zweier verschieden gerichteter Reize auf ein Pflanzenorgan oder beim Auftreten eines Flankenreizes auf ein schon gekrümmtes Organ, so können sich die so entstehenden Spannungen eben auch nur dadurch wenigstens teilweise ausgleichen, daß *eine* Linie stärkster Verlängerung entsteht, die dann als Resultante irgendwo zwischen den Linien stärksten Verlängerungsbestrebens liegen muß. Es bildet sich also ebenfalls nur *eine einfache Krümmung*.

Verläuft die Linie stärkster Verlängerung

nicht durchweg auf derselben Flanke, sondern wandert sie irgendwie um den Zylinder herum, so entstehen Krümmungen in verschiedenen Ebenen, aber doch immer nur Krümmungen, keine Torsionen, worunter man eine Drehung der einzelnen Querschnitte gegeneinander um die Längsachse versteht.

Am wichtigsten ist das Verständnis des Überganges von einer Krümmung in die andere. Denken wir uns das obere Ende eines senkrecht stehenden Zylinders wagrecht gegen Süden übergebogen, so können wir auf verschiedene Weise zu einer entsprechenden Krümmung gegen Osten übergehen: Wir können den Zylinder erst aufrichten und dann nach Osten überbiegen; wir können aber auch, ohne die Krümmung aufzuheben, die Spitze unmittelbar nach Osten hinüberführen, wobei dann ebenfalls die nach Osten gewandte Flanke sich nach unten kehrt und Konkavseite wird. In beiden Fällen wird dasselbe erreicht, und da im ersten Fall das Fehlen jeglicher Torsion ohne weiteres in die Augen springt, ist klar, daß auch im zweiten Fall keine Torsion im Spiel sein kann. Wir können das freie Ende nun weiterhin *im Kreise herumführen*, ohne daß eine Torsion entsteht. Das zeigt sich auch daran, daß eine etwa auf der Südseite aufgezeichnete Längslinie bei der ganzen Bewegung ständig nach Süden gekehrt bleibt, solange die Krümmung nicht über die Horizontale hinabgeht (siehe Abb. 1). Der Körper krümmt sich nur nacheinander nach verschiedenen Himmelsrichtungen gleich einem Turner,

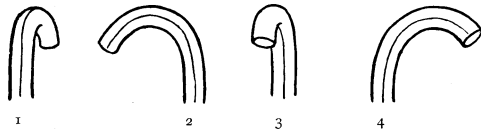


Abb. 1. Vier Stadien einer Kreisbewegung.

der mit dem Oberkörper einen Kreis beschreibt, ohne dabei die Schultern zu verdrehen<sup>1</sup>.

Aber auch in diesem Falle liegt *die Linie stärkster Verlängerung stets auf der Seite des Körpers, die der jeweiligen Bewegungsrichtung der Spitze entgegengesetzt ist*. In Abb. 7 (S. 182) und 14 (S. 196), wo Kreisbewegungen von verschiedener Richtung in Aufsicht dargestellt sind, ist die Linie stärkster Verlängerung in jeder Stellung hervorgehoben. Sie liegt beispielsweise, wenn die Spitze sich links herum, dem Uhrzeiger entgegengesetzt, bewegt und wenn wir uns so stellen, daß die Spitze auf uns zu zeigt, stets genau auf der linken Seite. Wäre sie etwas gegen die untere, konkave Seite verschoben, so müßte sich daraus eine Abflachung ergeben, während eine Verschiebung gegen die Konvexseite eine Verstärkung der Krümmung zur Folge hätte.

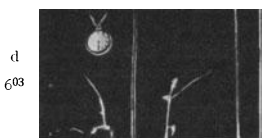


Abb. 2, a—f. Zwei Sproßgipfel von *Pilogyne suavis* mit Ranken, in Kreisbewegung begriffen. Von der Seite gesehen. Aufnahmen in Abständen von etwa 15 Minuten. Etwa  $\frac{1}{15}$  nat. Gr. Aus einem kinematographischen Film.

## 2. Die beobachteten Bewegungen.

Wenn sich eine junge Ranke — es soll zunächst nur von den typischen fadenförmigen Ranken die Rede sein — aus der Knospenlage heraus gestreckt und vielleicht ein Viertel ihrer endgültigen Länge erreicht hat, kann man bemerken, daß die Spitze kleine Kreise beschreibt, deren Umlaufzeit bei den beweglicheren Rankenpflanzen und günstiger Temperatur vielleicht 60 Minuten, später nur noch 40 Minuten und weniger beträgt. Die Kreise werden allmählich größer und dabei zeigt sich, daß die

<sup>1</sup> Da das Vorderende eines derart kreisenden Körpers nacheinander verschiedene Seiten nach unten kehrt, kann man von einer Drehung der Spitze gegenüber der Schwerkraftrichtung wohl reden, muß sich aber darüber klar sein, daß diese „Drehung“ mit einer Drehung des Körpers in sich, mit einer Torsion, gar nichts zu tun hat. Eine jüngst aufgestellte Behauptung, wesentlich für das Zustandekommen einer normalen Kreisbewegung sei „der Widerstand des Sprosses gegen ausgeprägte Torsionen“, weil nur dadurch die „Zwangstorsionen infolge des Spitzenkreises“

wieder ausgeglichen werden sollen, beruht auf einer Verwechslung dieser Dinge. Da das Spitzenkreisen mit keiner wirklichen Torsion verbunden ist, bedarf es auch keines besonderen Widerstandes gegen Torsionen.

Bewegung durch Krümmungen der Ranke sowie der oberen Sproßteile ausgeführt wird. Dabei wächst die Ranke sehr lebhaft in die Länge und da außerdem die Krümmungen immer stärker werden, führt die Spitze der Ranke mächtige Ausschläge nach allen Seiten aus (Abb. 2 und 3). Währenddessen hat sich auch die Stellung der Ranke am Sproß verändert. Anfangs ist sie meist aufgerichtet, bildet sogar häufig die Fortsetzung des Sproßteils, dem sie oben ansitzt, während der Sproßgipfel etwas seitwärts absteht und von der Ranke weit überragt wird. Später stellt sich der wachsende Gipfel selbst in die Verlängerung der Hauptachse, die Ranke erscheint zur Seite gedrängt und senkt sich immer tiefer, indem die Rankenbasis einen immer größeren Winkel mit dem Sproßgipfel bildet. Wenn schließlich kurz vor Erlöschen des Wachstums die Kreisbewegungen eingestellt werden, steht sie weit vom Sproß ab (Abb. 3, Seitenansicht) und ist oft sogar basalwärts gerichtet. Kurze Zeit darauf beginnt die Ranke sich zu einer engen Spirale zusammenzuziehen. *All diese Bewegungen erfolgen ausschließlich durch verschiedene Geschwindigkeit des Wachstums auf den verschiedenen Flanken.*

Bei näherem Zusehen erweisen sich diese unter natürlichen Verhältnissen sich abspielenden Bewegungen häufig als recht unregelmäßig, wenigstens in den späteren Stadien, wo die Spitze schwer herabhängt und starke passive Krümmungen und Torsionen der biegsamen Ranke herbeiführt. Die Bewegungen werden aber sofort regelmäßig und übersichtlich, wenn wir die Rankenbasis dauernd senkrecht befestigen oder wenn wir, um auch in geneigter Stellung untersuchen zu können, das vorderste Drittel der Ranke einfach abschneiden, was merkwürdigerweise keinerlei Störung der rückwärtigen Bewegungen zur Folge hat.

Die Bewegungen einer senkrecht festgehaltenen Ranke verfolgt man am besten so,

Abb. 3, a—f. Sproßgipfel von *Pilogyne suavis*, auf der linken Seite von oben gesehen, auf der rechten (durch einen Spiegel) in Seitenansicht. Ältere Ranke nicht mehr beweglich (im linken Bild ständig nach links oben zeigend), jüngere samt dem ganzen Gipfel kreisend, entgegengesetzt einem Uhrzeiger (s. linkes Bild). Aufnahmen in Abständen von 12 Minuten. Etwa  $\frac{1}{15}$  nat. Gr. Aus einem kinematographischen Film.



a



b



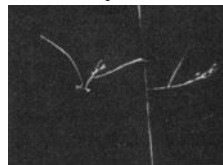
c



d



e



f

daß man eine wagrechte Glasplatte darüber befestigt und nach einer sehr einfachen Methode, durch Spiegelung der Pupille des Beobachters in der Glasscheibe, die Lage der Spitze in kurzen Abständen auf die Glasscheibe senkrecht projiziert. Die beobachteten Bewegungen sind folgende (vgl. auch Abb. 7, S. 182): teilweise werden ganz *regelmäßige Kreise* beschrieben (Abb. 4), teilweise aber auch breitere oder schmalere

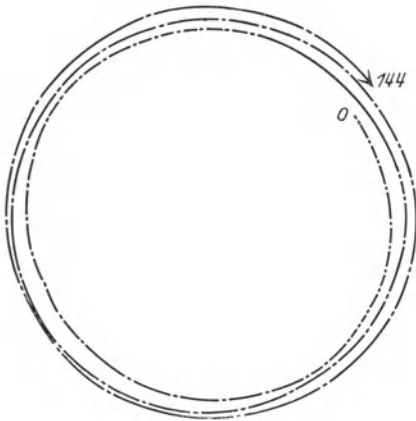


Abb. 4. Normale kreisförmige Bewegung einer Ranke von *Sicyos angulatus*. Bahn der Spitze, von oben gesehen, während 144 Minuten, auf  $\frac{1}{4}$  verkleinert.

*Ellipsen* (Abb. 5) und zu Beginn der Beobachtung konnten bisweilen auch einfache *Pendelschwingungen* in einer Ebene festgestellt werden. *Stets gehen aber die Pendelschwingungen allmählich in schmalelliptische, diese in immer mehr breitelliptische und diese wieder in die regelmäßig kreisförmigen Bewegungen über*, die mit den oben (S. 177) theoretisch erläuterten vollkommen übereinstimmen. Die Richtung der Bewegung ist ganz verschieden. *Jede Ranke kann sich ebensogut rechts herum wie links herum*



Abb. 5. Normale elliptische Bewegung einer Ranke von *Sicyos angulatus*. Bahn der Spitze, von oben gesehen, während 90 Minuten, auf  $\frac{1}{4}$  verkleinert.

*bewegen*. Doch wird die einmal eingenommene Richtung beibehalten, wenn keine Störung von außen hinzutritt. Alle diese Bewegungen bezeichnen wir zusammenfassend als „rotierende Bewegungen“ oder „Kreisbewegungen“<sup>1</sup>. Die elliptischen Bewegungen zeigen eine lebhaftere Bewegung in der Längs- als in der Querrichtung. Sie haben ferner noch die Eigentümlichkeit, daß sich gewöhnlich die Lage aufeinanderfolgender Ellipsen langsam ändert, und zwar so, daß jede Ellipse gegenüber der vorangegangenen *in der Richtung der Kreisbewegung etwas gedreht erscheint* (siehe Abb. 5). Bei günstigen Außenbedingungen werden die Krümmungen sehr stark, so daß die Spitze bei der kreisförmigen Bewegung ständig tief abwärts gebogen sein kann, bei weniger günstigen, etwa bei allmählicher Abkühlung, werden sie immer schwächer, so daß die Ranke sich mehr und mehr aufrichtet und ihre Spitze sich in einer immer enger werdenden Spirale bewegt, bis schließlich die Ranke in senkrechter Lage mehr oder

<sup>1</sup> Der früher übliche, von SACHS stammende Ausdruck „rotierende Nutation“ ist nicht mehr anwendbar, da unter „Nutationen“ nur autonome Bewegungen verstanden werden sollen. Mit dem Ausdruck „Kreisbewegungen“ kehren wir zu der Bezeichnungsweise HUGO MOHLS zurück.

weniger zur Ruhe kommt. Wir bezeichnen diese Lage als *Gleichgewichtslage*.

Bei schiefer oder wagrechter Befestigung der Rankenbasis vollziehen sich die Bewegungen in ähnlicher Weise, nur daß dann die Achse der Bewegung keine Gerade darstellt, sondern nach oben gekrümmt ist (siehe Abb. 6). Bei einer Kreisbewegung um eine solche Achse brauchen nun nicht mehr alle Flanken nacheinander konkav zu werden. Ist der Umfang der Bewegungen nicht groß, so kann die Konvexität dauernd auf derselben (der unteren) Flanke liegen bleiben (siehe Abb. 6 *B*, die kleine Schwingungsamplitude), während natürlich auch hier eine Linie stärksten Wachstums um die ganze Ranke herumläuft. Die Lage der Rotationsachse erscheint auch in diesem Fall als *Gleichgewichtslage*, der sich die Ranke bei ungünstigen Wachstumsbedingungen mehr oder weniger nähert<sup>1</sup>. Diese Gleichgewichtslage entspricht durchaus der Ruhelage eines gewöhnlichen negativ geotropischen Organs, das wagrecht befestigt ist und sich wegen starker autotropischer Gegenreaktion nicht vollkommen aufrichten kann. Die Ranken unterscheiden sich also von anderen ähnlichen Pflanzenorganen nur dadurch, daß sie in der Gleichgewichtslage für gewöhnlich nicht halt machen, sondern in symmetrisch zu ihr gelegenen Kurven sich darum herum bewegen.

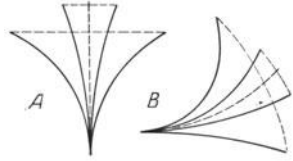


Abb. 6, *A* u. *B*. Bewegungsbilder einer Ranke, schematisch. *A* bei senkrechter, *B* bei wagrechter Befestigung. Es ist beidemal je ein Fall mit großer und einer mit kleiner Schwingungsamplitude dargestellt.

Gewisse Fadenranken, wie die von *Sicyos angulatus*, besitzen in einiger Entfernung von der Basis ein oder mehrere kleinere Nebenranken. Ihre Lage im Raum ist bestimmt durch die Richtung, in der sie sich von der Hauptranke abzweigen. Im übrigen verhalten sie sich genau so wie die Hauptranken. Ihre Bewegungen vollziehen sich unabhängig, ohne innere Beziehungen zu denen der Hauptranke, an der sie sitzen.

### 3. Die Überkrümmungstheorie.

Aus der eben geschilderten Mannigfaltigkeit der Bewegungsformen ergibt sich ohne weiteres, daß hier die Annahme einer immanenten Kreisbewegung nicht genügt. Ein stetiges autonomes Wandern einer Linie stärksten Wachstums um die Ranke herum würde wohl die regelmäßige kreisförmige Bewegung verständlich machen, nicht aber die pendelförmigen und elliptischen Schwingungen verschiedener Art und ihre regelmäßige Aufeinanderfolge. Die aufgedeckten Gesetzmäßigkeiten verlangen aber eine Erklärung.

<sup>1</sup> Eine *genaue* Einstellung der Ranke in die Lage der Rotationsachse läßt sich nicht verwirklichen, weil sich mit der Änderung der Außenbedingungen auch die Gleichgewichtslage etwas verschiebt (siehe GRADMANN, [2] S. 440).

Nun ordnen sich die geschilderten Bewegungsarten alle einem gemeinsamen Gesetz unter. Am einfachsten ist es zu übersehen bei *senkrechter Befestigung* der Rankenbasis: *die Linie stärkster Verlängerung liegt stets auf der Seite, die um eine bestimmte Zeit, die „Phasenzeit“, früher Unterseite war*, wobei wir ein Viertel eines vollen Umlaufs als „Phase“ bezeichnen. So liegt beispielsweise bei Abb. 1 im Stadium 4 das stärkste

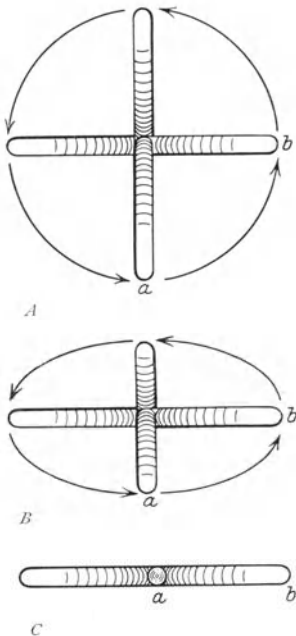


Abb. 7 A—C. Schematische Darstellung der Kreisbewegungen in Ansicht von oben: A kreisförmige, B elliptische, C Pendelbewegung. Bei A und B sind die Linien stärksten Wachstums in jeder Lage durch eine starke Kontur hervorgehoben. Bei C liegt sie durchweg auf der abgewandten Seite. Die eingetragenen Bewegungsstadien liegen jedesmal um dieselbe Zeitspanne (ungefähr die Reaktionszeit) auseinander.

Wachstum auf der mit der Längslinie versehenen Flanke, die im Stadium 3 nach unten gekehrt war. Bei der elliptischen Bewegung zeigt sich außerdem, daß das einseitige Wachstum und damit die Bewegung der Spitze in entgegengesetzter Richtung um so lebhafter ist, je stärker vorher die Neigung war. So folgt in Abb. 7 B auf die geringe Neigung nach „Süden“ bei a die schwache Bewegung nach „Norden“ bei b, auf die stärkere östliche Neigung bei b dagegen die lebhaftere westliche Bewegung. Bei wagrechter Befestigung der Rankenbasis (entsprechend Abb. 6 B) gelten im wesentlichen dieselben Beziehungen, wenn wir statt „Unterseite“ „der Gleichgewichtslage abgewandte Seite“ sagen, und so heißt das *allgemeine* Gesetz, das für alle ungestörten Kreisbewegungen der Ranken gilt: *die Linie stärkster Verlängerung liegt stets auf der Seite, die die Phasenzeit früher der Gleichgewichtslage abgewandt war, und diese Verlängerung ist im allgemeinen um so lebhafter, je größer die Entfernung von der Rotationsachse war*. Nun kennen wir aber die Kräfte, die in dieser Weise eine Verlängerung der der Gleichgewichtslage abgewandten Seite veranlassen. Es sind das eben die Tropismen,

Geotropismus und Autotropismus, welche sonst gerade dadurch die Einstellung in die Gleichgewichtslage bewirken. Was lag näher, als auch die ganzen Kreisbewegungen als fortgesetzte geotropische und autotropische Reaktionen aufzufassen? Es galt nur noch festzustellen, ob der Ablauf der tropistischen Einzelreaktionen mit dem Verlauf der Kreisbewegungen im Einklang steht.

a) **Die Reaktionen bei senkrecht befestigter Basis.** An einem Rankenstumpf, den wir senkrecht befestigt haben und der keine oder nur geringfügige Schwankungen um die senkrechte Gleichgewichtslage

ausführt, wie das etwa nach einer kühlen Nacht der Fall ist — an einem solchen Rankenstumpf biegen wir die Spitze ein paar Minuten lang in beliebiger Richtung zur Seite, um sie dann wieder los zu lassen. Der Stumpf schnellst zuerst ein Stück zurück, setzt die Rückwärtsbewegung dann langsamer fort, überschreitet die Ruhelage und krümmt sich nach der entgegengesetzten Seite, wobei *die erste Krümmung unter günstigen Bedingungen an Stärke noch übertroffen wird*. Daraufhin tritt abermals eine Rückkrümmung ein in der Richtung der ersten Ablenkung, und so setzt sich das Pendeln über die Ruhelage hinweg in einer gewissen Stärke dauernd fort, wobei allerdings bald auch noch seitliche Bewegungen hinzutreten.

Da auf eine Ablenkung in jeder beliebigen Richtung stets die Krümmung in entgegengesetzter Richtung folgt, ist außer Zweifel, daß es sich dabei um eine tropistische Reaktion handelt, ohne daß es sich bei dieser Versuchsanordnung entscheiden läßt, welche Tropismen dabei wirksam sind, ob Geotropismus, der die Verlängerung der ursprünglichen Unterseite, oder Autotropismus, der die Verlängerung der ursprünglichen Konkavseite bewirkt. Ebenso klar ist aber, daß dann die folgende Gegenkrümmung eine Reaktion auf die neue Ablenkung darstellt. Wir haben eine fortgesetzte Reihe tropistischer Reaktionen vor uns, die deshalb nie zur Ruhe kommen, weil sie immer wieder über das Ziel hinauschießen, weil die Überkrümmungen immer wieder ebenso stark sind wie die jeweils vorhergegangenen Ablenkungen. Wir bezeichnen diese fortdauernde Bewegung als „*Überkrümmungsbewegung*“. Diese Feststellung, daß eine bestimmte Ablenkung von der Ruhelage eine *ebenso starke Überkrümmung* nach der entgegengesetzten Seite hervorrufen kann, war vollkommen neu und fand anfangs keinen rechten Glauben. Es ließ sich aber zeigen, daß dieselbe Erscheinung auch bei ganz anderen Pflanzen, bei der Haferkoleoptile, hervorgerufen werden kann. Voraussetzung ist nur eine gute Reaktionsfähigkeit.

Es ist ebenso eine allgemeine Erscheinung, die aber nicht mehr bewiesen zu werden braucht, daß die tropistischen Reaktionen um so kräftiger ausfallen, je günstiger die äußeren Bedingungen sind. Wenn wir nun festgestellt haben, daß bei mäßiger Temperatur eine bestimmte Ablenkung eine ebenso große Überkrümmung hervorruft, so folgt daraus ohne weiteres, daß dann bei erhöhter Temperatur dieselbe Ablenkung eine noch *stärkere Überkrümmung* herbeiführen muß. Somit findet nicht nur der ständige Fortgang der Schwingungen, sondern auch die Vergrößerung der Schwingungsamplitude bei Verbesserung der äußeren Reaktionsbedingungen und ebenso natürlich bei einer Erhöhung der Reaktionsfähigkeit im Laufe der Entwicklung ihre Erklärung.

Folgt auf eine bestimmte Krümmung eine stärkere Überkrümmung, so kommt dadurch die Ranke auch in eine noch wirksamere Reizlage, so daß dann die nächstfolgende Überkrümmung nochmals stärker sein muß.

Diese Verstärkung bei gleichbleibenden Bedingungen geht aber nicht bis ins Unendliche weiter, weil die Reaktionsgröße nicht in demselben Maße ansteigt wie die Reizgröße. Es zeigt sich überall, bei Ranken sowohl wie bei Haferkeimlingen oder anderen Pflanzen, daß schwache Reize verhältnismäßig starke Reaktionen nach sich ziehen. Wenn also auch eine schwache Krümmung eine verstärkte Krümmung herbeiführen kann, so gibt es dann doch eine gewisse Größe der Krümmung, die nur noch eine gerade ebenso starke erzielt, während bei noch größeren Ablenkungen die Ausschläge zunächst zurückgehen. *Einer bestimmten Reaktionsfähigkeit entspricht eine bestimmte endgültige Schwingungsgröße, auf die sich die Ranke allmählich einspielt.* Da nun kleinste Abweichungen von der Ruhelage immer vorkommen werden und solche verstärkte Gegenreaktionen schon bei den geringsten Ablenkungen eintreten (nachgewiesen an Haferkeimlingen [GRADMANN (7)]), so müssen sich also bei entsprechender Reaktionsfähigkeit die kräftigen Schwingungen von selbst allmählich einstellen.

Wir haben bisher nur die Schwingungen in einer Ebene betrachtet, aber schon erwähnt, daß bei unseren künstlich herbeigeführten Pendelschwingungen bald seitliche Abweichungen hinzutraten. Um sie richtig zu beurteilen, müssen wir uns vergegenwärtigen, daß es für den Eintritt einer tropistischen Reaktion wie der geotropischen nicht notwendig ist, daß das Organ sich in der entsprechenden Reizlage befindet. Wenn es sich nur vorher genügend lange darin *befand*, so tritt die Reaktion auch ein, wenn wir ihm inzwischen eine ganz andere Lage gegeben haben. *Nicht die Lage während der Reaktion, sondern die während der vorausgegangenen Reizung ist maßgebend für den Verlauf der Reaktion.* Fragen wir uns nun: was wird an einer seitwärts übergekrümmten Ranke geschehen, die — infolge vorausgegangener Reize — von einer Krümmung nach Norden allmählich in eine solche nach Westen übergeht? Eine Krümmung nach Norden hat eine Bewegung nach Süden zur Folge, eine Krümmung nach Westen eine Bewegung nach Osten. Es ist zu erwarten, daß eine von Norden nach Westen fortschreitende Krümmung eine Bewegung veranlaßt, die in südlicher Richtung beginnt und sich allmählich nach Osten wendet. Das ist auch tatsächlich der Fall, wobei gleichzeitig auch die Stärke der Bewegung jeweils von der Stärke der vorausgegangenen Krümmung abhängig ist in derselben Weise, wie es eben bei der Pendelbewegung in der Ebene festgestellt wurde.

Betrachten wir etwa eine Pendelbewegung, die in nord-südlicher Richtung verläuft. Sobald nun bei einer Aufrichtung die Bewegung nicht genau über die vertikale Gleichgewichtslage führt — und Wachstumsreaktionen vollziehen sich ja nicht mit mathematischer Genauigkeit —, sondern etwa, auf dem Weg nach Süden, etwas westlich daran vorbei, so ist bei der ganzen Bewegung die Westseite etwas nach unten geneigt. Neben der starken Bewegung nach Süden zeigt sich daher später



auch eine schwache Bewegung nach Osten, so daß die Ranke bei ihrer Rückkehr nach Norden diesmal östlich an der Gleichgewichtslage vorüberwandert, und zwar in etwas größerer Entfernung, da sich so kleine Ausschläge ja verstärken.

Nehmen wir an, der zeitliche Verlauf solcher schwacher Reaktionen wäre derselbe wie bei den gleichzeitigen großen nord-südlichen Schwingungen. Da die seitliche Reizung gerade beim Vorbeiziehen an der Gleichgewichtslage, also in der Mitte der südlichen Bewegung am größten ist, müßte der entgegengesetzte Ausschlag in der Mitte der nördlichen Bewegung am stärksten sein. Es würden allmählich breiter werdende Ellipsen beschrieben, bis schließlich die Kreisform erreicht wäre, und dabei würden die langen Achsen der Ellipsen stets dieselbe nord-südliche Richtung beibehalten. Tatsächlich konnte aber als allgemeine Regel festgestellt werden, daß schwächere Ausschläge in wesentlich kürzerer Zeit vollendet sind als starke. Infolgedessen verschieben sich die Phasen der beiden Bewegungen gegeneinander. So ist in Abb. 8, die die Bewegungen einer Ranke in Vertikalprojektion (von oben gesehen) darstellt, um 1<sup>14</sup> der Ausschlag nach Norden<sup>1</sup> beendet, während die Bewegung von Westen nach Osten gerade etwa auf dem halben Wege ist. Diese ist aber schon vollendet, ehe die Südbewegung bis zur Mitte gelangt ist, und die auf die Ostbewegung folgende Westbewegung ist 1<sup>39</sup> schon sehr weit fortgeschritten, während die Südbewegung nun erst zu Ende ist. *Es ergibt sich daraus die*

*Drehung aufeinanderfolgender Ellipsen in der Richtung der Kreisbewegung, was wir oben als allgemeine Regel kennen gelernt haben. Im übrigen ändert sich aber nichts an der eben gemachten Darlegung. Auf welcher Seite auch immer die Ranke sich der Ruhelage im Vorüberkommen nähern mag, stets muß ein verstärkter Ausschlag nach der Gegenseite die Folge sein, solange, bis in allen Richtungen die endgültige, der herrschenden Reaktionsfähigkeit entsprechende Schwingungsgröße erreicht ist. So entstehen aus den schmalen Ellipsen immer breitere und zuletzt der Kreis. Bei der natürlichen Entstehung der Kreisbewegungen wird sich selbstverständlich in der Regel nicht erst eine starke Pendelbewegung in einer Ebene entwickeln, ehe eine seitliche Abweichung hinzutritt. Vielmehr werden frühzeitig Abweichungen in verschiedenen Richtungen auftreten und sich nebeneinander, in kreisenden Bewegungen, verstärken. Die Vertikallage ist zwar eine Gleichgewichtslage, aber eine*

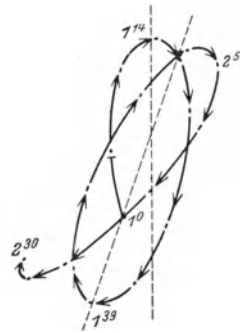


Abb. 8. Elliptische Bewegung einer Ranke von *Sicyos angulatus* (dieselbe wie in Abb. 5). Pfeile in Abständen von 5 Minuten (einige Zeiten sind eingetragen).

<sup>1</sup> Wir bezeichnen die Richtungen an solchen Vertikalprojektionen wie die Himmelsrichtungen auf einer Landkarte.

*sehr labile*, da jede kleinste Abweichung von ihr immer stärker werdende Abweichungen nach sich zieht.

ZIMMERMANN erhebt bei einer Erörterung der Überkrümmungstheorie zwei Einwände, als ersten: „Die GRADMANNschen Versuchsprotokolle zeigen keineswegs die geforderte durchschnittliche *Steigerung* einer einfachen Pendelbewegung. . . . Im allgemeinen klingen reine Pendelbewegungen nach einer Zeit wieder ab, wenn sie nicht in Kreisbewegungen übergeführt werden.“ Es handelt sich offenbar um ein Mißverständnis, wenn ZIMMERMANN annimmt, die Theorie fordere eine durchschnittliche Steigerung der einfachen Pendelbewegung. Wenn eine sehr starke Anfangskrümmung den Ausgangspunkt für die Pendelbewegung bildet — und das war bei den Versuchen der Fall, die ZIMMERMANN offenbar in erster Linie im Auge hat — so muß die Größe der Ausschläge zunächst zurückgehen, bis die endgültige (der herrschenden Reaktionsfähigkeit entsprechende) Schwingungsgröße erreicht ist. Eine völlige Einstellung der Pendelbewegung, wie es nach der angeführten Stelle scheinen könnte, wurde jedoch nie festgestellt, dagegen stets, wenn nicht gerade die Beobachtungen vorzeitig abgebrochen wurden, das Hinzutreten von seitlichen Bewegungen, die Überführung in die kreisförmige Bewegung. Es liegt im Wesen der Sache, daß ständige Pendelschwingungen in einer Ebene nicht verwirklicht werden können.

Der zweite Einwand lautet: „Irgendeine Erklärung, weshalb beim normalen Kreisen zwei oder mehr Phasen (soll wohl heißen: Pendelbewegungen) sich gerade in den zum Kreisen notwendigen Lagebeziehungen und Phasendifferenzen kombinieren, ergibt sich aus den GRADMANNschen Versuchen und Anschauungen nicht.“ Zu diesem merkwürdigen Bedenken kommt wohl ZIMMERMANN nur dadurch, daß ich selbst einst Reaktionen in bestimmter Richtung und mit bestimmtem Zeitabstand miteinander kombinierte, um zu zeigen, daß derart verschieden gerichtete Reaktionen nebeneinander herlaufen können. Bei der natürlichen Entstehung der Kreisbewegungen sind aber ja nicht zwei Pendelbewegungen bestimmter Richtung gegeben, die miteinander richtig kombiniert sein müßten. Die Zerlegung der zweidimensionalen Bewegung der Spitze in zwei aufeinander senkrecht stehende Komponenten dient hier nur zur Erleichterung der Übersicht. Die gegenseitigen Lagebeziehungen der beiden Komponenten brauchen also nicht erst erklärt zu werden. Ähnlich steht es mit den Phasendifferenzen. Wie wir eben sahen, ist es durchaus nicht notwendig, daß die Bewegungskomponenten von Anfang an einen regelmäßigen Phasenabstand aufweisen. Die Feststellung, daß die Ausschläge sich überall da, wo die Maximalschwingung noch nicht erreicht ist, vergrößern müssen, genügt, um das Entstehen eines regelmäßigen Kreises zu erklären, der dann von selbst die regelmäßigen Phasendifferenzen beliebig herausgegriffener Bewegungskomponenten zeigt.

**b) Der Einfluß des Geotropismus.** Noch nicht näher untersucht wurde bisher die Frage, welcher Tropismus es ist, der die Gleichgewichtslage bestimmt und zugleich die Überkrümmungsbewegungen um sie herum veranlaßt. Bei den eben geschilderten Versuchen kann sowohl negativer Geotropismus wie Autotropismus die senkrechte Gleichgewichtslage bedingt haben.

Prüfen wir zunächst auf Geotropismus, indem wir einen Rankenstumpf ein paar Minuten lang wagrecht befestigen, so beobachten wir in der Tat nach einiger Zeit eine sehr lebhaft negative geotropische Reak-

tion, eine Verlängerung der Seite, die vorher Unterseite war, einerlei, welche Lage wir der Ranke nunmehr geben. Nach der Überkrümmungstheorie (vgl. S. 182) müßte die geotropische Reaktionszeit — die Zeit, die zwischen Reizbeginn und Reaktionsbeginn liegt — ungefähr einer Phasenzeit entsprechen, allerdings nicht genau, wie sich am besten wieder aus der Betrachtung einer einfachen Pendelbewegung ergibt. In dem Augenblick, wo eine nord-südlich pendelnde Ranke die Senkrechte in südlicher Richtung überschreitet, beginnt der Reiz, der die nachfolgende Reaktion in entgegengesetzter Richtung veranlaßt. Diese beginnt nach Ablauf der Reaktionszeit und tritt auch äußerlich sofort in Erscheinung, wenn die südliche Bewegung inzwischen schon vollkommen abgeschlossen ist. Ist diese aber noch im Gang, so äußert sich der Beginn der Gegenreaktion nur in einer schwer feststellbaren Verlangsamung der Bewegung, bis dann die Gegenreaktion das Übergewicht erhält. So kann bei der Pendelbewegung der sichtbare Beginn der Reaktion durch die Nachwirkung früherer Reize hinausgeschoben werden, und ebenso bei der elliptischen oder kreisförmigen Bewegung. *Tatsächlich ergab sich auch eine weitgehende Übereinstimmung von Phasenzeit und geotropischer Reaktionszeit, nur daß die Phasenzeit stets um 1—3 Minuten länger war.*

Durch geotropische Reizungen lassen sich nun die Kreisbewegungen willkürlich verändern. Ein einseitiger geotropischer Reiz bewirkt am ruhenden Organ eine Bewegung in einer bestimmten Ebene. Läßt man einen solchen Reiz auf eine in Bewegung befindliche Ranke einwirken, so zeigt sich, daß dadurch ebenfalls nur die Bewegung in einer bestimmten Richtung, nur *eine* Komponente der Gesamtbewegung beeinflußt wird, während die Bewegungen senkrecht dazu in unverändertem Rhythmus weitergehen (nur die Größe der Ausschläge wird etwas beeinflußt). Andererseits wird auch der Verlauf der geotropischen Reaktion durch die gleichzeitigen seitlichen Bewegungen in keiner Weise gestört. Es ist ja auch klar, daß eine etwa in Gang befindliche relative Verlängerung der Ostseite gegenüber der Westseite durch eine gleichzeitige gleichmäßige Verlängerung der Nordseite gegenüber der Südseite an sich noch keine Veränderung erfährt. Der Nachweis aber, daß auch die *physiologischen Vorgänge*, die solch verschieden gerichteten Bewegungsimpulsen zugrunde liegen, sich ohne gegenseitige Beeinflussung gleichzeitig nebeneinander abspielen, ist sehr wichtig. Denn auf dieser Vorstellung beruht die ganze Überkrümmungstheorie, wenn sie annimmt, daß die Ranke auf jeden während der Bewegung sich ergebenden Reiz in normaler Weise reagiert, auch wenn während der Reaktionszeit alle möglichen anderen Reaktionen an demselben Organ vor sich gehen. Diese Annahme ist die einfachste, die möglich ist, und deshalb haben wir sie bisher stillschweigend gemacht. Ihre Richtigkeit mußte aber noch besonders bewiesen werden, weil man früher solche einfache Zusammenhänge als ganz unwahrscheinlich betrachtet hatte.

Durch geeignete geotropische Reizungen lassen sich also die Kreisbewegungen in ganz bestimmter Weise beeinflussen, und es ist jederzeit möglich, etwa eine Pendelbewegung in eine kreisförmige oder eine Rechtsbewegung in eine Linksbewegung zu verwandeln.

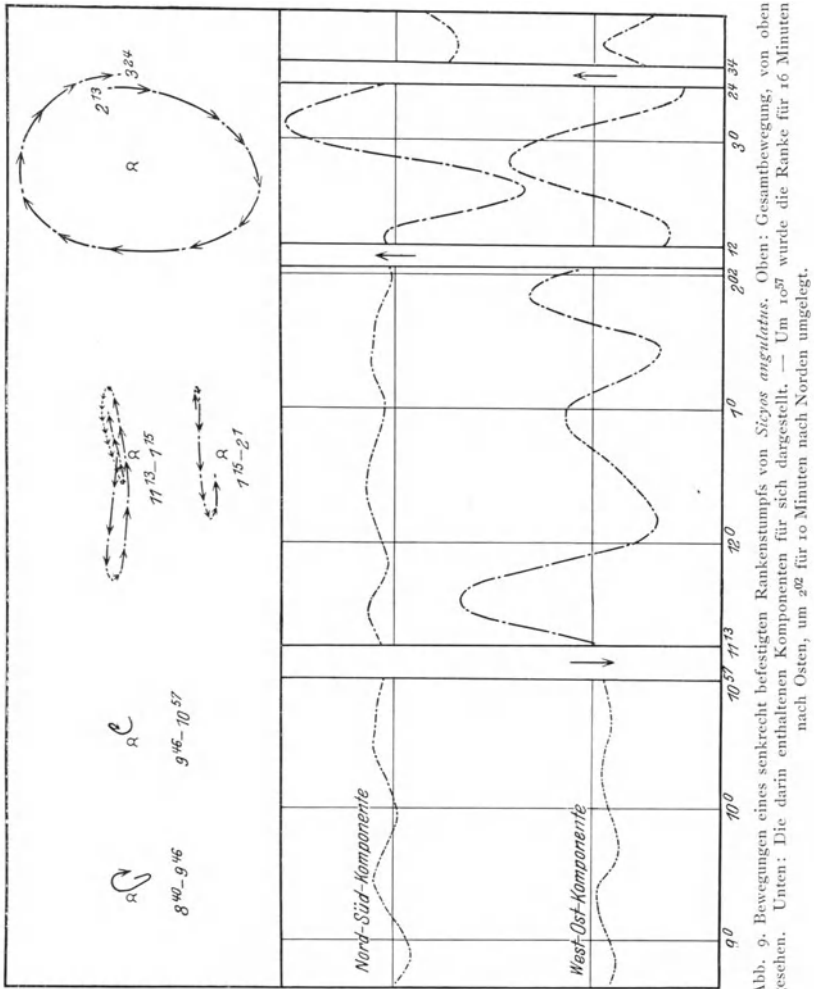


Abb. 9. Bewegungen eines senkrecht befestigten Rankenstumpfs von *Sicyos angulatus*. Oben: Gesamtbewegung, von oben gesehen. Unten: Die darin enthaltenen Komponenten für sich dargestellt. — Um 10<sup>57</sup> wurde die Ranke für 16 Minuten nach Osten, um 2<sup>02</sup> für 10 Minuten nach Norden umgelegt.

Zur Erläuterung des Gesagten sind die Protokolle eines Versuches in Abb. 9 wiedergegeben. Oben in der Abbildung sind die Bewegungen der Spitze von 8<sup>40</sup> vormittags bis 3<sup>24</sup> nachmittags in Vertikalprojektion zu sehen. Bis 10<sup>57</sup> waren die Bewegungen sehr schwach. Jetzt wurde die Ranke 16 Minuten nach Osten umgelegt, es folgt eine west-östlich gerichtete Pendelbewegung. 2<sup>02</sup> wurde die Ranke, während sie sich eben nach Osten bewegte, nach Norden umgelegt und zeigte infolgedessen

während der folgenden Rückbewegung nach Westen einen starken Ausschlag nach Süden: die kreisförmige Bewegung nach rechts war in Gang gesetzt. (3<sup>24</sup> wurde dann durch eine geeignete Reizung die Rechtsbewegung in eine Linksbewegung verwandelt.)

Darunter sind diese Bewegungen in ihre beiden Komponenten zerlegt. Hier sieht man beispielsweise, wie die West-Ostkomponente nach der geotropischen Reizung 11<sup>73</sup> einen starken Ausschlag nach Westen zeigt, dem sich dann in regelmäßigem Wechsel etwas kleinere, aber mit Erhöhung der Reaktionsfähigkeit wachsende Ausschläge anschließen. Die geringen Schwankungen, die die Nord-Südkomponente von Anfang an zeigt, werden durch diese Vorgänge nicht wesentlich verändert, ebenso wie dann die Ausschläge der West-Ostkomponente durch die starke Nord-Südbewegung, die 2<sup>12</sup> einsetzt, nicht merkbar beeinflußt werden.

c) **Der Einfluß des Autotropismus.** Sobald die Rankenbasis nicht mehr senkrecht steht, wird deutlich, daß der negative Geotropismus nicht allein wirksam ist, sondern durch Autotropismus unterstützt wird. Die einfache autotropische Reaktion ist zu sehen, wenn man etwa einen möglichst bewegungslosen, gerade aufgerichteten Rankenstumpf umlegt. Es folgt dann zunächst die negativ geotropische Reaktion, die eine Aufrichtung vielleicht bis in die Nähe der Senkrechten herbeiführt, nun aber beginnt eine Rückkrümmung in derselben Vertikalebene, eine deutliche autotropische Reaktion, die die Ranke wieder nach unten bewegt, und zwar abermals über die Gleichgewichtslage hinaus, was sich daraus ergibt, daß nach ihrer Beendigung von neuem eine negativ geotropische Reaktion einsetzt. Es kommt zum Pendeln entsprechend der Abb. 6 B, wobei die Ranke aber zunächst nicht wesentlich aus der Vertikalebene heraustritt. Es kann wohl kein Zweifel bestehen, daß hier ebenfalls ständig sich wiederholende Überkrümmungen vorliegen, nur daß in diesem Fall immer bei der Hebung negativer Geotropismus, bei der Senkung Autotropismus wirksam ist. Wenn dann allmählich seitliche Ausschläge dazukommen, abwechselnd nach rechts und links, und sich immer mehr verstärken, so daß schließlich vom freien Ende eine kreisähnliche Figur beschrieben wird, so liegt die Annahme nahe, daß es sich auch hierbei um Überkrümmungen handelt, die dann ausschließlich autotropischer Natur sein müssen. Genau genommen wird allerdings nie ein vollkommener Kreis beschrieben, sondern nur in der Richtung von oben nach unten gestreckte Ellipsen, ja manchmal bleiben die seitlichen Ausschläge fast ganz aus. Aber gerade ein solch verschiedenes Verhalten ist leicht verständlich bei unserer Annahme, daß die seitlichen Ausschläge nur durch Autotropismus, die nach oben und unten dagegen durch Autotropismus und Geotropismus veranlaßt werden.

Unsere Annahme besteht also darin, daß bei einer Ablenkung von der Gleichgewichtslage auch die autotropische Reaktion stark genug sein kann, um die Ranke ebensoweit wieder nach der entgegengesetzten Seite

zu krümmen. Diese Annahme wird bestätigt durch *das Verhalten der Ranken am Klinostaten*, bei Drehung um die horizontale Achse. Es ließ sich nämlich nachweisen, daß dabei der autotropische Ausgleich einer vorher induzierten geotropischen Reaktion unter günstigen Bedingungen tatsächlich mit einer ansehnlichen Überkrümmung endet, und daß sich daran genau in der oben beschriebenen Weise *dauernde Kreisbewegungen* anschließen, erst pendelförmig, dann in breiter werdenden Ellipsen, nur alle Bewegungen in kleinerem Ausmaß als bei senkrechter Befestigung der Rankenbasis. Sogar solche Einzelheiten wie die Drehung aufeinanderfolgender Ellipsen in der Richtung der Kreisbewegung fehlen nicht. Damit ist bewiesen, daß der Autotropismus genau ebenso wie der Geotropismus dauernde Überkrümmungsbewegungen im Gang halten kann. Die beobachteten Kreisbewegungen der Ranken haben eine, soviel ich sehe, lückenlose Erklärung erhalten.

## B. Die Kreisbewegungen der Windepflanzen.

### 1. Raumgeometrische Grundlagen: Torsionen an einem zylindrischen Körper.

Als tordiert bezeichnet man einen zylindrischen Körper, wenn seine Querschnitte gegeneinander eine Drehung um die Längsachse erlitten haben. An einem geraden Zylinder erkennen wir eine solche Torsion daran, daß eine vorher auf einer Seite aufgetragene Längslinie nun an verschiedenen Stellen nach verschiedenen Seiten zeigt. Anders an einem gewundenen Zylinder, d. h. bei einem Zylinder, dessen Abschnitte fortschreitend nach verschiedenen Richtungen gekrümmt sind. Legen wir etwa einen Gummischlauch ohne Zwang in Windungen um einen Stab, so wird eine vorher einseitig aufgetragene Längslinie einen Verlauf wie in Abb. 10A zeigen. Wollen wir ihn so legen, daß die Linie stets nach derselben Richtung im Raume zeigt, entsprechend Abb. 10 C, so spüren wir deutlich, daß wir ihn dabei mit Gewalt tordieren müssen, und zwar *antidrom*, d. h. entgegengesetzt zur Windrichtung. Wollen wir ihn jedoch so herumlegen, daß die Linie immer dieselbe Lage zur Stütze behält, entsprechend Abb. 10 B, wo sie immer auf der Außenseite verläuft, so ist das nur unter *homodromer* Torsion möglich<sup>1</sup>. Es liegt im Wesen der Windungen, daß die Längslinien dadurch einen Verlauf erhalten, der irgendwo zwischen diesen beiden Extremen liegt. Gewöhnlich pflegt man aber die Lage B, die symmetrische Anordnung zur Stütze, für torsionsfrei zu halten, wir können sie „*scheinbar untordiert*“ nennen, im Gegensatz zur wirklich untordierten, die man seit SCHWENDENER als „*scheinbar tordiert*“ bezeichnet. *Die scheinbare Torsion ist stets antidrom* und ihre Größe abhängig von der Steilheit der Windungen, sie beträgt, wenn  $\alpha$  der Neigungswinkel

<sup>1</sup> Nähere Begründung bei GRADMANN (6).

ist,  $\sin \alpha \cdot 360^\circ$ . Bei senkrechter Lage der Stütze ist am scheinbar untordierten Körper überall dieselbe Flanke nach unten gekehrt, beim tatsächlich untordierten sind es verschiedene Flanken in verschiedenen Stengelabschnitten.

Auch bei einfachen Krümmungen, deren Krümmungsebene gegen die Horizontale geneigt ist, zeigen die einzelnen Abschnitte eine verschiedene Orientierung zur Schwerkraft.

Auch hier wird in der Windeliteratur von *scheinbarer antidromer Torsion* gesprochen. Man mag sich diese Beziehung klar machen, indem man einen Ring so vor sich hält, daß die dem Beschauer abgekehrte Seite etwas höher liegt, und dann die rechte und die linke Hälfte als gekrümmte Körper für sich betrachtet. Dann ist die Außenseite jedesmal am unteren Ende etwas nach unten, in der Mitte genau seitwärts und am oberen Ende nach oben gerichtet. Um zu erreichen, daß die jetzige Außenseite überall wie am Unterende schief nach unten gerichtet ist, müßten wir beispielsweise in der linken Hälfte das obere Ende rechts herum drehen. Es erscheint also, wenn wir uns an der Schwerkraft orientieren, links herum gedreht, die rechte ist dementsprechend scheinbar rechts herum gedreht, also beide in entgegengesetzter Richtung zu ihrer Krümmung (wenn wir diese wie eine Windung von unten nach oben verfolgen). Das Beispiel zeigt wohl klar genug, daß die „scheinbaren Torsionen“ mit wirklichen Torsionen gar nichts zu tun haben.

Eine kurze Besprechung erfordern auch die räumlichen Beziehungen bei der Entstehung passiver Torsionen. Wird gegen das freie Ende eines

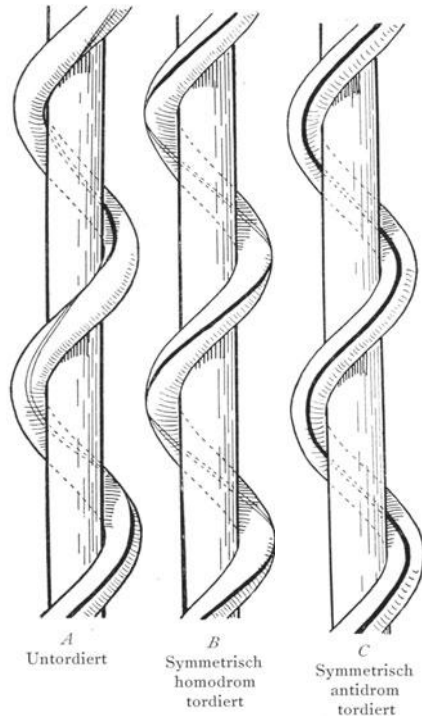


Abb. 10, A—C. Torsionen an einem gewundenen Körper.

<sup>1</sup> In meinen früheren Ausführungen (6) hatte ich die Torsionsgrößen für verschiedene Neigungswinkel mitgeteilt, die SCHWENDENER und KOLKWITZ durch recht umfangreiche Berechnungen ermittelt hatten. Herr H. v. SCHELLING hat mich dann in freundlicher Weise darauf aufmerksam gemacht, daß die mitgeteilten Werte dieser einfachen, mathematisch abgeleiteten Formel entsprechen.

gekrümmten, einseitig befestigten Organs — man denke etwa an eine überhängende Ranke — ein seitlicher Druck ausgeübt, so gerät die berührte Flanke in Zugspannung, die gegenüberliegende in Druckspannung, oder mit anderen Worten, es entsteht ein Verlängerungsbestreben der gegenüberliegenden Seite, und diese Spannung kann sich ohne Lageveränderung des ganzen Körpers nur dadurch vermindern, daß eine Torsion eintritt, durch die diese Seite gegen die Konvexe Seite hinwandert. Dieser

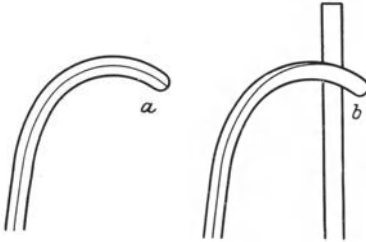


Abb. 11, a u. b. a. Frei links herum kreisender Körper mit aufgetragener Längslinie. b. Derselbe Körper einige Zeit nach Aufhalten seiner Bewegung durch eine Stütze: er ist rechts herum, also antidrom tordiert.

Fall tritt auch ein, wenn ein in Kreisbewegung befindliches Organ gegen einen Widerstand stößt. Es mag in Abb. 11 der in Linksbewegung begriffene Pflanzenkörper eine Stütze eben berühren. Die Linie stärksten Wachstums liegt dann auf der uns zugewandten, durch eine Längslinie bezeichneten Flanke. Es entsteht so ein Verlängerungsbestreben dieser Flanke,

und sie dreht sich unter Torsion langsam nach oben, also nach rechts, entgegen der Richtung der Kreisbewegung. So sind *alle derart entstandenen* „passiven“ oder „zwangsläufigen“ Torsionen antidrom.

## 2. Die beobachteten Bewegungen.

Gegenüber den Kreisbewegungen der Ranken zeigen die der typischen Windepflanzen eine große Einförmigkeit. Dem Wesen nach ist die Bewegung dieselbe, auch eine Krümmung nach allen Richtungen, die durch ungleiches Wachstum der Flanken veranlaßt wird, und nur im allgemeinen bedeutend langsamer erfolgt als bei den Ranken: ein Umlauf braucht meist mehrere, oft viele Stunden. Es werden immer nur ziemlich regelmäßige Kreise beschrieben, und zwar vorwiegend um eine senkrechte oder wenig geneigte Achse (siehe Abb. 12). Wird die Basis des krümmungsfähigen Spitzenteiles wagrecht befestigt, so krümmt sich gewöhnlich der unmittelbar anschließende Abschnitt mit der Zeit nach oben (anfangs auch seitwärts, wie unten näher ausgeführt wird) und beteiligt sich wenig an der Kreisbewegung, so daß der Gipfel wieder um eine senkrechte oder wenig geneigte Achse kreisen kann. Immerhin gibt es Fälle — nach Beobachtungen von BARANETZKI — wo die Achse so wenig aufgerichtet ist, daß der Gipfel in seinem unteren Kulminationspunkt noch ganz in der wagrechten Ebene liegt. Eine Neigung der Bewegungsachse kann bei *Bowiea volubilis* nach Voss auch durch einseitig einfallendes Licht veranlaßt werden, während bei anderen Windepflanzen, wie der Bohne oder der Zaunwinde, nur die älteren, nicht mehr kreisenden Abschnitte sich gegen das Licht neigen, die jüngeren aber trotzdem eine aufrechte Achse



umkreisen. Vielen Windepflanzen fehlt wohl eine ausgesprochene phototropische Reizbarkeit, wie übrigens auch den meisten Ranken.

Die Form des Gipfels bei der Kreisbewegung ist auch bei den einzelnen Windepflanzen verschieden. Manchmal wird ein langer, geradegestreckter Gipfelteil im Kreise herumgeführt ohne wesentliche Eigenbewegung, häufig ist die Spitze in der Bewegungsrichtung etwas vorwärts gekrümmt (siehe Abb. 12), in bestimmten Fällen bildet sie auch eine hakenförmige Einkrümmung nach unten. Eine grundsätzliche Bedeutung dürfte diesen Unterschieden nicht zukommen.

Sehr wichtig dagegen ist, daß die allermeisten Windepflanzen nur *in einer bestimmten Richtung* kreisen, die meisten links, viele auch rechts herum, in vollkommenem Gegensatz zu dem Verhalten der Ranken. Bei *Cajophora lateritia* bewegen sich zwar die einzelnen Zweige in verschiedener, aber doch in konstanter Richtung. Daneben gibt es jedoch auch eine Reihe von Windepflanzen, deren Sprosse ähnlich wie Ranken in beiden Richtungen kreisen können. Bei *Bowiea volubilis* wurde ein solches Verhalten nur an jungen Sprossen festgestellt, während die älteren sich stets links herum bewegen.

Der Beginn der Bewegung wird seit BARANETZKI so beschrieben, daß die junge zunächst gerade aufwachsende Windepflanze ganz unvermittelt eine kräftige Seitwärtskrümmung des Gipfels ausführe — WORTMANN hat sie „*Vorkrümmung*“ genannt — und dann den übergekrümmten Gipfel im Kreise herumführe. Nach neueren Beobachtungen (GRADMANN [8]) beginnt jedoch, wenigstens bei der Bohne und dem Hopfen, die Bewegung ganz wie bei den Ranken mit kaum merklichen Krümmungen, die sich dann, allerdings oft ziemlich rasch, steigern.

Schließlich beobachtet man bei allen Windepflanzen mit konstanter Winderichtung regelmäßig die Entwicklung *homodromer Torsionen* (in Abb. 12 zu erkennen an den Marken, die sich im



a



b



c



d



e



f

Abb. 12, a—f. Gipfel einer *Calystegia sepium* in Kreisbewegung links herum unter allmählicher Steigerung der Ausschläge. Aus einem kinematogr. Film von RAWITSCHER. (Einzelbilder ausgewählt in willkürlichen zeitlichen Abständen.)

ersten Stadium auf der Vorderseite befinden, allmählich aber verschieben). Diese beginnen schon kurz unterhalb der Endknospe, erreichen aber ihren größten Umfang erst in den älteren Stengelabschnitten, die die Kreisbewegung schon eingestellt haben. Dabei kann ein einziges Internodium eine ganze Anzahl voller Umdrehungen aufweisen.

### 3. Die Theorie des Lateralgeotropismus.

NOLLS Theorie stützt sich vollkommen auf die zuerst von BARANETZKI beobachtete Flankenkrümmung. Sie darf heute als gesicherte Tatsache betrachtet werden. Wird ein Windesproß um eine wagrechte Achse (am Klinostaten) gedreht, bis alle geotropischen Nachwirkungen ausgeklungen sind, und dann in wagrechter Lage festgehalten, so entwickelt sich nach einiger Zeit eine Krümmung, deren Richtung durch die Schwerkraft bestimmt ist. Sie ist schief nach oben gerichtet, und zwar immer nach einer

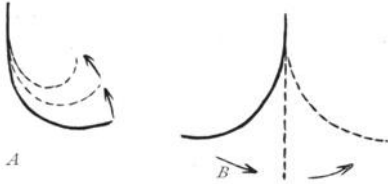


Abb. 13 A u. B. Schematische Darstellung der Flankenkrümmung. Gipfel eines Linkswinders, in wagrechte Lage gebracht (ausgezogene Linien), und die darauffolgenden Bewegungsstadien (unterbrochene Linien), von oben gesehen. Die vorausgehende Flanke wurde bei A nach oben, bei B nach unten gekehrt. Die Richtung der auftretenden Bewegung ist durch die Lage zur Schwerkraft bestimmt.

bestimmten Seite, die der Kreis- und Winderichtung der betreffenden Pflanze entspricht, also bei der linkskreisenden Bohne stets nach rechts, beim Blick auf die Spitze zu. Wird ein in Kreisbewegung befindlicher Gipfel wagrecht befestigt, so geht die Bewegung noch einige Zeit in der alten Weise weiter, dann aber setzt ebenfalls stets dieselbe Flankenkrümmung ein, mag der Sproß

nun gerade nach rechts oder links gekrümmt, in Hebung oder Senkung begriffen sein (siehe Abb. 13). Diese Fähigkeit tritt nach den Untersuchungen von JOST und G. v. UBISCH erst dann am Sproß auf, wenn er zu kreisen beginnt. Vorher ist er nur negativ geotropisch.

Diese seitliche Bewegung, die mit der Aufrichtung verbunden ist, führte NOLL auf eine besondere Eigenschaft der Windepflanzen, den „Horizontal-“ oder „Lateralgeotropismus“ zurück. Die rein seitlich gerichtete lateralgeotropische Reaktion betrachtete er also als einen besonderen Vorgang neben der negativ geotropischen. Wie schon VOSS bemerkt hat, lag dazu eigentlich kein Anlaß vor. Beobachtet ist nur das schiefe Aufsteigen des Sprosses. Daß dies durch das Zusammenwirken zweier Vorgänge zustande komme, ist eine Hypothese.

Sorgfältigere Untersuchungen des Reaktionsverlaufes veranlaßten aber sowohl ÚLEHLA wie JOST und G. v. UBISCH, dieser Hypothese zuzustimmen. Die Größe der seitlichen Bewegung erwies sich nämlich als recht variabel und zeigte, wie auch der seitliche Verlauf der Bewegung, keine feste Beziehung zur negativ geotropischen Reaktion.

An *Pharbitis hispida* wurde übereinstimmend festgestellt, daß in der Nähe der Spitze die Seitenkrümmung überwog, in größerer Entfernung jedoch die Aufkrümmung, und daß unter bestimmten Bedingungen zuerst nur eine Seitwärtsbewegung und erst später auch eine Hebung zu bemerken war. Vor allem aber zeigte sich die Steilheit der Aufrichtung sehr stark von äußeren Bedingungen abhängig. Bei niederen Temperaturen war fast nur noch eine seitliche Bewegung zu erkennen, allerdings von geringem Ausmaß, und ebenso bei ganz kurzen Reizen. JOST und G. v. UBISCH gelang es auch, durch wiederholte, sehr kurze Reize erhebliche Seitenkrümmungen bei ganz geringer Hebung zu erzielen. Die genannten Forscher schließen daraus, daß tatsächlich im Sinne von NOLL getrennte Reizvorgänge für Aufkrümmung und Seitenkrümmung vorliegen, die durch äußere Bedingungen verschieden beeinflußt werden. Doch dürfte die Annahme, daß die Abwandlung des negativen Geotropismus unter verschiedenen Bedingungen stärker oder schwächer ausfällt, den Tatsachen vielleicht ebenso gerecht werden.

Übrigens zeigen die Untersuchungen von GRADMANN (8) an *Phaseolus vulgaris*, daß die Beobachtungen an *Pharbitis* nicht ohne weiteres verallgemeinert werden dürfen. Es ergab sich zwar auch hier das Vorwiegen der Seitenbewegung an der Spitze. Dagegen war die Aufwärtsbewegung immer gerade bei Beginn der Reaktion besonders stark und machte erst allmählich einer stärkeren Seitenkrümmung Platz. Außerdem konnte noch festgestellt werden, daß von der Spitze des Sprosses eine starke Förderung der seitlichen Bewegungskomponente ausgeht. Eine Hypothese, die die Abwandlung der negativ geotropischen Bewegung auf Reizleitung im homodrom tordierten Sproß zurückführen wollte, ließ sich jedoch nicht bestätigen.

Diese *homodromen Torsionen*, die also stets dieselbe Richtung mit der Kreisbewegung zeigen, müssen ja irgendwie mit der Flankenkrümmung zusammenhängen. Sie sind aber *weder die Folge* der bestimmt gerichteten Kreisbewegung — sie entwickeln sich auch bei deren Unterdrückung — *noch ihre Ursache* — die Flankenkrümmung erfolgt auch bei künstlicher Umkehrung der Torsionsrichtung — und können also nur als *Begleiterscheinungen*, die auf dieselben unbekanntem Ursachen zurückgehen, betrachtet werden.

So sind alle Versuche, tiefer in das Wesen des „Lateralgeotropismus“ einzudringen, bis jetzt vergeblich gewesen. Doch ist an der Tatsache der Flankenkrümmung nicht zu zweifeln, auf der NOLL seine Theorie aufbaut.

Das Kreisen um eine senkrechte Achse findet durch die Theorie des Lateralgeotropismus eine ausreichende Erklärung, allerdings nicht durch eine reine Seitwärtskrümmung, wie NOLL meinte. Denn zwischen Reiz und Reaktion liegt auch beim Lateralgeotropismus eine erhebliche Reaktionszeit, und da nun bei einem kreisenden Gipfel die Lage der Längslinien zur Schwerkraft ständig wechselt, so wäre die Längslinie, die in

einem bestimmten Augenblick auf der Hinterseite liegt, bis die entsprechende Reaktion erfolgt, schon mehr oder weniger weit auf die Oberseite gerückt, und es ergäbe sich also eine ständige Verstärkung der Krümmung. Eine gleichmäßige Kreisbewegung ist nur möglich bei einer gleichzeitig wirkenden negativ geotropischen Komponente der Flankenkrümmung. Dann ist also auch die Bewegung in jedem Augenblick bestimmt durch eine vorausgegangene Reizlage ähnlich wie bei den Überkrümmungsbewegungen, wobei allerdings die Reizlage nicht um einen ganzen Viertelumlauf zurückliegen muß, wie bei rein negativ geotropischer Reaktion.

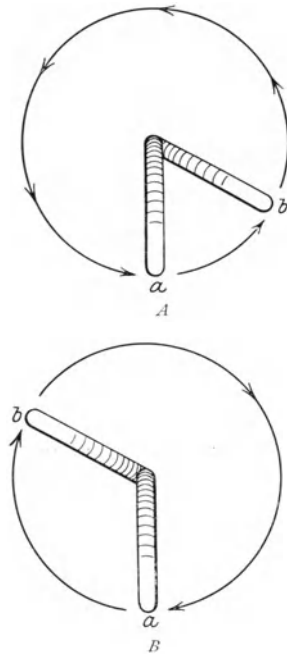


Abb. 14, A, B. Schematische Darstellung der Kreisbewegungen eines Linkswinders. A Normale Linksbewegung. B Künstlich herbeigeführte Rechtsbewegung. Zwischen den beiden eingezeichneten Stadien liegt in beiden Fällen ungefähr dieselbe Zeitspanne (die Reaktionszeit).

Bei der Annahme, die Flankenkrümmung erfolge unter einem durchschnittlichen Neigungswinkel (gegen die Horizontale) von  $60^\circ$ , eine ursprünglich nur um  $30^\circ$  gegen die Unterseite verschobene Linie werde also zur Linie stärkster Verlängerung, wäre so in Abb. 14 A die Bewegung in Punkt *b* bestimmt durch den geotropischen Reiz bei Punkt *a*, da bei *b* die Längslinie auf der hinteren Seite liegt, die bei *a* um  $30^\circ$  gegen die Unterseite verschoben war<sup>1</sup>. Aus einer besseren Reaktionsfähigkeit einer spitzenahen Zone ergibt sich das Vorseilen der Spitze, aus der gewohnten basipetalen Leitung tropistischer Reize das Übergreifen der Bewegung auf tiefere Zonen, zwei oft beobachtete Fälle (s. Abb. 12).

Am klarsten geht die tropistische Natur der Kreisbewegung wohl aus der jüngst gelungenen Umkehrung der normalen Bewegungsrichtung hervor (GRADMANN [8]). Die theoretische Möglichkeit zeigt Abb. 14 B, wo auf den Reiz bei *a* in Punkt *b* dieselbe Reaktion erfolgt wie in Punkt *b* bei A (beidemale ist bei *b* dieselbe Längslinie in stärkster

<sup>1</sup> Die lateralgeotropisch bedingte Kreisbewegung ist gleichfalls ein Kreisen um eine Gleichgewichtslage, die nur dann nicht erreicht wird, wenn die Krümmungsreaktionen genügend stark sind. Denken wir uns in der durch Abb. 14 A dargestellten Kreisbewegung von Stellung *a* ab die Reaktionen geringer werden bei gleichbleibender Reaktionszeit und -richtung, so kann nach Ablauf einer Reaktionszeit Punkt *b* noch nicht erreicht sein. Dann bedeutet aber eine Reaktion in der Richtung der Reaktion bei *b* eine Annäherung an die Gleichgewichtslage. Bei dauernder langsamer Herabsetzung der Reaktionsstärke muß sich die Ranke in spiralförmiger Bahn in die Gleichgewichtslage begeben.

Verlängerung begriffen). Es ist also auch hier die Bewegung in jedem Augenblick Folge einer früheren Reizung, nur daß während der Dauer der Reaktionszeit bei der normalen Bewegung weniger, bei der entgegengesetzten Bewegung mehr als ein Viertelumlauf ausgeführt werden muß. Es wurde nun zufällig bei der Bohne, die sonst immer links herumkreist, eine Rechtsbewegung entdeckt, und es gelang, die Rechtsbewegung auch bei anderen jungen Bohnenpflanzen experimentell hervorzurufen. Es wurde außerdem die Reaktionszeit bei verschiedenen Temperaturen festgestellt, und es ergab sich, daß tatsächlich *bei der normalen Bewegung während der Dauer der Reaktionszeit weniger, bei der entgegengesetzten Bewegung mehr als einen Viertelumlauf zurückgelegt wird.*

NOLL schrieb dann, um die „Vorkrümmung“ zu erklären, den Windepssprossen noch die weitere Eigenschaft des *Plagiogeotropismus* zu, die Fähigkeit, sich unter einen bestimmten Winkel zur Schwerkraftrichtung einzustellen. Diese Annahme steht heute, wo die unvermittelte Entstehung einer „Vorkrümmung“ durchaus zweifelhaft geworden ist, ganz in der Luft. Eine Entstehung der vollen Kreisbewegung durch allmähliche Steigerung kleiner Abweichungen von der Ruhelage, wie sie tatsächlich beim Hopfen und der Bohne beobachtet wurde, bildet dagegen für die Theorie des Lateralgeotropismus keinerlei Schwierigkeit. Denn wenn schon bei der rein negativ geotropischen Reaktion eine kleine Ablenkung von der Gleichgewichtslage eine stärkere veranlassen kann, so muß das um so mehr der Fall sein beim Hinzutreten des Lateralgeotropismus, da die Reaktion dann von Anfang an gar nicht auf die Gleichgewichtslage zuläuft. Wenn aber NOLL zum Beweis seines Transversalgeotropismus die Tatsache heranzieht, daß der bei manchen Windepflanzen wagrecht im Kreise herumgetragene, gerade gestreckte Gipfelabschnitt, wenn man ihn senkrecht befestigt, sofort sich seitwärts zu krümmen und zu kreisen beginnt, so ist dies Verhalten inzwischen durch die Versuche BREMEKAMPS anders aufgeklärt worden. Dieser Gipfelabschnitt ist an sich ebenso lateralgeotropisch, wie die hinteren Abschnitte, nur wahrscheinlich etwas träger und gelangt daher nicht zur Reaktion, wenn er durch die Kreisbewegung der hinteren Abschnitte ständig seine Lage wechselt, ähnlich wie am Klinostaten. Sobald er aber senkrecht befestigt wird, beginnt die Bewegung als Nachwirkung der vorausgegangenen Reize, die nun nicht mehr durch einen vorzeitigen Gegenreiz unwirksam gemacht werden.

So wäre die Theorie des Lateralgeotropismus außerordentlich befriedigend. Sie versagt jedoch gegenüber den Kreisbewegungen um eine geneigte Achse.

#### 4. Die Theorie der autonomen Nutation.

Kreisbewegungen um eine schiefe Achse, bei denen ständig dieselbe Stengelseite nach oben zeigt, wie sie RAWITSCHER an plagiotropen Seitensprossen von *Pharbitis hispida* festgestellt hat (siehe Abb. 15), können unmöglich allein durch geotropische Reaktionen erklärt werden. Daß aber die Kreisbewegungen der Windepflanzen gerade wie die der Ranken auch ganz ohne Mitwirkung von Geotropismus stattfinden können, ist durch die Klinostatenversuche von MIEHE, RAWITSCHER und TEODORESCO vollkommen sichergestellt.

Demgegenüber würde allerdings die Theorie der autonomen Nutation

zur Erklärung aller regelmäßigen Kreisbewegungen genügen. Aber sie versagt gegenüber der Tatsache der Flankenkrümmung, wie überhaupt in allen Fällen, wo die regelmäßige Kreisbewegung gestört wird. Denn die sogenannte Theorie der autonomen Nutation behauptet, daß, aus inneren Gründen, das Wachstum den Stengel *ständig* in bestimmter Richtung umkreise, was bei solchen Versuchen eben nicht zutrifft.

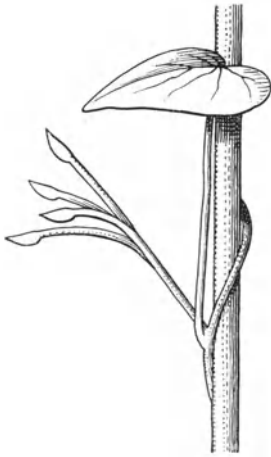


Abb. 15. Plagiotroper Seitensproß von *Pharbitis hispida* in Kreisbewegung um eine geneigte Achse. Die Oberseite bleibt ständig konv.  $\frac{2}{3}$  nat. Gr.  
Nach RAWITSCHER (3).

Man hat dann bisweilen auch zu Hilfsannahmen gegriffen: Die autonome Nutation werde abgewandelt, unterbrochen oder überdeckt von der Flankenkrümmung. Alle diese Annahmen laufen schließlich darauf hinaus, daß man *zweierlei Ursachen* für die Kreisbewegungen einer und derselben Windepflanze gelten läßt. Denn daß durch eine geotropische Flankenkrümmung im Verein mit negativem Geotropismus eine Kreisbewegung um eine senkrechte Achse im Gang gehalten werden kann, ist klar, und die Tatsache, daß man jederzeit durch geeignetes Umlegen den normalen Fortgang der Bewegung umkehren kann (entsprechend Abb. 13), beweist auch, daß die Bewegung durch den Geotropismus beherrscht wird. Am Klinostaten wäre die gleiche Kreisbewegung dann durch das spontane Herumwandern des Wachstums um den Stengel verursacht. Eine solche Annahme wäre gewiß sehr unbefriedigend, zumal da erst noch erklärt werden müßte, warum sich die beiden Bewegungen in ihrem Rhythmus nicht stören<sup>1</sup>.

Nur solange die Verhältnisse beim Auftreten scheinbarer oder wirklicher Torsionen noch nicht geklärt waren, war es möglich, die Bedeutung der Flankenkrümmung zu übersehen. So glaubte AMBRONN, es lasse sich die Seitwärtskrümmung eines windenden Sprosses gegen die Stütze hin, die natürlich nichts anderes ist, als unsere Flankenkrümmung, aus dem Zusammenwirken von autonomer Nutation und negativem Geotropismus derart erklären: wenn das freie Sproßende neben der Stütze um eine schiefe Achse nutiert und dabei auch Krümmungen gegen den Stengel hin ausführt, so erleidet es die bekannte scheinbare antidrome Torsion, durch die die geotropisch gereizte Unterseite etwas nach außen zu liegen kommt. Bei der Reaktion, der Verlängerung dieser Seite, wird dadurch die Krümmung gegen

Nur solange die Verhältnisse beim Auftreten scheinbarer oder wirklicher Torsionen noch nicht geklärt waren, war es möglich, die Bedeutung der Flankenkrümmung zu übersehen. So glaubte AMBRONN, es lasse sich die Seitwärtskrümmung eines windenden Sprosses gegen die Stütze hin, die natürlich nichts anderes ist, als unsere Flankenkrümmung, aus dem Zusammenwirken von autonomer Nutation und negativem Geotropismus derart erklären: wenn das freie Sproßende neben der Stütze um eine schiefe Achse nutiert und dabei auch Krümmungen gegen den Stengel hin ausführt, so erleidet es die bekannte scheinbare antidrome Torsion, durch die die geotropisch gereizte Unterseite etwas nach außen zu liegen kommt. Bei der Reaktion, der Verlängerung dieser Seite, wird dadurch die Krümmung gegen

<sup>1</sup> Einen anderen Ausweg sucht ZIMMERMANN, indem er annimmt, die Bewegung am Klinostaten vollziehe sich nur als Fortsetzung einer zuvor durch Geotropismus eingeleiteten Bewegung. Aber abgesehen davon, daß der experimentelle Beweis fehlt, würde eine solche Hypothese wenig weiter helfen, solange die Ursachen dieser eigentümlichen „Inhärenz“ nicht klargelegt werden.

die Stütze hin noch verstärkt. AMBRONN übersah, daß die Krümmung von der Stütze weg, die ja bei einer regelmäßigen Nutation ebensooft erfolgen müßte wie die zur Stütze hin, ebenfalls eine scheinbare Torsion in gerade entgegengesetzter Richtung zur Folge hätte (siehe oben S. 191), die die Wirkung der anderen Torsion wieder ausgleichen müßte. Eine Richtigstellung dieses weit zurückliegenden Irrtums ist wohl angebracht, da er in neuerer Zeit wieder aufgenommen wurde.

Vielfach wurde auch übersehen, daß bei jeder Hemmung einer Kreisbewegung wirkliche antidrome Torsionen auftreten (siehe S. 192) und daß diese sich fortwährend verstärken, wenn der Druck gegen das Hindernis anhält. NOLL hatte es als Beweis für die ätionome Natur der Kreisbewegung angeführt, daß das Wandern der Wachstumszone um den Stengel aufhöre, wenn man die Bewegung aufhalte. Die Richtung der Bewegung sei demnach nur durch die Lage des Sprosses bestimmt. Später haben aber verschiedene Forscher in ähnlichen Fällen doch ein Weiterwandern der Wachstumszone festgestellt (an den Krümmungen, die nach Entfernung des Hindernisses auftraten) und das dann gewöhnlich umgekehrt als Beweis für die autonome Natur der Kreisbewegung betrachtet, ohne die antidromen Torsionen zu bemerken, die eine fortschreitende Änderung der Reizlage und damit auch ein Weiterwandern der geotropischen Krümmungen veranlassen mußten. Auch als Reizerscheinungen besonderer Art, als Geotorsionen wurden die passiven antidromen Torsionen aufgefaßt (RAWITSCHER [1]), solange ihre Entstehungsweise noch unvollkommen geklärt war.

### 5. Die Überkrümmungstheorie.

Die Theorie des Lateralgeotropismus rechnet nur mit den typischen Windepflanzen, die stets in einer bestimmten Richtung kreisen. Für die Windepflanzen, die wie die Ranken in beiden Richtungen zu kreisen vermögen, kommt sie nicht in Frage. Es ist anzunehmen, daß es sich bei ihnen ebenso um Überkrümmungsbewegungen handelt wie bei den Ranken. Sie sind allerdings noch nicht daraufhin untersucht. Dagegen ist das bei einer Windepflanze geschehen, die jenen außerordentlich ähnlich ist und, wie schon erwähnt, wenigstens in der Jugend wechselnde Bewegungsrichtung zeigen kann: *Bowiea volubilis*. Ihre Bewegungen sind so typische Überkrümmungsbewegungen, daß an ihnen das Wesen der Überkrümmungsbewegung entdeckt werden konnte. Sie zeigten bei geotropischer Reizung nur eine negativ geotropische Reaktion, ohne daß eine Flankenkrümmung festgestellt werden konnte. Und doch ist anzunehmen, daß ein schwacher, wenig in Erscheinung tretender Lateralgeotropismus bestand. Denn die Pflanzen zeigten in dem Zustand, in dem sie untersucht wurden, im allgemeinen nur eine Linksbewegung. Eine Rechtsbewegung konnte wohl künstlich herbeigeführt werden, ging aber immer bald wieder in die Linksbewegung über. Darnach ist wohl die Annahme berechtigt, daß die Windepflanzen mit unbestimmter Bewegungsrichtung reine Überkrümmungsbewegungen ausführen, wenn auch eine experimentelle Bestätigung sehr erwünscht wäre.

Zugleich beweist aber der Fall von *Bowiea*, daß es Übergänge gibt zwischen den Windepflanzen mit unbestimmter und bestimmter Winde-

richtung. In der Tat ist ja der Unterschied zwischen einer negativ geotropischen Überkrümmungsbewegung und einer lateralgeotropisch bedingten Kreisbewegung, wie sie in Abb. 7 (S. 182) und 14 (S. 196) veranschaulicht sind, nicht allzu groß, und durch die experimentelle Verwirklichung einer Rechtsbewegung bei einem typischen Linkswinder wird die nahe Verwandtschaft mit der Überkrümmungsbewegung noch betont. Das Hinzutreten der lateralgeotropischen Komponente hat jedoch die für die Windetätigkeit bedeutungsvolle Wirkung, daß die Kreisbewegung im allgemeinen in bestimmter Richtung vor sich geht, und daß sich eine regelmäßige, nach allen Seiten ausgreifende Kreisbewegung nach Störungen rascher wieder einstellen muß, was auch der Versuch bestätigte. Die Kreisbewegung der typischen Windepflanzen erscheint daher als eine *verbesserte Überkrümmungsbewegung*.

Da nun für die Überkrümmungsbewegungen schon bekannt ist, daß sie nicht nur geotropisch, sondern auch autotropisch bedingt sein können, so scheint damit der Weg gewiesen, über die ungenügende, rein geotropisch begründete Theorie des Lateralgeotropismus hinaus zu gelangen.

#### 6. Die Theorie der Lateralwirkung.

Es ist bekannt, daß die Windepflanzen bei Ausschaltung der geotropischen Reaktionen am Klinostaten ihre bestimmt gerichteten Kreisbewegungen fortsetzen können. Daß sie sie nicht unter allen Umständen fortsetzen, ist begreiflich. Auch bei den Ranken lassen ja die Kreisbewegungen am Klinostaten, bei Ausschaltung der geotropischen Impulse, an Stärke nach. So ist es natürlich auch zu erwarten, daß die Bewegungen der Windepflanzen am Klinostaten schwächer und unter weniger günstigen Bedingungen auch eingestellt werden, wenn der Geotropismus normalerweise bei der Bewegung mitwirkt. Wesentlich ist, daß auch andere Kräfte die Bewegung in Gang halten *können*.

Wenn wir die wesentliche Mitwirkung geotropischer Reaktionen bei der Kreisbewegung um eine senkrechte Achse als bewiesen betrachten und nicht gerade annehmen wollen, die Kreisbewegung am Klinostaten habe gänzlich andere Ursachen, so bleibt uns nichts anderes übrig, als auch hier wie bei den Ranken dem Autotropismus eine ähnliche Rolle wie dem Geotropismus zuzuschreiben. Der gewöhnliche Autotropismus genügt aber nicht, da die Kreisbewegungen am Klinostaten auch die bestimmte Bewegungsrichtung beibehalten und nach Störungen immer wieder aufnehmen, die der betreffenden Windepflanze eigen ist. Hätten wir nun oben wie NOLL das Vorhandensein eines selbständigen Lateralgeotropismus neben dem negativen Geotropismus angenommen, so müßten wir notgedrungen auch zur Annahme eines Lateralautotropismus und vielleicht sogar zu der eines Lateralphototropismus greifen, da VOSS gezeigt hat, daß bei *Bowiea* am Klinostaten eine normale Kreisbewegung nur durch Belichtung von vorn hervorgerufen werden kann. Die Sach-



lage vereinfacht sich aber sehr, wenn wir im sogenannten Lateralgeotropismus nur eine Abwandlung des negativen Geotropismus erblicken. Wenn wir auch noch nicht wissen, wie diese Abwandlung zustande kommt, so können wir uns doch leicht vorstellen, daß auch andere tropistische Reaktionen in gleicher Weise von ihr betroffen werden. Wir sprechen daher ganz allgemein von einer „*Lateralwirkung*“, die sich auf verschiedene Krümmungsreaktionen erstrecken kann.

Es liegt auf der Hand, daß durch eine derartige autotropische Reaktion auch ein Kreisen um eine geneigte Achse herbeigeführt werden kann, das ja auch bei den Windepflanzen häufig beobachtet wird (siehe Abb. 15 und 16*a*). Wenn wir die Aufrichtung eines umgelegten Gipfels verfolgen, so erkennen wir den Einfluß des Autotropismus an der Einstellung der Aufwärtskrümmung im Spitzenabschnitt lange bevor die Vertikallage erreicht ist (Abb. 16*b*). Wenn wir die Spitze weit genug vorn befestigen, so findet stets eine Kreisbewegung um eine schiefe Achse statt, wobei die Aufrichtung nie weiter geht als etwa in Abb. 16*b*. Nur wenn auch die hinteren, langsamer reagierenden Abschnitte sich aufrichten können, wird die Rotationsachse allmählich vollkommen senkrecht gestellt. *Sonst aber liegt im Grund alles so wie bei den Ranken* (vgl. Abb. 6), *nur daß durch das Hinzukommen der Lateralwirkung die Bewegung eine bestimmte Richtung und einen gleichmäßigeren Verlauf bekommt.*

Nur die Angaben über die autotropische Ruhelage bedürfen noch einer Ergänzung. Bisher haben wir angenommen, daß die autotropische Reaktion auf eine Geradstreckung des Organs hinziele. Das muß aber, wie schon PFEFFER ausführt, keineswegs der Fall sein. RAWITSCHER beobachtete nun bei den Seitensprossen von *Pharbitis hispida* Fälle, wo nicht bloß ein und dieselbe Flanke ständig nach oben gerichtet, sondern wo diese Flanke zugleich auch ständig konvex bleibt. Als symmetrisches Kreisen um eine Gleichgewichtslage kann das natürlich nur dann aufgefaßt werden, wenn der Sproß in der Gleichgewichtslage seitwärts gekrümmt ist, und diese Krümmung kann wiederum nicht auf den Geotropismus, der ja entgegengesetzt wirkt, sondern nur auf den Autotropismus, auf eine gekrümmte autotropische Ruhelage zurückgeführt werden, wenn sie nicht einfach durch das passive Herabsinken der Spitze zustande kommt.

Die Richtigkeit der Annahme der Lateralwirkung könnte leicht nachgeprüft werden durch die Feststellung, ob der autotropische Ausgleich einer künstlichen Krümmung am Klinostaten auch diese Lateralwirkung



a



b

Abb. 16, a u. b. Intermittierende Aufnahmen kreisender Bohnensprosse: a senkrecht, b wagrecht befestigter Sproß. Einzelstadien in Abständen von 10 bzw. 15 Minuten. Etwa  $\frac{1}{15}$  bzw.  $\frac{1}{10}$  nat. Größe.

erkennen läßt. Vorläufig können wir nur feststellen, daß eine Theorie, welche auf dieser Annahme fußt, nicht nur alle die Gründe für sich hat, die für die Theorie des Lateralgeotropismus sprechen, sondern darüber hinaus auch das Kreisen am Klinostaten und das Kreisen um eine geneigte Achse erklärt.

### C. Das Umschlingen der Stütze durch die Windepflanzen.

Das Winden selbst, das Umschlingen der Stütze, ergibt sich ohne Schwierigkeit aus der Art der Kreisbewegung. Zwar ist überdies noch bei vielen Windepflanzen Kontraktreizbarkeit festgestellt worden (STARK). Diese ist indessen, abgesehen von *Cuscuta*, die noch besonders besprochen werden soll, so gering, daß sie beim Umschlingen der Stütze sicher keine wesentliche Rolle spielt.

Es ist sicher, daß schon eine *reine Überkrümmungsbewegung* das Umschlingen einer Stütze herbeiführen kann. Das beweist am besten die Entdeckung NOLLS (1), daß selbst etiolierte Keimlinge, die unter günstigen Umständen kräftige Überkrümmungsbewegungen ausführen, dünne Stützen zu umschlingen imstande sind. Im einzelnen verfolgt wurde die Windetätigkeit bei *Bowiea*, wo es sich ja auch um nicht viel anderes als reine Überkrümmungsbewegungen handelt. Kommt der kreisende Sproß mit seinem überhängenden Ende zur Berührung mit einer Stütze, so wird er angehalten und entwickelt mit der Zeit aus bekannten Gründen (siehe S. 192) eine antidrome Torsion. Das jenseits des Berührungspunktes gelegene freie Ende des Sprosses wird während des Aufenthalts negativ geotropisch gereizt und entwickelt deshalb dann eine starke Krümmung, die nach oben gerichtet wäre, wenn nicht die gleichzeitig in den hinteren Stengelabschnitten auftretende Torsion die Krümmungsebene gegen die Stütze hin drehen würde. Nach einiger Zeit ist dann die Stütze von einem lockeren Bogen umgeben, der je nach der Stärke der antidromen Torsion ganz wagrecht verläuft oder etwas ansteigt. Wenn dann die Torsionsbewegung allmählich nachläßt, beginnt der Bogen sich negativ geotropisch aufzurichten. AMBRONN hat mathematisch nachgewiesen, daß er sich dabei verengern muß, und so ist es verständlich, daß er sich beim Aufrichten der Stütze fest andrückt. *Ein Stück einer Windung ist fertiggestellt*. Meist bleibt dabei die äußerste Spitze von der Berührung frei. Im anderen Falle löst sie sich wieder mit fortschreitendem Wachstum und gerät wieder ins Kreisen, und zwar, da die älteren, nicht mehr kreisenden Teile eine schiefe Lage besitzen, um eine schiefe Achse. Ist die freie Spitze genügend groß und die Kreisbewegung umfangreich genug geworden, so muß sie wieder gegen die Stütze stoßen, und zwar muß der neue Berührungspunkt gegen den letzten in der Richtung der angefangenen Windung an der Stütze verschoben sein, wenn die Kreisbewegung noch die alte Richtung hat, was bei *Bowiea* ja immer der Fall war. Nun kann sich der erste Vorgang wiederholen. Es

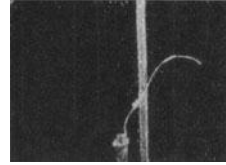
kommt aber auch vor, daß der Gipfel sich zunächst wieder löst und erst nach wiederholtem Erfassen eine bleibende Windung bildet. Bei Pflanzen, die reine Überkrümmungsbewegungen ausführen, ereignet es sich leicht, daß die Kreisbewegung die Richtung wechselt, wobei dann die zuletzt entstandene Windung wieder aufgelöst werden kann, während die älteren sich als „durch Wachstum fixiert“ erweisen. So ist die Fähigkeit zu winden bei diesen primitivsten Windern noch recht unvollkommen.

Bei den hochentwickelten Windepflanzen, die eine starke Flankenkrümmung ausführen, verläuft der Windevorgang weit sicherer, zeigt aber doch gewöhnlich dieselben Phasen:

1. die Bildung einer *flachen, lockeren Windung* unter antidromer Torsion, wobei aber wegen der Mitwirkung der Flankenkrümmung bei genügender Länge der freien Spitze ein viel umfassenderer Bogen gebildet werden kann (Abb. 17b). Bei genügend dicken Stützen legen sich sehr gute Winder gleich so fest an die Stütze an, daß nachher keine Hebung mehr erfolgen kann, und sie können sich dann gleichmäßig schief aufsteigend an der Stütze emporschieben, ohne sich wesentlich von ihr zu entfernen. Es gehört dazu neben der dicken Stütze natürlich auch eine starke Flankenkrümmung. Bei dünneren Stützen erfolgt unter allen Umständen erst

2. eine *Aufrichtung der lockeren Windung*, die wegen der Flankenkrümmung mit einer erheblichen Verengerung verbunden ist (Abb. 17c). Die Aufrichtung findet erst ein Ende im Widerstand der Stütze, und so erklärt es sich, daß an dünnen Stützen die Windungen schließlich viel steiler verlaufen als an dickeren (siehe Abb. 19 und 20). Der zunehmende Druck gegen die Stütze gibt Anlaß zu weiteren antidromen Torsionen, durch die die Spitze immer wieder gesenkt wird (Abb. 17c). Zugleich erfolgt

3. die *Fortsetzung der Kreisbewegungen* durch das frei von der Stütze abstehende Ende. Dabei steht aber die Rotationsachse nicht wie bei den Pflanzen ohne Lateralwirkung geradlinig in Richtung einer schief nach oben zeigenden Tangente von der Stütze ab, sondern sie zeigt eine Flankenkrümmung gegen die Stütze hin, so daß der untere, schwach kreisende Teil ständig, die oberen Teile bei ihren ausgiebigeren Bewegungen wenigstens vorwiegend gegen die Stütze hin gekrümmt sind. Um so rascher erfolgt dann



a



b



c

Abb. 17, a—c. Kreisender Gipfel von *Calystegia sepium* (Sproß von Abb. 11) beim Auftreffen auf eine Stütze. a Berührung der Stütze, b Bildung einer lockeren Windung, c Aufrichten der lockeren Windung. Aus einem kinem. Film von RAWITSCHER.

4. die *wiederholte Berührung der Stütze*, oft gleich wieder gefolgt von der Bildung eines flachen Bogens (Abb. 18 a) und dessen Aufrichtung (Abb. 18 b, c). Ist jedoch der neue Berührungspunkt nicht weit genug

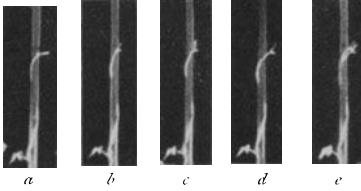


Abb. 18, a—e. Wiederholtes Erfassen der Stütze durch einen Bohnensproß. Verschiedene aufeinanderfolgende Stadien (e intermittierende Aufnahme). Etwa  $\frac{1}{10}$  nat. Gr.

um die Stütze herum verschoben, was namentlich bei geringer Länge des freien Endes der Fall ist, so kann die Stütze die Aufrichtung des entstandenen Bogens nicht hemmen, das Ende löst sich wieder von der Stütze (Abb. 18 d) und setzt seine Kreisbewegung fort (Abb. 18 e). Dies kann sich wiederholt ereignen, bis der zunehmende Umfang der Kreisbewegung

die Bildung einer neuen bleibenden Windung erlaubt. Bei einer bestimmten Stützendicke können aber auch die einzelnen Berührungen jedesmal solange andauern, daß inzwischen der unterste Abschnitt der dabei gebildeten Krümmung durch Wachstum fixiert wird. Es bilden sich dann die bleibenden Windungen schrittweise durch regelmäßige wiederholte Berührungen. Das sind die „Greifbewegungen“, die SCHWENDENER beobachtet hat.

*In allen Fällen entstehen also die Windungen dadurch, daß die Stütze ein mechanisches Hindernis für die Kreisbewegungen bildet.* Möglich ist immerhin, daß auch



Abb. 19. *Calystegia dahurica*. Steile Windungen um dünne Stütze.  $\frac{1}{5}$  nat. Gr. Nach KOHL.

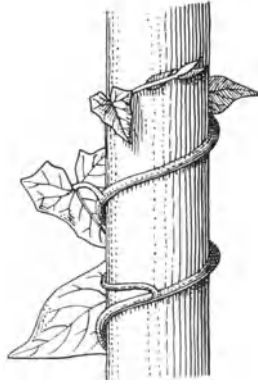


Abb. 20. *Calystegia dahurica*. Flache Windungen um dicke Stütze.  $\frac{1}{5}$  nat. Gr. Nach KOHL.

eine vorzeitige Einstellung des Wachstums als Folge der Berührung eine Rolle spielt. Die Steilheit der endgültigen Windungen ist durch die Dicke der Stütze und die Stärke der Lateralwirkung bedingt. Daß jede Windepflanze nur Stützen bis zu einer gewissen Dicke umschlingen kann, er-

gibt sich aus dem Gesagten von selbst: nur wenn die Kreisbewegung so umfangreich ist, um ein genügendes Umfassen der Stütze zu erlauben, kann diese ein nachträgliches Wiederablösen verhindern. Zuletzt sei noch erwähnt, daß die bei jedem Druck gegen die Stütze sich bildenden antidromen Torsionen gewöhnlich ein solches Ausmaß erreichen,

daß sie die aus inneren Gründen entstandenen homodromen Torsionen vollkommen umkehren: ein Windesproß, der eine Zeitlang keine Stütze gefunden hat, ist homodrom, ein gewundener aber meist stark anti-drom tordiert.

Sprosse, die über die Stütze hinausgewachsen sind, sieht man häufig zu einer Reihe von *freien Windungen* zusammengerollt. Das scheint damit zusammenzuhängen, daß die Sprosse in solchen Fällen gern das Wachstum einstellen. Auch sonst pflegen sich bei der Einstellung des Wachstums meist solche freie Windungen zu bilden. Vielleicht kommen sie dadurch zustande, daß das Wachstum, während die Kreisbewegung im übrigen weitergeht, von unten nach oben fortschreitend eingestellt wird, und zwar rasch genug, um eine völlige Aufrichtung zu verhindern (vgl. S. 196, Anm. 1).

#### D. Das Umschlingen der Stütze durch die Ranken.

##### 1. Der Haptotropismus.

Die Ranken, die morphologisch ganz verschiedenen Ursprungs sein können — sie sind teils aus Blättern, teils aus Sprossen entstanden —, unterscheiden sich von den Windesprossen stets durch ihren ausgesprochenen Haptotropismus, durch die kräftigen Reaktionen, die sie auf Berührungswiese hin ausführen. Wenn auch die Kreisbewegungen der Ranken an sich ausreichen würden, um eine unsichere Umschlingung geeigneter Stützen zu bewerkstelligen, so sind es doch allein die kraftvollen haptotropischen Reaktionen, welche das Ergreifen der Stütze tatsächlich durchführen, nachdem die Kreisbewegungen eine Berührung der Stütze herbeigeführt haben. Die Ranken sind daher viel unabhängiger von der Lage der Stütze, sie können ebensogut einen wagrechten wie einen senkrechten Stab umfassen und ebensowohl absteigende wie aufsteigende Windungen anlegen.

Die Reaktionsfähigkeit auf Berührungsreiz entwickelt sich erst, wenn die Ranke eine gewisse Länge erreicht und gewöhnlich mit den Kreisbewegungen schon längst begonnen hat, und sie dauert an, solange die Ranke überhaupt noch weiter wächst. Sie erstreckt sich von der Spitze ab über den größten Teil der Ranke, wobei sie aber basalwärts abnimmt, und pflegt in den untersten Abschnitten ganz zu fehlen. Wir stellen sie fest, indem wir etwa mit einem Holzstäbchen über eine beschränkte Stelle der Ranke ein paarmal hinstreichen. Schon nach einer halben Minute ungefähr beginnt bei den hochempfindlichen Ranken von *Passiflora* und vielen Cucurbitaceen unter günstigen Bedingungen die Krümmung, ja *Cyclanthera* kann sich schon nach wenigen Sekunden in Bewegung setzen, während andere, wie die Rebe, weit träger reagieren. Die Krümmung erfolgt stets in der Richtung der gereizten Seite, und zwar so lebhaft, daß wir bei einigermaßen empfindlichen Ranken in einer Minute, wenn nicht noch rascher, einen Bogen von vielleicht 180° entstehen sehen. Nachdem der Höchstwert erreicht ist, folgt eine kurze Zeit des Stillstandes, und dann beginnt die Ranke sich wieder zu strecken, was wesent-

lich langsamer vonstatten geht. Die Reaktion beschränkt sich im wesentlichen auf die gereizte Strecke und geht nur einige Millimeter nach beiden Seiten darüber hinaus.

Auch diese Krümmungen beruhen wie die geotropischen auf Wachstumsvorgängen, die aber hier besonders genau untersucht sind. Nach den Messungen von FITTING erfolgt auf die Berührung hin nach Ablauf der Reaktionszeit eine ungeheure Wachstumssteigerung der gegenüberliegenden Seite. Die konvex werdende Kante verlängert sich manchmal so rasch, daß sie bei gleichbleibender Wachstumsgeschwindigkeit in einer Stunde weit mehr als eine Verdoppelung ihrer Länge erreichen würde. Aber auch in der mittleren Zone ist das Wachstum stark gesteigert, und nur die auf der Innenseite der Krümmung bleibende Längslinie zeigt eine schwache, vermutlich nur passive Verkürzung. Die Rückkrümmung vollzieht sich umgekehrt durch eine starke Verlängerung der Konkavseite und eine schwächere der Mittelzone, während die Konvexseite keinerlei Zuwachs erkennen läßt. Beide Krümmungen erfolgen also nicht bloß durch eine andere Verteilung des Wachstums über den Querschnitt, sondern jedesmal unter einer erheblichen Beschleunigung des Gesamtwachstums. Wird die Konkavseite während des Rückganges der Krümmung erneut gereizt, so stellt sie fast sofort ihr Wachstum wieder ein, die Konvexseite erleidet von neuem eine Wachstumsbeschleunigung, und die Krümmung verstärkt sich wieder.

Die Größe der Reaktion ist abhängig von der Stärke und Dauer des Reizes. Während bei hochempfindlichen Ranken ein einmaliges Bestreichen mit dem Holzstäbchen schon eine starke Krümmung hervorruft und ein mehrmaliges Bestreichen die Bildung einer engen Schlinge veranlaßt, bleibt eine Reaktion aus, wenn man mit einem dünnen Baumwollfädchen einmal darüber hinfährt. Läßt man jedoch das Fädchen dauernd auf der Ranke liegen, so entwickelt sich ebenfalls eine Krümmung. So hat DARWIN gezeigt, daß ein aufgesetztes Draht- oder Fadenstückchen von nur 1 mg Gewicht schon eine schwache Krümmung veranlaßt. Man könnte nun meinen, ein genügend starker oder genügend lang andauernder *Druck* auf die Ranke sei die Bedingung für die Auslösung der Reaktion. Dem widerspricht aber schon die Beobachtung DARWINS, daß noch so heftig aufprallende Regentropfen keine Reaktion veranlassen. PFEFFER zeigte dann in seinen planmäßigen Untersuchungen, daß weder Wasser, noch Öl, noch Quecksilber durch seinen Anprall eine Krümmungsreaktion herbeiführen kann, daß ein mit 10—14proz. Gelatine überzogener Glasstab beliebig gegen die Ranke stoßen, an ihr reiben oder einen dauernden starken Druck auf sie ausüben kann, ohne daß eine Reaktion erfolgt. Auch der Druck eines vollkommen festen Körpers, eines Glasstabes, einer Nadel, selbst der unebenen Oberfläche eines Stückes Schmirgelpapier blieb ohne Ergebnis, wenn er mit gleichmäßiger Stärke einwirkte. Sobald aber den Flüssigkeiten kleine feste Körperchen beigemischt waren

oder der Gelatine oberflächlich ansaßen, sobald der berührende Körper an der Ranke etwas verschoben wurde oder der von ihm ausgeübte Druck ruckartig einsetzte oder sich verstärkte, so wurde durch solche Reize bei genügender Stärke oder genügend häufiger Wiederholung eine Reaktion ausgelöst. Die Baumwollfädchen DARWINS hatten offenbar nur deshalb eine Wirkung ausgeübt, weil sie trotz aller Vorsichtsmaßregeln nicht ganz unbeweglich aufgelegt waren. Bei geringer Bewegung durch Luftströmungen aber fand PFEFFER, daß selbst nur 0,00025 mg schwere Fäden eine Krümmung erzeugten. PFEFFER faßt seine Erfahrungen über die Reizbarkeit der Ranken durch Berührung folgendermaßen zusammen: „Zur Erzielung einer Reizung müssen in der sensiblen Zone der Ranke diskrete Punkte beschränkter Ausdehnung gleichzeitig oder in genügend schneller Aufeinanderfolge von Stoß oder Zug hinreichender Intensität betroffen werden. Dagegen reagiert die Ranke nicht, sobald der Stoß alle Punkte eines größeren Flächenstückes mit ungefähr gleicher Intensität trifft, so daß also die Kompression benachbarter Punkte erhebliche Differenzen nicht erreicht.“ Diese Art der Reizbarkeit hat einerseits zur Folge, daß auffallende Regentropfen oder Windstöße, die an der Ranke zerren, keine Reaktionen auslösen, die in diesem Fall sicher nur von Nachteil wären. Sie ermöglicht andererseits das sichere Umfassen einer Stütze, wie noch näher zu erörtern sein wird.

Die Rückkrümmung, welche auf die haptotropische Krümmung folgt, dürfte keine andere Ursache haben als der Ausgleich jeder beliebigen anderen, etwa einer geotropischen oder einer mechanisch erzeugten Krümmung. Wir dürfen sie als autotropische Reaktion betrachten, was mit ihrem langsameren Ablauf in Einklang steht.

Wohl die meisten Ranken reagieren in verschiedenen Richtungen verschieden gut. Während manche, wie *Cobaea*, allseits gleich reagieren, zeigen sich bei *Passiflora* und den Cucurbitaceen die größten Verschiedenheiten. Hier ergeben sich weitaus die stärksten Reaktionen bei Reizung der morphologischen Unterseite, die sich meist durch eine ständige leichte Einkrümmung der äußersten Spitze nach dieser Seite verrät. Die Reizung der seitlichen Flanken bewirkt zwar ebenfalls eine Krümmung genau nach der gereizten Seite hin, aber doch in schwächerem Maß, und eine Reizung der morphologischen Oberseite kann kaum einmal eine schwache Krümmung veranlassen. Man hat daher früher geglaubt, sie sei überhaupt nicht reizbar, bis FITTING zeigte, daß es nicht an der Suszeption des Reizes, sondern nur an der Durchführung der Reaktion fehle.

FITTING hatte zuerst an allseits reagierenden Ranken festgestellt, daß die Reizung einer Flanke durch eine gleich starke Reizung der Gegenseite vollkommen wirkungslos gemacht werden kann. Wird eine Ranke der ganzen Länge nach einseitig gereizt und auf der gegenüberliegenden Seite über eine kürzere Strecke ebenso stark, so bleibt die Ranke an dieser Stelle vollkommen gerade, während sie sonst überall sich krümmt. Diese Erscheinung wird

aber nicht durch eine Überlagerung zweier entgegengesetzter Reaktionen herbeigeführt — dann müßte sich ja eine vorübergehende Wachstumsbeschleunigung auch an der gerade bleibenden Strecke feststellen lassen — sondern der Erfolg der ersten Reizung wird durch die zweite vollkommen aufgehoben: die Ranke wächst an dieser Stelle weiter, als ob sie überhaupt nicht gereizt worden wäre. Ebenso wurde nun an einseits reagierenden Ranken die Reizung der Unterseite durch eine gleich starke Reizung der Oberseite unwirksam gemacht, woraus hervorgeht, daß auch die Oberseite den Reiz aufzunehmen vermag.

## 2. Das Erfassen der Stütze.

Durch die Kreisbewegungen der Ranken wird nicht nur die Berührung mit Gegenständen herbeigeführt, die sich zur Umschlingung eignen, sondern zugleich auch für die notwendige Reibung gesorgt. Die haptotropische Reaktion, die ja immer nach der Seite der Berührung hin erfolgt, bewirkt dann die Bildung eines Bogens, der den berührten Körper, falls er nicht zu dick ist, mehr oder weniger weit umfaßt (s. Abb. 21). Auch die nicht allseits reagierenden Ranken werden die Stütze gewöhnlich mit einer Seite berühren, nach der eine Reaktion erfolgen kann. Findet die Berührung zufällig zuerst mit der Oberseite statt, so bewirkt doch die infolge der Kreisbewegung stets eintretende antidrome Torsion, daß bald eine andere Flanke mit der Stütze in Berührung kommt und nachträglich noch eine Einkrümmung entsteht.

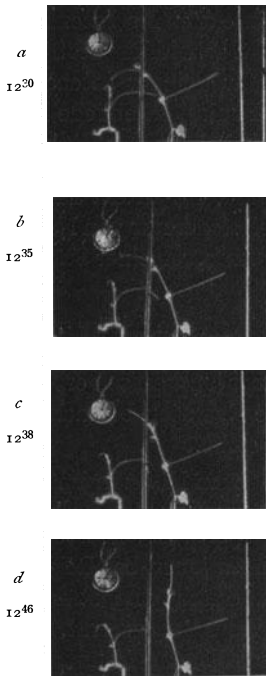


Abb. 21. *a—d.* Zwei Sproßgipfel von *Pilogyne suavis* (Pflanzen von Abb. 2, einen Tag später) in Kreisbewegung neben Stützen. Die Ranke der linken Pflanze erfährt eine Stütze. Etwa  $\frac{1}{5}$  nat. Gr. Aus einem kinem. Film.

Der rasche Verlauf der haptotropischen Reaktion erweist sich dabei als sehr notwendig. Der Fortgang der der Kreisbewegung zugrunde liegenden Reaktionen bewirkt bald neben der antidromen Torsion auch ein seitliches Ausweichen der Rankenspitze oder eine Hebung entlang der Stütze, durch die bald ein Vorbeigleiten der Ranke an der Stütze erfolgt, wenn das nicht durch eine inzwischen gebildete hakenförmige Einkrümmung verhindert wird. Auch die antidrome Torsion wirkt insofern nachteilig, als sie eine schon

gebildete, aber noch nicht genügend umfassende Krümmung so stark aus ihrer ursprünglichen Ebene herausdrehen kann (entsprechend Abb. 21c), daß sie schließlich gar nicht mehr gegen die Stütze gerichtet ist und ein Abgleiten nicht mehr verhindert. So führt durchaus nicht jede Berührung zu einem sofortigen Erfassen der Stütze. Ist aber einmal eine



hakenförmige Krümmung um die Stütze herum erzielt (Abb. 21 d), so kommen dadurch wieder neue Abschnitte der Ranke zur Berührung und die Krümmung setzt sich rasch fort, bis sich das ganze freie Ende um die Stütze herumgelegt hat. Währenddem haben aber auch Rückkrümmungen eingesetzt, durch die der Kontakt mit der Stütze stellenweise wieder gelockert wird. Aber durch die Krümmungsreaktionen an benachbarten Stellen sowie durch die Bewegungen der basalen, nicht um die Stütze geschlungenen Teile der Ranke wird stets von neuem wieder Berührung und Reibung herbeigeführt und erneute Verstärkung der Krümmung veranlaßt, bis schließlich das Wachstum erlischt.

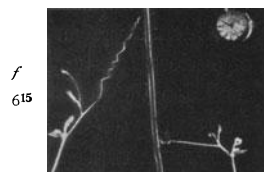
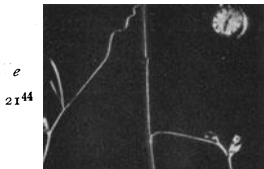
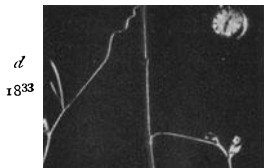
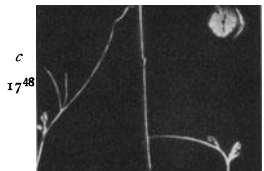
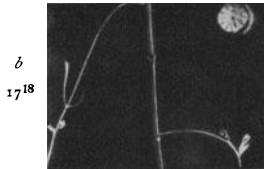
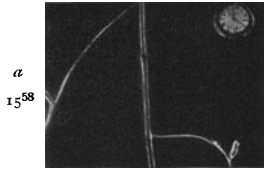
Am raschesten wird eine sichere Umschlingung herbeigeführt, wenn der erste Berührungspunkt in einiger Entfernung von der Spitze liegt, so daß sich das freie Ende gleich in mehreren Windungen um die Stütze herumlegen kann. Aber auch wenn zunächst nur die äußerste Spitze mit einer oder zwei Windungen gefaßt hat, können sich diese noch vermehren. Dadurch nämlich, daß der haptotropische Reiz auch basalwärts eine kleine Strecke weitergeleitet wird, entsteht auch basalwärts vom ersten Berührungspunkt eine Krümmung, konkav gegen die Stütze, und durch diese werden die schon entstandenen Windungen weiter auf die Stütze hinaufgeschoben, was natürlich nur dadurch möglich ist, daß sich die zunächst fest angepreßten Windungen in der ersten Zeit nach ihrer Bildung immer wieder lockern. Auf diese Weise können namentlich an dünnen, glatten Stützen noch mehrere Windungen zu den schon gebildeten hinzutreten.

An der Unterseite zahlreicher Cucurbitaceenranken kommen sogenannte „Fühltüpfel“ vor, meist in jeder Epidermiszelle einer. Es sind das verdünnte Stellen der Außenwand von rundlichem Umriß, Aussparungen, in die von innen das Plasma hereinreicht und die nach außen zu sich meist trichterartig erweitern und an der Oberfläche nur durch eine dünne Membran abgeschlossen sind. Man betrachtet sie im allgemeinen als Sinnesorgane, da sie geeignet erscheinen, die Reizung des Plasmas durch die Berührung der Ranke zu erleichtern und die Cucurbitaceen meist auch wirklich sehr empfindlich sind. Doch gibt es andere Ranken ohne Fühltüpfel, die nicht weniger reizbar sind, und auch die Verteilung der Tüpfel über die Ranke entspricht keineswegs der Verteilung der Reizbarkeit, so daß es zweifelhaft erscheint, ob die von PFEFFER und HABERLANDT gegebene Deutung richtig ist.

### 3. Nachträgliche Veränderungen.

Außer der Krümmungsreaktion hat aber der Kontakt mit der Stütze bei längerer Dauer noch weitere Wirkungen auf das Wachstum der Ranke. Wie ebenfalls FITTING nachgewiesen hat, bewirkt er eine frühzeitige *Einstellung des Längenwachstums*. Dadurch eben werden die entstandenen Windungen zu bleibenden gemacht.

Mit der Einstellung des Wachstums ist aber auch ein *spiraliges Zusammenziehen* der Ranken verbunden (Abb. 22). An Ranken, die keine Stütze gefunden haben, stellt sich nämlich ganz zuletzt, nachdem das Wachstum fast erloschen ist, noch einmal ein starkes



Wachstum fast erloschen ist, noch einmal ein starkes Wachstum der morphologischen Oberseite ein. Dadurch krümmt sich die Ranke meist in sehr enge, dicht aneinanderliegende Windungen zusammen. Derselbe Wachstumsvorgang tritt nun nach dem Erfassen einer Stütze verfrüht ein in dem nicht haptotropisch gekrümmten Abschnitt der Ranke. Dadurch wird die Pflanze näher an die Stütze herangeführt. Dies ist aber wegen des Gewichtes der Pflanze und anderweitiger Festlegung nur bis zu einem gewissen Grade möglich. Die entstehenden Windungen erscheinen daher weit ausgezogen und zeigen außerdem mindestens an einer Stelle eine Umkehr der Winderichtung. Denn da beide Enden an einer Torsion verhindert sind, können aus rein mechanischen Gründen durch einseitige Verlängerung nur soviel Windungen in einer Richtung gebildet werden, als gleichzeitig auch in der anderen Richtung erscheinen, wovon man sich überzeugen kann, wenn man eine Uhrfeder gerade streckt und durch bloße Näherung der Enden (ohne gleichzeitige Drehung gegeneinander) sich wieder zusammenrollen läßt. Auf diese Weise wird eine sehr widerstandsfähige, elastische Aufhängung der Pflanze erreicht.

Eine weitere Folge des Umfassens einer Stütze ist eine mechanische Verstärkung aller Teile der Ranke, häufig verbunden mit starker Verdickung namentlich der um die Stütze geschlungenen Abschnitte, so daß die Ranke starke Zugspannungen auszuhalten vermag ohne zu zerreißen oder sich von der Stütze zu lösen.

Abb. 22, a—f. Zwei Ranken von *Sicyos angulatus* nach dem Erfassen der Stütze. Die linke beginnt bei *b*, die rechte bei *d* mit der spiraligen Zusammenrollung. Etwa  $\frac{1}{10}$  nat. Gr.

Aus einem kinematographischen Film.

### III. Übersicht über die ökologische und physiologische Sonderstellung der Winde- und Rankenpflanzen.

Die ökologische Bedeutung des Windens und Rankens liegt darin, daß diese Fähigkeiten es ihren Besitzern ermöglichen, rasch und unter geringem Aufwand an Baustoffen ihre Blätter und Blüten zwischen anderen Pflanzen zum Lichte emporzutragen. Dazu sind aber neben den ausführlich geschilderten Reizreaktionen noch gewisse Eigentümlichkeiten im Bau und in der Entwicklung dieser Pflanzen notwendig. Da die aufwärtsstrebenden Gipfel anfangs ihr Gewicht selbst tragen müssen und in ihren Bewegungen möglichst wenig behindert sein sollen, müssen ihre Blätter und Seitensprosse zunächst in der Entwicklung zurückbleiben. Das beobachten wir bei allen Windepflanzen, bald in größerem, bald in geringerem Ausmaß (s. Abb. 17—20). Die gut ausgebildeten Winder besitzen einen sehr langgestreckten Gipfel, an dem die ersten Blätter noch kaum hervortreten, um sich erst dann zu entwickeln, wenn das Wachstum und damit die Bewegungen des betreffenden Sproßabschnittes im wesentlichen eingestellt sind. Aber auch bei den Rankenpflanzen bleiben die Blätter zunächst klein, während die Ranken sich rasch entwickeln und weit über den Sproßgipfel hinausragen oder nach der Seite hin unbehindert ihre Kreisbewegungen ausführen. Auch müssen die Gipfel der Windepflanzen über eine größere Strecke hin ebenso wie die kreisenden Ranken biegsam und beweglich sein und bleiben daher lange Zeit unverholzt. Später aber erreichen sie gleich den Ranken, die eine Stütze erfaßt haben, eine große Zugfestigkeit, die ihnen gegebenenfalls gestattet, die ganze Last der sich an ihnen entwickelnden Blätter, Seitensprosse und Früchte, oft auch noch anderer sich anhängender Klettersprosse und kletternder Tiere zu tragen. Schließlich zeichnen sich alle lebhaft kletternden Winde- und Rankenpflanzen durch ein besonders leistungsfähiges Wasserleitungssystem aus, wie es durch die oft ungeheuren Entfernungen zwischen Wurzel und Sproßgipfel erfordert wird. Trotzdem bleiben die Sprosse so auffallend dünn, weil ihnen alle Einrichtungen zur Erzeugung von Druck- und Biegefestigkeit fehlen, die sonst bei hochwachsenden Pflanzen den größten Raum in Anspruch nehmen.

Eine weitere Eigentümlichkeit vieler Winde- und Rankenpflanzen ist die große phototropische Beweglichkeit ihrer Blattstiele, die eine wunderbar weitgehende Einstellung der Blattflächen zur jeweils herrschenden Lichtrichtung erlaubt — offenbar auch eine Folge der kletternden Lebensweise: da der Sproß beim Klettern in die allerverschiedensten, meist recht ungünstigen Lichtlagen geraten muß, bleibt es den Blättern überlassen, sich selbst in eine geeignete Lage zu bringen. Im Zusammenhang damit mag es stehen, daß bei auffallend vielen Windepflanzen die Blätter ihren Stielen mit vertieftem Grund, herz- oder pfeilförmig, ansitzen (SCHENCK). Daß der Schwerpunkt der Blattspreiten dadurch dem Blattgelenk wesent-

lich näher gerückt ist, als bei anderer Blattform, und daß die Spreite infolgedessen leichter zu bewegen ist, ist jedenfalls nicht zu bestreiten. Die große Beweglichkeit der Blätter findet sich namentlich an den kleineren Windepflanzen, so an den meisten bei uns einheimischen. Eine noch weitergehende Anpassung an die besonderen Lichtverhältnisse, unter denen die Kletterpflanzen stehen, finden wir am besten im tropischen Regenwald vertreten, wo überhaupt die Lianen aller Art eine weit größere Üppigkeit und Mannigfaltigkeit zeigen. Viele Windepflanzen besitzen dort zweierlei Sprosse, windende Langsprosse, die ohne wesentliche Verzweigung an Baumstämmen oder Luftwurzeln bis hoch in die Kronen hinauf klettern, und Kurzsprosse, die erst oben in großer Zahl hervorbrechen und mächtige Blattmassen über die Baumkronen ausbreiten. In ähnlicher Vollkommenheit der Anpassung zeigen sich Rankenpflanzen, die in rankentragende Langsprosse und reich beblätterte, rankenlose Kurzsprosse gegliedert sind, nur daß die Rankenpflanzen mit ihren nach allen Seiten auslangenden Greiforganen mehr zum Emporklettern im dichten Gesträuch und im Astwerk der Bäume ausgerüstet sind.

Schließlich wäre noch der *Hilfsorgane* zu gedenken, die vielfach das Winden und Ranken erleichtern. Wie es dem Hopfensprosse seine zahlreichen kurzen, steifen, rückwärts gerichteten Haare erlauben, auch an recht glatten Stützen sicher emporzuklettern, so wirken häufig ähnliche Gebilde, Haare oder Stacheln, bei anderen Windepflanzen, manchmal auch bei Ranken. Bei diesen finden wir dann häufiger ein Ausscheiden klebriger Stoffe an den Berührungsstellen mit der Stütze, die eine festere Verbindung herbeiführen, oder die Bildung von Gewebewucherungen, die sich allen Unebenheiten der Unterlage anschmiegen und so einen besonders innigen Verband zwischen Ranke und Stütze schaffen. In gewissen Fällen sind auch bestimmte Stellen der Ranken, meist die Spitzen, in hervorragender Weise befähigt, umfangreiche „Haftballen“ zu bilden, durch die allein schon eine genügende Befestigung der Pflanze erzielt wird. Auf diese Weise sehen wir die bekannte Zierpflanze *Parthenocissus* (*Ampelopsis*) an glatten Hauswänden emporklettern. Diese Ranken sind dann auch noch mit negativem Phototropismus ausgerüstet, der sie befähigt, unmittelbar auf die Fläche, an der sie sich festhalten können, zuzuwachsen. Auch derartige Ranken zeigen meist die spiralege Aufrollung, nachdem sie einen Halt gefunden haben (Abb. 23).

Trotz der vielen Übereinstimmungen besteht zwischen Winde- und Rankenpflanzen ein doppelter Gegensatz. Der eine, daß bei der Tätigkeit der Ranken der Berührungszreiz wesentlich ist, bei den Windepflanzen nicht, wird heute gewöhnlich zur begrifflichen Unterscheidung der beiden Gruppen benützt. Außerdem besteht aber der Unterschied, daß das Winden stets in erster Linie von den Hauptsprossen ausgeführt wird — oder, bei *Lygodium*, einem Farn, von einem Blattstiel, der die Rolle eines Hauptsprosses spielt —, das Ranken dagegen so gut wie ausschließ-

liche von Seitenorganen. Ranken können oft sehr mächtige Gebilde sein, ganze Zweige, aber eben doch nur Seitenorgane an größeren Hauptsprossen. Warum reagieren nun die Hauptsprosse nie entschieden haptotropisch? Ein Vergleich der von Windepflanzen und Ranken gebildeten Windungen dürfte darüber Aufschluß geben. Nur die Windungen der Windepflanzen streben nach oben, die der Ranken liegen eng aneinandergedrängt und laufen häufig an einer Stütze auch abwärts, trotz des starken negativen Geotropismus der Ranken. Ein starker Haptotropismus bei Hauptsprossen würde sicher auch deren Emporkommen sehr be-



Abb. 23. *Parthenocissus tricuspidata*. a Junge Ranke mit knöpfchenartigen Enden. b Alte Ranke, deren Enden durch Berührung mit der Unterlage verbreitert, abgeflacht und festgeklebt sind. Die Rankenäste verkürzen sich schraubig und ziehen dadurch die Pflanze an die Stütze heran. Natürliche Größe. (Nach E. G. PRINGSHEIM 1912.)

hindern, wenn nicht unmöglich machen. Bei Seitenorganen dagegen, die nur den Hauptsproß zu befestigen und selbst nicht in die Höhe zu wachsen brauchen, führt die Berührungsreizbarkeit weitaus am sichersten zum Ziel. Darum finden wir die beiden Tätigkeiten des Windens und Rankens fast nirgends vereinigt. Der einzige Fall, wo ein Winder zugleich kräftig haptotropisch reagiert, beweist durch seine Eigenart die Richtigkeit unserer Überlegung: *Cuscuta europaea*, die Kleeseide, dieser Schmarotzer, der verschiedene unserer krautigen Pflanzen befällt und umschlingt, und ebenso seine ausländischen Verwandten, verhalten sich nach den Untersuchungen von PEIRCE (1894) *abwechselnd* wie eine Windepflanze und wie eine Ranke. Ihr Sproß umschlingt zuerst als richtiger Linkswinder ohne Berührungsreizbarkeit die Wirtspflanze in steilen Win-

dungen, dann wird er stark berührungsempfindlich, und zwar ganz nach Art der Ranken, und legt mehrere eng aneinanderliegende Windungen um die Wirtspflanze, wobei er auch Saugfortsätze in deren Gewebe einsetzt. Dann folgt wieder ein Stadium des Windens unter starker Aufwärtsbewegung und so fort. Im Stadium der Berührungsreizbarkeit äußert sich zwar ein starker negativer Geotropismus dadurch, daß auch in diesem Stadium nur senkrechte Stützen umschlungen werden können, aber trotzdem zeigt der ganze Sachverhalt, daß der Sproß nur nach Ausschaltung der starken Berührungsreizbarkeit wirklich emporzusteigen vermag.

Nun erhebt sich die Frage, ob die Winde- und Rankenpflanzen mit ihren eigentümlichen Fähigkeiten ganz allein stehen oder ob es *Übergänge* gibt, die auf die stammesgeschichtliche Entstehung dieser Fähigkeiten einiges Licht werfen könnten. Diese Entstehung erscheint ja um so merkwürdiger, als sie nicht nur einmal, sondern sehr oft vor sich gegangen sein muß. Nach SCHENCK sind es nicht weniger als 39 Pflanzenfamilien, die heute Windepflanzen besitzen und wahrscheinlich alle selbständig hervorgebracht haben. Ebenso treffen wir Rankenpflanzen verschiedener Art fast in allen Teilen des Systems.

Was nun die Übergangsformen bei den *Windepflanzen* angeht, so wurde bereits festgestellt (S. 199), daß wir die Pflanzen mit wechselnder Winderichtung als niedrigere Organisationsstufe gegenüber den konstant windenden Formen betrachten können, und da es unter diesen Pflanzen mit wechselnder Winderichtung verschiedene gibt — es sei nur unsere Schwalbenwurz, *Vincetoxicum officinale*, genannt —, die ihre Windefähigkeit nur unter bestimmten Verhältnissen entwickeln, sonst aber aufrecht wachsen, wie andere Pflanzen auch, so liegen damit, zunächst nur äußerlich betrachtet, Übergangsformen sicher vor.

An die typischen einfachen oder verzweigten *Fadenranken* aber, die morphologisch teils umgewandelte Achsenorgane, insbesondere Blütenstandsachsen, teils umgewandelte Blätter oder Blatteile darstellen, reiht sich eine große Zahl von Formen, die die Fähigkeiten der Ranken in allen Abstufungen besitzen: solche *Blattranken*, die zwar selbst vollkommen fadenförmig entwickelt sind, aber nur das Endstück funktionsfähiger Blätter bilden, wie bei der *Cobaea* (Abb. 24) und vielen Schmetterlingsblütlern, und daneben die Greiforgane der sogenannten *Blattklimmer*, die nur aus einer vorgezogenen Blattspitze, der Blattspreite (bei einer einheimischen *Fumaria*-Form) oder, besonders häufig, dem Blattstiel eines sonst ganz normal ausgebildeten Blattes bestehen (bei der *Waldrebe*); oder die reizbaren Zweige der *Zweigklimmer*, die vielfach noch Blätter tragen, und die Dorne der *Hakenklimmer*, die sich nur wenig zu krümmen, aber mächtig zu verdicken vermögen. Alle diese Gebilde sind, wenn auch in sehr verschiedenem Maße, haptotropisch reizbar und vermögen die Pflanze an einer Stütze zu befestigen. Zum

Teil suchen sie auch die Stütze durch Kreisbewegungen auf. Man pflegt sie auch als Ranker im weiteren Sinne zu bezeichnen. Da ihre Tätigkeit, soweit bekannt, von der einer typischen Fadenranke nicht grundsätzlich abweicht, können wir uns mit diesem Hinweis begnügen. Eine Fülle weiterer Einzelheiten findet man in dem bekannten Buche DARWINS und noch mehr in SCHENCKS Beiträgen zur Biologie der Lianen.

Die Feststellung solcher Zwischenformen erlaubt manchen Ausblick über die Möglichkeiten einer allmählichen stammesgeschichtlichen Entwicklung unserer hochorganisierten Winder und Ranker. Aber eine



Abb. 24. Zweigspitze von *Cobaea scandens* mit verzweigten Blattranken. Rechts unten eine Ranke, die ein anderes Blatt ergriffen und sich dann schraubig eingerollt hat. Man sieht die Umkehrstelle. Verkleinert. (Nach E. G. PRINGSHEIM 1912.)

solche Entwicklung bleibt noch rätselhaft genug, solange wir die Fähigkeiten jener Zwischenformen, Kreisbewegungen auszuführen oder auf Berührung mit einer Krümmung zu antworten, als eine vollkommen neue, anderen Pflanzen fremde Erscheinung betrachten müssen. Das ist aber heute nicht mehr der Fall.

Es war eine wichtige Entdeckung, als NOLL im Jahre 1885 feststellte, daß im Dunkel aufgezogene Keimlinge nichtkletternder Pflanzen Kreisbewegungen auszuführen und teilweise sogar zu winden vermögen. Aber die Ursachen dieser Bewegungen waren damals ebenso unbekannt wie bei den Ranken. Heute wissen wir, daß allgemein verbreitete Eigenschaften wie Geotropismus und Autotropismus bei guter Reaktionsfähigkeit solche Kreisbewegungen als Überkrümmungsbewegungen erzeugen müssen. Wahrscheinlich führen sogar die meisten wachsenden Pflanzenstengel ständig derartige Kreisbewegungen um die Gleichgewichtslage in

kleinstem Maßstabe aus. Bei besonders gut krümmungsfähigen Organen, und das sind in erster Linie die rasch wachsenden, steigern sich diese zu solch ausgiebigen Bewegungen, wie wir sie von Ranken und Windepflanzen her kennen. Damit scheint die Frage nach der erstmaligen Entstehung der Kreisbewegungen gelöst. Weniger klar sehen wir bei den bestimmt gerichteten Kreisbewegungen der Mehrzahl der Windepflanzen. Auch wenn unsere Auffassung zutrifft, daß es sich dabei um „verbesserte Überkrümmungsbewegungen“ handelt (siehe oben S. 200), bleibt doch noch die stammesgeschichtliche Entstehung der Lateralwirkung zu erklären. Daß sie *allmählich* entstanden ist, dürfen wir wohl daraus schließen, daß sie heute noch bei manchen Pflanzen nur in ganz schwachem Maße vorhanden ist. Eine weitergehende Klärung ist natürlich nicht möglich, solange wir das Wesen der Lateralwirkung noch nicht kennen.

Auch für den Haptotropismus der Ranken dürfte die allgemeine Erscheinung, aus der er sich ableitet, gefunden sein. STARK hat bei einer sehr großen Anzahl von Pflanzenorganen, insbesondere bei allen daraufhin untersuchten Keimlingen, Berührungseizbarkeit festgestellt, die sich ebenfalls in einer Krümmung nach der berührten Seite hin äußert. Wenn auch die Art dieser Reizbarkeit nicht ganz der bei den Ranken gefundenen entspricht, so mag sie doch als Ausgangspunkt der Entwicklung wohl in Betracht kommen.

Als PALM und HUGO MOHL vor rund 100 Jahren die Winde- und Rankenforschung einleiteten, sprachen sie beide, wenn auch mit ungleicher Schärfe, als Ergebnis ihrer Untersuchungen die Ansicht aus, daß die Bewegungen der Ranken und Windepflanzen den bei anderen Pflanzen beobachteten in ihrem Wesen ähnlich seien. Diese Bemerkung kennzeichnet wohl mehr das erstrebte Ziel, das Besondere auf allgemeine Gesetze zurückzuführen, als eine wirkliche Erkenntnis. Seitdem hat die Forschung die tatsächlich bestehenden Besonderheiten immer besser erkannt und immer schärfer herausgearbeitet. Ausdrücke wie „rotierende Nutation“, „Vorkrümmung“, „Laterolgeotropismus“ und „Haptotropismus“ wurden zur Kennzeichnung dieser Besonderheiten geschaffen. Erst in neuester Zeit ist man soweit gelangt, diese Eigentümlichkeiten wenigstens teilweise auf allgemeine Gesetze zurückzuführen, so daß nun auch die übrigen mehr als eine Weiterentwicklung allgemein verbreiteter Eigenschaften, denn als etwas vollkommen Andersartiges erscheinen. Ja die genaue Untersuchung der Windepflanzen und Ranken hat sogar wiederholt die Entdeckung allgemeiner Gesetze erst herbeigeführt und eine Reihe wichtiger Feststellungen von allgemeiner Bedeutung ermöglicht, so über Reizleitung, über den gleichzeitigen Ablauf mehrerer, selbst gleichgerichteter Reizvorgänge im gleichen Organabschnitt ohne gegenseitige Beeinflussung, über Autotropismus und anderes mehr, Dinge, die wir hier nicht erörtert haben, weil sie für die Tätigkeit des Windens und Rankens nicht unmittelbar von Bedeutung sind.



**Literatur.**

- AMBRONN, H. (1): Zur Mechanik des Windens. Ber. üb. d. Verhandl. d. sächs. Ges. d. Wiss., Mathem.-phys. Kl. I und II. 1884 und 1885.  
 — (2): Einige Bemerkungen zu den Abhandlungen des Herrn WORTMANN usw. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 4. 1886.
- BARANETZKI, J.: Die kreisförmige Nutation und das Winden der Stengel. Mém. de l'acad. imp. d. sciences de St. Pétersbourg. 7. série. 31. 1883.
- BREMEKAMP, C. E. B.: Die rotierende Nutation und der Geotropismus der Windepflanzen. Rec. trav. bot. néerl. 9. 1912.
- DARWIN, CH. (1): The movements and habits of climbing plants. London 1865.  
 — (2): Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen. 2. Aufl. Deutsch von CARUS. Stuttgart 1899.
- DUTROCHET, M. (1): Des mouvements révolutifs spontanés qui s'observent chez les végétaux. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences. 17. 1843.  
 — (2): Recherches sur la volubilité des tiges de certains végétaux. Ann. des sciences nat. 3. sér. Bot. 2. 1844.
- FITTING, H.: Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken. Jahrb. f. wiss. Botanik 38. 1903.
- GRADMANN, H. (1): Die Bewegungen der Windepflanzen. Zeitschr. f. Botanik 13. 1921.  
 — (2): Die Überkrümmungsbewegungen der Ranken. Jahrb. f. wiss. Botanik 60. 1921.  
 — (3): Die Fünfphasenbewegungen der Ranken. Ebenda 61. 1922.  
 — (4): Die Bewegungen der Ranken und die Überkrümmungstheorie. Ebenda 65. 1926.  
 — (5): Über die Gleichartigkeit der Bewegungen von Keimlingen und Ranken. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 44. 1926.  
 — (6): Passive Torsionen bei Keimlingen, Ranken und Windepflanzen. Jahrb. f. wiss. Botanik 66. 1927.  
 — (7): Die Überkrümmungsbewegungen etiolierter Keimpflanzen. Ebenda 66. 1927.  
 — (8): Die Lateralwirkung bei den Windepflanzen. Ebenda 68. 1928.
- HABERLANDT, G.: Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize. Leipzig 1901.
- HENDRICKS, H. V.: Torsion studies in twining plants. I und II. Botan. Gaz. 68. 1919. 75. 1923.
- JOST, L. und ÜBISCH, G. v.: Zur Windefrage. Sitzungsber. d. Heidelberg. Akad. d. Wiss., Mathem.-naturwiss. Kl. 1926.
- KNIGHT, TH. A.: On the motions of the tendrils of plants. Philosoph. Transact. 1812.
- KOHL, F. G.: Beitrag zur Kenntnis des Windens der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botanik 15. 1884.
- KOLKOWITZ, R.: Beiträge zur Mechanik des Windens. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 13. 1895.
- LÉON, J.: Recherches nouvelles sur les causes du mouvement spiral des tiges volubiles. Bull. de la soc. botan. de France 5. 1858.
- LINSBAUER, K.: Zur Analyse der Rankenbewegungen. Arch. f. wiss. Botanik 1. 1925.
- MIEHE, H.: Beiträge zum Windeproblem. Jahrb. f. wiss. Botanik 56. 1915.
- MOHL, H.: Über den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. Tübingen 1827.

- MÜLLER, O.: Die Ranken der Cucurbitaceen. COHNS Beitr. z. Biol. d. Pflanzen 4. 1887.
- NIENBURG, W.: Die Nutationsbewegungen junger Windepflanzen. Flora 102. 1911.
- NOLL, F. (1): Über rotierende Nutation an etiolierten Keimpflanzen. Botan. Ztg. 1885.
- (2): Bemerkungen zu SCHWENDENERS Erwiderung auf WORTMANN'S Theorie des Windens. Botan. Ztg. 1886.
- (3): Über heterogene Induktion. Leipzig 1892.
- (4): Neue Versuche über das Winden der Pflanzen. Sitzungsber. d. niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde 1901.
- PALM, L. H.: Über das Winden der Pflanzen. Stuttgart 1827.
- PEIRCE, G. J.: A contribution to the physiology of the genus *Cuscuta*. Ann. of Botany 8. 1894.
- PFEFFER, W.: Zur Kenntnis der Kontaktreize. Untersuch. a. d. botan. Inst. Tübingen 1. 1885.
- PRINGSHEIM, ERNST G.: Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin 1912.
- RAWITSCHER, F. (1): Beiträge zum Windeproblem. Zeitschr. f. Botanik 16. 1924.
- (2): Über das Windeproblem. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 44. 1926.
- (3): Weitere Beiträge zum Windeproblem. Ebenda 45. 1927.
- (4): Besprechung von: GRADMANN, H.: Passive Torsionen bei Keimlingen, Ranken und Windepflanzen. Zeitschr. f. Botanik 20. 1928.
- SACHS, J. (1): Notiz über Schlingpflanzen. Arb. a. d. botan. Inst. Würzburg 2. 1882.
- (2): Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882.
- SCHENCK, H.: Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. Botan. Mitt. a. d. Tropen 4. 1892.
- SCHWENDENER, S. (1): Über das Winden der Pflanzen. Monatsber. d. kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1881.
- (2): Zur Kenntnis der Schraubenwindungen schlingender Sprosse. Jahrb. f. wiss. Botanik 13. 1882.
- (3): Zur WORTMANN'Schen Theorie des Windens. Sitzungsber. d. kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1886.
- STARK, P.: Experimentelle Untersuchungen über das Wesen und die Verbreitung der Kontaktreize. Jahrb. f. wiss. Botanik 57. 1917.
- TEODORESCO, E. C.: Observations sur la nutation révolutionnaire des tiges volubiles et ses rapports avec les mouvements d'enroulement. Ann. d. sc. nat. botan. 10. sér. 7. 1925.
- TREVIRANUS, G. R.: Physiologische Fragmente. Hannover 1799.
- UBISCH, G. v., siehe JOST.
- ÜLEHLA, V.: Studien zur Lösung des Windeproblems. Botaniska notiser. 1920.
- VOSS, W.: Neue Versuche über das Winden des Pflanzenstengels. Botan. Ztg. 60. 1902.
- VRIES, H. DE: Zur Mechanik der Bewegungen von Schlingpflanzen. Arb. a. d. botan. Inst. Würzburg 1. 1874.
- WORTMANN, J. (1): Theorie des Windens. Botan. Ztg. 44. 1886.
- (2): Einige Bemerkungen zu der von SCHWENDENER gegen meine Theorie des Windens gerichtete Erwiderung. Ebenda 44. 1886.
- (3): Über die Natur der rotierenden Nutation der Schlingpflanzen. Ebenda 44. 1886.
- (4): Über die rotierende Bewegung der Ranken. Ebenda 45. 1887.
- ZIMMERMANN, W.: Die Georeaktionen der Pflanze. Ergebn. d. Biol. 2. 1927.

# Die Wanderungen der Säugetiere.

Von **MAX HILZHEIMER**, Berlin.

Mit 1 Abbildung.

## Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung . . . . .	219
A. Die Wanderungen der Landsäugetiere . . . . .	221
a) Kleinere jahreszeitliche Standortsverschiebungen . . . . .	221
1. Affen . . . . .	221
2. Murmeltiere . . . . .	222
3. Hasen . . . . .	222
4. Jahreszeitliche Standortsveränderungen verschiedener Klein- säuger . . . . .	223
5. Bär . . . . .	224
b) Täglicher Standortswechsel und die Innehaltung fester Wege dabei . . . . .	224
c) Die großen jahreszeitlichen Wanderungen . . . . .	226
1. In Südafrika . . . . .	226
2. In den paläarktischen und nearktischen Steppen und Prä- rien . . . . .	234
3. In den zirkumpolaren Ländern . . . . .	241
d) Die Wanderungen der Bartschweine . . . . .	258
e) Die Wanderungen der Fledermäuse . . . . .	259
B. Die Wanderungen der Seesäugetiere . . . . .	264
a) Die Wanderungen der Walfische . . . . .	264
b) Die Wanderungen der Robben . . . . .	281
Schluß . . . . .	286
Literatur . . . . .	287

## Einleitung.

Die Wanderungen der Säugetiere haben frühzeitig die Aufmerksamkeit der Forscher dort auf sich lenken müssen, wo sie eine wesentliche Erscheinung in der Fauna eines Landes sind. So liegen seit dem 18. Jahrhundert zahlreiche Berichte, namentlich aus Sibirien und Südafrika, vor. Eine Zusammenfassung hat zunächst CORNELIUS und kurz nach ihm PETERS versucht, die allerdings das Wandern in der Tierwelt überhaupt besprachen, und so für die Säugetiere nur einen verhältnismäßig geringen Raum hatten. Besonders eingehend hat dann MIDDENDORFF unseren Gegenstand behandelt, sich aber auf arktische, vorwiegend paläarktische Wirbeltiere beschränkt. In diesen Werken ist die ältere Literatur mehr oder weniger vollständig erwähnt, so daß ich sie hier nur anführe, wo ich sie direkt zitiere.

Diese älteren Autoren hatten naturgemäß auch schon die Frage nach den Ursachen des Wanderns aufgeworfen. MIDDENDORF nennt als solche Nahrungsmangel, Temperaturveränderungen, den Wunsch plagenden Schmarotzern zu entfliehen, den Kampf ums Dasein bei der Erhaltung der Nachkommenschaft und einen angeborenen Wandertrieb. Vom periodischen Wandern, bei dem die Tiere wieder in ihre Heimat zurückkehren, unterscheidet er das Auswandern, das entweder zum Tode oder zur Erweiterung des Wohngebietes führt.

In neuerer Zeit haben einiges über das Wandern der Säugetiere zusammengestellt KOBELT und später HILZHEIMER.

Aber die Wanderungen der Säugetiere haben nie in dem Maße die Forscher beschäftigt, wie es die Wanderungen der Vögel getan haben. Dies hängt wohl damit zusammen, daß wandernde Säugetiere örtlich beschränkt sind, während ziehende Vögel über die ganze arktische und gemäßigte Zone verbreitet sind, so daß der Zug der Vögel eine viel auffälliger Erscheinung im Leben der Tiere ist, als der der Säugetiere. Außerdem kann er fast überall auf der Erde beobachtet und erforscht werden. So ist es auch wohl zu erklären, daß DOFLEIN in seinem großen Werk dem Wanderzug der Vögel 24 Seiten, dem der Fische 11 Seiten widmet; während die Säugetierwanderungen auf nicht einmal ganz einer Seite abgetan werden. Besser kommen dagegen die Säugetiere in HESSES „Tiergeographie auf ökologischer Grundlage“ weg, wo ihnen nicht weniger Platz eingeräumt ist, als den Vögeln.

Wenn im folgenden von den Wanderungen der Säugetiere die Rede sein soll, so ist dabei vorwiegend an periodische Wanderungen gedacht. Nicht an jene Wanderungen, die zu einer langsamen Gebietsausdehnung führen, wie das Vordringen des Hamsters in Europa nach Westen oder des Elches nach Norden. Auch die Ausbreitung der Wanderratte zähle ich hierher. Ich meine damit nicht jene berühmt gewordenen, von PALLAS 1727 beobachtete Wanderung, bei welcher Wanderratten in großen Scharen bei Astrachan über die Wolga schwammen, womit die Besiedelung Europas mit Wanderratten in Zusammenhang gebracht wurde. Wenn auch heute diese Ansicht vielfach aufgegeben ist und die Annahme immer mehr durchdringt, daß die Wanderratte schon vor diesem Ereignis in Europa heimisch gewesen sei, so muß sie doch ebenso wie ihre Verwandte, die Hausratte, einmal, und zwar in historischer Zeit, in Europa eingewandert sein, da ihre Reste niemals in vorgeschichtlichen Ansiedlungen gefunden worden sind. Auch in Hinterlassenschaften aus römischer Zeit in Deutschland, in Vindonissa, Kannstadt, Köln, Trier, Saalburg usw., sind bisher niemals Reste von Ratten gefunden worden. Das müßte aber um so mehr erwartet werden, als es sich bei den aus diesen Orten untersuchten Resten vielfach um Abfallhaufen handelt, an denen sich Ratten mit Vorliebe aufhalten. Die Einwanderung muß also in späterer Zeit erfolgt sein. Aber jene von PALLAS beobachteten Züge

sind wohl nichts anderes gewesen, als ein Ergebnis jener Wanderlust, wie sie, ohne für uns immer erkennbare Ursache, von Zeit zu Zeit die Säugetiere Sibiriens, und zwar aus fast allen Säugetierordnungen, befällt.

Andererseits glaubte ich mich bei den zu behandelnden Säugetieren nicht lediglich auf die Wanderungen beschränken zu dürfen. Meiner Meinung nach gehört zu einer vollständigen Kenntnis der Wanderungen auch das Wissen, was vor und nach den Wanderungen geschieht, wie die Herden auseinanderfallen bzw. sich zusammenschließen, und wie sich die Tiere während der Reise verhalten. Nur so kann man zu einem Verständnis der ganzen Erscheinung kommen. Freilich ist auch hier häufig nicht soviel bekannt, wie wünschenswert wäre. Wie wir überhaupt in den folgenden Betrachtungen immer wieder werden feststellen müssen, daß wir es meist nur mit gelegentlichen Beobachtungen zu tun haben. Exakte, planmäßig durchgeführte Untersuchungen, wie sie das Ringexperiment bei den Vögeln darstellt, fehlen noch gänzlich. So sind wir über vieles bei den Wanderungen der Säugetiere nur höchst ungenügend unterrichtet, ja man kann sagen, häufig auf Vermutungen angewiesen.

Die Einteilung der Vögel in Standvögel, Strichvögel und Zugvögel scheint sich im großen und ganzen auch auf Säugetiere übertragen zu lassen. Jedoch mit dem Unterschied, daß die Strichvögel zeitweilig wenigstens an einen Ort gebunden sind, was nicht bei allen „streichenden“ Säugetieren der Fall zu sein scheint.

### A. Die Wanderungen der Landsäugetiere.

#### a) Kleinere jahreszeitliche Standortverschiebungen.

Sichere Standtiere scheinen alle Säugetiere zu sein, die in festen Wohnungen hausen, da beim Säugetiere der Bau in ganz anderem Sinne Wohnung ist als beim Vogel. Beim Vogel ist das Nest lediglich Aufzuchtstätte für die Nachkommen, beim Säugetiere ist es meist auch außerhalb der Fortpflanzungszeit Zuflucht bei Verfolgung oder ungünstiger Witterung und Schlafplatz, also wirklich Wohnung im menschlichen Sinne. Aber bisweilen kommt es vor, daß Sommer- und Winterwohnung nicht am gleichen Platze liegen, wie beim Murmeltiere, so daß dieses trotz fester Wohnung zu den Zugtieren gehört, insofern als es regelmäßige Wanderungen ausführt.

**i. Affen.** Bei anderen Säugetieren liegt die Sache komplizierter. Es gibt Säuger, die ständig auf der Wanderschaft sind, wie z. B. die amerikanischen Nabelschweine und die Mehrzahl der Affen. Aber wir wissen über diese Wanderungen nichts. Wir wissen nicht, ob sie sich z. B. regellos über das ganze Verbreitungsgebiet der Art erstrecken, ob sie sich nach einem bestimmten Turnus vollziehen oder ob jede Herde nur ein ganz bestimmtes ihr gehöriges Gebiet durchstreift. Auf jeden Fall scheint nicht einmal die Geburt, wenigstens bei Affen, diese Wanderungen zu

unterbrechen. Aber vielleicht hält sich ein Affentrupp doch etwas länger an einem Platze nach einer Geburt auf, bis das Weibchen mit den Jungen folgen kann. Wir können hier alle möglichen Erwägungen anstellen. Gewißheit haben wir nicht aus Mangel an exakten Beobachtungen. Daß solche streichende Säugetiere ebenso wie die Standsäuger (vgl. Murmeltiere) an den Grenzen der Verbreitung, namentlich im Gebirge, zu Zugtieren werden können, zeigen die Affen des Himalaja, *Macacus mulattus* SHAW (*rhesus* AUDEB.) und *Presbytis schistaceus* HODGS., die bis 3000 bzw. 2000 m hochsteigen, im Winter jedoch niedriger gelegene Orte aufsuchen; ein regelmäßiger jahreszeitlicher Standortwechsel, der jedoch hinsichtlich des ersteren von anderer Seite wieder in Frage gestellt wird.

**2. Murmeltiere.** Mit der Nahrung hängen viele regelmäßige, wenn nicht alle Wanderungen der Säugetiere zusammen. Hierhin können wir es schon rechnen, wenn unser Wild (Rehe, Hirsche, Wildschweine) regelmäßig gegen Abend die Dickungen verläßt und auf die Felder hinaustritt, und sich bei Tagesanbruch wieder zu ihren am Tage eingenommenen Standplätzen zurückzieht. Auch die Wanderungen der Steppensäuger Afrikas gehören hierher, die abends regelmäßig oft von sehr weit her kommen, ihre Tränkplätze aufsuchen und sobald sie ihren Durst gestillt haben, wieder in die Steppe zurückkehren. Zu diesen kleinen täglichen Wanderungen kommen geringe jahreszeitliche Verschiebungen, wie wir sie in jedem Hochgebirge beobachten können. So steigen in unseren Alpen im Sommer die Gamsen und Murmeltiere höher ins Gebirge und ziehen sich im Winter auf tiefer gelegene Stellen zurück. Besonders auffällig ist das beim Murmeltier, das doch eigentlich als Winterschläfer unabhängiger sein sollte. Aber die Winterbaue dieser Tiere dringen nicht nur tiefer in die Erde, sondern liegen nach TSCHENETT 200—500 m unterhalb der Sommerbauten, die sich in Höhen von 2300—2800 m befinden, in der Nähe der Waldgrenze, so daß also die Tiere im Herbst und Frühjahr regelmäßig von einem Bau zum anderen wandern müssen. Weitere Beispiele von den Säugern, die in den Alpen im Sommer einen höheren Standort einnehmen als im Winter, sind nach TSCHUDI das Hermelin und der Alpenhase.

**3. Hasen.** Auch unser gewöhnlicher Feldhase (*Lepus europaeus* PALL.), obwohl er als ein besonders heimatfestes Tier gilt, führt regelmäßige Standortveränderungen aus. Wir erfahren darüber im BREHM (nach OTTO): „Wenn z. B. die rauhen Novemberwinde zu blasen anfangen, und es stellt sich hierzu Frost oder Schneefall ein, werden jene Hasen, welche exponierte Feldhochplateaus bewohnen, mit Sicherheit die Tiefenlagen, welche ihnen besser Schutz gegen Witterungsunbill gewähren, aufsuchen, um den Winter dort zu bleiben. Umgekehrt ziehen sich die Hasen aus feuchten Niederungen in geschützte, trockene Höhenlagen, welche durch Geländefalten, Raine, Hecken und Gräben natürliche Deckungen gegen Wintersnot aufweisen. Wenn Wald in der Nähe ist,

wird auch dieser Zufluchtsort gern angenommen.“ Umgekehrt beobachtet man, „daß die hier gewöhnlich im Walde wohnenden Löffelmänner an sonnigen Herbst- und Wintertagen mit Vorliebe ins Feld rücken, um sich die wärmende Sonne auf den Balg scheinen zu lassen. Bei schlechtem Wetter (Schnee, Regen, Schlackwetter, Stürme) ziehen sie sich wieder in den schützenden Wald zurück. . . Typisch sind die Hasenwanderungen größeren Umfanges, die im Winter von den sogenannten Winterlagern (Schatten-seite) in die Sommerlager stattfinden. Manche Region, deren eigentümliche Lage und Formation der Sonne den Zutritt verwehren, entblößt sich in der rauhen Jahreszeit fast gänzlich von Hasen . . .“.

**4. Jahreszeitliche Standortsveränderungen verschiedener Kleinsäuger.** Diese jahreszeitlichen Standortsänderungen dürften wohl bei den meisten, wenn nicht allen Tieren nachzuweisen sein, wenn Untersuchungen darüber vorlägen. Von den wenigen mir bekannten Untersuchungen will ich als Beweis dafür nur die von WOOD anführen. WOOD streift an verschiedenen Stellen seiner Arbeit dieses Problem. S. 505: „During spring and early summer, as we have said, white-footed mice constitute the great bulk of the mammalian life in the center of these large fields. . . But in fall, if the grain or corn be shocked and allowed to stand a footnigt or so, traps set by the shocks show quite different conditions. The following may serve as a rather extreme illustration. In a corn field on the university farm where the white-footed mouse had been taken early in the year (1907), after the corn had been cut and shocked for some time fifty traps were set over night, one by each of as many consecutive shocks. The next morning thirty-seven of these traps contained specimens — one of then a single house-mouse, *Mus musculus*. In 1908, thirty-one traps were set in the same field and similar conditions except that the corn not been shocked so long, and only ten specimens were taken, nine of which were house-mice and one was a white-foot. At first the conclusion was drawn that the house-mice had entirely driven out the prairie-mice. However, when traps were set in an adjoining part of the same field from which the shocks had been removed, the usual number of white-footed mice was taken, with the addition of one specimen of the house-mouse. Evidently the house-mice invaded the field after the corn was cut, and the prairie-mice were either driven from the shelter of the shocks or disdained it. Probably the former is the truth, for I have often taken them by recently cut shocks of corn and grain.“ Und S. 509: „In summer the white footed wood-mouse may be found in the margins of the woods or under shelter in the fields immediately adjoining, although nearly a hundred traps set in the middle of dense woods at that season failed to catch a single specimen. Late in fall and in winter however, they were abundant in such localities. In fact, the middle of the larger, denser woods in surprisingli destitute of all animal life during the summer. Late in autumn the animals have returned, or at least appear again.

The larger mammals probably no more rare than ever, but the smaller species seem to be lacking. At any rate, my trapping, persisted in for some time, was a complete failure then, though yielding an abundance of specimens in early winter. This fact supports the belief of most careful observers that wood-mice, voles, and shrews make a yearly migration to the cultivated fields in the spring, returning to the shelter of the woods in winter. I am inclined to believe that it so quite late in the year before all are back in winter quarters.

In dieser Arbeit gibt übrigens WOOD für die amerikanischen Kaninchen *Sylvilagus floridanus mearnsi* ALLEN an, daß auch sie mit Vorliebe im Winter, ähnlich wie unsere Hasen, den Wald aufsuchen, wenn es auch immer einige gibt, die den ganzen Winter auf der Prärie bleiben.

5. Bär. Aber nicht nur die Tiere des offenen Geländes, sondern auch die des Waldes scheinen gelegentlich im Sommer andere Standplätze zu haben, wie im Winter. So berichtet uns KREMENTZ, der Biograph des braunen Bären, in seiner Monographie: „So beliebten fast allgemein die Bären, die sich in den oberen, mehr trockenen Regionen eingeschlagen haben, beim Aufstehen im Frühjahr den südlichen, in den Versumpfung des Pripet gelegenen Regionen sich zuzuwenden, um im Spätherbst zwischen dem 15. Oktober und 10. November in kleinen Trupps wiederum ihren nördlich gelegenen Lagerplätzen langsam zuzuwechseln. Dabei halten die Bären so genau die Route ein, daß es in dem angegebenen Zeitraum möglich ist, ihnen in bestimmten Distrikten auf dem Anstand die Flucht zu verlegen. Bei den Wanderungen vom Winteraufenthalt zur Sommerfrische und umgekehrt dehnen sich die Märsche auf 30 bis 40 Meilen und zuweilen noch viel bedeutendere Strecken aus.“ Doch gibt es unter diesen wandernden Bären nach KREMENTZ auch einzelne den Buschwächtern wohlbekannte, wohl meist alte Individuen, die nicht wandern.

#### b) Täglicher Standortwechsel und das Innehalten fester Wege dabei.

Das Innehalten der Wanderwege, welches KREMENTZ hier beschreibt, ist auch sonst festgestellt. Von unserem Wilde wissen wir, daß es auf seinen regelmäßigen Wanderungen zur Tränke oder zu dem Futterplatze ganz bestimmte Wege genau innehält, daß sie wie ausgetretene Pfade erscheinen, die „Wildwechsel“ unserer Jäger.

Auch die Hasen folgen solchen festen Wechseln, wie weniger bekannt sein dürfte. So erwähnt BREHM solche „Hasensteige“, die sich die Hasen im Korn anlegen und die sie ausschließlich benutzen: Die Hasensteige sind „lange Streifen im Korn, die sich durch am Grunde abgeschnittene Halme, die kreuz und quer liegen, wie sie gerade fallen, besonders — oft schnurgerade — verfolgen lassen.“ Und wird ihm etwa durch Anpflanzungen sein Wechsel verbaut, so räumt der Hase die Hindernisse fort. „Daß der Hase Sommer und Winter mit aller Zähigkeit sich seinen



Steig sauber hält, erkennt der Forstmann alljährlich zu seinem Leidwesen, wenn er Umpflanzungen auf Schlägen, Lichtungen usw. ausführt. Bei unserem gegenwärtigen System der Engpflanzung kann es natürlich nicht umgangen werden, daß da und dort einmal direkt auf den Hasensteig hingepflanzt wird, und überall, wo das geschieht, wird man anderentags die betreffenden Pflanzen schon abgebissen finden, abgeschnitten vom scharfen Zahn, der den Hasen verrät. Will es nun der Zufall einmal, daß die Kulturschnur auf einem geradlinig sich hinziehenden Hasensteig gezogen wird, so verfällt alsdann die ganze lange Pflanzenreihe dem Verderben.“ Auch andere Hasen verhalten sich ähnlich wie unser Feldhase. So lesen wir im BREHM von *Lepus americanus* ERXL., dem veränderlichen Hasen Nordamerikas: „Wenn er Hunger verspürt, wagt er sich auch so hinaus und hoppelt nach dem nächsten ‚Paß‘ oder der ‚Heerstraße‘, die gemeinsam von allen Hasen der Nachbarschaft benutzt wird. Diese Hasenpässe sind gewöhnlich hübsch gerade und verfolgen das ganze Jahr denselben Lauf, indem sie sich dabei oft eine Viertelmeile weit und mehr als eine Art unterbrochener Pfade fortsetzen, mit vielen Seitenpfaden und Kreuzwegen, die nach den Äsungsstellen führen.“ Und in Schottland machen sich die Wilddiebe die Kenntnis der Pässe zunutze, indem sie gerade auf ihnen ihre Schlingen legen. Es handelt sich hierbei um eine dritte Art *Lepus timidus scoticus* HILZH.

Auch von tropischen Tieren (Nashorn, Flußpferd, Elefant) ist das genaue Innehalten der Wechsel bekannt. Dabei verstehen Elefanten für ihre Wege immer die günstigsten Gegenden aufzusuchen, so daß Elefantpfade schon zur Anlage menschlicher Wege benutzt wurden. Im BREHM lesen wir darüber: „Im Gebirge legen sie sich, ebenso wie im Walde, Pfade an, und zwar mit einer Klugheit, die selbst menschliche Straßenbauer in Erstaunen setzt. Es ist eine bemerkenswerte Tatsache, daß solche Wege selbst über Gebirge verlaufen, in denen gewöhnlich Pferde unbesiegbare Hindernisse finden würden. Immer haben die Elefanten die günstigsten Pässe, die weit und breit zu finden sind, zu ihren Wegen sich ausgesucht. Manche von diesen Pässen werden von ihnen so regelmäßig und seit so langer Zeit begangen, daß sie mit ihren Füßen sogar hartes Gestein abgenutzt, förmlich ausgeschliffen haben.“ Ähnliches berichtet auch derjenige Europäer, der wohl in den letzten Jahren die afrikanischen Elefanten am eingehendsten in ihrer Heimat studiert hat, STEINHARDT: „Sie kleben geradezu am Wechsel und an den gewohnten Weidegründen, zu denen tief ausgetretene Pfade führen. Tatsächlich sind die Riffe aus härtestem Granit blank geglättet an den Stellen, da sie die Wechsel schneiden; man denke: das weiche Fußpolster der Elefantensäule und unser blauer und schwarzer Granit, der schon manchen Farmer beim Bäumesprennen zur Verzweigung gebracht hat. Seit wieviel Jahrhunderten mögen diese Wechsel begangen werden.“

c) Die großen jahreszeitlichen Wanderungen.

**1. In Südafrika.** Wenn wir hier schon bei diesen kleinen täglichen Wanderungen zu den Futter- und Tränkstellen die Wechsel so genau innegehalten sehen, so wird es uns nicht wundern, wenn wir später bei den großen jahreszeitlichen Wanderungen dasselbe finden. Sind diese doch vermutlich aus jenen im Laufe der Erdgeschichte hervorgegangen. Und es läßt sich verfolgen, wie die großen Wanderungen durch immer weitere Ausdehnung aus den kleinen entstanden sind, offenbar unter dem Einfluß der Nahrungssuche. So finden wir denn diese periodischen regelmäßigen Wanderungen vorwiegend auf den offenen Landschaften des Nordens, den Tundren und den sich südlich daran anschließenden Prärien und Steppen, aber auch in den Steppen Südafrikas. Beide Mal stehen sie in deutlichem Zusammenhang mit der Nahrungssuche. Denn während im Norden der Winter die Tiere zum Auswandern zwingt und der Frühling sie zurückkehren läßt, ist in Südafrika an Stelle des ersten Faktors die Trockenzeit, an Stelle des zweiten die Regenzeit zu setzen.

Die Abhängigkeit der Wanderungen der südafrikanischen Tierwelt geht deutlich aus PASSARGES Schilderung hervor: „Mit dem Beginn der Regenzeit, wenn das Sandfeld grünt und blüht, wenn die weiten Aristidasteppe das prachtvollste Futter darbieten und die Vleys mit Wasser gefüllt sind, verlassen die Scharen der Tiere die Gesteinsfelder und spärlichen Quellpfannen, die Uferwälder der Flüsse und zerstreuen sich in den weiten Steppen. Über gewaltige Gebiete dehnen sie sich aus, weite Wanderungen werden unternommen. Die Vleys sind durch Wege verbunden, auf denen die Elefanten von Wasser zu Wasser ziehen. . . .

Den Wiederkäuern folgen die Raubtiere, Löwe, Leoparden, Hyänen, Schakale, Luchse. . . . Die Wanderungen der Raubtiere gehen soweit wie die der Wiederkäufer. . . . Die Trockenzeit naht, die Gräser und Kräuter verdorren, die Vleys trocknen aus. Da beginnt nun die Rückwanderung der Tausende von Tieren. Manche Antilopen, Zebras leben von saftigen Früchten, z. B. Melonen, und können so im Sandfeld auch während der Trockenzeit aushalten. Aber auch sie werden schließlich zum Rückzug gezwungen. Dauernd leben im Sandfeld Gemsbock, Giraffe, Hartebeest, beide Gazellen, Steinbock und Duker und schließlich der Strauß. . . . Während sich also das Sandfeld leert, beginnt ein reges Tierleben in den Gesteinsfeldern. Zu Tausenden drängen sich die Tiere dort zusammen. Von Sonnenuntergang bis gegen 9 Uhr morgens folgt Herde auf Herde, Springbock, Gnus, Zebras, Elenantilopen, Kudus.“ Ähnlich geht es an den Flußufern zu. Von der Regenzeit August—September drängen sich die Tiere dort zusammen. Einzelne Arten, Buschbock, Riedbock, Rooibock und Sessebe bleiben dauernd dort, die anderen verlassen sie während der Regenzeit. „Während der Regenzeit ist die Elandantilope in dem Sandfeld weit verbreitet. . . . Während der Trockenzeit zieht sie sich in die nördlichen Sandfelder und permanenten Vleys zurück. Das Zebra bewohnt

wie das Eland das Sandfeld während der Regenzeit und verläßt es mit dem Schwinden der Vleys und dem Aufhören der Mokete.“ Dauernd im Sandfeld bleibt eine Anzahl Tiere, die sich vor der Trockenheit und Hitze durch den feuchten Sand ihrer tiefen Bauten schützen (Erdferkel, Ameisenbär, Springhase, Erdeichhörnchen). Auch die Raubtiere wandern. P. traf in der Nähe von Bottletle nur während der Trockenzeit Löwen. In Chansefield gab es während der Trockenzeit nur braune Hyänen, während der Regenzeit auch gefleckte.

Genauere Einzelheiten über die Wanderungen der Säugetierwelt bringt ADOLF FISCHERS prachtvolles Buch: „Menschen und Tiere in Deutsch-Südwest“, das sich freilich nicht auf die Kalahari bezieht, sondern auf die westlich und nordwestlich daran anschließenden Länder, die aber ähnliche Klimaverhältnisse bieten. Seine lebensvollen an Ort und Stelle auf Grund eigener Beobachtungen gewonnenen Schilderungen lasse ich deshalb hier folgen, weil sie uns besser wie ältere den Verlauf und die Ursache der Wanderungen erkennen lassen und die Wanderwege zeigen:

„Etoscha und Kaokofeld sind das große Wandergebiet des Damarazebras. . . . Jahr für Jahr durchläuft das Leben des Damarazebras den gleichen Kreis — zu Beginn der Hauptregenzeit räumen sie die Etoscha. An der Südostecke fängt der Abzug an. Die Herden drängen westwärts, dem Südufer entlang, rollen die Nachbarherden auf, vereinigen sich mit ihnen, wachsen zu mehrhundertköpfigen Massen, die eilig über Okaukuejo und die westlichen kleinen Pfannen dem Kaokofeld zustreben. Von heute auf morgen entvölkert sich der entweihte Etoschastrand. Am 15. November 1908 fuhr ich einen Gast hinaus. Zwei Tage zuvor hatte ein Unteroffizier das Wild noch bestätigt. Aber wir fanden das Feld leer, nichts als tiefgetretene Wechsel. Die Zebras erreichen das Kaokofeld im Quellgebiet des Hoanib, teilen sich wieder in kleine Herden, stehen in der Nähe des Flußufers, dringen bis zur Meeresküste, *suchen Salz, das ihnen die Etoscha während der Regenmonate vorenthält.* (Vom Verfasser gesperrt!) Viele stehen abseits, fohlen ab, schlagen sich ein paar Wochen danach mit der Nachzucht wieder zur Herde. Bis April oder Mai dauert der Kaokoaufenthalt. Dann erscheinen die ersten Späher an der Etoscha. Die frohe Botschaft neuer Salzausblüfung lockt die Herden zurück. Auf *demselben Wege* wechseln sie ihren alten Plätzen zu. Eines Tages sind sie wieder da, ebenso plötzlich wie sie im Vorjahre verschwanden. Nun tönt ihr harter Hufschlag wieder auf Brack und Steppe, und ihr Quagga schallt durch Mopane- und Dornwald. Hoas, Ockerfontein, Gaukaub, Nabonhus, Augamsoni, Rietfontein sind nun wieder Standorte kleiner Herden von 30, 40, 60 Tieren. Ein Hauptplatz aber ist der Pfannenzipfel von Springbockfontein. . . .“

Aber nicht alle Tiere Südafrikas wandern. Schon PASSARGE hatte darauf aufmerksam gemacht, daß besonders die Gräber auch während der Trockenzeit in der Kalahari bleiben. Aber auch die größeren Tiere

Tiere wandern keineswegs alle, wie das ja auch schon PASSARGE ausgeführt hat: „Die Antilopen scheiden sich in Standwild und Wechselwild,“ sagt FISCHER. „Standwild sind Bergkudu und Waldkudu, Rietbock, Rehbock, Ducker, Steinbock und Blaubock.“ Und diese Tiere sind auch nicht so fest an ihre Wechsel gebunden. „Auf Kreuz- und Quergängen durchstreifen sie ihre Verstecke, finden zur Äsung, Brack und Wasser, binden sich in ihren Gewohnheiten aber nicht an strenge Regel, halten ihre Wechsel nicht besonders genau und pünktlich. . . . Erst beim Wechselwild zeigt sich der Umfang des Herrschertums der Antilopen über den Raum. Gnu und Oryx wechseln alljährlich über viele Hunderte von Kilometern. Elens streifen von Sissekal bis ins Sandfeld, 200 bis 300 km weit. Aber der beste Ortskenner, beste Finder scheint mir der Springbock zu sein. Die große Herde des Namalandes, der Trekkboken, *hält Jahr für Jahr dieselbe Straße*. Zu bestimmter Zeit trifft sie am selben Orte ein. Der ganze Kreislauf mißt etwa 500 km.“

Oft ist es das Reifen bestimmter Früchte, welches die Tiere von weiter anlockt. Und da die Früchte immer zu gleicher Jahreszeit reifen, wurden sie Ursache regelmäßiger Wanderungen: „Die Antilopen leben von Äsung, Wasser und Brack. . . . Jede Art hat Liebhabereien, die darum noch keineswegs einer anderen behagen. Daraus erklärt sich oft das Vorherrschen einer Wildart, das Fehlen einer anderen in scheinbar gutem Weideland. So auf den Flächen, die von den Buschleuten abgebrannt oder vom ersten Regen befruchtet, grünen Grasausschlag tragen. So wenn die Tsammas reifen, ihre grüngelben Köpfe nun zu Abertausenden an langem Schlingwerk den roten Kalaharisand bedecken. Oryx, Springböcke, Ducker, Steinböcke, Gnus und Kuhantilopen ziehen heran. Raubtiere folgen, Nager, Vögel; die ganze Tierwelt der Kalahari stellt sich ein. . . . Oder die *Boscia* reift. Das dringt zu allen Oryx, und sie lesen die kleinen harten Beeren. Oder die Wasserzwiebel, *Cyperus edulis*, liegt nun, frisch und saftig einen halben Fuß tief unter der Erde. Das lockt Steinböcke, Ducker, Perlhühner an. . . . So wandern auch die Buschleute ihren kargen Erntefeldern zu. . . .“ Also auch für die primitiven Menschen gelten die gleichen Gesetze wie für die Tierwelt.

Von nicht geringerer Bedeutung auf die Wanderungen ist der Salzhunger, wir lernten ihn schon als Ursache bei den Wanderungen der Damarazebbras kennen: „Den Salzhunger stillt das Wild an Brackplätzen,“ schreibt FISCHER. „Er äußert sich bei einigen Antilopen mit erstaunlicher Heftigkeit. Der Drang zum Salz läßt andere Wünsche vergessen, ist der Antrieb zu großen Wanderungen in entlegene Öden, in Entbehrung und Tod.“

Merkwürdigerweise ist daneben das Wasser von geringerer allgemeiner Bedeutung. Einmal verzichten gewisse Antilopen, wie Springbock, Ducker, Steinbock, Blaubock in ihrer Gesamtheit überhaupt völlig auf das Wasser. Sie kommen nach FISCHER ihr ganzes Leben lang an keinen

Tränkplatz. Dann können, wo Wasser selten ist, die betreffenden dort wohnenden Individuen auf den Wassergenuß verzichten lernen, während Individuen der gleichen Art dort, wo es in genügender Menge vorhanden ist, regelmäßig trinken. „Oryx, Gnus, Kuhantilopen sind so in zwei Lager geschieden. An der wasserreichen Etoscha sind sie regelmäßige Trinker; in der wasserlosen Südkalahari kommen sie ohne das aus und befinden sich gleich wohl dabei. Die anderen Antilopen des Feldes sind Wassergänger.“

Wenn also die Gnus so vom Wasser weniger abhängig sind, so ist es der Salzhunger, der sie zum Wandern zwingt. Vom Blaugnu lesen wir bei FISCHER: „Aber am Südrand zwischen Homob und Namutoni, am Ostrand auch auf der Onandowapfanne, am Nordrand sind Hauptplätze. Dort beherrschen sie, in Trupps bis zu 60 Tieren, als zahlreichstes Wild dieser Größe die Steppe. . . . Auf allen Karten stand hier ‚Elefant‘. Sollte heute mit einem einzigen Wort die Tiersignatur gegeben werden, so hieße es ‚Gnus‘. Zur Regenzeit ziehen sie ab; nicht nach Westen, wie Zebras, Oryx, Springbock; nicht nach Süden wie Kuhantilopen, sondern nach Osten. Sie folgen dem Omuramba u Ovambu, später dem Großen Omuramba, breiten sich über das Sandfeld und das Kaukaufeld. Kühe gehen ihrer schweren Stunde entgegen, sondern sich ab. Wenn sonst ein sicheres Merkmal des starken Bulls sein Alleinsein ist, sind nun hochbeschlagene Kühe die Einzelgänger, die Bulls stehen im Rudel. Erst wenn die Herden zu den Winterplätzen zurückkehren, tritt die alte Ordnung ein. Späher laufen den Herden vorauf, sinken noch in Schlamm ein, sehen daß sie noch warten müssen. Es geschieht, daß sie stecken bleiben, festgehalten werden und verenden. Davon zeugen die Knochenlager, die den Buchten des Sees obenauf liegen, im Laufe der Zeit, wie Karlsbader Sprudelsteine, vom Salzniederschlag umspinnen werden. Die Gnus haben die Sommerzeit benutzt, tüchtig zu äsen. Die Weide an der Etoscha ist schlecht; hartes Gras, saures Gras, Stechgras verdrängen feinere Arten. *Es ist nur das Brack*, das sie anlockt.“

Aus diesen Ausführungen, woraus die Bedeutung des Salzhungers hervorgeht, ist auch die Auflösung der gewöhnlichen Herdenordnung zur Sommerszeit bedeutungsvoll und bemerkenswert, weil die Kühe sich zum Werfen absondern. Wir werden ähnlichem noch öfter begegnen oder, wo die Berichte darüber fehlen, es vermuten müssen. Wie sich dann der Zusammenschluß vollzieht, schildert uns FISCHER für die Oryxantilopen: „Die Zusammenschlüsse zu Beginn der Wanderung vollziehen sich auf natürliche Art. An der Etoscha z. B. ist die Abzugsstraße längs des Südrandes so schmal, nördlich durch den Salzsee, südlich durch den Buschwald begrenzt, daß die östlichen Rudel dicht an den westlichen vorbei müssen oder auf sie stoßen, wodurch Vereinigungen entstehen. Ebenso zwingen die Täler, die aus den Randgebirgen zur Namib führen, die Rudel aufeinander. Dieser ursprünglich natürliche Zusammenschluß,

ohne besonderen Zweck, hat sich, wie bei den Springböcken, im Laufe der Zeit wahrscheinlich als nützlich erwiesen. Die Masse wirkte. Das war auf den großen Wechselln in fernes Land, das allerlei Überraschungen unangenehmer Art herbergen konnte, von Vorteil, der immer wieder Herdenbildungen zu Beginn der Wanderungen zur Folge hatte, schließlich ständiger Brauch wurde. Mehr wie 200 Oryx in einem Rudel sind jedoch, meines Wissens, nicht gesehen worden.

Die großen Wechsel, die zeitlich mit dem Regen zusammenfallen, erstrecken sich im Etoschagebiet und Kaokofeld über mehrere hundert Kilometer. Die vom Salzsee westwärts wandernden Herden legen bis zum Rande des Kaokofeldes 200 km, wenn sie bis zur Küste gehen, nochmals dieselbe Entfernung zurück. Die Strecken in der Mittel-Namib sind geringe. In der Süd- und Mittel-Kalahari verzichten die Oryx fast ganz auf Märsche. Sie bummeln zur Regenzeit zwar auch, einige bis auf den Weißbrand, aber das sind kleinere Gänge. Sie ändern am Gesamtbild wenig. Denn an Stelle der abgewanderten steht eine neue Herde. Der Grund ist wohl, daß die Kalahari ein einziges Weide- und Salzfeld reicher Auswahl ist, so daß ein Stellungswechsel großen Umfangs nicht notwendig wird. Im Etoschagebiet ist das anders. *Das Erdbrack wird vom Regen aufgelöst. Die nur am Ufer wachsenden Brackbüsche sind wegen des Durchschlags nicht erreichbar. So muß das Wild in anderer Gegend Ersatz suchen.* Er findet sich erst in den zum Atlantik fallenden Flußbetten des Kaokofeldes, in Form von Brackbüschen und Brackwasser, und an der Meeresküste vornehmlich als lagunenartige Salzsümpfe. Sie sind dem Strand dicht angelagert, an der Oberfläche halbfest, da selten beregnet, im Innern durchweicht, ziehen sich mit Unterbrechungen die ganze Küste entlang. Hierdurch erklären sich zunächst die engen Beziehungen der Oryx zwischen Etoscha und Kaokofeld. Ähnliche Beziehungen bestehen nach Norden, Osten, Süden nicht. Hierdurch erklärt sich ferner der sonst unverständliche Drang der Oryx zum Meer. Fehlende oder kurze Äsung, beschwerliches Übersteigen trügerischer Flugsanddünen, die Gefahr vor Hunger und Entkräftung zu verenden — all das läßt sie auf den Weg zur Lagune nicht verzichten. Die großen Wechsel von Oryx, Springböcken, Straußen zum Meer sind also nichts anderes als Märsche zum Salz.“ Und die zahlreichen in den Dünen bleichenden Oryxskellette, die TRENK, MÄRKER und andere in den Dünen fanden, beweisen, wie der Weg zum Salz für viele Individuen in besonders trockenen Jahren der Weg zum Tode ist, und der Salz hunger ganze Rudel in den Tod treiben kann. Auch sonst zeigt uns diese Schilderung deutlich, wie die Wanderung der Oryxantilopen von Nahrungsbedürfnissen abhängt. Dort, wo diese Ursache fehlt, wie in der Mittel- und Süd-Kalahari, wandern die Oryx nicht. Genau so wie wir aus den Steppen Ostafrikas, wo es doch auch Zebras, Gnus und Oryxantilopen gibt, nie etwas von regelmäßigen Wanderungen hören.

Das Hauptwandertier, das Charaktertier Südafrikas, an das man zuerst denkt, wenn man von Säugetierwanderungen in Südafrika spricht, ist der Springbock. Wenn er hier zuletzt behandelt wird, so geschieht es deshalb, weil erst die kleineren Züge jener anderen Tiere uns das richtige Verständnis für eine Erscheinung eröffnen, die in ihren gewaltigen Ausmaßen einst die Augen aller Forschungsreisenden von Südafrika auf sich lenkte. Heute erheblich reduziert, muß einst die Wanderung der Springböcke eine Naturerscheinung gewesen sein, die fast unfaßbar erschien. LEVAILLANT (1780), THUNBERG (1773), BARRON (1798), CUMMING (1843), HARDELAND (1849), ja selbst noch SELOUS (1879) sind Zeugen für die „unübersehbare“ Anzahl der Springböcke eines Zuges, die auf 10000, 20000, ja sogar 50000 und 100000 geschätzt wurden.

LIVINGSTONE traf sie noch um die Mitte des vorigen Jahrhunderts in gewaltiger Anzahl: „Ehe wir an den Orangefluß kamen, sahen wir noch den Rest einer wandernden Springbockherde. Diese Springböcke kommen aus der großen Kalahari-Wüste und sollen oft da, wo sie die Grenzen der Kolonie überschreiten, mehr als 40000 Köpfe betragen. Ich kann sie nicht abschätzen, denn sie verbreiten sich über einen ungeheuern Landstrich und laufen hin und her, wenn sie weiden. Sie nähren sich vorzüglich von Gras, und da sie ungefähr um die Zeit, wo das Gras im Überfluß vorhanden ist, aus dem Norden herunterziehen, so kann sie unmöglich Futtermangel zu ihrer Wanderung treiben. Auch Wassermangel kann nicht die Ursache davon sein, denn diese Antilope gehört in dieser Beziehung zu den enthaltsamsten. Ihre Natur drängt sie, sich zum Lieblingsstandorte flache Ebenen mit kurzem Gras zu wählen, wo sie die Annäherung eines Feindes zu beobachten imstande sind. Die Bakalahari machen sich diesen Instinkt zunutzen und brennen große Grasstrecken nieder, sowohl um durch das neu sprossende Gras das Wild heranzulocken, als auch um offene Stellen zu bilden, auf denen sich die Springböcke am liebsten aufhalten.“

Noch anschaulicher ist der Bericht EDUARD KRETSCHMARS, welcher an einem Passe den Durchzug beobachtete. Ich lasse ihn hier nach BREHM folgen: „Bald kamen Vorposten der Böcke, zu 2 und 3, zu 10 und 20, zu 200 und 400; endlich drängt sich der ganze Paß dicht voll, und über ihnen wirbelten Staubwolken und schwärmten Geier. Die Hunde wurden losgelassen und verschwanden unter der Masse; die Schüsse krachten. In kurzer Zeit waren mehr als 20 Böcke erlegt. Schnell wurden Anstalten gemacht, sie wegzuschaffen. Da drängt sich eine neue Herde von etwa 20000 heran. Einer von den Leuten wurde über den Haufen gerissen und so zusammengetreten, daß man ihn nachher bewußtlos und ganz mit Erde bedeckt fand; er erholte sich jedoch allmählich, da er glücklicherweise mit dem Gesicht auf der Erde gelegen hatte. Bei diesem zweiten Durchzuge wurden wieder 100 Stück geschossen. Währenddem waren auch durch andere Pässe Massen von Springböcken

durchgedrungen, und man sah auf der sechs deutsche Meilen sich hin-streckenden Fläche Millionen von diesen Tieren weiden. . . .

Die Richtung, welche die wandernden Antilopen einschlagen, ist nicht immer dieselbe. Gewöhnlich kehren sie auch auf einem anderen Wege zurück, als auf dem, den sie gezogen waren. Ihre Weglinie bildet deshalb gewöhnlich ein ungeheures, langgezogenes Eirund oder ein großes Viereck, dessen Durchmesser vielleicht einige hundert Meilen beträgt. Diese Bahn wird von den Tieren in einer Zeit von 6 Monaten bis zu einem Jahr durchzogen. Wunderbar ist der manchmal sehr enge Zusammenschluß einer sich bewegenden Herde. Schafherden, ja selbst Löwen sollen manchmal eingeschlossen und gezwungen werden, mit der Herde zu wandern. Die Nachzügler des Heeres freilich können den zahllosen hungrigen Feinden, die diesen Zügen folgen, nicht widerstehen.

Noch wird erwähnt, daß beständig der Vor- und Nachtrab wechselt. Die den Haufen anführen, finden selbstverständlich mehr Nahrung als die, welche dort weiden wollen, wo schon Tausende vor ihnen sich gesättigt haben; jene erwerben sich also ihr tägliches Brot mit leichter Mühe, werden feist und faul. Damit aber ist ihre gute Zeit auch vorbei; denn jetzt drängen sich die hungrigen mit Macht hervor, und mehr und mehr bleiben die gemästeten zurück, bis sie an das Ende des Zuges gelangen. Einige Tage der Ruhe und des Mangels spornen sie dann wieder an, sich ihre Stelle im Vortrab von neuem zu erobern, und so findet ein stetes Hin- und Herwogen in der gesamten Herde statt.“

Bei den letzten Worten mag wohl die Phantasie etwas mitsprechen; denn derartige Feststellungen dürften bei einer Herde wandernder wilder Tiere kaum zu machen sein.

Schärfer und genauer, und zwar aus jüngster Zeit, berichtet uns FISCHER über die Züge der Springböcke, den Trekkboken: „Wo ein Trekkboken erschien, heftete sich die Bevölkerung ganzer Länder an die wandernde Fleischkammer. Raubzeug half mit. Krankheiten hafteten an. Der Springbockgürtel längs der drei Landgrenzen des Feldes wurde gesprengt. Zwischen Orange und Kunene aber ist das Bild heute wieder erfreulich. Der Schwerpunkt liegt im äußersten Süden. Hier wird seit Jahren, wenigstens seit 1905, in ununterbrochener Folge ein Trekkboken beobachtet, der dieselbe Straße zieht. Nach der Regenzeit, im Mai, steht er bei Kanus, auf den Sandebenen am Rand der Großkarasberge; langsam wandert er südwärts, erreicht im November die Gegend von Warmbad; wendet nach Osten, flutet über Kubub, Nieuwefontein der Grenze bei Ukamas zu, teilt sich zur Regenzeit im Januar über die umliegenden Pfannen, kehrt längs der Karasvorberge zu seinem Stand bei Kanus zurück.“ Die Zahl war schwer zu schätzen. Sie mag 10 000 und mehr betragen haben. Klar ist, welcher Schaden den viehzüchtenden Farmern die Ankunft eines Trekkbokens verursacht. „10 000 Springböcke äsen folglich 100 000 Hektar kahl, zertrampeln ein gut Teil dazu. Oberst-



leutnant v. ESTORFF mußte 1906 seine Kanonen über heranwogende Springböcke hinwegfeuern lassen, um den hungernden Pferden seiner Abteilung das letzte Gras zu retten.“ Ein ähnlicher Zug wie im Feld zieht nach FISCHER auch längs der Westküste von Orange bis zur Linie Swakopmund—Erongo in der Breite von 150 km hoch, erweitert sich bis zur Höhe von Huab-Franzfontein, greift nun mit je einem Arm westlich vom Meer entlang bis zum Kunene, östlich an den Südrand der Etoscha, beide etwa durch einen im Süden 100, im Norden 200 km breiten Streifen getrennt, der nun zu beiden Seiten der Linie Huab, Rehoboth, Windhuk, Okahandja, Otjivarongo bis dicht zum Südrand der Etoscha völlig frei ist.

Nun ist aber die Herde kein starrer Verband. „Sie löst sich auf, entläßt einige, schließt wieder zusammen, nimmt Fremde auf, verbindet sich manchmal mit Nachbarherden. Die regelmäßige Wiederkehr dieser Phasen ist der Beweis, daß bewußte oder Gewohnheit gewordene Gesetze das Leben der Springböcke bestimmen.“ Zur Regenzeit löst sich die Herde in kleine Trupps auf, welche sich nach allen Richtungen hin zerstreuen. In dieser Zeit werden die Kälber gesetzt. Wenn auch die Setzzeit jährlich, örtlich und individuell etwas schwankt, so ist doch der Januar und Februar die Hauptsatzzeit. Die Ricken sondern sich in ihr vollständig ab und bleiben mit ihren 1—2 Kitzen dann bis 4 Wochen allein. Ende März schlagen sich die führenden Muttertiere zu besonderen Rudeln zusammen. Die Böcke aber gesellen sich zu den Jung-ricken. Es ist die Zeit der Brunst. Im Juni schließen sich die Böcke mit den Jung-ricken den Muttertierrudeln an, so daß große gemischte Herden entstehen, die stets eine Ricke führt. „Die Herde zieht nun zum Brack, demselben, das sie vor 5 Monaten verließ, oder einem anderen. Mancher fehlt, mancher ist hinzugekommen. Das ist der Austausch, der für die Güte der Art sorgt. Mit fortschreitender Dürre, besonders nach schlechten Regenzeiten, wird ein Stellungswechsel notwendig. Oft schon im Juli, August ist im Umkreis des Bracks die Äsung vernichtet, das Erdreich unter den Schalen zu Staub zermalmt. So wandert die Herde ab, sucht neues Salz. Dabei geschieht es wohl, daß sie auf andere stößt, sich mit ihnen vereint. So mag ursprünglich der Trekkboken entstanden sein. Er ist kein geschlossenes Ganze. Viele kleine Herden wandern gemeinsam von Ort zu Ort, von gemeinsamem Wunsch gelenkt, der gesteigert im Leittiere verkörpert ist. Aber bei Gefahr und sonstigem Anlaß handeln die Teile selbständig. Sie gehen in verschiedenen Richtungen ab, finden sich oft erst nach Tagen zueinander, haben, jeder für sich, eine Ricke als Unterführer.“ FISCHER findet es dann auffallend, daß die Trekkboken des Groß-Namalandes erst 1905 zum ersten Male beobachtet wurden. Er sieht seine Ursachen in den mit dem Hottentottenkriege verbundenen Unruhen, wodurch die Herden von Äsung und Brack verjagt, nicht wußten, wohin sie sich wenden sollten. Und nun auf der Suche nach neuen Wohnstätten sich zusammenschlossen. „Der große Verband ver-

barg den einzelnen. Die Wahrscheinlichkeit, von der Kugel getroffen zu werden, wurde geringer.“

2. Auch in den zentralasiatischen Steppen und Hochländern scheint die Mehrzahl der Huftiere jahreszeitliche Wanderungen auszuführen. RADDE schreibt darüber: „Wie in den sumpfigen Gebirgländereien des Apfel- und Stanowoi-Gebirges, wo Feuchtigkeit im Übermaß vorhanden, sich die Flechten- und Moos-Tundren mit Vakzinien hinweben, Rhododendron und *Betula nana* darauf die Unterhölzer repräsentieren und die Zapfenbäume dann mit dem dunkeln Schirm ihrer Kronen dem Boden oft jeden Blick der Sonne rauben, so sehen wir in den Hochsteppen der Mongolei die Natur in ein anderes Extrem der Einseitigkeit verfallen, und hier wie dort fügt sich Tier und Mensch dem Gesetz dieser Gleichsinnigkeit, hier wie dort bedingt jene Einseitigkeit die periodischen Wanderungen. Denn mit den Schneelasten, die den Rücken des Scheidegebirges allwinterlich decken, verlassen die meisten Tiere ihren Sommerstand in der unzugänglichen Wildnis und ziehen zu den Umwallungen an die Waldränder in die mehr hügeligen Verflachungen, die zum Nordostende der hohen Gobi vortreten, wo die einen, auf Pflanzennahrung angewiesen, diese hier leichter unter dem niedrigen Schnee finden, und wo die anderen, auf jene Pflanzenfresser angewiesen, ihrem Zuge folgen. Ein gleiches tut die ganze nomadisierende Bevölkerung des Gebirges, deren Wohl eng verbunden ist mit dem ihrer Herden.“

„Und in der Hohen Gobi? Ein Einströmen nordwärts der Ein- und Zweihufer ist im Oktober regulär. Die Dschiggetaibanden drängen sich bis über den Dalai-Nor hinaus auf russisches Gebiet, die Kropfantilopen, oft zu Tausenden geschart, schwärmen bis zum rechten Ononufer, und es treffen allwinterlich fast nur am Südabhang des Adontscholon die Verbreitungslinien des waldliebenden Rehes und der waldfürchtenden Antilope zusammen. Jene Tiere des Apfelgebirges fliehen vor dem Schnee, diese der Hochsteppe werden vielleicht gerade durch ihn von dem noch trockeneren Inneren der Gobi nach Norden angelockt, wo sie überdies eine doch etwas reichere Winterfütterung finden. Ganz ebenso machen es die Menschen. Die Hochsteppen sind dann noch menschenärmer als im Sommer. So überträgt sich zeitweise im russischen Daurien unter dem Einfluß eines kontinentalen, rauhen Klimas einerseits und dem des wasserstüchtigen Apfelgebirges andererseits, Tier- und Menschenleben auf eine verhältnismäßig schmale Strecke, in welcher diese Einflüsse am wenigsten fühlbar, nämlich auf der Kontaktlinie des äußersten Nordostrandes der Hohen Gobi mit der letzten Umwallung des Scheidegebirges.“

Wohl geben uns diese Worte allgemeine Hinweise, aber es ist schwer, im besonderen etwas genauere Einzelheiten zu erfahren, falls nicht die mir unzugängliche russische Literatur eingehendere Angaben enthält. Es sei im folgenden zusammengestellt, was ich über Tierwanderungen in Zen-

tralasien und den angrenzenden russischen Steppen ausfindig machen konnte.

Aber es ist wenig Genaueres über die Einzelheiten der Wanderungen zu erfahren. Wir müssen uns daher mit gelegentlichen Bemerkungen begnügen, wie wir sie z. B. bei PALLAS finden, der uns mitteilt (III, S. 510), daß die wilden Pferde zwischen Taik und Wolga im Sommer soweit nördlich ziehen, als sie können, um sich vor Ungeziefer, der großen Hitze und Dürre zu retten. Vom Kulan schreibt er (III, S. 512): „Diese Tiere gehen in ungeheuren Herden, besonders wenn sie im Frühjahr nach dem nördlich vom Ural gelegenen offenen, aber kühlen Gebirge Tumandi und im Herbst wieder zurück nach den warmen Gegenden von Persien und Indien ziehen. Man soll alsdann die Spuren ihrer Herden oft werstenbreit auf der Steppe stehen sehen.“ Ein andermal hören wir, daß sie ehemals truppweise mit einem Anführer über die russische Grenze wanderten. Nach RADDE finden in Ostsibirien „die bedeutendsten Wanderungen im Herbst statt, weil die unstete Lebensweise erst dann beginnen kann, wenn die Füllen vom letzten Sommer kräftig genug sind, die anhaltenden schnellen Märsche mitzumachen“. Wahrscheinlich zerstreuen sich auch hier, wie bei anderen wandernden Huftieren, die Herden im Sommerquartier zur Wurfzeit. „Mit Eintritt des Winters sammeln sich die einzelnen Genossenschaften zu größeren Trupps, vereinigen sich mit anderen bereits gescharten und schwellen nach und nach zu Herden an, die 1000 und mehr Stück zählen können, um gemeinschaftlich nahrungversprechende Gegenden aufzusuchen. Die genannten Sommerstände des Gebietes von Akmolinsk z. B. verlassen sie, in einem Jahre wie in dem anderen bereits im August, um der sogenannten Hungersteppe Bitpack zuzuwandern. Einen Monat später trifft man sie hier auf den altgewohnten Winterständen, und zwar im vorigen Jahrhundert (18. Jahrh. d. Verf.) noch in so zahlreichen Herden, daß ihr dröhnender Hufschlag auf weithin vernommen wird, und mehr als einmal die Kosaken in den Grenzwatchen unter die Waffen gerufen haben soll. Mit Beginn der Schneeschmelze treten sie die Rückwanderung an, und im April rücken sie wiederum auf den Sommerständen ein.“

Von den übrigen Huftieren dieser Gegenden, welche regelmäßig wandern, sind wir noch am besten über die Saigas unterrichtet, und zwar durch die Monographie von GLITSCH, der seine Beobachtungen in der Mitte des vorigen Jahrhunderts bei Sarepta am Unterlauf der Wolga machte. Noch im 18. Jahrhundert überschritten Saigas zeitweilig in ungeheuren Herden von Asien her zur Winterszeit auf dem Eise den Ural und die Wolga und erschienen als gefürchtete Landplage auf den Feldern der dortigen Bewohner. Es muß also eine ähnliche Erscheinung gewesen sein, wie der Trekkboken Südafrikas. Aber schon zu PALLAS Zeit geschah das seltener, der überhaupt schon ein starkes Zurückweichen des Wohngebietes dieses Tieres feststellen mußte. Als GLITSCH schrieb, lebte

sie in Europa nur noch in der Kalmückensteppe zwischen Don und Wolga. Aber hier waren schon zur Zeit der Beobachtungen offenbar ihre Lebensgewohnheiten stark durch menschliche Kulturen beeinflusst. Immerhin können wir uns aus dem Mitgeteilten doch noch ein Bild des Ursprünglichen machen. GLITSCH schreibt: „Auf dieser flachen, völlig baumlosen Ebene zieht die Saiga noch heutzutage in ziemlicher Menge hin und her, beständig vor den menschlichen Ansiedlungen fliehend, welche sich jährlich in größerer Menge erheben, und leider infolge der wachsenden Bevölkerung von Jahr zu Jahr an Zahl abnehmend. Im Sommer ist sie über diesen ganzen Plan zerstreut, im Winter (vom Monat November an) durch Schnee und Kälte aus den nördlichen Weideplätzen vertrieben, sammelt sie sich im Süden, in den mit reichlichem Gras bestandenen Niederungen des Sal und Manitsch. Dort weidet sie den Winter über auf gewöhnlich schneefreiem Boden, dort erfolgt Brunst und Begattung und im Frühling, sobald der Schnee in den nördlichen Gegenden geschmolzen und die Triften grün werden, beginnt ein großer Teil der Tiere seine Wanderung nach Norden. Sie wandern dann, die Geschlechter getrennt, in sehr ansehnlichen Haufen, die Böcke voran, die Ziegen folgend. Ende Mai neuen Stils hat der Vortrab die nördlichste Grenze ihres Gebietes erreicht. Indes treten in betreff der Sommerwanderungen maßgebende Umstände ein, die ein unregelmäßiges Erscheinen der Tiere an ihrem Sommeraufenthalt veranlassen, besonders in den am weitesten vom Wintersammelort entfernten Gegenden. In der Umgegend von Sarepta, dem Nordende des Territoirs sind solche Verschiedenheiten in der Frequenz oft sehr auffallend. Es gibt Sommer, in denen höchstens einzelne, versprengte Individuen gesehen werden, während im anderen Jahren große Truppen ihre Standquartiere den ganzen Sommer hindurch daselbst behaupten. Es hat Jahrzehnte gegeben, während welcher keine Saiga hier zu sehen waren, wo sie der jungen Generation ein völlig unbekanntes Tier geworden, so in den Jahren von 1825 bis 1835.“

Die Brunstzeit tritt im Gegensatz zu anderen Wandertieren während des Aufenthalts auf den Winterweiden Mitte Dezember ein. Während dieser Zeit befinden sich die Tiere in größeren Herden vereinigt. Zur Brunstzeit sondert nun jeder Bock eine Anzahl Ziegen für sich ab. Die Geburt findet auf den Sommerweiden Mitte Mai statt. „Kurz vor dieser Zeit hat gewöhnlich die Zerstreung in die Sommerweiden begonnen, wobei, wie schon erwähnt, die Züge in getrennten Geschlechtern erfolgen.“ Nun sondern sich die werfenden Mütter ab, bleiben aber unter sich „in einzelne, oft sehr ansehnliche Trupps vereint“. Wie überhaupt die Saigaantilope als höchst geselliges Tier stets in Rudeln erscheint, „freilich je nach der Zeit und den Umständen in größeren oder kleineren. Auf dem Zuge nach oder von dem Winteraufenthalt nimmt der Umfang solcher Trupps große Dimensionen an, besonders auf der Frühlings-

wanderung. Solange die Tiere nach Norden ziehen, kann man (natürlich näher dem Ausgangsplatze) Herden von 1000 Stück und mehr erblicken. Von diesen großen Beständen sondern sich zunächst bald nach Eintritt des Lammens die Mutterziegen in kleinen Gesellschaften ab, und die anderen Tiere zerstreuen sich ebenfalls nach und nach, je nach der Weide, in weniger zahlreiche Trupps von 5—20 Stück. Noch sieht man beide Geschlechter getrennt, und nur gelte Ziegen befinden sich in Gesellschaft der Böcke. Von den letzteren gehen jetzt alle Altersstufen gemischt durcheinander. Im Laufe des Junimonats gesellen sich, wie oben erwähnt, die Muttertiere mit ihren Jungen zu den Böcken, und bleiben so den ganzen Sommer und Herbst hindurch mit ihnen zusammen bis zum Frühling des nächsten Jahres.“

Wie hier von Norden nach Süden, so finden auch regelmäßig Wanderungen vom Gebirge in die Ebene und zurück statt. PFIZENMAYER teilt uns mit, daß *Ovis orientalis* GMELIN im Sommer das Gebirge, im Winter die Ebene bewohnt: „Dies Schaf (*Ovis orientalis* GMELIN) kommt von seinen Standplätzen in den angrenzenden russischen und persischen Hochgebirgen in die Steppe herab, wenn in den Bergen Schnee gefallen ist und ihm seine Äsungsplätze dort versperrt sind. Dann stellt das Wildschaf sich bis zum Frühjahr in den Ebenen und dem Hügelgelände am Arax ein und zieht erst wieder nach der Schneeschmelze hinauf ins Gebirge.“ Wahrscheinlich verhalten sich andere Wildschafe ähnlich, aber es ist schwer etwas Genaueres darüber zu erfahren. Von den Rehen, die schon im Kaukasus größere Wanderungen ausführen (MIDDENDORF) hören wir namentlich aus Sibirien von gewaltigen Zügen. Gegen Ende des Sommers kommen oder kamen sie zu Tausenden vereinigt vom Stanovoy-Gebirge herab, übersetzten die Flüsse, wobei sie genau die gleichen Wechsel innehielten und kehrten im Frühjahr in die Berge zurück. Mehr im Westen gehen sie Anfang Oktober über den Irtysch ins Flachland und kehren zu Anfang April wieder in die Berge zurück. Am Südabhang der Gebirge wandern sie in Ostsibirien am Ende des Sommers in großen Rudeln von 300—500 Stück südwärts nach der Mandchurei und kehren Ende März wieder nach Norden zurück.

Ähnlich steigen die Wapitis in Thianschan und Altai am Südabhang der Gebirge herab, im Frühjahr wieder bergan und bringen den Sommer an der Schneegrenze zu.

Eingehender sind wir über die jahreszeitlichen Wanderungen der nordamerikanischen Wapitis unterrichtet.

Ganz allgemein steigen sie im Sommer hoch in die Berge und kommen im Winter in die Ebene: „The elk is both a browsing and a grazing animal“, schreibt LANTZ. „While it eats grass freely and can subsist upon it alone, it thrives best where there are also trees and underbrush. In its former range, when the surroundings permitted, it retreated into mountains and woodlands in summer, where it fed upon buds, twigs, leaves,

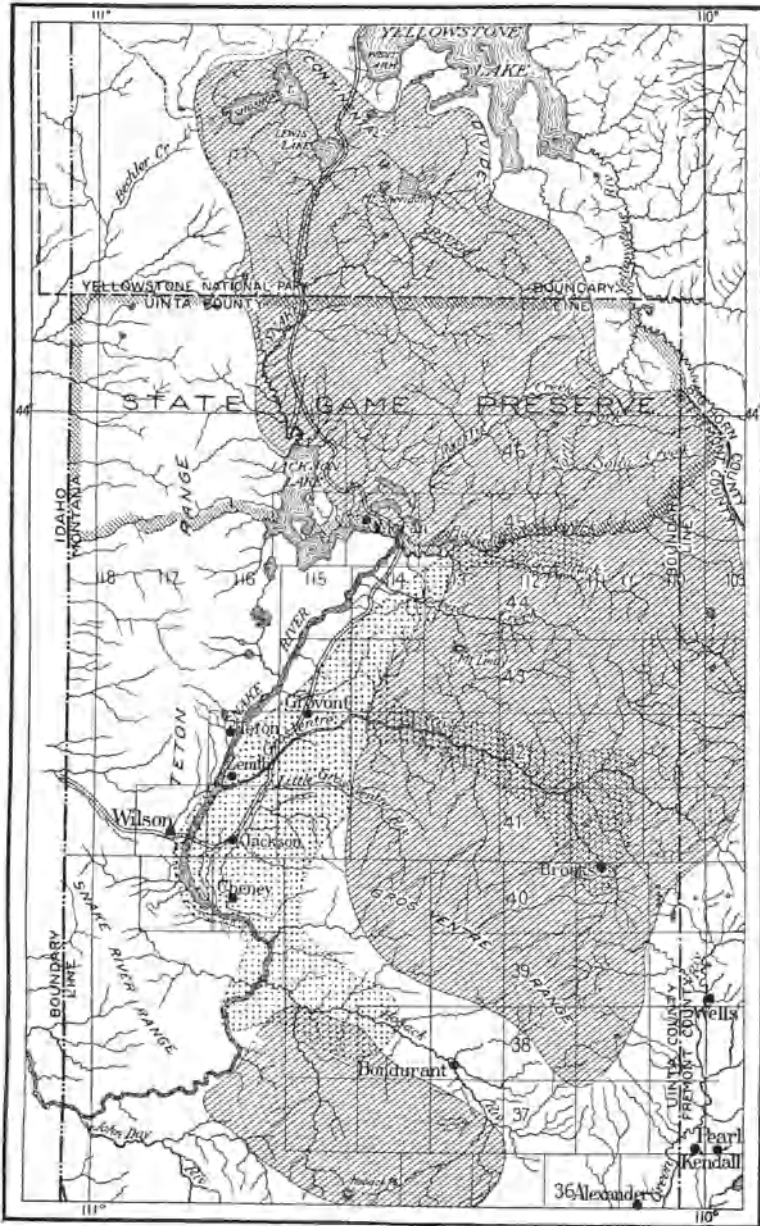


Abb. 1. Verbreitung des Wapiti in Jackson Hole (Wyoming) im

/// Sommer, ····· Winter. (Nach PREBLE.)

and woodland grasses, while in winter it grazed chiefly in open prairies or glades, unless driven to timber by deep snow. The Wyoming herds summer chiefly in the high mountain pastures of the Yellowstone Park, and when these become covered with deep snow the animals retreat to the valleys southward and eastward of the park. They formerly ranged far out on the plains in winter, but intense summer grazing by cattle and sheep now leaves the winter pasturage too scant for them.“

Wie sich heute unter den veränderten Verhältnissen der Wapiti in Wyoming verhält, hat PREBLE eingehend untersucht. Hier befindet sich ein karartiges Hochtal von 60 km Länge und 23 km Breite, mit einer Durchschnittshöhe von 1800—2000 m, das ausgezeichnet ist durch verhältnismäßig mildes Klima und vorzüglichen Weidewuchs, Jackson Hole genannt. Es ist der Winterstandplatz von Tausenden von Wapitis, die sich im Sommer weit über das Land zerstreuen. Sie gehen von diesem ihrem Winterquartier über 60 km nach Norden über den Buffalo River bis zum Yellowstone-See und ebenso weit nach Osten, einige auch nach Südosten und bevölkern ein Gebiet, das rund 400 Quadratmeilen umfaßt. Mit Beginn des Herbstes verlassen die Hirsche alle höher gelegenen Teile und bewegen sich langsam zu ihren Winterquartieren. Die über den Buffalo River in das Schutzgebiet des Yellowstone-Nationalpark gewanderten kehren nun nach Süden über den Fluß zurück. Sie verlassen die Gebirge völlig, die nun von ihnen frei sind, wenn der Schnee tiefer wird. „The high region north of Buffalo Fork comprising the State game preserve is then comparatively deserted by the animals, but south of that valley a few scattered bands composed mainly of old bulls pass the winter at from 7000—9000 feet, usually on northerly slopes where the snow, not being exposed to the head of the midday sun does not crust, but remains soft enough to permit the animals to reach the gras by pawing. In moving southward from the game preserve the animals pursue more or less definite routes.“ Es werden dann die bevorzugten Wanderwege im einzelnen und Standquartiere in Jackson Hole beschrieben, darunter ist einer, „which is known as Antelope Flats, was formerly a favorite migration route for these animals“. Aber die zunehmende Besiedelung hat die Gabelgmsen von hier vertrieben. Mit Beginn des Frühjahrs verlassen die Wapitis allmählich ihre Winterquartiere und bummeln langsam in kleinen Herden ihren höher gelegenen Sommerstandplätzen zu, sich je nach der Schneeschmelze hier und dort länger verweilend, bis der Winterstandort gänzlich verlassen ist. „As the spring advances, this movement into the hills becomes more and more pronounced, until the valley is entirely deserted.“ In den Sommerquartieren werden die Kälber geboren. Sie befinden sich in einer Höhe von 2700—3000 m, „where they find the least annoyance from insects“. In dieser Zeit im Juli und August halten sich die älteren Böcke über der Waldgrenze auf, getrennt von den aus Kühen und Kälbern bestehenden

Herden. Gegen Ende August steigen sie etwas herab und sammeln eine Anzahl Kühe um sich. Es beginnt die Brunstzeit. Wenn diese vorüber ist, im Anfang Oktober, trennen sich die älteren Böcke wieder von der Herde und bleiben noch hoch im Gebirge. Hier überwintern manche von ihnen, deren winterlicher Standplatz dann nur wenig über ihrem sommerlichen liegt. Die Hauptherde aber, bestehend aus Kühen und jungen Böcken, zieht sich langsam den Tälern zu. „The heavy storms of November cause them to gather in large herds and by December the bulk have congregated in the valleys.“

Wir sehen also, was uns auch schon die Betrachtung der südafrikanischen Wandersäugetiere zeigte. In der ungünstigen Jahreszeit sammeln sich die Tiere in großen Herden auf engem Raum an einer geschützten Stelle. In der günstigen Jahreszeit breitet sich die Masse der Tiere über einen größeren Raum aus, die Jungen werden geboren und der Zusammenhang lockert sich, erst auf dem Wege zur Winterwanderung wird der Verband der Herde wieder hergestellt. Nur die alten Böcke, die sich zur Fortpflanzungszeit bei der Herde einfinden, bleiben für sich. Die Ursache, warum die Winterquartiere verlassen werden, mag eine doppelte sein. Die ganze Masse der Tiere, die sich im Winter in Jackson Hole zusammendrängen, nimmt im Sommer ein dreimal so großes Areal ein als im Winter. Hierdurch ist die Möglichkeit geboten, das durch die Geburt gesteigerte Nahrungsbedürfnis jedes einzelnen Tieres leichter zu befriedigen. Andererseits spielt wohl auch die Flucht vor dem Ungeziefer, besonders Rachenbremsen und ähnlichem eine Rolle. Von den alten Bullen wird ausdrücklich gesagt, daß sie so hoch ins Gebirge steigen, um sich vor diesen Plagegeistern zu schützen. Auch ist natürlich eine geringe Anzahl auf großem Raum verteilter Tiere nicht so gefährdet, wie eine große Masse auf kleinem Platz zusammengepferchter. Wir werden diesem Gesichtspunkt noch bei den Rentieren wieder begegnen.

Ähnliche zweimalige jahreszeitliche Standortsveränderungen scheinen in Amerika auch der Schwarzschwanzhirsch und die Gabelgemse vorzunehmen, indem sie im Winter in die Täler kommen, im Sommer aber höher ins Gebirge gehen. Bei der Gabelgemse ist diese Wanderlust nach HORNADAY die Ursache davon, daß sie trotz Reservaten langsam dem Aussterben verfällt. Man kann eben die Schutzbezirke nicht so groß anlegen, daß sie diesem Wanderbedürfnis entsprechen.

Ein wenig anders verliefen nach HORNADAY die Wanderungen des amerikanischen Bison. Der Bison war ein Tier der Ebene, der großen nordamerikanischen Prärie. Auf ihr vollzogen sich seine Wanderungen. Sie führten die Tiere nicht von der Ebene in die Berge und umgekehrt. Bei ihnen gingen die Verschiebungen von Nord nach Süd, von Süd nach Nord. HORNADAY schreibt darüber: „While the elk and black-tail deer change their altitude twice a year, the buffalo makes a



radical change of latitude. This was most noticeable in the great western pasture region, where the herds were most numerous and their movements most easily observed.

At the approach of winter the whole great system of herds which ranged from the Peace River to the Indian Territory moved south a few hundred miles, and wintered under more favorable circumstances than each would have at its farthest north. Thus it happened that nearly the whole of the great range south of the Saskatchewan was occupied by buffaloes even in winter.

The movement north began with the return of mild weather in the early spring, Undoubtedly this northward migration was to escape the heat of their southern range rather than to find better pasture; for as a grazing country for cattle all the year round, Texas is hardly surpassed, except where it is overstocked. It was with the buffaloes a matter of choice rather than necessity which sent them on their annual pilgrimage northward.

Wie sich die Wanderung im einzelnen vollzog, schildert HORNADAY eingehend mit den Worten des Col. R. J. DODGE.

Solange die Bisonten in ihren Gewohnheiten nicht gestört waren, hielten sie an ihren regelmäßigen Wanderungen fest. Die Herden, welche in Texas, Indian Territory und New Mexiko überwinterten, brachten den Sommer in Nebraska, Südwest-Dakota und Wyoming zu. Die Winterherden von Nord-Colorado, Wyoming, Nebraska und Süd-Dakota wandten sich Nord-Dakota und Montana zu, die große Herde von Montana lebte im Sommer auf den Grand Coteau des Prairies zwischen Saskatchewan und Missouri. Die Winterherde von Montana verließ ihren Standort gewöhnlich im März, um ihren Sommerquartieren in Saskatchewan zuzuwandern. Einzelne kleine Trupps scheinen freilich zurückgeblieben zu sein. Die Hauptmasse aber wanderte aus und das nunmehr von ihnen freie Gebiet wurde nach HORNADAYS Ansicht eingenommen von Herden, die von Kansas, Colorado und Nebraska heraufkamen.

Die Kälber wurden gewöhnlich im Sommerquartier geworfen, nur einige auf dem Marsche. Im Sommerquartier verließen die Kühe zum Kalben die Herde, die dann oft während der Hauptwurfzeit, März bis Juli, als kleinere Trupps bestand, die nur aus Bullen zusammengesetzt waren.

Die leider so wenig bekannten Wald- oder Bergbisons (*Bison athabasca* RHODS), die einst die Bergwälder der Rocky Mountains zwischen dem 63° und 55° n. Br. bewohnten, wanderten nicht. Dies ist um so bemerkenswerter, als auch, wie wir sehen werden, die Waldrentiere nicht wandern.

**3. In den zirkumpolaren Ländern.** Wenden wir uns nun als dritter Zone, aus der Wanderungen von Säugetieren in größerem Umfange bekannt sind, den arktischen Steppen und Tundren zu.

„Es wandelt sich im kontinentalen Klima Sibiriens die Mehrzahl aller Tiere zu Wanderern um“, sagt MIDDENDORF. „Nicht nur Mäuse, wie *Hypudaeus Brandtii*, *Mus oeconomus*, sondern auch Tiere, die aus Europa als Standtiere bekannt sind: Wasserratten, Eichhörnchen, Hasen, ja sogar Siebenschläfer — also auch echte Winterschläfer — machen sich in Sibirien scharenweise zu gelegentlichen Wanderungen auf. Die Rentiere sind dort ebenso entschiedene periodische Wanderer wie die Zugvögel. Kein Wunder also, daß die Raubtiere, welche wie der Vielfraß, Wolf, Fuchs, Eisfuchs, Zobel und Hermelin, die auf Rentiere und Nager angewiesen sind, diesen auf ihren Zügen folgen und aus Streiftieren zu Wandertieren werden“.

Über die Wanderungen der Mehrzahl dieser Tiere wissen wir wenig, meist handelt es sich um ältere Nachrichten.

So erzählt PALLAS: Aus Nord-Kamtschatka wandert *Mus oeconomus* über die Flüsse und Meeresarme des Penshina Busens anfangs westwärts, dann aber die Küste südwärts entlang bis Ochotsk im Frühjahr, langt um Mitte Juli am Ochota an und trifft im Oktober wieder in Kamtschatka ein. Viele dieser Tierwanderungen in Sibirien scheinen auch unter den heutigen Kulturverhältnissen zu unterbleiben. So sind mir neuere Nachrichten über die Wanderungen der dortigen Hasen nicht bekannt, obwohl PALLAS, MIDDENDORF, RADDE, WRANGEL u. a. davon berichten, daß sie wandernde Hasen in großen Scharen gesehen hätten. Aber nur von BELL (1720 f. MIDDENDORF) erfahren wir, daß wenigstens an der oberen Tunguska die Hasen im Frühjahr in großer Zahl südwärts wanderten und im Herbst zurückkehrten. Sonst handelt es sich wohl meist um gelegentliche, nicht periodisch unternommene Wanderungen, wie solche auch von SVERDRUP nach BREHM beim Polarhasen (*Lepus arcticus* LEACH) in Nordgrönland beobachtet worden sind (vgl. a. S. 244/5), und als deren Ursache die Nahrungsfrage vermutet wird.

Mit der Nahrung hängen offenbar auch die Wanderungen der Eichhörnchen zusammen. Gelgentlich werden solche Wanderungen auch bei uns beobachtet. So entnehme ich BREHM, daß 1904 ein massenhaftes Zuwandern von Eichhörnchen im württembergischen Oberland, 1907 ein Durchwandern großer Massen von Eichhörnchen durch das Revier Elend im Harz bemerkt wurde. Aber bei uns treten sie nicht so in Erscheinung wie in Sibirien. Schon weiter im Osten in Livland schildert O. v. LOEWIS: „Auffallend ist in manchem Herbst das geradezu massenhafte Auftreten des Eichhörnchens, so z. B. 1872. Damals drangen die Tierchen sogar in die Städte hinein; in Wolmar wurden viele Hörnchen auf den Straßen erschlagen, sie saßen auf Bäumen und Zäunen und erfüllten alle Baumgärten.“

In Sibirien hingen die Wanderungen offenbar mit dem Ausfall der Zirbelzapfenernte zusammen, wenigstens scheinen sie immer dahin gerichtet zu sein, wo die Zirbelkiefern besonders reiche Erträge versprechen.

Wenn wir auch RADDES Ansicht, daß die Eichhörnchen solche Plätze durch vorausgeschickte Kundschafter ausspähen ließen, nicht annehmen können, so wollen wir doch seine sonst sehr anschauliche Schilderung hier folgen lassen. Darnach streben im Herbst in den Gebirgen Südost-Sibiriens Eichhörnchen in großen Massen mit reifenden Zirbelnüssen bestandenen Plätzen zu, die sie mit unfehlbarer Sicherheit in den sonst nahrungsarmen Wäldern zu finden wissen. „Auf den ziemlich trockenen Sommer des Jahres 1857, welcher das Reifen der Zirbelnüsse begünstigte, folgte ein feuchter Herbst, in welchem die Eichhörnchen in so großer Zahl zu gewissen Talhöhen drängten, daß ich mit meinen Tungusen an einem Tage ihrer 87 erlegen konnte.“ Im folgenden Jahre, wo die Zirbelnüsse an Fäule litten, betrug die höchste Tagesausbeute nur 20 Eichhörnchen. „Wenngleich die Eichhörnchen im Herbst ziemlich allgemein, oft in angestregten Märschen, weite Strecken zurücklegen, trifft man doch selbst größere Mengen von ihnen nicht beisammen. . . . Es gehört zu den seltensten Ereignissen, daß sie, sich näher aneinander drängend, in großen Zügen in der einmal eingeschlagenen Richtung vordringen. Dies geschah im Herbst des Jahres 1847 bei Krasnojarsk, wo viele Tausende von ihnen durch den breiten Jenisseistrom schwammen und in den Straßen der Stadt selbst totgeschlagen wurden.“

Selbst die schwierigsten zu passierenden Hindernisse, Flüsse, Lahmheit, schmerzende und eiternde Wunden an den Füßen, wie sie RADDE bei vielen der Wanderer fand, hielten sie nicht ab. Was aus den Wanderern wird, ob sie wieder zurückkehren, ob sie alle umkommen, darüber erfahren wir nichts. Sie gleichen den Lemmingswanderungen, denen wir uns gleich zuwenden wollen.

Auch in Amerika wanderten die grauen Karolinaeichhörnchen früher in ähnlicher Weise wie die sibirischen. Sie tun dies heute anscheinend nicht mehr. Es sind wohl ähnliche Gründe wie für Sibirien die Ursache, daß heute so manche Tiere, von deren Wanderungen die älteren Beobachter berichteten, nicht mehr wandern. Ich lasse Woods Beschreibung, aus der sowohl die Ergebnisse älterer Beobachtungen, wie die Ursache für das jetzige Unterbleiben der Wanderungen, klar hervorgehen, wörtlich folgen: „The early observer nearly all speak of the extensive migrations of the species (gemeint ist *Sciuerus carolinensis leucotis* GAPPER) in various sections of the country. These migrations usually occurred in the fall. Large numbers would congregate in a locality and then move off in one direction — not indeed in a continuous flock, but rather as individuals, stopping to feed or loiter for some time in a place, but yet moving soon, and always in the one general direction. In these migrations they seemed to be possessed by some abnormal disregard of impediments as the lemmings. Though usually averse to the taking to water, they would not at such times stop at rivers even though as large as the Ohio or Niagara, and vast numbers were drowned in their efforts

to swim across. Although no such migrations of the species have been noticed of late years — owing probably to its diminished numbers — nevertheless the abundance of these squirrels in a given locality at different seasons has been observed to be extremely variable, and it is more than likely that such mass movements do take place though they are not so easily observed as formerly.“

Am bekanntesten von allen Wanderungen der Nagetiere im arktischen Gebiet sind die der Lemminge.

Die Wanderungen der Lemminge sind mehrfach eingehend behandelt worden. In zusammenfassender Weise haben darüber berichtet: MIDDENDORF 1875, der sie in Russisch-Lappland auf der Kolahalbinsel beobachtet hat, dann PLESKE 1884, dessen Erfahrungen aus demselben Gebiet stammen und COLLETT 1895 und 1911/12, der seine Beobachtungen in Norwegen machte, von wo auch EKMANS Nachrichten stammen. Alle diese Beobachtungen beziehen sich auf den Berglemming *Lemmus lemmus* L., dessen Lebensweise am besten studiert ist. Über die Oblemminge (*Lemmus obensis* BRANTS) und ihre Wanderungen wissen wir weit weniger. Das Wenige, was darüber bekannt ist, verdanken wir SCHRENK (1848), HEUGLIN (1874) und MARTENSON-MALUP (f. HECK). Die dritte Lemmingsart, von der berichtet wird, daß sie wandert, gehört einer anderen Gattung an. Es ist der Waldlemming (*Myopus schisticolor* LILLJEBORG), über dessen Wanderungen wir außer in der erwähnten Literatur besonders bei LECHE (nach SÄDBOM) eingehendere Angaben finden.

Die Wanderungen des Berglemmings bieten nach den vorzüglichen Darstellungen, besonders von PLESKE und COLLETT, dem Verständnis keine Schwierigkeiten mehr, sie erklären sich vielmehr aus der Lebensweise der Tiere. Der Berglemming ist in normalen Jahren durchaus ein Bewohner einer ganz bestimmten Pflanzenregion, der ANDERSONSchen Regio subalpina, „und zwar desjenigen Teils derselben, der mit einzelnen Sträuchern von *Juniperus communis* und einem dichten Gestrüpp von *Betula nana* bedeckt ist“ (PLESKE). Genauer schildert COLLETT die vom Berglemming bewohnte Pflanzenregion: „Its home is in the ‚birch and willow-region‘ and it may appear even close up to the snow line. The highest portions of the ‚birch region‘ may, with us, be regarded as its true habitat, and it may there be found scattered throughout these spots where marshy and tussock covered ground, clothed with juniper and lichens<sup>1</sup> alternates with damper stretches covered with dwarf birch (*Betula nana*) and all sorts of Carices and Gramineae as well as cloud-berry plants (*Rubus chamaemorus*<sup>2</sup>).“

In these localities, of which the country possesses enormous areas,

<sup>1</sup> Chiefly of the species *Cladonia rangiferina*, *Cetraria islandica*, *C. cucullata* and *C. nivalis*, as well as *Cornicularia ochroleuca*.

<sup>2</sup> Furthermore *Hieracium alpinum* may be regarded as a plant characteristic of its habitat.

it appears, on the whole, to be scattered about every where, although apparently in small numbers.“

Diese Pflanzengemeinschaft ist es, an die der Lemming streng gebunden ist. Offenbar findet er, der Pflanzenfresser ist, außerhalb dieser Regio subalpina nicht die zu seinem Gedeihen nötigen Pflanzen, ohne die er nicht dauernd zu leben vermag. Die Bindung an diese Pflanzengemeinschaft ist so streng, daß man aus dem fossilen Vorkommen des Berglemmings außerhalb seines jetzigen Verbreitungsgebietes mit Recht schließt, daß zu der Zeit, als sich der Lemming dort fand, dort diese Pflanzengemeinschaft bestanden haben muß. „Ohne einen Fehler zu begehen,“ sagt PLESKE, „können wir daher behaupten, daß wenn der Lemming in der Diluvialperiode England, Frankreich, Belgien, einen großen Teil von Deutschland, sowie Polen bewohnt hat, zu jener Zeit daselbst die Regio subalpina vorhanden war.“

Noch etwas müssen wir aus der oben wiedergegebenen Schilderung im Auge behalten, daß nämlich die Lemminge gewöhnlich in den von ihnen bewohnten Gegenden nicht häufig sind, sondern sehr verstreut (scattered) wohnen. Es sind also durchaus keine geselligen Tiere, sondern jedes Individuum benötigt für sich einen großen Platz. Von dieser Ungeselligkeit gibt uns namentlich PLESKE Belege, welcher lebende Exemplare mitnehmen wollte. Aber als er vier in einem geräumigen Käfig beisammen hatte, fielen sie übereinander her und zerbissen sich derartig, daß selbst der letzte überlebende an den erhaltenen Wunden einging. Ebenso entstehen sofort Kämpfe, wenn im Freien zufällig zwei Tiere zusammentreffen. Wenn gelegentlich einmal andere Beobachtungen gemacht worden sind, wie bei der von HECK erwähnten ersten Sendung von Lemmingen des Berliner zoologischen Gartens, so hat es sich vielleicht um jüngere oder in ihrer Lebensenergie herabgesetzte Tiere gehandelt, die ja auch in der Gefangenschaft nicht lange aushielten. Die zweite Sendung zeigte „die aus der Freiheit bekannten Lemmingeigenschaften auch im Benehmen gegen den Wärter und untereinander deutlicher“.

Die dritte Eigentümlichkeit, die zum Verständnis der Lemmingwanderungen führt, ist eine Eigentümlichkeit, die die Lemminge mit vielen Nagetieren aus der Unterfamilie der *Microtinae* teilen, nämlich die, daß sie sich zeitweilig ganz ungeheuer vermehren. Auch andere Nagetiere nicht nur, sondern überhaupt verschiedene kleine Säugetiere, Vögel, vor allen Dingen Insekten, zeigen diese zeitweilige gewaltige Vermehrung der Individuen, deren Ursache unbekannt ist. COLLETT meint, daß eine Reihe günstiger äußerer Verhältnisse zusammenwirken mit einer außergewöhnlichen Widerstandskraft der Jungen gegen Krankheiten. Für die Lemminge speziell hat er eine außergewöhnlich starke Vermehrung in solchen „Prolific Years“ festgestellt. Während normalerweise die Lemminge zweimal im Jahre werfen, folgen in sogenannten Lemmingsjahren zahlreiche Würfe einander. Die Vermehrung der Würfe

wird zum Teil auch dadurch erreicht, daß das Fortpflanzungsgeschäft zeitiger im Frühjahr beginnt als sonst, so daß die Tiere auf drei, ja vielleicht noch mehr Würfe im Laufe des Sommers kommen. „The litters follow each other so quickly that occasionally a set of young is produced in a nest, which the young of the previous litter have not yet forsaken.“ Außerdem scheint die Zahl der Jungen der einzelnen Würfe größer zu sein als in normalen Jahren, wo ein Wurf durchschnittlich 5, selten 7—8 Junge enthielt, während diese Zahl in den Wanderjahren auf 9—10 steigen kann. So kommt es denn in dem auf jene Pflanzengemeinschaft beschränkten Wohngebiet der Berglemminge zu einer Übervölkerung, die bei der Unverträglichkeit der Tiere zum Auswandern zwingt. Die Auswanderer sind denn auch dementsprechend in der Hauptsache Junge. So fand COLLETT in dem Lemmingsjahr 1919 am 23. November unter 228 Stück nur 13 voll ausgewachsene. Diese Beobachtung wird indirekt bestätigt durch HINTON, welcher in seiner Monographie schreibt, daß er unter den zahlreichen von ihm untersuchten Schädeln des British Museums nur einen völlig erwachsenen gefunden habe. Alle anderen waren „hardly ever more than adolescent“, weil sie bei der in normalen Jahren so verborgenen Lebensweise aus Lemmingsjahren stammten. Bei einer dritten Stichprobe COLLETTs waren von 426 Individuen nur 50 erwachsen, und zwar 11 Weibchen und 38 Männchen. Diese älteren Individuen waren am zahlreichsten zu Beginn der Untersuchung im Januar; im Februar fand sich kein einziges erwachsenes Tier mehr. Wir sehen hier schon ein Überwiegen der Männchen über die Weibchen, das auch sonst beobachtet worden ist. Ein Schüler COLLETTs stellt in den schon erwähnten Wanderjahren 1909 im November bei Naes in Hallingdal unter 1146 Stück 58,3 vH Männchen und 41,7 vH Weibchen fest, also 16,6 vH mehr Männchen. Von derselben Gegend erbrachte eine andere Untersuchung vom 26. Dezember 1909 bis 22. April 1910 unter 426 Stück 254 Männchen (also 59,6 vH) und 172 Weibchen (also 40,4 vH), also ein Überwiegen der Männchen um 19,2 vH.

Die letzte Ursache des Auswanderns findet EKMAN in der durch reichliche Vermehrung eingetretenen Übervölkerung. Sie führt zunächst dazu, daß gewissermaßen ein Überquellen über das eigentliche Wohngebiet, der Regio subalpina, hinaus eintritt. Die Lemminge beziehen auch die ihr benachbart gelegenen Gebiete sowohl unterhalb als auch oberhalb und pflanzen sich dann sowohl in den darunter gelegenen benachbarten Teilen der Nadelholz- wie in den benachbarten darüber gelegenen der Flechtenzone fort. Wenn nun im Laufe des ersten Jahres dieser gewaltigen Vermehrung alle irgendwie bewohnbaren Plätze, selbst solche, die in normaler Zeit als nicht besonders beliebt, nicht bewohnt werden, mit Lemmingen angefüllt sind, so quillt das Maß gewissermaßen weiter über. Die Individuen, die keinen Platz mehr finden, suchen in ihrer Wohnungsnot nach geeigneten Plätzen und gehen dabei immer solche Wege ent-

lang, die ihnen am bequemsten oder am verlockendsten erscheinen. Indem nun ganz unabhängig zahlreiche Individuen denselben Wegen folgen, entstehen rein mechanisch Züge, die aber keinerlei innerlichen Zusammenhang haben, etwa wie die, ich möchte einmal sagen, organisierten Wanderzüge der Huftiere, sondern jedes Individuum wandert auf eigene Faust nur angezogen von denselben Straßen, so daß sich hier die Einzeltiere zu Zügen zusammenfinden. Daß die Einzelindividuen nichts mit den anderen im gleichen Zuge und in gleicher Richtung wandernden zu tun haben, scheint mir daraus hervorzugehen, daß jedes Tier für sich in einem gewissen Abstand von den anderen wandert. Das leise Pfeifen, das die Tiere nach PLESKE dabei ertönen lassen, ist wohl nur ein Zeichen der großen Unruhe und Nervosität, welche die Tiere erfaßt hat, nachdem sie aus ihren Lebensgewohnheiten herausgerissen sind. Übrigens ist es nicht überall von den Beobachtern wahrgenommen worden, während alle Beobachter mitteilen, daß die Einzeltiere innerhalb eines Zuges in Abständen wandern und sich nur dort, wo sich ihnen größere Hindernisse in den Weg stellen, zu größeren Massen zusammenballen.

Diese Art der Entstehung der Züge erklärt auch die Regellosigkeit, die in jeder Beziehung herrscht. Zunächst ist die Richtung ganz verschieden. Die Züge können nach allen Himmelsrichtungen gehen, sie können bergaufwärts sowohl wie bergabwärts erfolgen. Wenn sie auch meist abwärts gerichtet sind, so werden doch namentlich die an der oberen Grenze der Birken- und Grauweidezone wohnenden auch bergaufwärts gedrängt. Namentlich EKMAN hat über bergaufwandernde Lemmingszüge berichtet. Meist aber geht der Zug talabwärts. Da das Ursprungsgebiet wenig bewohnt ist und die Tiere vorwiegend bei Nacht tätig sind, erscheinen sie dann oft plötzlich „wie vom Himmel gefallen“ in menschlichen Ansiedelungen, so daß namentlich in früheren Jahrhunderten ihr plötzliches und massenhaftes Erscheinen zu vielerlei Fabeln Anlaß gegeben hat. Auf ihren Wanderungen lassen sie sich durch kein Hindernis aufhalten, sie klettern über unwegsame Felsen, durchschwimmen große Seen und reißende Flüsse, wobei sie oft massenweise umkommen. Selbst vor dem Meere machen sie nicht halt, stürzen sich vielmehr ohne Zaudern hinein und kommen so zu Tode.

Damit kommen wir zu der Frage, was mit den ausgewanderten Lemmingen geschieht? Kommen sie in ihre Heimat zurück oder siedeln sie sich in neuen Wohngebieten an, führen also die Wanderungen zur Ausbreitung der Art? Auf diese Frage gibt PLESKE in seiner gründlichen Weise erschöpfende Auskunft: „Sobald die Lemminge ihr eigentliches Wohngebiet, die Regio subalpina, verlassen haben, können sie aus dem Grunde keine Ruhe finden, weil keine der übrigen Pflanzenzonen ihren Bedürfnissen entsprechen kann. Sie setzen ihre Wanderung immer weiter fort, ihre alte Heimat oder einen Ersatz für dieselbe suchend, und werden auf dieser Suche durch zwei verschiedene Umstände aufgehalten: ent-

weder erreichen sie das Meer oder der Winter bricht an.“ Im ersteren Falle stürzen sie sich alle ins Meer, wo sie umkommen. Im zweiten Falle überwintern sie an dem Ort, wo sie vom Winter überrascht werden. Einzelne Weibchen mögen hier auch Junge bekommen, genau wie auch einzelne auf der Wanderung selbst werfen. Die Mehrzahl aber ist den Anforderungen unter den neuen Verhältnissen nicht gewachsen. Sie erliegen verschiedenen Krankheiten, unter denen eine anscheinend durch Bakterien veranlaßte, die zum Verlust des Felles führt (COLLETT), eine große Rolle spielt, oder ihren zahlreichen Feinden, zu denen nicht nur alle fleischfressenden Tiere, wie Wölfe, Füchse, Eulen, Adler, Falken, Raubmöven usw. gehören, sondern sogar die Rentiere, die sie eifrig verfolgen und gierig fressen. Die verminderte Anzahl, die den Winter glücklich übersteht, setzt zunächst die Wanderung fort und mag noch einige Male in immer geringerer Zahl überwintern, bis sie schließlich ganz aufgegeben ist. Eine Rückwanderung scheint im allgemeinen nicht vorzukommen. Mir sind aus der ganzen so umfangreichen, fast 200 Jahre umfassenden Literatur nur fünf Fälle bekannt, wo eine solche beobachtet sein soll, drei verzeichnet PLESKE (HÖGESTRÖM, SODERHJELM, WHEELWRIGHT), einen SCHRENCK, von dem MIDDENDORF mit Unrecht behauptet, daß er das Zurückwandern nicht beobachtet habe, vielmehr erwähnt er es ausdrücklich; einen fünften erwähnt HECK. Bei dieser Seltenheit der Beobachtungen will es mir zweifelhaft erscheinen, ob es sich bei diesem Zurückwandern wirklich um ein beabsichtigtes Umkehren und Wiederaufsuchen des Ausgangspunktes handelt. Ganz abgesehen von der Frage, ob der Lemming überhaupt die Fähigkeit dazu besitzt, scheint mir die Annahme wahrscheinlicher, daß falls es sich wirklich um denselben Lemmingszug handelt, der auf seinem Wege wieder zurückkehrt, dieser durch irgend etwas von seiner ursprünglichen Richtung abgelenkt und in die entgegengesetzte gedrängt ist. Voraussetzung dabei ist, daß es sich wirklich um denselben Lemmingszug handelt, nicht etwa um einen anderen, der zufällig denselben Weg in umgekehrter Richtung zog als ein anderer vorher. Scheint mir also die Identität der beiden Lemmingszüge keineswegs erwiesen, so ist es noch weniger die Tatsache, daß die sogenannten umkehrenden Lemminge schließlich wieder ihre alte Heimat erreichten. Und wenn das wirklich der Fall ist, was soll dort mit ihnen werden? Sie würden ja durch ihr Wiedererscheinen wieder eine Übervölkerung hervorrufen in dem Gebiet, das sie eben wegen Übervölkerung verlassen haben. Es würde also meiner Meinung nach die Wirkung der Ursache aufgehoben, welche den Zug veranlaßt hat und welche nach meiner Meinung in einer Befreiung des Ausgangsgebietes von zu großer Individuenzahl besteht. Bevor man sich also weiter den Kopf über ein etwaiges Zurückwandern zerbricht, müßte ein solches erst einwandsfrei nachgewiesen werden. Dazu genügt es aber nicht, daß man feststellt, daß an einer beliebigen Strecke, wo im vergangenen Jahre ein Zug nach



Westen ging, in diesem einer nach Osten verläuft. Im SCHRENCKschen Fall, wo es sich um die Oblemminge handelt, liegen die Verhältnisse insofern anders, als der Oblemming hierbei sein Wohngebiet, die Tundra, überhaupt nicht verläßt. Es kann sich also hier recht wohl um Verschiebungen innerhalb des normalen Wohngebietes handeln. Beim Berglemming sowohl als auch beim Oblemming dagegen verursachen die Wanderungen, welche die Tiere aus ihren Wohngebieten herausführen, in den meisten Fällen den Tod der Auswanderer. Heute führen also diese Lemmingszüge nirgends mehr zu einer Ausbreitung der Art. Ob das in früheren Erdperioden oder bei der Änderung der geologischen Verhältnisse möglich ist, ist eine andere Frage. Und da möchte ich sagen, wenn infolge geologischer Änderungen, an anderen Plätzen als sich heute die Birken- und Grauweideregion befindet, eine solche entsteht, wie das zweifellos im Diluvium der Fall war, und diese, die zunächst von Lemmingsen noch frei ist, von Lemmingszügen gefunden wird, dann mögen sich diese Einwanderer dort dauernd niederlassen. So mag dann die Ausbreitung der Lemmings im Diluvium über ganz Mitteleuropa seine Erklärung finden.

In ganz ähnlicher Weise wird, wie gesagt, auch der Oblemming (*Lemus obensis* BRANTS) gelegentlich von Wanderlust ergriffen. Einen Zug wandernder Oblemminge, der ganz dem der Berglemminge entspricht, schildert uns HECK nach MARTENSON-MALLUP von Nowaja Semlja. HECK nimmt an, daß sich diese Schilderung auf den Oblemming bezieht. Es ist aber nicht einzusehen, warum nicht der Halsbandlemming (*Dicrostonyx torquatus* PALLAS) gemeint sein kann. Aus der Schilderung geht das jedenfalls nicht hervor. Auch hier endete der Zug im Meere, wo die Tiere schließlich umkamen, worüber allerdings nichts abschließendes gesagt wird. Daneben scheint es aber beim Oblemming auch noch andere regelmäßige Wanderungen zu geben. SCHRENCK berichtet uns folgendes über die Wanderungen des Oblemminges: „Das Tierchen erscheint in diesen Gegenden (sc. Samojedentundra! d. Verf.) in regelmäßigen Wanderungen, die zu Ende des Mai und bis in die Mitte des Juni über das Uralgebirge herüber in den Ebenen anlangen und sich westlich über die drei Samojedentundren bis an das Weiße Meer und südlich bis an die Waldgrenze verbreiten, denn in der Waldregion wird der Lemming nirgends getroffen. . . . Nicht in jedem Jahre indessen erscheinen die Züge der Lemmings gleich zahlreich, in manchen, und bisweilen in einer Reihe von Jahren fallen sie gänzlich aus, wie sie denn auch im gegenwärtigen Sommer nicht erschienen waren. Im Herbst pflegt der Lemming östlich über das Gebirge zurückzuwandern. Eine nicht geringe Anzahl bleibt jedoch auf der europäischen Seite zurück, die in den Tundren überwintert. . . . Alle Tiere, die jetzt (21. Juli) auf der Tundra angetroffen wurden, waren solche, die hier überwinterten.“

Hier scheint es sich also um regelmäßige jahreszeitliche Wanderungen zu handeln oder, was vielleicht richtiger ist, um regelmäßige Verschiebung

innerhalb der natürlichen Grenzen der Art. Bei dem Oblemming liegen nämlich die Verhältnisse in den meisten Fällen ganz anders als beim Berglemming. Er bewohnt nicht einen engbegrenzten Höhengürtel wie dieser, sondern die unendliche Tundra. Und zwar bevorzugt er hier ganz entschieden die Niederungen. NEHRING gibt auf Grund seiner eingehenden Studien folgendes an: „Obgleich beide Lemmingsarten in vielen Distrikten dieses großen Gebietes nebeneinander vorkommen, so ist doch zwischen beiden insofern ein Unterschied, als der obische Lemming mehr die Niederungen, der Halsbandlemming die felsigen oder steinigen Anhöhen der Tundren liebt, und daß die Verbreitzungszone des ersteren etwas mehr nach Süden, die des letzteren etwas mehr nach Norden reicht.“ Auch MIDDENDORF ist der Ansicht, daß der Oblemming von beiden die südlichere Art sei, die sogar „gern und zahlreich innerhalb des Krüppelwaldes, der die Baumgrenze umgibt,“ wohnt, während der Halsbandlemming unter denselben Breiten auf die baumlosen gebirgigen Höhen beschränkt ist. Seine Äquatorialgrenze kennen wir noch nicht; doch muß sie nahe mit der Grenze des hochstämmigen Waldwuchses zusammenfallen.“ In den Samojedentundren verbreitet sich der Halsbandlemming nach SCHRENCK sicher „südlich bis an die Waldgrenzen, denn in der Waldregion wird der Lemming nicht angetroffen.“ Damit haben wir aber ein ganz anderes Verbreitzungsareal wie beim Berglemming. Es erstreckt sich wenigstens in der Alten Welt von der Küste des Polarmeeres einschließlich der vorgelagerten Inseln bis zur Waldgrenze. Etwa südwärts wandernden Tieren gebietet hier der Wald halt. In dessen Nähe aber finden sie Gelegenheit, sich eine Zeitlang, nach SCHRENCK anscheinend die zweite Hälfte des Sommers, aufzuhalten, ohne daß sie irgendwie gefährdet sind. Und damit besteht dann auch die Möglichkeit des Rückwanderns. Der wandernde Oblemming verläßt also im Gegensatz zum Berglemming die Grenze seines Verbreitzungsgebietes nicht. Es findet nur zeitweilig eine Anhäufung im Süden des Verbreitzungsgebietes statt. Die im Laufe der ersten Hälfte des Sommers im Süden des Gebietes von Norden einwandernden Lemminge halten sich dort eine Zeitlang auf und wandern dann nach ihrer nördlichen Heimat zurück, während die im Südteil des Artgebietes alteingesessenen Individuen in ihrer Heimat zurückbleiben. Damit würde sich der Oblemming ähnlich verhalten wie die später zu besprechenden Rentiere. Man kann auch diese Erklärung mit dem Zuge des Berglemmings in Verbindung bringen. Liest man nämlich SCHRENCKs Schilderung aufmerksam, so geht aus seinen Worten hervor, daß die von ihm behaupteten „regelmäßigen“ Wanderungen doch nicht „regelmäßig“ stattfinden. Sagt er doch selbst etwas später: „Nicht in jedem Jahr erscheinen die Züge gleich zahlreich, in manchen, und bisweilen in einer Reihe von Jahren, fallen sie gänzlich aus, wie sie denn auch im gegenwärtigen Sommer nicht erschienen waren.“ Vergleichen wir das mit dem, was wir vom Berglemming wissen, so scheint

mir nur eine Erklärung möglich. Auch beim Oblemming haben wir zeitweise Lemmingsjahre, die zu einer Vermehrung der Individuen, besonders in der Zeit der Hauptvermehrung, also im Frühjahr, führt. Wird die nördliche Oblemminsbevölkerung von solchen Lemmingsjahren betroffen, so wandern die überzähligen Individuen aus, genau wie beim Berglemming. Nach Norden können sich keine Züge bilden, einzelne etwa nach dort wandernde Tiere geraten bald ins Meer, wo sie ertrinken. Gehen die Züge nach Süden, so können sie nur bis zum Wald führen, der ein unüberwindliches Hindernis bietet, das aber nicht tödlich wirkt. Vor diesem Hindernis stauen sich die Züge an, genau wie beim Berglemming vor Hindernissen, so daß hier zeitweilig eine Übervölkerung eintritt; um dieser zu entgehen, bleibt den Tieren nichts übrig, als wieder zurückzuwandern, von wo sie gekommen sind. So liegen bei Oblemming und Berglemming beidemal dieselben Ursachen und Erscheinungen zugrunde, sie wirken sich nur infolge der verschiedenen geographischen Lage der Wohngebiete beider verschieden aus.

Wieder anders liegen die Verhältnisse beim Waldlemming (*Myopus schisticolor* LILLJEBORG). Der Waldlemming ist der bestbekannte Vertreter der Gattung *Myopus* MILLER, der die nordischen Hochwälder von Süd-Norwegen und Schweden, durch Rußland und Sibirien bis zu der Küste des ochotskischen Meeres bewohnt. Der Waldlemming ist, wie sein Name sagt, im Gegensatz zu den anderen Lemmingen durchaus Waldtier. „Skov-Lemaenen er karakteristik for og knyttet til Nord-Europas Granskove (*Picea excelsa*)“, sagt COLLETT. Auch bei ihm tritt zeitweilig die von dem Berglemming her bekannte übermäßige Vermehrung auf. Sie fällt nach COLLETT in der Regel zusammen mit Lemmingsjahren und Mäusejahren. Auch er soll dann Wanderungen ausführen. Solche Wanderungen wurden z. B. von SÄDBOM 1871 bei Svartå (Provinz Nerike) beobachtet. Aber schon LECHE, der sie im Zool. Garten 14, Jahrg. 1873, mitteilt, weist darauf hin, daß im Gegensatz zu den Beobachtungen beim Berglemming die Mehrzahl der Wanderer Weibchen waren. Auch waren sie nur zur Hälfte ausgewachsen. Hieraus zieht LECHE wohl mit Recht den Schluß, daß die Heimat der Tiere in den benachbarten Waldungen lag, die Tiere zweifellos keine weite Wanderung hinter sich hatten. Diese Ansicht, daß der Waldlemming keine großen Wanderungen ausführt, wird von COLLETT bestätigt: „Under Yngleaarene foretager den korte Udvandringer fra Skovenes Yderkanter, og kan herunder tildels traeffes, hvor Naaleskoven er noget opblandet med Løoskov, isaer af Birk og Asp, eller endog, som helt wildfarende, i de naermeste Agre eller Enge. Disse Udvandringer har dog ikke hos os strakt sig langt udenfor dens egentlige Hjem.“

Das heißt doch aber weiter nichts, als daß der Waldlemming zeitweise sich so vermehrt, wie wir dies bei unseren Feldmäusen auch kennen und daß dann bei Übervölkerung benachbarte Wohnplätze auf-

gesucht werden, von eigentlichen Wanderungen kann da doch kaum die Rede sein.

Was die Beziehungen der Lemmingswanderungen zum Menschen anbelangt, so kann nach PLESKE von einem Schaden nur dort die Rede sein, wo Ackerbau getrieben wird. Da jedoch der größte Teil des Wohngebietes außerhalb solcher Gebiete liege, so könne von Schaden überhaupt kaum gesprochen werden. Und selbst COLLETT, der doch den Lemming in Norwegen jahrzehntelang genau beobachtet hat, berichtet nichts darüber. Um so erstaunlicher hört sich der Bericht eines norwegischen Mitarbeiters des „St. Hubertus“ an, den HECK wiedergibt und nach welchem Lemmingsherden in den befallenen Gegenden wahre Verwüstungen anrichten sollen, fast noch schlimmer wie Heuschreckenschwärme in südlichen Ländern, so daß das Wild auf Jahre hinaus solche von Lemmingen heimgesuchte Plätze meiden soll und 5—6 Jahre vergehen sollen, ehe der Wildstand in einem von Lemmingen verheerten Reviere seine alte Höhe wieder erreiche. Ich muß sagen, mir kommt dieser einzig dastehende Bericht um so wunderbarer vor, als es in ihm heißt: „Selbst das genügsame Rentier scheint durch die widerlichen Ausdünstungen der Lemmingplätze so geniert zu werden, daß es ohne weiteres seinen Lieblingsstandort preisgibt, um in den unzugänglichen Berghängen seine Zuflucht zu finden.“ Das stimmt so gar nicht mit anderen Beobachtungen überein, wonach die Rentiere eifrig Lemmingszügen folgen und selbst die zahmen Rentiere kaum davon abzuhalten sind, weil nämlich das Rentier mit besonderer Gier und Vorliebe Lemminge frißt. Dadurch besteht in den Lemmingszügen eine gewisse Gefahr für die rentierzüchtenden Lappen, weil eben die zahmen Rentiere kaum an der Verfolgung der Lemmingszüge gehindert werden können und dadurch in Verlust geraten. Sonst sieht man im Gegenteil die Lemmingszüge gern, weil sie in großer Zahl von Raubtieren verfolgt werden, die ein kostbares Pelzwerk liefern, wie Bären, Wölfe, Füchse, Vielfraße, Hermelin, die so leicht eine Beute der Menschen werden, so daß es nach PLESKE die Lappländer für eine Wohltat halten, wenn eine Lemmingswanderung losbricht.

Unangenehmer scheint eine den Menschen überfallende Krankheit zu sein, die mit der massenhaften Anhäufung von Lemmingen irgendwie in Verbindung zu stehen scheint, das „Lemmingfieber“, das dem Menschen allerhand Beschwerden, besonders aber starkes Fieber bringt, selten jedoch tödlich ist.

Zum Schluß der Betrachtungen über die Lemmingswanderungen sei darauf hingewiesen, daß sowohl PLESKE wie COLLETT eine Zusammenstellung aller seit dem 17. Jahrhundert beobachteten Lemmingswanderungen geben, die zu wiederholen hier aber um so weniger Veranlassung ist, als es sich immer nur um lokale Erscheinungen handelt. Daß nämlich das ganze Gebiet, wo Lemminge zu Hause sind, gleichmäßig davon befallen wird, kommt wohl nicht vor. Es ist jede Lemmingswanderung nur

ein Lokaleignis. Wichtig ist es aber, daran festzuhalten, daß alle Beobachter darin übereinstimmen, daß im Lemmingjahr meist auch eine übermäßige Vermehrung der anderen kleinen Nagetiere, wie *Mus agrestis*, *ratticeps*, *glareolus*, *rutilus*, *rufocanus*, *sylvaticus*, sogar der Spitzmäuse und Wiesel eintritt.

Auch aus Nordamerika sind solche Lemmingswanderungen bekannt, wenn sie auch dort nicht so eingehend studiert sind. Ich bringe dafür als Beleg noch ein Zitat von NELSON, welcher über eine, von ihm *Myodes obensis* genannte Art aus Alaska unter anderem schreibt: „In langen Zwischenräumen erscheinen sie in großen Scharen, indem sie eine ihrer merkwürdigen Wanderungen ausführen; sie werden dann begleitet von Tagraubvögeln, Eulen und verschiedenen Raubsäugetieren, welche sich alle in der Vertilgung der Wanderer vereinigen.“

Während man in den bisher genannten Fällen zweifelhaft sein kann, was aus den Auswanderern wird, handelt es sich bei dem noch übrig bleibenden Wandertier, dem Ren, um regelmäßige Wanderungen, die zum Ausgangspunkt wieder zurückführen und so den Wanderzügen der Zugvögel verglichen werden können. Freilich unterscheiden sie sich nach MIDDENDORF von diesen dadurch, daß wenigstens in Sibirien auch vielfach die Jungen auf dem Marsch gesetzt werden und diese nun später ständig am Ort ihrer Geburt vorüberziehen. Über Rentiere liegen eine Anzahl ausgezeichnete Beobachtungen sowohl aus Amerika wie aus Sibirien vor. Die älteren Nachrichten hat MIDDENDORF in seiner schon mehrfach zitierten Arbeit gesammelt. Zunächst einmal zerfallen die Rentiere in zwei Gruppen: Tundrarentiere und Waldrentiere. Erstere sind kleiner und haben ein größeres Geweih, letztere sind größer und haben ein kürzeres, weniger verzweigtes Geweih. Wie bei den Bisonten wandern nur die Tundrarentiere. Und diese suchen zum Überwintern die Waldränder auf. Die Wanderrichtung ist in der Hauptsache eine nord-südliche. Nur wo Gebirge, Flüsse, Seeküsten Abweichungen erfordern, ändert sie ab. Deshalb sind die Wanderungen dort am längsten, wo sich eine weite Tundra über den Waldgürtel hinaus erstreckt. Das im Sommer auf der Taimyrhalbinsel wohnende Ren legt also 5,6 bis 7 Breitengrade zurück, um in seine Winterquartiere zu kommen. In Amerika sind die Zugstraßen doppelt so lang. „Nur wo die Tundra unbedeutend ist,“ sagt MIDDENDORF, „wie in Lappland, scheinen sich auch die Zugstraßen der Rentiere mehrere Breitengrade innerhalb der Hochwaldgrenze zu ziehen. So, wie mir scheint, in Finnland und um den Onega- und Lodegasee herum, so im Ural (Anm.: Das Rentier wandert alljährlich in großen Rudeln aus dem Norden in den Nordostwinkel des Kasanschen Gouvernements).“ In vielen Gegenden stößt das Wanderrentier innerhalb des Krüppelwaldes schroff mit dem dortigen Standrentier zusammen. „In der Nähe der Waldgrenze ist trotz der hohen Breiten, gerade im Winter die Menge der Rentiere am größten.“

Wie die anderen Wandertiere halten auch die Rentiere ihre Zugstraßen mit großer Regelmäßigkeit inne: „Wunderbar ist die Regelmäßigkeit, mit welcher die Tiere ihre ‚Pässe‘ innehalten.“ Trotzdem können gelegentlich Abweichungen vorkommen, so berichtet RICHARDSON (siehe MIDDENDORF), daß sie an der Hudsonbay nach einer unmäßigen Schlächtereier nicht wieder an ihrem gewohnten Paß erschienen. Zum Wandern sammeln sie sich in gewaltigen Massen an. PALLAS sah am Anadir einen Zug, der 3 Tage dauerte und so dicht war, daß die Tiere nicht ausweichen konnten, wenn sie geschlagen wurden. Ähnliches beobachtete er an der Kolyma und am Anju. „Im Taimyrlande wandern die Rentiere, die im höchsten Norden zu Hause sind, wohl 100 geographische Meilen südwärts, zerstreuen sich an der Waldregion zu kleinen Rudeln und sammeln sich erst im Frühjahr wieder.“ Sowohl beim Hin- wie Rückweg sammeln sich die Rentiere stets zu gewaltigen Herden. Die Züge werden von Kühen und Kälbern eröffnet und von den alten Hirschen geschlossen.

Um ein Bild von diesen Rentierwanderungen zu gewinnen, lasse ich hier einige Schilderungen folgen. Aus dem nördlichen Amerika berichtet JOHN FRANKLIN nach CORNELIUS:

„Den 7. Oktober hatten wir (unweit des Kupferminenflusses bei Fort Entreprie in Nordamerika) den angenehmen Anblick der Sonne, nachdem sie 12 Tage lang nicht zum Vorschein gekommen war. An diesem und dem folgenden Tage schmolz die Mittagswärme die dünne Schnee- und Reifdecke von den Flechten, welche die kahlen Landstriche überziehen, hinweg, und diese wurden dadurch so zart, daß sich große Herden von Rentieren in unsere Nähe zogen. Den 10. morgens sah ich auf einem kurzen Spaziergange meiner Schätzung nach über 2000 Stück. Sie treten in Herden von 10 bis 100 Stück zusammen. Die Kühe, welcher zu dieser Zeit mager und behender sind, bilden meistens den Vortrab. Gegen Ende Mai begeben sich dieselben nach der Küste, wo sie kalben.“ Weiter sagt er: „Die Rentiere ziehen sich im Juli und August von der Seeküste weg, sind im Oktober auf dem Rande der kahlen Landstriche und suchen im Winter in den Wäldern Schutz und Nahrung. Oft lassen sie sich durch ein paar heitere Wintertage auf ihren Lieblingsweiden in dem kahlen Lande auf kurze Zeit zurückhalten; allein ihre Hauptwanderung gegen Norden beginnt gewöhnlich zu Ende April, wenn der Schnee zuerst anfängt von den Seiten der Berge zu tauen. Zu Anfang Mai, wenn schon große Strecken offen liegen, befinden sie sich an den Ufern des Kupferminenflusses. Die Kühe bilden bei dieser Frühlingwanderung den Vortrab und kalben an der Küste des Polarmeeres zu Ende Mai oder Anfangs Juni. Es gibt gewisse, den Indianern wohlbekanntes Pässe, durch welche die Rentiere ohne Ausnahme in ihren Wanderungen von und nach den Küsten wechseln; auch hat man bemerkt, daß sie immer gegen den Wind reisen. Auf ihren Wanderungen werden sie von Meuten Wölfen verfolgt, denen viele zur Beute werden.“

„Die wilden Rentiere,“ sagt PALLAS, der seine Beobachtungen in Sibirien anstellte, „gehen immer in großen, sehr langen Herden dicht beisammen, daß man von fern glaubt, einen Wald vor sich zu haben. Sie wandern des Sommers aus den offenen Gegenden auf die waldigen Berge, um den Dasselfliegen (*Oestrus*) zu entgehen. Des Winters kehren sie zu den nordischen Ebenen zurück, wo es viele Flechten gibt, und schwimmen jährlich an derselben Stelle über die Flüsse Anadyr, Lena, Jenisey und Oby, so daß am Ufer Pfade, wie Gräben, entstehen. Zuerst kommen die Kühe mit den Jungen, dann die Männchen. Dabei werden viele von den Jägern in Schiffen mit Spießern erlegt; auch fängt man sie in Netzen und Schlingen. Ihre Hauptfeinde unter den Tieren sind Wölfe, Vielfraße und Bären.“

Besonders anschaulich schildert uns WRANGEL, gleichfalls aus Sibirien, einen solchen Zug: „Gegen Ende Mai verläßt das wilde Ren in großen Mengen die Wälder, wo es den Winter über einigen Schutz gegen die grimmige Kälte sucht, und zieht nach den nördlichen Flächen, teils, weil es dort bessere Nahrung auf der Moosfläche findet, teils aber auch, um den Fliegen und Mücken zu entgehen, welche mit Eintritt des Frühlings in ungeheuren Schwärmen die Luft verfinstern. Der Frühlingszug ist für die dortigen Völkerschaften nicht vorteilhaft; denn in dieser Jahreszeit sind die Tiere mager und durch die Stiche der Kerbtiere ganz mit Beulen und Wunden bedeckt; im August und September aber, wenn die Rentiere wieder aus der Ebene in die Wälder zurückkehren, sind sie gesund und wohlgenährt und geben eine schmackhafte kräftige Speise. In guten Jahren besteht der Rentierzug aus mehreren tausenden, die, obgleich sie in Herden von 200 bis 300 Stück gehen, sich doch immer ziemlich nahe bleiben, so daß das ganze eine ungeheure Masse ausmacht. Ihr Weg ist stets unabänderlich derselbe. Zum Übergang über die Flüsse wählen sie eine Stelle, wo ein trockener Talweg zum Ufer hinabführt und an dem gegenüberstehenden eine flache Sandbank ihnen das Hinaufkommen erleichtert. Hier drängt sich jede einzelne Herde dicht zusammen, und die ganze Oberfläche bedeckt sich mit schwimmenden Tieren.“ Den wandernden Rentierherden folgen Bären, Luchse, Vielfraße und Meuten von Wölfen, denen viele zum Opfer fallen, Eingeborene lauern ihnen an allen bekannten, von den Tieren mit größter Regelmäßigkeit eingehaltenen Pässen auf.

Wir finden also hier als Ursache des Südwardswanderns gegen den Winter hin den Wunsch, im Walde Schutz zu finden vor den Härten des Klimas in der offenen Tundra. Im Sommer treibt das Verlangen nach Nahrung, aber auch die Flucht vor ihren Peinigern, den Bremsen, die Tiere nach Norden. Die hochnordischen Rentiere sind nach MIDDENDORF frei von der Rentierbremse, weil das Rentier über das Gebiet des möglichen Vorkommens dieser Fliege fortgewandert ist.

Über die Zugzeiten der Rentiere hat MIDDENDORF eine zwar kleine,

aber immerhin lehrreiche Tabelle zusammengestellt, die ich hier folgen lasse.

Beobachtungsort	Breite °	Hinzug		Rückzug		
		Vorzügler	Hauptzug	Vorzügler	Hauptzug	Nachzügler
Melville-Insel . . . . .	74 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	V 13	V M	—	IX M	IX E
Taimyrfluß . . . . .	74	—	V	IX M	IX E	—
Boganida . . . . .	71	IV M	IV E	—	X	—
Nowaja Semlja . . . . .	70 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	III M	—	—	—	—
Boothia . . . . .	69	IV M	V E	—	IX M	—
Kolyma . . . . .	68 bis	V E	VI A	VIII A	IX	—
Melville-Halbinsel . . . . .	67 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	V 2	—	VIII 9	—	—
Melville-Halbinsel . . . . .	66 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	II 23	III	IX E	X A	X E
Mackensiefluß . . . . .	66	—	IV E	—	—	—
Anadyrj . . . . .	65	—	V E bis VI A	—	VIII E bis IX M	—
Nordwestküste Amerikas . .	63	III M	—	—	—	—

Zu dieser Tabelle, die MIDDENDORF selbst als „zu mager“ erklärt, macht er gleichwohl einige bemerkenswerte Ausführungen. „Die Zeit des Durchzuges der Rentiere währt an einem gegebenen Orte wohl einen Monat lang, da nicht alle Rudel zugleich aufbrechen. Die zunächst der Baumgrenze weilenden Rentiere streifen schon vor ihrem Aufbruche bei besserem Wetter gern in die anstoßende Tundra hinaus; endlich streifen sogar die Standrentiere. Alle diese Umstände vereinigen sich, um die Schärfe der Angaben abzustumpfen, indessen muß trotz dessen auffallen, wie unvergleichlich spät im Frühjahr die Rentiere des Kolymagebietes über dessen Zufluß, den Anjuj, wandern, wie früh sie über ihn zu Anfang des Herbstes zurückkehren.“ In Nordamerika sommern die Rentiere zwischen 74° und 75° nur 4 Monate, in Sibirien bringen sie an der Waldgrenze 6—7 Monate im Winter zu. Wie kommt es, daß in der Kolymagegend die Wanderrentiere unter dem 69° sich 2, höchstens 3<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Monate aufhalten und am Anadyr unter dem 67° ebenso lange? WRANGEL weist auf Unregelmäßigkeiten im Aufbruche hin. Danach sollen an der Kolyma die Rentiere ihren Sommeraufenthalt in der Tundra Jahr für Jahr verlängert haben, bis sie endlich, anstatt hinüberzuschwimmen, hin- und zurück über das Eis des Anjuj wanderten. Damit näherten sie sich dem Normaltermin der Rentierwanderungen überhaupt. Im Gegensatz zur Kolyma steht der kurze Winteraufenthalt der Rentiere am Grunde der Melville-Halbinsel unter dem Polarkreise. Nur im Januar und Februar sind dort alle Rentiere versammelt, schon Ende Februar ergreift einzelne die Wanderlust, Ende März geht der Hauptzug durch. Vielleicht gibt die zweite Beobachtungsstation, die kaum einen Breitengrad nördlicher liegt, hierfür die Erklärung. Hier nähern sich die Termine des Durchzuges dem der Kolyma. Das macht es wahrscheinlich, daß am Grunde der Melville-Halb-



insel unter dem Polarkreise ein Teil der hochnordischen Rene Nordamerikas überwintert, trotzdem die Waldgrenze hier noch mehrere Breitengrade entfernt ist. „Sind das etwa,“ fragt MIDDENDORF, „die Rentiere, welche ihren Sommeraufenthalt im äußersten Norden haben? Wohl möglich, ja sogar wahrscheinlich. Sie haben einen Monat Zeit, um beim herbstlichen Herabrücken aus dem höchsten Norden bis zum Polarkreise zu gelangen, etwa 9—10 Breitengrade, mithin 5 geographische Meilen täglich.“ Sie wandern im Herbst unaufhaltsamer als im Frühjahr und halten sich dabei bisweilen an einem Ort längere Zeit auf, wie auf der Melville-Halbinsel 2 Monate. Die schon Anfang August auf der Melville-Halbinsel sich zeigenden Wanderer dagegen stammen aus der nächsten Umgebung. Wenn diese Annahme MIDDENDORFS richtig ist, und manche andere Beobachtungen sprechen dafür, würden wir bei den Rentieren ähnliche Verhältnisse finden wie bei den Bisonten, indem nicht alle Rentiere bis an den äußersten Süden ihres Gesamtverbreitungsgebietes wanderten, sondern eine Verschiebung der Gesamtheit der Rentiere im Winter nach Süden stattfindet, derart, daß die, welche im Sommer am nördlichsten wohnen, in die Gebiete einrücken, wo die ganz im Süden überwintenden ihre nördlichen Sommerquartiere haben.

So finden denn die scheinbaren Abweichungen ihre Erklärung in der Entfernung von der Waldgrenze einerseits und in der Länge des Weges zum Winterquartier andererseits. Je näher der Weg zu den Winterquartieren, um so geregelter ist der Herbstzug mit seinen Vorversammlungen und Vorwanderungen der unter minder hohen Breiten lebenden. Die Nordamerikaner, die bis zur Waldgrenze 150—200 geographische Meilen zu durchwandern haben, machen sich eher auf den Weg als die Sibirier, unter diesen die im Taimyrlande wohnenden mit 70 geographischen Meilen früher als die östlich der Kolyma beheimateten mit nur halb so großem Abstand.“

Über das Verhalten der Rentiere im östlichen Zentralalaska (*Rangifer arcticus stonei* ALLEN) vor und nach der Wanderung gibt uns OSGOOD bemerkenswerte Aufschlüsse, obwohl auch hier die fortschreitende Kultur schon Änderungen hervorgebracht hat. So gehen z. B. die Rentiere nicht mehr über den Yukon wie früher. Auch ist die Zahl zurückgegangen. Herden von 3000 Stück und mehr, wie sie früher vorkamen, werden jetzt nur noch selten beobachtet. Im Frühling und Sommer schweifen die Rentiere in kleinen Sprüngen von 2 bis 20 Stück herum, viele alte Bullen ganz allein. In jedem Herbst beginnt eine allgemeine Bewegung Platz zu greifen. Wie diese Bewegung aus einem Herumschweifen zu einer Abwanderung wird, ist schwer zu sagen. Augenscheinlich verlassen die Tiere nicht völlig ihren Sommerstandplatz im Herbst, aber sie suchen gewisse Gegenden auf, die sie im Sommer selten oder gar nicht betreten. Die Hauptmasse rückte in kleinen Herden nach Norden, wenn auch einzelne in umgekehrter Richtung zogen. Die Herden

bestanden aus Tieren beiderlei Geschlechts und verschiedenen Alters. Nur völlig entwickelte Bullen fehlten. Besondere Leittiere waren nicht erkennbar, aber meistens waren alte Kühe an der Spitze. Der Zusammenschluß dieser kleinen Abteilungen zur Hauptherde konnte nicht beobachtet werden. Er geschieht nach Berichten spät im September und Oktober.

#### d) Die Wanderungen der Bartschweine.

Außerhalb der bisher besprochenen Wanderungen stehen die der Bartschweine, von denen uns sowohl VOLZ wie SCHNEIDER berichten. Der ausführlichere Bericht des ersteren lautet: „Das Nangwie oder Strandvarken zieht vom Strande des Meeres nach dem Inneren des Landes und zwar während der Monate Dezember und Januar (erste Hälfte Regenzeit) und geht wieder nach dem Meeresstrand in den Monaten Februar, März und April.

Der Zug nach dem Inneren wird, wenn man den Leuten glauben darf, verursacht durch die in dieser Zeit stattfindende Reife gewisser Früchte. Es ist also eine Wanderung zu besseren Nahrungsplätzen. Wenn die Früchte alle aufgezehrt sind, so ziehen die Tiere wieder gegen den Strand hin. Die Zeit im Inneren des Landes wird auch zur Paarung benutzt (bessere Ernährung?). Daß man auch während der Jahreszeiten, wo die Nangwies am Meere leben, einige wenige Tiere im Inneren trifft, erklärt sich dadurch, daß von den Jungen oder ganz allein einige zurückbleiben.

Das Hin- und Herziehen der Nangwies geschieht in großen Truppen, deren jede ein altes Männchen zum Führer hat. Letzterer geht allein über einen zu überschwimmenden Fluß; ist er auf der anderen Seite desselben angelangt und wittert keine Gefahr, so stößt er einen lauten Schrei aus, worauf die Truppe folgt. In einer Truppe sind mehrere hundert Tiere vereinigt.

Die Kubus, welche diese Schweine gerne essen, warten an gewissen Stellen in lautloser Stille den Übergang des Führers ab. Erst wenn derselbe das Signal gegeben hat und den Übergang nicht mehr hindern kann, gehen die Kubus mit den Parangs bewaffnet zum Angriff über. Gewöhnlich wird der Überfall gemacht, wenn die Nangwies vom Lande zum Meere ziehen. Durch die reichliche Fütterung sind sie besser ernährt und deshalb sehr feist.“

Aus dieser von den Eingeborenen erhaltenen und wohl etwas fantastisch ausgeschmückten Schilderung, geht auf jeden Fall hervor, daß die Bartschweine regelmäßige Wanderungen ausführen, als deren Ursache das Reifen gewisser Früchte, vielleicht auch der Paarungstrieb anzusehen ist. Diese Wanderungen werden auch von SCHNEIDER bestätigt, der noch hinzufügt, daß einzelne Tiere das ganze Jahr in den Sago-pflanzungen an der Küste bleiben. Somit hätten diese Wanderungen nichts merkwürdiges an sich, wenn sie nicht außerhalb der Gebiete statt-

fänden, aus denen sonst Wanderungen bekannt sind, und noch dazu in Wald- und Sumpfbereichen, während sonst die wandernden Säugetiere Bewohner der offenen Landschaft sind, wenn wir von Fledermäusen absehen. Die großen fruchtfressenden Fledermäuse jener Gegenden führen allerdings auch Wanderungen aus, die mit dem Reifen der Früchte in Verbindung stehen.

Aber es scheint, als ob in Sumatra auch noch andere Tiere ebenfalls nach dem Reifen gewisser Früchte regelmäßig Wanderungen ausführen. Wenigstens erhielt SCHNEIDER diesbezügliche Nachrichten über Elefant und Tapir.

#### e) Die Wanderungen der Fledermäuse.

Die Tiere, welche unter den Säugetieren die größten Wanderungen ausführen können, sind vermöge ihrer leichten Beweglichkeit die Fledermäuse, die ja durch ihr Flugvermögen einigermaßen den Vögeln verglichen werden können. Trotzdem finden wir nicht so zahlreiche Wanderer unter ihnen wie unter den Vögeln. Diejenigen Arten, von denen berichtet wird, daß sie regelmäßige Wanderungen ausführen, bilden doch nur einen so geringen Prozentsatz, daß sie als Ausnahme angesehen werden müssen. Dazu kommt, daß sie schwer zu beobachten sind und sich nur wenige Forscher eingehend mit ihrer Biologie beschäftigt haben. Wer etwas über die Wanderungen europäischer Fledermäuse erfahren will, ist immer noch auf die alten Beobachtungen von GLOGER und BLASIUS angewiesen. Namentlich im Gebirge sollen gewisse Fledermäuse ihre Wohnsitze jahreszeitlich verlegen. GLOGER schließt das aus gewissen Beobachtungen bei *Vespertilio murinus* L., die er in 500 m Meereshöhe schon Mitte Juni antraf, in 1200 m erst Mitte Juli und noch 1400 m höher noch später. Den höchsten Rücken der Sudeten soll sie nur im Hochsommer auf kurze Zeit besuchen. Dagegen wird neuerdings KOLENATIS Ansicht, daß auch die Mopsfledermaus (*Barbastella barbastellus* SCHREB.) solche Wanderungen ausführe, von SCHLOTT in Zweifel gezogen. Einige Beobachtungen bei *Nyctalus noctula* SCHREB. glaubt KOBELT ebenfalls auf Wanderungen deuten zu können. Nach demselben Autor soll *Vesperugo* (*Pipistrellus*) *abramus* TEMM. regelmäßig wandern, „der seine eigentliche Heimat in Südostasien und dem indomalayischen Archipel hat“, aber „in jedem Sommer in dem mittleren Europa, ja nördlich bis Schweden beobachtet wird. Aber es ist noch nie gelungen, ein überwintertes Exemplar nördlich des Mittelmeeres aufzufinden; er zieht sich allem Anschein nach im Herbst in wärmere Gebiete zurück.“ Da aber nach MEHELY (fide MILLER) keine Beziehungen dieser europäischen Fledermäuse zur orientalischen *P. abramus* bestehen sollen, fehlen wohl nur einschlägliche Beobachtungen. Ähnlich schreibt SOFFEL in seinem Bilderatlas zur Zoologie der Säugetiere Europas von der „Rauhhäutigen Fledermaus“ *Pipistrellus abramus* TEMM.: „Mittel- und Südeuropa, öst-

lich bis Japan, Sommers westwärts wandernd.“ Dagegen erwähnen MILLER und wohl ihm folgend BROHMER *P. abramus* für Mitteleuropa überhaupt nicht. Ersterer schreibt bei *Pipistrellus nathusii* KEYS. und BLAS.: „As printed out by MEHELY in 1900 it has no very near relationship to the Oriental *P. abramus*.“ Danach scheint die Systematik hier noch so ungeklärt zu sein, daß die Frage nach eventuellen Wanderungen noch nicht beantwortet werden kann.

Am gesichertsten scheinen in Europa die Wanderungen der nördlichen Fledermaus (*Eptesicus nilssonii* KEYS. et BLAS.), die von allen Fledermäusen in Europa am weitesten nach Norden geht. Freilich ist ihre Eigenschaft als Wandertier von JÄKEL angezweifelt worden. Aber die von ihm teils aus der Literatur, teils selbst gesammelten Beobachtungen beziehen sich auf Mitteleuropa. Sie können nicht die von BLASIUS im Norden des Verbreitungsgebietes gemachten entkräften. Ist es doch immerhin möglich, daß die UMBERFLEDERMAUS nur im Norden ihres Gebietes wandert. Weitere Untersuchungen darüber wären sehr erwünscht. Die immer noch maßgebenden Beobachtungen des älteren BLASIUS lauten:

„In dem, was wir über das Vorkommen dieser so abweichenden Tierordnung ausmachen konnten, schien für den ersten Augenblick nur Widersprechendes zu liegen. In den heißen Sommermonaten, wo wir uns ununterbrochen zwischen dem 60. und 65. Breitengrade aufhielten, kam uns nirgends eine Fledermaus zu Gesicht. Und doch kannten die Bewohner die fliegenden Mäuse überall, behaupteten jedoch allgemein, sie kämen erst später im August an, wenn die Nächte wieder dunkel würden. Auch der Akademiker VON BAER, der zu gleicher Zeit Lappland bereiste, brachte dieselben Nachrichten von dort mit. Ich überzeugte mich endlich von der Wahrheit dieser Aussage, indem ich sie gegen Ende August in der Dämmerung vor den dunklen Nächten in Ustjug fliegen sah. Bei dem häufigen nächtlichen Aufenthalt im Freien würde mir ihre Anwesenheit in früheren Monaten schwerlich entgangen sein.

Die einzige in diesen nördlichen Gegenden vorkommende Art ist die von uns in Wiegmanns Archiv zuerst als neu beschriebene *Vesperugo nilssonii*, zu deren südlichsten Standorten die Berge des Oberharzes und nach WAGENER die in der Nähe von Regensburg gehören, wo sie nur auf der Höhe des Gebirges vorkommt. Auch in Petersburg ist bisher nur diese Art angetroffen worden. In Kurland und in der Umgegend von Königsberg scheint sie den ganzen Sommer über nicht selten zu sein. Sie gehört zu denen, die auf dem Harz schon bald nach Sonnenuntergang hervorkommen, jedoch auch einer schon etwas vorgeschrittenen Dämmerung bedürfen, um ungestört fliegen zu können.

Daher ist es denn wohl zu erklären, daß sie im Norden in den heißen Sommermonaten, wo bei dem ganz anderen Stande der Sonne keine intensive Dämmerung eintritt, oder die Sonne gar nicht mehr untergeht,

sich nicht blicken läßt. Die taghellen nordischen Sommernächte treten ihrem Aufenthalt feindlich entgegen. Erst wenn mit der vorgeschrittenen Jahreszeit wieder dunkle Nächte mit intensiver Dämmerung eintreten, treffen sie mit ihren Jungen in den nördlichen Breiten ein.

Da man kein Beispiel kennt, daß in den nördlichen Gegenden Individuen im Winterschlaf angetroffen werden, und die rauhe Witterung schon anfangs Oktober eintritt, so ist nicht anzunehmen, daß sie an den meisten Orten über 6 Wochen verweilen, bis sie zu ihrem südlichen Winteraufenthalt zurückkehren.

Nimmt man ihren gewöhnlichen Aufenthaltsort, an dem sie zugleich ihre Jungen groß ziehen, zwischen 54° und 58° nördlicher Breite und die wahrscheinliche Nordgrenze ihrer Verbreitung um 68° bis 70° an, so folgt daraus ein Wechsel des Aufenthaltes von wenigstens 10 Breitengraden.

Dieser Aufenthaltswechsel ist die einzige erwiesene Tatsache in der Lebensweise der Fledermäuse, die mit dem Ziehen der Vögel in Vergleich zu stellen sein möchte. Wenn man im Harz und in anderen deutschen Gebirgen auch ein Ziehen von verwandten Arten aus der Ebene in die Gebirge wahrnimmt, so erstreckt sich dieser Wechsel doch nur auf etliche Meilen, und ist nur durch Tage, nicht durch Monate getrennt.“

KOCH schreibt dann nach BREHM geradezu „die Umberfledermaus, *Vesperugo nilssonii* K. et BLAS. verschwindet aus einem großen Teil des nördlichen Rußland, wandert bis Schlesien, Mähren, Oberfranken, ja selbst bis in die Alpen und überwintert hier. Derselbe Autor führt auch noch an, daß *Vespertilio dasycmene* BOIE in den Gebirgshöhlen der mitteldeutschen Gebirge überwintere, im Sommer dagegen über den Flüssen und Seen der Norddeutschen Tiefebene fliege, in dieser Zeit aber kaum, abgesehen von vereinzelt Individuen, im Gebirge zu treffen sei. Auch bei *Vesperugo noctula* SCHREB will er ähnliche Wanderungen beobachtet haben. Sie soll im Taunus und im Lahntale überwintern, aber nicht in den Wäldern Hessens, wo sie im Sommer zahlreich anzutreffen sei. KOCH fährt dann fort: „Wenn die Beobachtungen über das Wandern der Fledermäuse nicht so schwierig wären und öfters darauf gerichtet würden, dürfte eine noch größere Anzahl von geeigneten Beispielen vorliegen als jetzt noch der Fall ist. In heißen Ländern, wo die Fledermäuse in so großer Menge auftreten, fällt ihr Wanderverlauf auf. Viele ziehen sich zur Zeit der Dürre in das Gebirge, andere suchen sogar ferne Gegenden mit den von ihnen vorher bewohnten zu vertauschen, kehren aber nach einiger Zeit wieder dahin zurück; einige scheinen in den kälteren Jahreszeiten dem Äquator nahe zu rücken, und wieder andere ziehen in den wärmeren Monaten nach kühleren Gegenden oder höher nach dem Gebirge. In manchen Fällen scheint der Grund des Ortswechsels in den klimatischen Verhältnissen zu liegen, in den meisten Fällen aber ziehen unsere Tiere den Insekten nach.“

In Verfolg der Insekten folgen sie nach BREHM und HEUGLIN in Afrika den Herden: „In der Nacht vom 30. September auf den 1. Oktober,“ schreibt HEUGLIN, „lagerten wir auf einer 3 Stunden südlich von Keeren gelegenen Hochebene in der Nähe von Umzäunungen, die zur Aufnahme von Rindvieh bestimmt waren. Da sich die Herden in anderen Teilen des Gebirges befanden, beobachteten wir nur ein oder zwei Fledermäuse auf der für diese Familie äußerst günstigen Örtlichkeit. Tags darauf kehrten die Herden an die besagte Stelle zurück, und schon an demselben Abend hatte die Anzahl der Fledermäuse auffallend zugenommen.“

Auch Nordamerika hat einige Wanderfledermäuse. Dies sind *Lasiomycteris noctivagans* LE CONTE und *Lasiurus cinereus* PAL. DE BEAUV. Über diese erstere erfahren wir aus BREHMS Tierleben, der sie auf deutsch „Silberhaar“ nennt: „Nach HART MERRIAM besuchte es zum Frühling und Herbst einen einsamen Leuchtturm auf einem Einzelfelsen an der Küste von Maine, 15 Meilen von der nächsten Insel und 30 Meilen vom Festlande. Die Klippe ist für gewöhnlich nicht von Fledermäusen bewohnt; daher können die Irrgäste im Frühjahr und Herbst nur Zugfledermäuse sein.“ Und *Lasiurus* wird nach KOBELT „am Highland Light auf Cap Cud nur im August und September gesehen; sie verschwindet ebenso plötzlich wie sie erscheint.“

Viel mehr ist auch heute noch nicht über die Wanderungen dieser Tiere bekannt. MURPHY und NICHOLS, welche ebenfalls die Wandergewohnheiten erwähnen, stellten jedoch gleichzeitig fest, daß auf ihrem Beobachtungsgebiet, Long Island, nicht alle Individuen von *L. noctivagans* im Winter abziehen. Gelegentlich überwintern auch einige an besonders geschützten Stellen. Über die Wanderungen schreiben sie: „The extent of the seasonal flights of bats, and the degree to which the various species partake of the migratory habit are still uncertain. Presumably the journeys are made chiefly at night after the manner of many birds. ARTHUR H. HOWELL, however, has recorded a diurnal flight observed at Washington D. C., between the hours of nine and ten in the morning of September 28, 1907. This observer watched many bats flying steadily towards the southwest at altitudes estimated to vary between 150 and 400 feet. In this flight there were apparently individuals of Silver-haired or Red species<sup>1</sup> as well as few smaller animals probably the Little Brown Bat<sup>2</sup> or the Georgia *Pipistrelle*<sup>3</sup>, or loth.“

Über die Wanderungen der oben genannten „Red species“, also *Lasiurus borealis* MÜLL., teilen uns MURPHY und NICHOLS mit, daß es sich um eine typische Wanderart handelt. Ihr Wohngebiet reicht durch den ganzen Kontinent von Kanada bis zu den Tropen, aber sie wird zu keiner Jahreszeit in diesem ganzen Gebiet gleichzeitig gefunden.

<sup>1</sup> *Lasiurus borealis* MÜLLER.      <sup>2</sup> *Myotis lucifugus* LE CONTE.

<sup>3</sup> Wohl *Pipistrellus subflavus* F. CUVIER.

Wahrscheinlich werden die nördlichsten Wohnplätze erst im August bezogen, wenn die langen dunklen Nächte vorüber sind. Im Herbst kommt sie in langen Zügen südwärts durch das Land oder längs der Küste. Im Oktober findet man dann solche Wanderer, welche den Sund überflogen haben, auf Long Island an geeigneten Stellen. Und von ihrem schon erwähnten Verwandten *Lasiurus cinereus* BEAUV. erfahren wir, daß er in den Monaten August, September und Oktober auf Long Island gefangen wird. Auch er wird als eine Wanderfledermaus bezeichnet, deren Wohngebiet sich bis ins Innere von Kanada und längs der Küste von Neufundland und Labrador erstreckt. Nach Beobachtungen, die BREHM mitteilt, sollen ihn seine Wanderungen sogar bis zu den Bermudas führen, wo er nur im Herbst beobachtet werde.

Während aber C. HART MERRIAM, der die Fledermäuse Nordamerikas auf Grund ihrer Tagesruheplätze in Baum- und Höhlenbewohner einteilt, meint, daß nur die letzteren wandern, geben uns E. MURPHY und NICHOLLS auch von den Wanderungen einer zur ersten Gruppe gehörigen Art, nämlich *Myotis lucifugus* LE CONTE, nach WALTER L. HAHN Kunde: „Just after most of the bats of this species left the Shawnee Cave about the end of April 1907, there was a period during which very few were seen flying about the evening. A few weeks later they were seen again in abundance. It seems probable that the animals which wintered at this place migrated farther north and that the summer residents had passed the winter elsewhere.“

Auch die fruchtfressenden Megachiropteren wandern aus Gründen des Nahrungserwerbes und finden sich regelmäßig zur Zeit der Reife von ihnen bevorzugter Früchte in Massen an den betreffenden Stellen ein. So erzählte uns PECHUEL-LÖSCHE aus Westafrika von Schwärmen von tausenden von Palmenflughunden, die in bestimmter Richtung wanderten: „Dort (am oberen Kongo) sind diese Wanderzüge wohlbekannt, sowie auch die Neigung der Tiere, im Gebirge gewissen Landmarken und Einsattelungen zu folgen. An diesen Stellen haben die Eingeborenen hohe Galgen errichtet, an denen zahllose, kunstvoll verbundene Schlingen ein weit gespanntes, wirres Netzwerk bilden, in dem die Flughunde sich fangen.“ HAACKE beobachtete bei den Flughunden Neuguineas ein Wandern in der Morgendämmerung. Eines Morgens zählte er nach und nach etwa 1000 Flughunde, die einzeln oder in kleinen Scharen alle in derselben Richtung den Stricklandfluß kreuzten. Noch genaueres berichtet SCHNEE aus Sydney: „Die erwähnten Fledermausarten ziehen regelmäßig gleich den Vögeln. Im September etwa kommen sie in Neusüdwales an und verschwinden im Mai wieder.“ Sie fallen dabei in großen Scharen dort in den Obstgärten ein und richten großen Schaden an. Nach BREHM unternehmen die Flughunde „zuweilen weite Wanderungen und fliegen dabei von einer Insel auf die andere, manchmal über ziemlich breite Meeresarme weg.“

## B. Wanderungen der Seesäugetiere.

### a) Die Wanderungen der Walfische.

Die Wanderungen der Seesäugetiere sind frühzeitig den mit dem Fang der Wale beschäftigten Menschen aufgefallen. War doch ein Hauptteil ihres Lebens auf den Walfang aufgebaut und sie mußten genau wissen, in welcher Jahreszeit die Wale an ihren Küsten erschienen. So verdanken wir schon ESCHRICHT eine ziemlich erschöpfende Kenntnis der Walwanderungen, wenigstens der nördlichen Meere. „Keine Art Waltier hat irgendwo einen bleibenden Aufenthalt das ganze Jahr hindurch,“ sagt er. „Alle ziehen — einzeln, paarweise, oder häufiger noch in kleineren oder größeren Scharen — von einem Ort zum anderen. Jede Art hat, wie es scheint, gewisse Lieblingsaufenthaltsplätze für den Sommer, andere — oft vielleicht weit entlegene für den Winter, und wandert nach Art der Zugtiere überhaupt, auf ziemlich bestimmten Fahrstraßen, im Frühjahr von diesen zu jenen, im Spätjahr von jenen zu diesen. Hieraus ergibt sich schon, daß nicht nur ein und dieselbe Art, sondern auch dieselben Individuen an mehreren, zum Teil sehr entfernt voneinander liegenden Gegenden bekannte jährliche Gäste sein können, an einigen als mehr stete Sommer- oder Wintergäste, an anderen nur als vorüberziehende. . . Außer den Jahreszeiten machen sich noch andere Einflüsse auf die Wanderungen der Waltiere geltend. Die fischfressenden — Braunfische, eigentliche Delphine und Röhrenwale — sind wohl mehr noch von den Fischzügen, als von den Jahreszeiten in ihren Wanderungen abhängig. Da indessen auch die Fischzüge von diesem Wechsel bestimmt werden, so trifft die Wirkung dieses Einflusses mit der des Jahreswechsels zusammen.“

Auch mit der Fortpflanzung hängen diese Wanderungen zusammen. „In den großen Meeren kommen oft die größten Bartenwale den Küsten sehr nahe, oder wagen sich in Buchten hinein, mitunter offenbar des Gebärens wegen, wie denn z. B. an der Westküste Afrikas *Leiobalaena australis* im Juni und Juli erscheint und im September mit den Neugeborenen wieder abzieht. Am meisten scheinen die Dintenfischfresser unter den Waltieren sich auf das offene Meer zu beschränken, namentlich Grindwale und Entenwale, indem sie nur an isoliert im Meere liegende Felsengruppen, z. B. die Färinseln (Faröer), regelmäßig vorkommen.“

Die Analogie der Waltiere mit dem der Zugtiere überhaupt zeigt sich am vollkommensten in der Regelmäßigkeit ihrer jährlichen Wiederholungen, und zwar sowohl hinsichtlich der Zeit, als der Raub- und der Ruheplätze. Im Herbst, besonders gegen Michaelis, kommen z. B. an der südlichsten Küste der Färinseln und hier wieder vorzugsweise im Qualbon-Fjord 3, 4 bis 6 Döglinge vor. So war es bereits vor 180 Jahren und damals berichtete schon die Sage, daß es auch in den heidnischen Zeiten so gewesen. In der Davisstraße nähert sich namentlich bei Jacobshavn (62°), Pisse-



lik (63,40') und Frederikshab (62°) der Keporkak der Grönländer (*Balaena boops* FABR., *B. longimana* RUDOLPHI) regelmäßig jeden Sommer der Küste, und soll sich von jeher dann an der Küste gezeigt haben. An der norwegischen Küste ist es fast ausschließlich der Skogsvaag und der Qualvaag unweit Bergen, wovon der Nagewal, Zwergwal (*Balaenoptera rostrata*), jeden Sommer sich hineinwagt.“

Dabei ist die Anhänglichkeit an diese Plätze so groß, daß selbst die schonungsloseste Verfolgung die Tiere nicht abhält, immer wieder dorthin zurückzukehren. Selbst schwer verwundete Individuen lassen sich nicht abschrecken. Sie sind dann an ihrer Verletzung den Fischern immer wieder kenntlich: „So war es namentlich mit dem an einem Loche in der Rückenflosse kenntlichen Finwal, den die Fischer in einer Bucht Schottlands 20 Jahre lang unter dem Namen Hollie-Pyke kannten, bis es ihnen endlich gelang, ihn zu erbeuten.“ Auch von Neuseeland erwähnt BENNETT einen ähnlichen Fall, wonach den dortigen Fischern ein als New-Zealand Tom bezeichneter sehr wilder Pottwal an einer eigenartigen weißen Farbe des Buckels kenntlich, lange bekannt war. Und STEENSTRUPP schreibt schließlich wörtlich: „Die Küstenbewohner geben ihren Walfischen Namen, und die einzelnen Individuen sind ihnen überhaupt als Persönlichkeiten bekannt. Die Walfische wählen immer dieselbe Bucht, um ihre Kälber abzulegen. Die Mutter kommt regelmäßig jedes zweite Jahr; man nimmt dann die Jungen, verschont aber die Mutter, deren Leben nur bedroht ist, wenn sie sich in eine fremde Bucht verirrt.“

Wie bei allen Zugtieren kommen auch bei den Walen gelegentlich Abweichungen vor. Es werden von der Strömung einzelne Individuen, bisweilen ganze Scharen verschlagen und stranden dann an fremden Küsten. Oder die Züge bleiben aus unbekanntem Ursachen aus, wie z. B. die des Pottwals an den Faröerinseln von 1754—1776.

Was bis in die Mitte des vorigen Jahrhunderts bekannt war, hat CORNELIUS zusammengefaßt. Ich gebe es hier wieder: „Der Springer (*Delphinus leucopleurus*) erscheint in großer Anzahl in der Regel im Januar mit den Heringszügen an der norwegischen Küste.“ Der Tümmeler oder Bietfisch (*Phocaena communis*) kommt Ende April „in der Regel an der Küste Südgrönlands vor, verläßt diese im November, wird aber oft bis in den Dezember hinein beobachtet. An der Nordküste der Insel Seeland erscheint er jedes Jahr ohne Ausnahme um Ende März mit der Ankunft der Frühlingsheringe bis anfangs Mai.“ „Der Schwertfisch, Butskopf (*Phocaena Orca*) lebt in kleinen Scharen in den nördlichen Meeren und steigt an der Küste Englands häufig die Flüsse hinauf. Im Mai kommt er vor der Westküste Grönlands an und bleibt bis in den November oder Winter.

Der Weißfisch (*Phoc. leucas*), ebenfalls an den Küsten der arktischen Meere bei Spitzbergen und Grönland, wie bei Norwegen, steigt oft in den Flüssen hinauf, im Lorenz bis Quebeck. Er ist ein recht eigentliches

Polartier. Im Oktober fängt er an, vom hohen Norden südwärts zu ziehen, kommt im Dezember an der grönländischen Küste an, und geht im April oder Mai wieder nordwärts. Der Dögling oder Entenwal (*Hyperoodon rostratus*) lebt in den Sommermonaten im Nordpolarmeer, zieht im Herbst nach Süden. . . . Regelmäßig erscheint er vor Island und an den zu den Faröerinseln gehörenden Insel Suderö, unregelmäßiger an den Nordwestküsten von Europa. Der Finnfisch (*Balaenoptera musculus*) hat seinen Aufenthalt im nördlichen atlantischen Meere, geht im Frühjahr in die Davisstraße und ins nördliche Eismeer bis zur Baffinsbucht und bis an Spitzbergen, kehrt aber im Oktober bis November in südlichere Gegenden zurück. Der Zwergwal, Vaagewal der Norweger (*Balaenoptera rostrata*) ist nur im Sommer in Bergen. Der Buckelwal (*Bal. Boops*) in allen großen Meeren außer der Eisregion, von der Davisstraße durch das atlantische Meer, im indischen Ozean bis zur Südsee, wandert ebenfalls nach dem Wechsel der Jahreszeiten, ist von Mai bis November in der Davisstraße und im März und April an den Bermudas gefunden worden.“

Ein vollständiges Bild der Walwanderungen im nördlichen atlantischen Ozean entwirft dann ESCHRICHT in seinem zweiten großen Werk. Seine dänisch geschriebenen Ausführungen lasse ich hier in der deutschen Übersetzung von CORNELIUS folgen:

„Alle Waltiere sind Zugtiere; um also die geographische Verbreitung der Waltiere zu bestimmen, kann man, wenn man sich ein ganz genügendes Bild entwerfen will, nicht genugsam die Jahreszeiten ins Auge fassen. Die Meere, worin nicht allein jede Art oder jedes Individuum sich regelmäßig Sommer und Winter aufhält, liegen oft sehr fern voneinander. Das Meer, worin eine Art den Sommer zubringt, ist für eine andere Art der Winteraufenthalt.“

Die Waltierarten in ein und demselben Meere sind im allgemeinen ganz verschiedene im Sommer und im Winter. Wer nur das Meer kennt für den Sommeraufenthalt, wird eine ganz andere Waltierart angeben, als der es im Winter kennen gelernt hat. Dies gilt für alle Meere und Küsten; ich brauche nur auf unsere (die dänischen) Küsten hinzuweisen, um ein Exempel zu geben. Die Meerschweine (*Phocaena communis*), die sich in Isefjorden und im kleinen Belt aufhalten, findet man auf anderen Stellen im Frühjahr, hier aber nur im Spätjahr, so wie sie in der Ostsee nur im Sommer anzutreffen sind.

Zu den Waltieren, welche nie das arktische Meer und dessen Grenzen verlassen, sondern nur nach Süd und Nord ziehen, gehören nur drei Arten, nämlich der Narval, der Grönlandswal<sup>1</sup> und der Weißfisch (*Phocaena leucas*)<sup>2</sup>. Die anderen Waltiere, welche ihren Sommeraufenthalt

Ich gebe hier die moderne Nomenklatur nach BREHMS Tierleben. 4. Aufl.

<sup>1</sup> *Balaenoptera mysticetus* L.      <sup>2</sup> *Delphinapterus leucas* PALL.

in der Davisstraße oder Baffinsbay haben, verlassen die grönländischen Meere im Winter und ziehen gegen Süden; es sind fünf Arten, nämlich drei Finnwale, der eigentliche Finnfisch (Tunnolik, *Balaenoptera musculus* L.)<sup>1</sup>, der langhandige Finnwal (Keporkak, *Balaenoptera Boops*)<sup>2</sup> und der kurzhandige Finnwal (Tikagulik)<sup>3</sup> der Grönländer und zwei Delphine, der Schwertfisch (*Phoc. Orca*) und das Meerschwein, (*Phoc. communis*)<sup>4</sup>. Alle übrigen Wale in der Davisstraße oder Baffinsbay sind nicht regelmäßige und nur unbestimmte Sommergäste. Hierzu gehören der Narval (Anarnak, *Ceratodon monodon*)<sup>5</sup>, Grindewal (Nisarnak, *Delphinus tursio*, *Phoc. melas*)<sup>6</sup>, der noch unbestimmte Finnlandswal (Keporkarnak) und der ebenfalls wenig bekannte große Delphin Pernak.

Von diesen in der Davisstraße vorkommenden Waltieren ist der Grönlandswal (Arbeck, *Balaena mysticetus*) derjenige, dessen Wanderungen in dieser Straße vollständig bekannt sind. ‚Er zieht,‘ sagt HOLBÖLL, niemals südlicher als bis an die Zuckerspitze (Zukertoppen), 65° nördlicher Breite; nur einige junge Tiere zeigten sich unter 64° (Gute Hoffnung); aber unter dem 66° und 69° zeigen sie sich in den Monaten Dezember und Januar.‘ Sie kommen an diesem ganzen Küstenstriche von 66—69° ungefähr gleichzeitig an, mutmaßlich von West oder Nordwest. Bei Godhaven unter 69° nördlicher Breite verhält sich der Walfisch in dieser Zeit als Zugtier, indem seine Züge teils süd-, teils ostwärts gehen bis an die Diskobuchten, wo er, wie es scheint, als Standtier sich den ganzen Winter aufhält. Bei Hollsteinborg (66°) hat er von jener Zeit ab bis zum Monat März seinen beständigen Aufenthalt zwischen den Buchten und Inseln. Er zeigt in jeder Hinsicht eine Vorliebe fürs Eis, indem er sich entweder an dem westlichen Eise aufhält, das in dieser Jahreszeit sich bis an die Davisstraße von Holsteinborg zur Zuckerspitze erstreckt, oder in den Buchten in dem am Rande liegenden Eise. Wenn er die Küste verläßt — den südlichen Teil (von Holsteinborg) im Monat März, den nördlichen im Anfang Juli — so zieht er gegen Norden. Von den nördlichen Teilen der dänischen Besitzungen — Upernavick-Distrikt — unter 71—75° nördlicher Breite weiß man nur, daß er sich daselbst im Sommer, im Monat Juli, niemals aber im Herbst, Oktober und November, gezeigt hat. Vom Juli bis Oktober hat er den ganzen bewohnten Teil der dänischen Küste verlassen. Nach den Berichten der Grönländer soll man jedoch jeden Sommer in den tiefen Buchten zwischen dem Küstenlande vom 71—75° Walfische antreffen, sobald dort Eis ist. . . Im Dezember, wenn das Eis eine feste Decke bildet, zieht der Walfisch nach Süden in die Davisstraße und bis in die Diskobuchten; im März hält er sich schon wieder mehr nördlich und im Juli zieht er höher hinauf gegen die Pole, um erst im September sich wieder fort zu begeben. Die Züge der Wal-

<sup>1</sup> *Balaenoptera physalus* L.<sup>2</sup> *Megaptera nodosa* BONAT.<sup>3</sup> *Balaenoptera acuto = rostrata* LACEP. <sup>4</sup> *Phocaena phocaena* L.<sup>5</sup> *Monodon monoceros* L.<sup>6</sup> *Globiocephalus melas* TREILL.

fische stehen in enger Beziehung zur Beschaffenheit des Eises in dem arktischen Meere. . . .

Der Weißfisch (*Phoc. leucas*), das dritte der ausschließlich dem nördlichen Polarmeere angehörenden Wältiere, kommt am allzählreichsten in demselben vor und zeigt sich oft in unabsehbaren Scharen. HOLBÖLL sagt, daß die Scharen oft mehrere tausend Individuen stark wären, daß das Tier erst im Oktober nach Godhaven ( $69\frac{1}{4}^{\circ}$ ), im Anfang Dezember zu Gute Hoffnung ( $64^{\circ}$ ) und etwas später zu Fischernes ( $63^{\circ}$ ), aber nie südlicher als  $62^{\circ}$  geht. Auf dieser ganzen Strecke hält er sich in allen Süd-Grönlandsbuchten den ganzen Winter über auf, bis er am Ende April und Mai nordwärts zieht. Im Mai und Juni bleibt der Fang in den nördlichen Kolonien Jacobshavn und Claushavn reichlich. Im Anfang Juli verläßt er die Küsten, um seine Wanderungen nach Norden fortzusetzen. Nach dieser Angabe ist es klar, daß die Verbreitung des Weißfisches in der Baffinsbai ungefähr parallel mit der des Grönlandswals fällt, aber südlicher und außer der regelmäßigen Eislinie.

Im Gegensatz zu diesen drei arktischen Wältieren kommen alle anderen in der Davisstraße nicht von Norden, sondern von Süden und zwar gerade zu der Zeit, wo jene höher hinauf nach Norden ziehen, ohne aber mit ihnen zusammenzutreffen. Ausnahmen hiervon machen die drei nordischen Finnwale, der Tunnolik<sup>1</sup>, Tikagulik<sup>2</sup> und der Keporkak<sup>3</sup>, deren Ausbreitung in den ganzen Sommer von Juni bis Oktober fällt, und wovon ein großer Teil mit dem Weißfisch, ein anderer auf kurze Zeit — im September und Oktober — mit den Grönlandswalen zusammentrifft. Alle der Davisstraße regelmäßig angehörigen Sommergäste kommen im März und April, der Schwertfisch im Mai; alle ziehen ungefähr im November fort.

Die drei arktischen Arten, Narwal, Grönlandswal und Weißfisch, suchen immer dem Polareise sich zu nähern und wandern daher im Sommer und Winter zu jeder Zeit; die Finnwale hingegen bloß in den Sommermonaten in gleicher Absicht.

Man muß dahingestellt sein lassen, ob diese Wanderungen in der Temperatur des Wassers ihren Grund haben, oder, was wahrscheinlicher ist, ob sie infolge der Fischzüge stattfinden.

Über die Verbreitung der Wältiere können wir keine vollständige Vorstellung bekommen, ohne nach den südlichen Meeren hinzublicken. In diesen müssen wir in den Wintermonaten nicht allein dieselben Arten, sondern auch dieselben Tiere finden, welche die Sommergäste in den arktischen Fahrwassern sind. Die erste Reihe der Erfahrungen können wir in bezug auf Norwegens Westküste aufstellen.

Nach Heiligen-Dreikönigstag sehen sie, sagt PONTOPPIDAN, von allen hohen Bergen nach Walfischen aus, welche ihnen durch die Ankunft

<sup>1</sup> *Balaenoptera physalus* L.    <sup>2</sup> *Balaenoptera acuto = rostrata* LACEP.

<sup>3</sup> *Megaptera nodosa* BONAT.

der Heringe angezeigt werden. Zuerst sieht man den Springwal (*Delphinus leucopleuros*), einen nicht regelmäßigen Gast in der Davisstraße 8 bis 14 oder auch nur 3 bis 4 Tage, Vorläufer des großen Wals, der aber nicht der Grönlandswal, sondern ein großer Finnwal ist, indem jener nicht nach Fischen jagt und nicht so weit landeinwärts geht. Wenn alle beide — Springwal und Finnwal — Sommergäste der Davisstraße sind, und im November sie verlassen, so paßt ihre Ankunft im Januar an der norwegischen Küste zusammen, so daß die Vermutung viel berechtigter ist, daß es ein und dieselben Tiere sind. Mitte Winters stoßen große Scharen von Heringen und Toske auf die Westküste von Norwegen, welche von ihren Verfolgern, den Springwalen, Seehunden, Meerschweinen und besonders dem großen Wal-(Finn-)fisch, davon Heringswal genannt, dahin getrieben werden. Wenn letztere wegen ihrer Größe sich nicht zwischen die Außeninseln und Sandbänke wagen dürfen, so bleiben sie doch dort 1 bis 1½ Monate stehen und besetzen so die 60 norwegische Meilen lange Linie. Man wird finden, daß dieser Aufenthalt des großen Finnwals im Monat Januar und Februar ganz genau mit seiner Abwesenheit im arktischen Meer zusammenfällt.

Eine andere Reihe von Erfahrungen, welche in Betracht kommen muß, um den nordischen Finnwalen nachspüren zu können, ist die allgemein bekannte Tatsache, daß die ans Land getriebenen oder gestrandeten Tiere an der europäischen Küste immer im Frühjahr und Herbst vorkommen, offenbar auf ihren Wanderungen zu und von dem arktischen Meere. Besonders wichtig sind auch die Beobachtungen in den Bermudaseen, wo sich im März regelmäßig der langhandige Finnwal einstellt. Da ich nämlich gefunden zu haben glaube, daß dies dieselbe Art mit dem Grönländer Keporkak ist, so haben wir eine Spur von dem Aufenthalte dieses nordischen Zugtiers außer den Sommermonaten, und zugleich ein Zeugnis, daß seine Wanderungen, zum wenigsten teilweise, sich weit aus den nordischen Meeren erstrecken, daß er nämlich mit Gewißheit sehr oft, wenn nicht auch regelmäßig oder jährlich, nach den tropischen Meeren oder doch jenseits der Linie hinzieht. Mit Bezug auf die Finnwale und Meerschweine ist der Verhalt anders; jene sind Sommergäste an der norwegischen Küste und der Davisstraße. . . .

Im Dezember, Januar und Februar war in früheren Zeiten, wie auch jetzt, die Nähe des Nordpols, der Baffinbai und bis zum 68° ganz in der Nähe der Hudsonbai und Hudsonstraße, besonders in dem östlichen Meere von Grönland und dem ganzen Meere um Spitzbergen und Nowaja Semlja — kurz, des arktischen Meeres, soweit dieses mit einer festen zusammenhängenden Eisdecke überzogen ist, aber auch nur so weit, ganz von Waltieren entblößt. Dicht hinauf an der festen Eisdecke zwischen dem losen Eise oder in eingeschlossenen Öffnungen, namentlich in der St. Lorenzbucht, dem nördlichen Teile der Davisstraße, südlich von Spitzbergen, Nowaja Semlja bis an Islands Nordküste und vermutlich bis

ans Nordkap, leben in dieser Zeit Narwale und Grönlandswale. Im südlichen Teil der Davisstraße und dem offenen Teil des Meeres zunächst der Eislinie sind jedoch nur Weißfische. Die meisten fischfressenden Waltiere ziehen im Dezember dem Heringszuge nach, namentlich die eigentlichen Delphine (Springwale), Meerschweine und Finnfische. An diese schließen sich die Schwertfische, welche im Januar in großer Schar die norwegische Küste erreichen. Im nördlichen atlantischen Meere tummeln sich die Blackfischfresser — die Grindewale und Schnabelwale; in der Biskayabucht die Nordkaper; bis jenseits des Wendekreises die Kaschelotten, zum Teil die Finnfische und der langhandige Finnwal (Keporkak), der letztere vorzugsweise an der amerikanischen Küste. Überall haben die großen Finnwale, so wie alle großen Waltiere, ihren Kurs nach dem offenen Meere, und nur ausnahmsweise nähern sie sich der Küste. Gegen Ende Februar zeigt sich bei den meisten nach Süden wandernden Tieren eine Annäherung an die nördlichen Gegenden. Im März kommen Scharen von den langhandigen Finnwalen auf ihren Wanderungen gegen Norden an den Bermudasinseln, unter 33° nördlicher Breite um, und es verunglückt mancher Finnwal an der europäischen Westküste. Der Nordkaper verläßt dann den Biskayabusen, die Meerschweine ziehen in die verschiedenen Busen von Nordeuropa und Amerika. — Im April sind in der Baffinbai schon Narwale, Grönlandswale und Weißfische und rücken etliche Grade näher gegen den Nordpol; in der Davisstraße treffen die Finnwale und Meerschweine ein. — Im Mai und Juni ist das Meer nicht bloß um Spitzbergen, die Nordküste von Grönland und in dem nördlichen Teile der Baffinbai, sondern auch um Kanada, Neufundland und Labrador voll von Walfischen, zum Teil auch von Narwalen und Weißfischen. In dem südlichen Teile der Baffinbai befinden sich jetzt, doch wohl nicht in so großer Menge, Finnwale, der langhandige Keporkak, der kurzhandige Tunnolik und der Tikagulik, wie auch die Meerschweine. . . .

Indes schwärmen zwischen Island, Jan Mayensland und dem Nordkap in diesen Jahreszeiten der kleine aber wildere, mit Kreuzgebiß versehene Rethwal, Nordkaper, Islands Sletbag; zwischen Island und Schottland ziehen Grindewale; gegen Nordost im atlantischen Meere schwärmen Kaschelottenwale, und Narwale und Meerschweine ziehen auch in die Ostsee, so wie sich viele Waltiere den Küsten nähern, z. B. der Vaagehwal der norwegischen Küste in der Gegend von Bergen. Vom atlantischen ziehen mehrere Delphinarten ins mittelländische Meer und von dort ins Schwarze Meer, wie z. B. BELON im 16. Jahrhundert berichtet hat. Vom letzten Juli bis Mitte September hatten früher, wie auch jetzt, alle Waltiere ihren nördlichen Standpunkt eingenommen. Die früheren Aufenthaltsorte der arktischen Waltiere, Grönlandswal, Narwal und Weißfisch, werden in diesen Monaten vom großen und kleinen Finnfisch, dem langhandigen Finnwal und Rethwal eingenommen. In

dieser Jahreszeit wird es vermutlich sein, daß die Kaschelotts zugleich mit anderen Gästen aus dem atlantischen Meere das Arktische besuchten; ums Nordkap schwärmen die danach genannten Rethwale, etwas weiter gegen Südwesten höchstwahrscheinlich die Grindewale, Schnabelwale und die eigentlichen Delphine. Die europäische Küste hat zur selben Zeit ihre Sommergäste. In der letzten Hälfte des Septembers beginnt der allgemeine Rückzug gegen Süden; alle verschiedenen Arten ziehen zu ihrem früheren Aufenthalte bis Mai und Juni zurück. Der Dögling (*Hyperoodon rostratus*) zeigt sich bei Island und südlich von den Faröerinseln, und es verunglücken dort durch Spätherbststürme oft viel Waltiere. Im Oktober und November kehren sie zu ihren Winterstationen zurück, um sie im Dezember wieder einzunehmen.“

Viel ist es nicht, was nach ESCHRICHTS lebensvoller Schilderung, die ich deshalb hierher setzen zu müssen glaubte, weil sie aus einer Zeit vor der Massenvernichtung durch die moderne Walindustrie stammt, zu unserem Wissen über die Wanderungen der Wale hinzugekommen ist. So schreibt noch KÜKENTHAL einer der besten jüngeren Walkenner in einer biologischen Skizze über die Walwanderungen nur folgende wenigen Zeilen: „Einiges ist auch neuerdings über die Wanderungen der Wale bekannt geworden; so wandern manche Furchenwale im Sommer in kältere Gewässer, im Winter in wärmere, und es scheint ferner, als ob jede Art in einzelne geographische Stämme geteilt wäre, von denen jeder eine bestimmte Aera bewohnt, deren Grenzen im großen und ganzen nicht überschritten werden.“

Einige Ergänzungen möchte ich jedoch noch nach HECK in BREHMS Tierleben, JENSEN und GULDBERG, auf den sich HECK zum Teil stützt, bringen. Sie beziehen sich auf verschiedene Walfische.

Zunächst der bisher noch nicht genannte Braunfisch oder Tümmler (*Phocaena phocaena* L.), das Meerschwein ESCHRICHTS: „Als eigentliche Heimat ist der ganze Norden des atlantischen Weltmeeres, Grönland bis Nordafrika, einschließlich Ostsee anzusehen. Es scheint, daß auch er mit Eintritt des Sommers nördlich geht und gegen den Winter hin sich wieder nach Süden wendet. So tritt er, nach BROWN, in der Davisstraße erst im Frühjahr auf, dringt jedoch nicht weiter als bis zum 67° vor, verweilt bis zum Spätherbst in den hochgelegenen nordischen Gewässern und verläßt diese dann wieder, um nach Süden zurückzukehren. Um dieselbe Zeit, wie im hohen Norden dringt er auch in die Ostsee ein, verbringt hier meist den ganzen Sommer und läßt sich manchmal erst durch den wirklichen Eintritt des Winters aus den ihm den Anschein nach liebgewordenen Gewässern vertreiben. Im Frühjahr zieht er den Heringen nach. . . .“

So gehört also der Braunfisch zu jenen Walen, die nach ESCHRICHT von Süden in die Davisstraße eindringen. Es scheint aber nicht etwa Flucht vor der Hitze zu sein, die den Tümmler nach Norden treibt,

sondern die Nahrungssuche; so geht er ebenso wie nach Norden seinen Nahrungsfischen folgend auch nach Osten und dringt in die Ostsee ein. Vielleicht würde genauere Kenntnis seiner Züge auch noch andere Wanderungsrichtungen kennen lehren.

Über die Wanderungen der Beluga (*Delphinapterus leucas* PALLAS), der alle arktischen Meere bewohnt, sind wir nur von den Küsten Grönlands unterrichtet und zwar eigentlich nur West-Grönlands, wo er nach JENSEN, der gemeinste Wal ist. Im Sommer lebt er so weit im Norden, wie es das Eis erlaubt in der Baffinbai und dem Smithsund. Im Herbst wandert er nach Süden, erscheint im Oktober bis November in der Diskobucht, wo er in milden Wintern überwintert. Anfang Dezember findet er sich bei Godthaab ein und geht nicht über Fiskernaas nach Süden, bleibt während des Winters an der Westküste unter dem Polarkreis, kehrt im April und Mai langsam nach Norden zurück, erscheint Mai und Juni wieder in der Diskobucht, die er im Juli völlig verläßt. Während seiner Wanderung folgt er den Küsten, geht zwischen die Inseln und dringt in die Fjorde ein. Solche wandernden Züge sollen einige hundert, vielleicht 1000 Individuen enthalten. Diese küstennahen Wanderungen scheinen besonders der Fortpflanzung zu dienen. Wenigstens fängt man dann häufig Weißwale mit leerem Magen, woraus KÜKENTHAL schließt, „daß der Weißwal zur Sommerzeit ein geringes Bedürfnis zur Nahrungsaufnahme, ein desto größeres zu Liebesspielen hat. Er magert infolgedessen im Sommer stark ab. Die flachen Küsten der Polarländer sind ihm nur der Schauplatz seines ehelichen Lebens. Im Juni bis Mitte Juli wirft das Weibchen sein 4 bis 5 Fuß langes Junges.“ Außerhalb der Fortpflanzungszeit scheinen sich die Geschlechter getrennt zu halten. Wenigstens erwähnt KÜKENTHAL Herden, die nur aus Männchen bestehen und solche, die nur Weibchen und Junge enthalten.

Über den Narwal, einen der drei nordischen Wale ESCHRICHTS, erfahren wir von HECK, daß er vielleicht noch mehr Polartier ist wie der Weißwal, „denn erst mit dem Eintritt der strengsten Winterzeit ziehen sie nach Süden hinab und, sobald das Eis es gestattet, wieder nach Norden hinauf. In Dänisch-Grönland trifft man sie daher nur vom Dezember bis zum März hin als regelmäßige Bewohner aller Küstengewässer an, und auch dann noch selten südlich des 55. Breitengrades“. Dabei drängen sie sich, wie andere Wale auf ihren Zügen, in großen Massen zusammen. „Gelegentlich seiner Wanderungen,“ sagt BROWN, „habe ich Herden gesehen, die viele Tausende zählten. Zahn an Zahn und Schwanzfinne an Schwanzfinne, so zogen sie nordwärts, einem Reiterregimente vergleichbar, anscheinend mit größter Regelmäßigkeit auf- und niedertauchend und in Wellenlinien ihre Straße verfolgend. Solche Herden werden nicht immer nur von ein und demselben Geschlechte gebildet, wie dies SCORESBY annahm, bestehen vielmehr aus Männchen und Weibchen, bunt durcheinander gemischt.“



Über die Daten seiner Wanderungen in Grönland gibt uns JENSEN Auskunft. Danach lebt er an der Westküste Grönlands vorwiegend nördlich von Sukkertoppen, hält sich im Sommer im äußersten Norden der Baffinbai, in Smithsund und Hallbusen auf, wandert spät im Herbst nach Süden, erscheint nicht vor November bei Umanaq und beginnt bereits im März in der Davisstraße wieder nach Norden zu wandern. An der Ostküste Grönlands geht er weiter nach Süden, ist bei Angmagssalik in den Monaten Mai bis August häufig, ebenso in der Gegend nördlich davon und im Scoresby-Sund, wird aber heute nicht weiter als bis zum 75° nördlicher Breite beobachtet, obwohl Reste von ihm bis zum 80° 24' gefunden werden. Weitere Daten über seine Wanderungen auf dieser Seite gibt JENSEN nicht.

Auch die Herden des Döglings (*Hyperoodon ampullatus* FORST) sind aus beiden Geschlechtern gemischt, obwohl er in Einehe zu leben scheint. sein Winteraufenthalt „ist der südliche Teil des nordatlantischen Ozeans; im März und April beginnt er nach Norden zu wandern und ist in dieser Zeit bei den Faröern, Island und Jan Mayen Gegenstand eines ausgiebigen Fanges. Im Mai und Juni trifft man ihn in noch höheren Breiten bis zur Westküste Spitzbergens herauf. Sein Vordringen nach Norden hängt allem Anschein nach mit den im Laufe des Sommers weiter polwärts dringenden Warmwasserströmungen zusammen. Da, wo diese zahlreichen Golfstromarme sich mit dem kalten polaren Wasser mischen, findet man den Dögling am häufigsten, also in Wassertemperaturen von 2—3°. Die Erklärung dafür ist in dem außerordentlichen Tierreichtum an dem Rande der Warmwasserarme zu suchen. Dort treten in größerer Tiefe mächtige Züge von Tintenfischen auf, die dem Dögling als Nahrung dienen,“ die sich fast ausschließlich von Tintenfischen ernähren.

Noch mehr tritt die Abhängigkeit der Wanderungen von der Nahrung bei den fischfressenden Finnwalen hervor (*Balaenoptera physalus* L.). „Die Finnwale begleiten allerdings die Züge der Lodde (*Mallotus*), eines dem Stint verwandten Fisches, von dem sowohl sie als die von den Fischern sehnlichst erwarteten Dorsche sich nähren; aber sie treiben die Fischzüge nicht zur Küste“. Immerhin, daß dieser Aberglaube überhaupt entstehen konnte, zeigt, wie die Finnwale sich an die Fischzüge heften. Die eigentliche Heimat des Finnwals ist der nördlichste Teil des Atlantischen Ozeans und das Eismeer, wo er jedoch nicht über die Breite von Südgrönland nach Norden geht. Mit Beginn des Herbstes wandert er in südliche Gewässer herab und soll dabei sogar gelegentlich den Äquator überschreiten und im südlichen Eismeer angetroffen worden sein. An der norwegischen Küste scheint er das ganze Jahr vorzukommen.

Er sowohl wie der ihm nahestehende Blauwal (siehe unten) sind nach JENSEN in Grönland Sommergäste, die in der Davisstraße im Frühjahr auf der Wanderung nach Norden getroffen werden. Sie bringen den

Sommer in der Gegend von Disko und der Baffinbai zu und erscheinen im Herbst wieder im Süden von Grönland.

Auch ein naher Verwandter des Finnwales, der Zwergwal (*B. acutorostrata* LACEP.), jagt den Lodde, allerdings wohl auch andere große Fische und vielleicht auch Kopffüßer. Auch er führt, seiner Nahrung folgend, regelmäßige Wanderungen aus. Seine Heimat ist der nördliche Atlantische und Stille Ozean. „Von, hier wandert er mit Beginn des Winters nach Süden hinab und erscheint dann auch an den europäischen, sowie an den ost- und westamerikanischen und ostasiatischen Küsten; an den skandinavischen Küsten kommt er hauptsächlich im Westen vor, nicht aber im hohen Norden. Daß er weitere Wanderungen unternimmt, geht am besten aus den vielen Strandungen gerade dieses Wales an den verschiedensten Küsten Nord- und Westeuropas hervor.“ Aber bei diesen Wanderzügen scheint jeder Stamm sein besonderes Areal einzuhalten, ohne daß eine Vermischung stattfindet. Wenigstens hat man je nach dem Vorkommen in den verschiedenen Teilen des Atlantischen Ozeans, des Stillen Ozeans und der Südsee verschiedene Unterarten oder Stämme unterscheiden zu können geglaubt. Den größten Teil des Jahres scheinen die Geschlechter getrennt zu leben, wenigstens sind es im Sommer meist die Weibchen, die sich den nordischen Küsten nähern. „Im Frühjahr steigen die Zwergwale nach Norden hinauf, bis nach Spitzbergen und zur Baffinbai, und kehren im Oktober und November nach Süden zurück“. So erscheinen sie nach JENSEN bei Godthaab an der Westküste Grönlands im April und verschwinden hier im November und Dezember. Auch bei einem anderen Finnwal, dem Seiwal (*B. borealis* LESS.), ist der Zusammenhang zwischen Wanderung und Nahrung deutlich zu erkennen. Wir finden im Brehm darüber, daß er seinen Namen nach einer Dorschart, dem Seifisch (*Gadus virens* L.), hat. „Mit ihm erscheint er Ende Mai an den Küsten Westfinnmarkens, geht mit ihm Juni und Juli in die Fjorde und verschwindet im September wieder: aber nicht, weil ihm der Fisch als Nahrung dient, sondern weil er mit ihm zusammen der gleichen Nahrung, kleinen Krustentieren, dem Fransefuß (*Thysanopoda*) und dem Kril (*Euphrasia*), zwei Spaltfußkrebsechen, nachgeht. Auf dieselbe Weise erklärt sich auch, daß er öfters den Heringszügen folgt. . . . Sonst läßt er sich in seinem Vorkommen vom Golfstrom sehr beeinflussen, liebt Wasser von 9° Wärme, wie es durch diese warmen Meeresströmungen erzeugt wird, und verschwindet mit den ersten Nordoststürmen, die es abkühlen. Der Name *borealis* (= nördlich) würde daher besser auf die anderen Finnwale passen, die tatsächlich Ende des Sommers nach Norden ziehen, während er, nach Beobachtungen des Walfängers FALCK-DESSEN bei den Bermudainseln überwintert.“ Auch die Nahrung des riesigsten aller Säugetiere, des Blauwals (*B. musculus* L.), besteht aus solchen kleinen, keine 3 cm langen Krebschen (*Thysanopoda*). „Der Magen des Blauwals ist oft vollständig

mit diesen Tieren gefüllt und enthält dann bis zu 1200 Liter derselben!“ „Die Nahrung bedingt jedenfalls auch die Wanderungen des Blauwals, die bei diesem, nach GULDBERG, gerade besonders deutlich zu verfolgen sind und sich nachweislich quer über den ganzen Atlantischen Ozean ausdehnen. . . . Dabei legt der Blauwal eine Pünktlichkeit an den Tag wie manche Zugvögel; so zeigte er sich alljährlich das erste Mal im Varrangerfjord am 8. Mai, als SVEND FRYN in den achtziger Jahren des vorigen Jahrhunderts sein großes Fanggeschäft da betrieb. Er tritt dann in kleinen Trupps von 4 bis 6 Stück auf, niemals aber, auch bei dem größten Nahrungsüberfluß nicht, in größeren Herden wie der gewöhnliche Finnwal; meist sieht man einzelne oder ein Paar.“ Es besteht hier also ein deutlicher Unterschied zu den anderen Finnwalen, der zeigt, daß die Wanderung nicht etwa von der Temperatur, sondern nur von der Nahrung abhängig ist. Es sind offenbar einzelne Familien, welche jedesmal ihren Krebszügen folgen.

Unter die regelmäßigen Besucher der Davisstraße rechnet ESCHRIGHT auch den langhandigen Finnwal, den Keporkak der Grönländer (*Megaptera nodosa* BONNAT.). Heute sind wir über ihn und seine Verbreitung besser unterrichtet. Er bewohnt alle Breiten zwischen dem nördnördlichen und südlichen Eismeer und wandert regelmäßig alljährlich von den Polen zum Äquator. „So sieht man in der Bai von Monterey in Oberkalifornien die meisten Buckelwale in den Monaten Oktober und November und ihrer nur wenig zwischen April und Dezember, weil die großen Gesellschaften vom Frühling an bis zum September nordwärts wandern und erst vom September an wieder nach Süden zurückkehren. An der grönländischen Küste bemerkt man den Buckelwal laut BROWN nur in den Sommermonaten von Ende April bis im November nach JENSEN, an den Westküsten Amerikas und Afrikas hingegen im ganzen Jahr, wenn auch nicht in allen Monaten an denselben Stellen. Das Auftreten des Buckelwals ist fast immer ein unregelmäßiges. . . .“ Ähnlich wie den Blauwal kann auch den Keporkak die Wanderung quer über den Ozean führen, so daß z. B. JÖRENSEN 1900 in einem bei Finnmarken erlegten Buckelwal eine amerikanische Harpune fand. „Diese Wanderungen im Verein mit weiter Verbreitung“ erschweren nach GULDBERG sehr die Systematik. „Ausgangs Winter erfaßt viele eine gewisse Unruhe wie Zugvögel. Sie ziehen zur Fortpflanzung nach Süden, obwohl es im Norden Nahrung gibt: sie fressen aber nicht, der Magen ist leer. Ähnliches wird im Stillen Ozean auf der nordamerikanischen Seite beobachtet; an der südamerikanischen Küste das Umgekehrte: Winterwanderung nach Norden.“

Nach VAN BENEDEN stehen die Buckelwale im August und September in hohen nördlichen Breiten, gehen im November nach Süden und nach dem Winter wieder nach Norden. Im Februar hat man viele bei den Bermudainseln gesehen, die aber im Mai alle abgezogen sind und zwar nach

Grönland, Baffinbucht und den Küsten Finnmarkens. Ende des Sommers ziehen die Buckelwale aus den nordischen Meeren nach der afrikanischen Küste, dann quer über den Atlantischen Ozean nach Westindien und wieder nach Norden. Hiernach würden sie eine richtige Rundreise ausführen. Selbst den Äquator sollen dabei schon einzelne überschritten haben.

Nach HJORT kommen Buckelwale zu zwei verschiedenen Zeiten an die nordischen Küsten, nämlich im Winter (Februar und März) und im Sommer (Juni und Juli). Im Sommer sind sie ruhig, im Winter dagegen sehr aufgeregt, ihr Magen ist dann leer und die Weibchen sind trächtig. Im allgemeinen verschwinden sie im April und Mai aus Norwegen, aber einzelne dann gefangene hatten Loddefische im Magen. Die anderen sind abgewandert, wohin ist nicht bekannt. In der Frühlingswanderung erblickt HJORT den Zug zu den unbekanntem Fortpflanzungsplätzen. Der Aufenthalt der Buckelwale im Januar und Februar ist ebenfalls unbekannt. Auch an Grönlands Küsten erscheint *Megaptera* im Sommer, und zwar die Hauptmasse im Mai und Juni, vermutlich auf der Wanderung nach Norden.

Aus diesen verschiedenen Nachrichten zieht GULDBERG den Schluß, daß es im Atlantischen Ozean verschiedene Stämme von Buckelwalen gibt, einen nordatlantischen und einen südatlantischen. Ersterer besucht die nordischen Küsten. Hier zerstreuen sich die Herden im Herbst, um die besten Futterplätze aufzusuchen. Viele ziehen nach Süden, andere bleiben im Norden. In dieser Zeit sind die Weibchen von den Jungen begleitet, bedürfen also einer großen Nahrungsmenge. „Weil nun die nordeuropäische Westküste von dem Golfstrom sehr begünstigt ist, findet wahrscheinlich ein Zweig des Hauptstammes noch genügend Nahrung im Spätherbst und Anfang des Winters an den norwegischen Küsten oder Meeresregionen.“ Im April und Mai ist *Megaptera* größtenteils aus den nordischen Walfangplätzen verschwunden. Die Unruhe in den vorangehenden Monaten wird als Unruhe infolge der Paarung gedeutet. Nachher, d. h. im Juni, wandern die Tiere nach Süden, obwohl sie genug Nahrung finden würden. Daran liegt ihnen aber scheinbar nichts, denn sie fressen jetzt offenbar nichts, wie auch der Weißwal, während der Zeit der Geburt.

Hieraus scheint klar hervorzugehen, daß bei den Wanderungen der Buckelwale die Fortpflanzung die Hauptrolle spielt.

Daß diese auch sonst bei Walwanderungen mit in Rechnung zu ziehen ist, zeigt der Grauwal (*Rhachianectes glaucus* COPE). Er lebt sonst an den amerikanischen wie asiatischen Küsten des Stillen Ozeans, ohne daß man bisher genau weiß, ob diese beiden „Stämme“ dauernd getrennt sind oder sich bei ihren nordwärts gerichteten Wanderungen, was wahrscheinlich nicht der Fall ist, im hohen Norden mischen. „Der Grauwal ist nämlich ein noch unregelmäßigerer Wanderer als die übrigen Bartenwale und ein ausgesprochener Küstenwal.“

„In den Sommermonaten versammeln sich die Grauwale in der Behringssee, wo ihnen reichliches Futter in der Sommerfrische geboten wird. . . . Im Herbst, in den Monaten Oktober und November, findet man diesen Wal wieder an den Küsten Oregons und dem nördlichen Teil Kaliforniens, indem die Wale dann wieder auf der Reise sind, und zwar um nach ihrem mehr subtropischen Winterkurort zu gehen.“

An der kalifornischen Küste, an der er nicht weiter nach Süden geht, als bis zum 20° nördlicher Breite, also in die mittlere Breite des Landes, hält er sich nach SCAMMON von November bis Mai auf; dort ist also sein Winterquartier. Die Weibchen gehen dann in die kleinen Lagunen an der flachen Küste hinein, um dort ihr Junges zur Welt zu bringen, während die Männchen meistens am freien Seestrände bleiben. . . . Auf der asiatischen Seite erscheint der Grauwal, nach ANDREWS, bei Ulsan, Südkorea, zu Ende November auf der Wanderung nach Süden und zwar zuerst trüchtige Weibchen, dann gemischte Schübe, aber immer unter Führung von Weibchen, und zuletzt im Januar, wenn der Durchzug zu Ende geht, nur Männchen. Die im November und Dezember gefangenen Weibchen sind allermeist hochtragend und zeigen große Eile auf der Wanderung, als ob sie fürchteten, nicht rechtzeitig ihre Wurfplätze zu erreichen, die sich offenbar zwischen den zahlreichen kleinen Inseln im äußersten Süden Koreas befinden. . . . Weiter südlich geht der Grauwal nicht nach ANDREWS, der auf seinen Reisen an den Küsten Chinas oder Formosas von Grauwalen nie etwas gesehen oder gehört hat.“ Hier steht die Südwärtswanderung deutlich im Zeichen der Fortpflanzung. Es geht dies besonders deutlich daraus hervor, daß die Grauwale in ihren südlichen Winterquartieren während der Wurfzeit nichts fressen. Dieses Festhalten an bestimmten Wurfplätzen ist um so merkwürdiger, als der Walfisch doch nicht etwa wie die Robben zur Wurfzeit das Meer verläßt, es ihm doch also, soviel wir es beurteilen können, ganz gleichgültig sein kann, in welcher Meeresbucht das Junge geworfen wird. Dabei ist dieses zähe Festhalten an den Wurfplätzen und den Wanderstraßen dahin und zurück für die Tiere höchst gefahrvoll. Denn seit Jahrhunderten lauern ihnen Eskimos wie Indianer an bestimmten Plätzen, wo sie regelmäßig vorbeikommen, auf und fallen über die wandernden Tiere her, ähnlich wie die Landbewohner über die wandernden Rentiere.

Über die Wanderungen des Grönlandwal (*Balaena mysticetus* L.) in dem Atlantischen Ozean haben wir schon durch HOLBÖLL (siehe oben S. 267) eingehende Nachricht. Hier sei nur ergänzend bemerkt, daß er auch im Stillen Ozean nicht weiter nach Süden geht als die Eisfelder im Winter reichen. Auch hier zeigt sich der Grönlandwal als ein Liebhaber des Eises, der sich stets in seiner unmittelbaren Nähe aufhält und je nach dem Schmelzen oder Wachsen des Eises nach Norden oder Süden wandert. Im Stillen Ozean findet man den Grönlandwal bei Beginn der Eisschmelze und unter Umständen sogar bis gegen den Sommer hin

im Ochotskischen Meer, später aber nicht mehr. „Daß sie vom Großen Weltmeere nach dem nördlichen Eismeer wechseln, also die Beringsstraße bei ihren Hin- und Herwanderungen wiederholt durchziehen, unterliegt keinem Zweifel. Wo die Grönlandwale im Winter sind, weiß man nicht.“ Ost-westliche Wanderungen scheint der Grönlandwal nicht auszuführen, so daß wir, da er im Norden Asiens fehlt, drei völlig getrennte Stämme unterscheiden können. 1. Einen östlichen, grönländisch-spitzbergischen, 2. einen westlichen, grönländisch-amerikanischen, 3. einen amerikanisch-asiatischen in der Beringsee und angrenzenden Teilen des Eismeeres. Auch bei dem Grönlandwal scheinen sich, wie bei so vielen Wandertieren, auf dem Zuge die alten Männchen von den jüngeren und den Weibchen zu trennen. An den bevorzugten Aufenthaltsplätzen treffen sie dann wieder zusammen.

Über die Wanderungen des grönländisch-amerikanischen Stammes erfahren wir von JENSEN, daß auch dessen Wanderungen vom Eis abhängen, dessen Rand er folgt. Im Hochsommer, den Monaten Juli und August, hält er sich hoch oben in der Baffinbai und in den Straßen zwischen den Inseln des arktischen Nordamerika auf. Im Herbst wandert er von hier nach Süden und Osten. Eine seiner Wanderstraßen führt längs der Westküste von Grönland. In Upernivik erschien er im Oktober, in Godhavn und Sukkertoppen im Dezember. Nach Upernivik kam er von Norden, nach Godhavn und den Gegenden weiter südlich wahrscheinlich von Westen, vielleicht nur, weil er auf dem Wege nach Süden nach Westen von Disko abgelenkt war, vielleicht auch, weil seine Wanderung teilweise an der Westküste der Baffinbai lag. Die mehr nördlich gelegenen Teile der Westküste, wie die Gegend von Upernivik, verließ er während der größten Kälte, d. h. im Dezember, aber er kehrte im April zurück und blieb bis zum Juli dort. Bei Godhavn und südlich davon blieb er den ganzen Winter, von Sukkertoppen wanderte er im März, von Godhavn im Juni fort.

Über den grönländisch-spitzbergischen Stamm schreibt JENSEN, daß er zwischen dem 80° und 65° nördlicher Breite lebt. Im frühen Sommer bewohnt er die See zwischen Grönland und Spitzbergen, nähert sich zur Zeit der Eisschmelze in den Monaten Juni und Juli der grönländischen Küste, wandert hier teils nach Norden, teils wurde er im Süden an der Küste Liverpools getroffen. Im Laufe des Herbstes schweiften er südwärts längs der Küste in deren Nähe. Wenn die Eisberge an der Küste festzufrieren begannen, wanderte er längs des Eisrandes nach Norden und Süden. Während des Winters lebt er wahrscheinlich am Eisrand des mehr südlichen Teiles der Ostküste, wandert mit dem Eisrand im Frühjahr nach Norden, so daß er April bei Spitzbergen erschien.

Zu dem von ESCHRICHT schon eingehend behandelten Grönlandwal ergänze ich noch nach GULDBERG, daß er gelegentlich sogar bis zum 58° nach Süden geht, also etwas weiter, als ESCHRICHT annahm. „In

früheren Zeiten, als er zahlreich in dem Meere zwischen Grönland und Spitzbergen auftrat, hielt er sich nach MERTENS (1671) im Frühling in den drei westlichen Teilen des Eismeres in der Nähe von Jan Mayen und Grönland auf, während er im Sommer nach dem Fahrwasser östlich von Spitzbergen sich zurückzog. Sein Winteraufenthalt ist unbekannt.“

Die seltene Mitteilung eines Wanderzuges verdanken wir BROWN, der 1875 einen südlich von Pauls Bay beobachtete: „Mehrere hundert Wale gingen nach Norden in einer zusammenhängenden Reihe und einige Tage nachher folgten ungeheure Massen von Walrossen. Sie gingen ohne Pause nach Norden, um das offene Wasser im Lancastersund zu erreichen, und kurz nachher war kein Tier zu sehen. Wie gewöhnlich bei den Cetaceen gehen auch die Polarwale gegen den Wind.“

In der Beringsee geht der Polarwal im Winter bis zum 55° nördlicher Breite und im Ochotskischen Meer bis zum 54° oder 53° nördlicher Breite. Im Sommer zieht er sich in das an die Beringstraße angrenzende Eismeer zurück.

Ganz allgemein geht der Polarwal nur bis zur Grenze des winterlichen Polareises nach Süden.

Neben dieser nord-südlichen Wanderrichtung scheint es gelegentlich auch eine quer durch das amerikanische Eismeer zu geben. Wenigstens sind an der Ostküste Sibiriens schon Polarwale gefunden mit holländischen Harpunen, die also bei Spitzbergen abgeschossen waren.

Diese regelmäßigen Wanderungen sind überhaupt ein Kennzeichen der Glattwale, zu denen der Grönlandswal gehört. Nach HECK haben allein diese Wanderungen sie vor völliger Vernichtung bewahrt. „Als Ursachen dieser Wanderungen lassen sich günstige Nahrungsgelegenheit, massenhaftes Vorkommen der oberflächlich schwimmenden Kleinnahrung im Zusammenhang mit einer gewissen Wasserwärme erkennen, und das Fortpflanzungsgeschäft, das allerdings auch wieder zum Verderben wurde, weil die Walmütter zur Niederkunft trotz aller Verfolgung immer wieder dieselben Küsten und Buchten mit stillem Wasser aufsuchten.“ Diese Gewohnheit des regelmäßigen Wanderns hat wohl auch der Nordkaper oder Biskayawal (*Balaena glacialis* BONNAT.) gehabt, der einst das Jagdobjekt der ältesten Walfänger, der Basken, war und heute fast völlig ausgerottet ist. Aber aus alten Berichten wissen wir, daß die Fangzeit im Golf von Biskaya in die Wintermonate, Oktober bis Februar, fiel. „Andererseits wurde der Nordkaper an den Küsten Islands und Norwegens und der ‚Black Whale‘ an der nordamerikanischen Ostküste von den Neuenglandstaaten aus im Sommer gejagt. Dadurch sind die Wanderungen dieses Wals klar bezeichnet.“ Der Nordkaper ist somit ein Küstenwal und das atlantische Gegenstück zu dem Grauwal des Atlantischen Ozeans. Und so scheinen auch beide Küsten je einen völlig getrennten amerikanischen und europäischen „Stamm“ zu besitzen, so daß

auch bei ihm nur nord-südliche aber keine ost-westlichen Wanderungen vorkommen.

Auch ein naher Verwandter, der Japanwal (*Balaena sieboldi* GRAY), führt ähnliche Wanderungen im Stillen Ozean aus, wie aus folgenden Beobachtungen hervorgeht. Im Sommer, d. h. April bis September, wird er an der Nordwestküste Amerikas gejagt, in Japan zwischen Ende Dezember und Anfang Frühling, dorthin kommt er dann von Norden. Zwischen Frühlingsanfang und Anfang Mai zieht er nach Norden. „Diejenigen Wale, welche die Winterkälte in den nordischen Meeren vermeidend nach Süden kommen, heißen (in Japan) Kudarikuyira = herabkommende Wale; die anderen, welche mit der Frühlingswärme nach den nördlichen Meeren ziehen, heißen Noborskujira = hinaufziehende Wale.“

Aus allen diesen Beobachtungen und Mitteilungen scheint mir folgendes hervorzugehen. Wir haben scheinbar unter den Walen, welche regelmäßig wandern — nicht alle scheinen das zu tun, z. B. die Delphine des Mittelmeeres nicht — drei biologische Gruppen zu unterscheiden.

1. Wale, die stets in mehr oder weniger großer Nähe um das Polareis herum leben. Ihre Wanderungen werden von dem jahreszeitlichen Vorrücken oder Zurückgehen des Polareises geregelt.

2. Küstenwale. Das sind Wale, die stets in mehr oder weniger großer Nähe der Küsten leben und nicht auf die Hochsee hinausgehen bzw. den Ozean kreuzen. Ihre Wanderungen erstrecken sich der Hauptsache nach in nord-südlicher Richtung. Natürlich kann beim Aufsuchen tief einschneidender Meerläufe für die diese Meere besuchenden Individuen die Wanderrichtung auch einmal für eine kurze Zeit eine ost-westliche werden.

3. Hochseewale. Diese leben zwar nicht immer in der Hochsee, kreuzen sie aber. Sie ziehen an der einen Ozeanküste nach Norden, hier im Sommerquartier löst sich der Zug auf, sammelt sich wieder gegen Ende des Sommers, zieht an der gegenüberliegenden Ozeanküste nach Süden, quert nun, aber ohne den Äquator zu überschreiten, den Ozean und kehrt dann auf der anderen Seite nach Norden zurück. Es entspricht dieser Kreis einer Strömung, wie wir sie in jedem größeren Meeresbecken treffen, z. B. in der Nordatlantis dem Kanarienstrom, Nordäquatorstrom und Golfstrom. Hierbei mögen denn auch gewisse Unregelmäßigkeiten vorkommen, indem z. B. mal ein Tier verschlagen wird, in eine andere Strömung kommt und nun den Äquator überschreitet.

Der Aufenthalt im Süden dient bei den beiden letzten Typen nur der Fortpflanzung, was um so klarer daraus hervorgeht, daß anscheinend während dieser Zeit nicht gefressen wird. Die Wanderung nach Norden wird dagegen, wie es scheint, auf der Suche nach Nahrung unternommen. Daß auch die Walfische zur Fortpflanzungszeit nicht fressen, ist ein sehr bemerkenswerter Zug, der sich wohl nur stammesgeschichtlich erklären läßt. Auch die Seehunde fressen zur Fortpflanzungszeit nicht. Bei ihnen



ist das aber erklärlich, sie gehen zur Fortpflanzung aufs Land, wo ihnen also ihre gewohnte Nahrung mangelt. Bei den Walfischen liegt ein solcher Grund nicht vor. Aber vielleicht ist ihre Enthaltbarkeit eine Erinnerung an jene erdgeschichtlich weit zurückliegenden Zeiten, wo die Walfische noch nicht so völlig ans Wasserleben angepaßt waren wie heute. Vielleicht gab es in ihrer Entwicklung auch einmal eine Zeit, wo sie noch regelmäßig zur Fortpflanzung ans Land kamen.

Übrigens teilen Robben und Walfische die Enthaltbarkeit zur Fortpflanzungszeit mit dem Bären. Liegt hier eine Konvergenzerscheinung oder Verwandtschaft vor? Daß zwischen Bären und Robben genetische Beziehungen bestehen, wird ja auch aus anatomischen Gründen von mancher Seite angenommen. Aber bei den Walfischen, die doch schon im Eozän völlig entwickelt waren, wird es doch wohl schwer, solche Beziehungen anzunehmen.

#### b) Die Wanderungen der Robben.

Wir haben hier schon die Robben erwähnt. Auch viele von ihnen führen regelmäßige Wanderungen aus. Meistens kennt man allerdings die Wanderwege nicht, weil die Robben am Lande an ihren Fortpflanzungsplätzen erlegt werden. Das sind ganz bestimmte Stellen an den Küsten oder einsamen Inseln, wo die Robben zu ganz bestimmten Zeiten mit großer Pünktlichkeit ankommen, sich zum Gebären der Jungen, zur Paarung und — ein neues Moment, das selbstverständlich bei den Walen fehlt — zum Überstehen des Haarwechsels aufhalten. Das Verhalten der Robben ist an verschiedenen solchen Plätzen sehr genau beobachtet und beschrieben worden. Ich gebe hier im Auszuge, soweit es für unsere speziellen Betrachtungen wichtig ist, einen neuen, besonders eingehenden Bericht wieder.

Über das Leben und Treiben der See-Elefanten auf den Kerguelen verdanken wir RING eingehende neuere Nachrichten, die sich aber ebenso wie auch das, was wir sonst von anderen Wohnplätzen erfahren, lediglich auf das Leben im Lande beziehen. Hier verhalten sich die See-Elefanten nicht anders, wie wir es noch von den Pelzseehunden hören werden. D.h. zunächst kommen die Männchen an, und zwar in den letzten Tagen des August und ersten Tagen des Septembers (3. September), zuerst wenige, dann vermehrt sich die Zahl stark im Laufe einer Woche. Die Männchen führen mehr halb spielerische Kämpfe aus. Nun kamen vom 11. September an in immer zunehmender Zahl die Weibchen, zuerst einzeln, dann in Gesellschaften. Um den Besitz entstehen ebenso wie um bevorzugte Lagerplätze nunmehr ernstliche Kämpfe. Am 24. September konnte die erste Geburt festgestellt werden. Die letzten Würfe fanden am 7. Oktober statt von einigen verspätet eingetroffenen Weibchen. Am 17. Oktober begann die Paarungszeit. Vom 6. November ab beginnen die Weibchen die Jungen zu verlassen, um ins Wasser zu gehen, woran

sie allerdings nach Möglichkeit von den Männchen, den „Sultanen“, gehindert werden. Sie scheinen sich aber zunächst in der Nähe der Inseln aufzuhalten, wohl um zu fischen und ihre vom Säugen erschöpften Kräfte wieder herzustellen. In dieser Zeit kommen sie wohl auch noch öfters an das Land, um ihre Jungen zu säugen. Nach Weihnachten kommen die Weibchen wieder ans Land, nunmehr in guter Verfassung „after their voyage of recuperation“, gesellen sich wieder zu den Bullen, die jetzt ihr Haar wechseln, bis Monat April „when the great exodus of the Elephant-seals took place“. Nachdem die Mütter im November die säugenden Jungen verlassen haben, bleiben diese unter Schutz und Aufsicht der alten Sultane. In dieser Zeit ziehen sich die Jungen, die auf dem Strand geworfen waren und bisher dort geblieben waren, zunächst auf die höher gelegenen, grünen Teile zurück, um sich gegen Ende des Monats wieder dem Wasser zu nähern. Sie wachsen in die Länge, verlieren aber an Fett. Die Sultane verschwinden gegen das Ende dieser Zeit gelegentlich einmal für ein paar Tage, wohl um zu fressen, und verlassen um den 10. Dezember herum mit ihren Jungen das Land. Im Monat Februar kommen dann diese Puppys zurück und haben bedeutend an Größe zugenommen.

Während der Fortpflanzungszeit haben die erwachsenen geschlechtsreifen Männchen einen Harem geschlechtsreifer Weibchen um sich gesammelt. Die noch nicht geschlechtsreifen älteren Tiere bilden Trupps, die aus jedem Alter und Geschlecht gemischt sind. Auch sie kommen zunächst mit den alten ans Land, verschwinden aber zu verschiedenen Zeiten, um zu fressen, kommen nach ungefähr 2 Monaten zurück, begeben sich ans Land und wechseln hier die Haare auf den Abhängen und Ebenen oberhalb des Strandes. Ende März oder Anfang April kommen die See-Elefanten wieder zum Strande herunter und sammeln sich dort in Banden und beginnen nun ihre vier- bis fünfmonatliche Wanderung im Meere. Wohin diese führt und ob die Geschlechter getrennt wandern oder die Banden aus beiden Geschlechtern gemischt sind; konnte nicht festgestellt werden.

Am 1. Juni war der Strand verlassen; einige See-Elefanten, Männchen und Weibchen, blieben allerdings zurück und überwinterten am Strande der Kergueleninseln. Vielleicht hat es sich um kranke Tiere gehandelt.

Ganz ähnlich verhalten sich die See-Elefanten in anderen Weltgegenden. Nach BREHM sei folgendes erwähnt: In Patagonien kommen die dortigen See-Elefanten im September und Oktober, oft schon im Juni, scharenweise an und ziehen Ende Dezember in südlicher Richtung wieder ab. An der Küste Kaliforniens halten sie sich zwar mehr oder weniger das ganze Jahr auf, aber doch hauptsächlich in den Monaten Februar bis Juni. „Auf das Land gehen sie, um sich zu paaren, die Haare zu wechseln und Junge zu werfen.“ Dies geschieht mit solcher Regelmäßigkeit, daß danach die kalifornischen Robbenschläger zufolge SCAMMON

unterscheiden: The pupping cow Season, d. h. die Kühe kommen ans Land, um zu gebären, the brown cow Season, d. h. die Kühe kommen ans Land, um das braune Haarkleid gegen das blaue zu vertauschen, the bulls and cow Season, die Paarungszeit, the march bull season, die Bullen kommen wegen des Haarwechsels ans Land.

Aus einem von TOWNSEND mitgeteilten Bericht vom Jahre 1811 über die jetzt ausgestorbene Herde von Tristan-da-Cunha sei hier angeführt: „Sea Elephants . . . are plenty and the pup yearly, coming up in the months of August and September for that purpose. About a month or five weeks they take the male and than go off to feed, and in six weeks come up and remain a month or two to shed their old coat and get a new one, and from that time are for the most part lying in them asleep. The males, however, stay off longes, as they of course require a longer period to feed.“

Von den übrigen Mitgliedern der Familie der Seehunde (*Phocidae*) scheinen nur die regelmäßige Wanderungen auszuführen, welche zirkumpolar am Eisrande wohnen. „Über die Wanderungen des küstenbewohnenden Walrosses wissen wir, wie überhaupt über die Lebensweise dieses Tieres, wenig. Ja es wird von einigen bezweifelt, ob sie überhaupt regelmäßige Wanderungen unternehmen. So meint BROWN, daß sie höchstens von einem Futterplatz zum anderen ziehen. Aber dieses Hin- und Herziehen soll mit den Jahreszeiten in Beziehung stehen. Es sind auch mehrfach wandernde Walrosse beobachtet worden. Ein Bericht ist schon oben (S. 279), bei den Walfischen wiedergegeben. Einen zweiten lasse ich aus Brehm nach JAMES MAC BAIN hier folgen, welcher an der Pondbucht (Baffinbai) unermeßliche Herden,“ sah, „welche dieselbe Straße zogen, wie ihnen wenige Tage vorausgegangene Nord- und Grönlandswale und entschieden auf der Reise begriffen waren. Viele Stunden lang schwammen sie vorüber, Tausende nach Tausenden, ohne zu rasten, ohne Nahrung zu nehmen, alle in derselben Richtung, dem Eingang des Lancasterundes zustrebend. Wenige Tage später war nicht ein einziges mehr zu sehen, ebenso wenig wie man vorher eines bemerkt . . . hatte.“

Besser sind wir über die Wanderungen der Sattelrobben (*Phoca groenlandica* FABR.) unterrichtet, welche sie in Verbindung mit dem Vorrücken oder Rückgehen des Eises ausführen: „Die Tiere leben in großen Scharen im offenen Meer,“ sagt BRASS, „wo sie große Wanderungen antreten, im Sommer nach dem Norden, im Winter nach dem Süden.“ Nach COLLETT unterscheiden die Norweger an ihren Küsten je nach der Zeit des Erscheinens und der Herkunft „Winterseehunde“ und „Russenseehunde“. Die ersteren sind wohlgenährt, kommen aus Spitzbergen, bringen den Winter in Norwegen zu und ziehen im Frühjahr wieder nach Norden. Die Russenseehunde kommen im April oder Mai aus dem Weißen Meere im abgemagerten Zustande an und kehren im Herbst wieder dahin zurück. Ähnliche Wanderungen sind nach BREHM von der Küste Grönlands be-

kannt. Die Sattelrobbe verläßt diese jährlich zweimal, um nach Norden zu wandern bis in die nördlichsten Teile der Davisstraße. Die Frühlingswanderung dauert von März bis Mai. Dann erscheint sie im abgemagerten Zustand wieder in Grönland, um das zweite Mal von Juli bis September nach dem Norden zu ziehen, wo sie nunmehr bei der Rückkehr sehr fett ist. Die Frühlingswanderung entführt in der Regel sämtliche Stücke, während der Herbstwanderung bleiben einzelne zurück. Wohin sie ziehen, ist ebensowenig bekannt, wie die tieferen Ursachen der Wanderungen, die aber jedenfalls mit der Nahrung oder dem Haarwechsel zusammenhängen, weniger mit der Fortpflanzung. Denn die Geburt der Jungen scheint an keine bestimmten Örtlichkeiten gebunden zu sein, da sie auf dem Eise stattfindet. JENSEN schreibt darüber: „Die Sattelrobbe lebt zu gewissen Zeiten fern vom Lande und erscheint zu anderen an der Küste und in kleinen Trupps. An der südlichen Westküste wird sie im September in gutem Zustande auf ihrer Wanderung längs der Küste nach Norden beobachtet. Im Oktober und November ist ihre Zahl am größten, beginnt im Dezember abzunehmen. Februar und März sind die Tiere verschwunden, indem sie von der Küste nach Westen zum Treibeis gewandert sind, auf dem sie ihre Jungen werfen. In nördlichen Teilen der Küste, besonders im Egedesmindedistrikt, bleiben sie, bis es friert, in milden Jahren den ganzen Winter. Im Mai, mehr im Norden im Juni, kehren die Herden im abgemagerten Zustand mit ihren Jungen auf der Jagd nach dem Kapelan zurück, bleiben an der Küste mit dem Kapelan bis Ende Juli, wo sie zusammen mit dem Kapelan verschwinden und im September zurückkehren.

Ähnliche Wanderungen vom Treibeis zur Küste führt auch die Klappmütze (*Cystophora cristata* ERXL.) aus. Sie ist mehr wie andere Robben ein Hochseetier, das auf die Meere um Grönland beschränkt ist. Sie lebt hauptsächlich auf dem Treibeis der Davisstraße und an der Ostküste. Zweimal im Jahrenähert sie sich dem Lande. April bis Juni halten sich die Tiere an der Südwestküste auf, sind dann fett und wohlgenährt, verschwinden im Juni, kehren aber abgemagert noch einmal im Juli für 3 oder 4 Wochen zurück. An der Südostküste kommen *C. cristata* in geringer Zahl im April von Norden her, verschwinden im Mai und kommen im Juli in größerer Zahl von Süden zurück und bleiben dann bis zum Herbst. Vielleicht handelt es sich hier wie bei den Walen um getrennte Stämme an beiden Küsten.

Vielleicht führt auch *Erignathus barbatus* O. FABR. Wanderungen aus. Wenigstens lesen wir bei JENSEN, daß er an der Südwestküste im Frühjahr mit dem Packeis erscheint. Dagegen lebt er an der Ostküste das ganze Jahr.

Andere Seehunde wandern nicht. Von der Ringelrobbe (*Phoca foetida* O. FABR.) und vom gewöhnlichen Seehund (*P. vitalina* L.) sagt JENSEN ausdrücklich, daß sie das ganze Jahr an derselben Stelle leben

und auch NEHRING, der die Seehunde der Ostsee eingehend behandelt hat, sagt nichts von Wanderungen. Offenbar werden Wanderungen nur von solchen Seehunden ausgeführt, deren Junge ein besonderes Jugendkleid haben, das sie am Schwimmen hindert. Deshalb müssen bei ihnen die säugenden Weibchen solange dem Wasser fernbleiben, bis die Jungen das Kleid gewechselt haben und damit schwimmfähig geworden sind.

Regelmäßige Wanderungen führen dagegen die Ohrenrobben (*Otariidae*) aus, die in ihrer Lebensart ganz den See-Elefanten gleichen. Auch sie sind Hochseetiere, welche nur zu gewissen Zeiten ihre Vermehrungsplätze, meist einsam gelegene Inseln oder Strandpartien, aufsuchen. Es besteht allerdings zwischen den einzelnen Arten insofern ein Unterschied, als sich von manchen, das sind die Seelöwen, auch außerhalb der Fortpflanzungszeit eine Anzahl in der Nähe der Vermehrungsplätze aufhält, während andere, wie der Seebär, diese völlig verlassen. Aber auch von den Seelöwen versammelt sich die Hauptmasse erst zur Fortpflanzungszeit, welche an den Küsten zu verschiedenen Jahreszeiten stattfindet, an der kalifornischen Küste Mai bis August, in dem weiter nördlich gelegenen Alaska Juni bis Oktober. In diesen Monaten werden auch die Jungen geworfen. In dieser Zeit nehmen die Alten, besonders die Männchen, wenig oder keine Nahrung, nur die Weibchen gehen zuweilen dem Fischfang nach. Auch bei ihnen kommen zuerst die Männchen an, suchen sich geeignete Plätze aus. Erst später kommen die Weibchen, um die dann heftige Kämpfe entbrennen. Erst wenn die Jungen schwimmen können, wird der Strand verlassen, auf dem höchstens einzelne zurückbleiben.

Genauer haben uns SCAMMON, ELLIOTT und BRASS über das Leben der Seebären unterrichtet. Danach kommen sie nur zur Fortpflanzung ans Land, reisen ihren Fortpflanzungsplätzen gemeinsam in großen Herden zu und verteilen sich erst an der Küste in verschiedene Herden. Über die Regelmäßigkeit des Erscheinens und Abziehens auf den Pribylowinseln berichtet ELLIOTT nach BREHM: Zunächst kommen die alten, mindestens sechsjährigen, also geschlechtsreifen Bullen in der Zeit von Anfang Mai bis zum 10. oder 12. Juni, zuerst einzeln, dann in immer stärkerer Anzahl, und kämpfen um die besten Plätze. Vom 12. bis 15. Juni erscheinen ebenfalls in immer wachsender Menge die Weibchen, bis die Hauptmasse vom 23. bis 25. Juni erscheint. Zwischen 8. und 10. Juli sind auch die letzten Nachzügler eingetroffen und auf die einzelnen Harems verteilt. Zwischen 10. und 15. Juli werden die Jungen geboren, einige verspätete auch bis in die ersten Augusttage hinein. An die Wurfzeit schließt sich gleich die Paarungszeit an, die mit Schluß des Augusts zu Ende geht. Nun verschwinden die alten Männchen. Mit ihrem Abzug hört alle Ordnung auf. Die jungen Männchen mischen sich unter die säugenden Mütter und die einzelnen, von den Sultanen getrennt gehaltenen Harems lösen sich auf. Gleichzeitig breitet sich die

ganze Herde über einen dreimal so großen Raum aus, wie sie vorher eingenommen hatte. Vom 8. bis 10. August beginnen die ersten Jungen ins Wasser zu gehen, ihnen folgen allmählich die übrigen, bis alle am 15. bis 20. September schwimmen gelernt haben. Nun ist die Landzeit zu Ende. In den letzten Oktobertagen nach Abschluß des Haarwechsels, spätestens am 1. November, verlassen die jungen, noch nicht fortpflanzungsfähigen, mehrjährigen Seelöwen die Inseln, allmählich folgen die noch jüngeren und die neugeborenen. Ende November sind auch diese abgezogen. Und nur einige wenige bleiben dauernd hier.

Ähnliches berichtet BRASS von den Kommodorski-Inseln, nur verschoben sich die Daten etwas. Danach kommt dort Ende Mai der Vortrab der alten Bullen an, Mitte Juni erscheinen die Weibchen. Ende September verlassen die alten Männchen, die fast nichts während der Landzeit gefressen haben, die Inseln. Mitte Oktober folgt ihnen die Masse der Weibchen, die auch während der ganzen Zeit eifrig dem Fischfang obgelegen haben, mit den Jungen. Die noch nicht fortpflanzungsfähigen jungen Männchen und Weibchen bringen gemischt mit einigen überalterten Männchen die Landzeit getrennt von den Harems zu. Den ganzen Winter leben nun die Seebären im offenen Meere. Hier hätte es nun möglich sein müssen, genaueres über ihre Wanderungen zu erfahren: „Die pelagischen Seehundsfänger hatten allmählich die Route herausgefunden,“ schreibt BRASS, „auf denen die Seehunde fast 9 Monate ihre Wanderungen ausführten, die sie fast 2000 Seemeilen weit führten und folgten ihnen namentlich längs der ganzen Küste von San Franzisko bis Prince William Sound.“ Leider wird nichts genaueres über das Verhalten der Seehunde auf der Hochsee mitgeteilt. Und jetzt, wo der Hochseefang verboten ist, dürfte es schwer sein, etwas darüber zu erfahren.

Ganz genau wie auf der nördlichen Erdhälfte leben die Seebären auch auf der südlichen. Nach einem Bericht im Brehm von der Insel St. Paul erscheinen hier zunächst einige alte Männchen um die Mitte April herum, dann mehrere und schließlich die Hauptmasse, aber alte und junge Männchen gemischt. Die alten nehmen die ihnen genehmen Plätze ein und verhindern die Jungen am Landen. Gegen den 15. Juni sind alle Männchen versammelt, nun erscheinen in immer steigender Zahl die Weibchen, die bis Mitte Juli alle Harems gefüllt haben. An welchen Daten das Land verlassen wird, erfahren wir nicht. Aber die Landzeit wird auch hier nicht länger wie 4 bis 5 Monate dauern.

## Schluß.

Aus der Betrachtung der Wanderungen der Säugetiere scheint hervorzugehen, daß sie, soweit die Landsäugetiere in Frage kommen, lediglich durch die Suche nach Nahrung veranlaßt werden. Alle anderen Er-

scheinungen sind sekundärer Art. Daß natürlich bei so einschneidenden Veränderungen, wie es zweimaliger jährlicher Wohnungswechsel ist, auch die Fortpflanzung angepaßt werden mußte, ist selbstverständlich. So fällt die Geburt so, daß sich die Tiere zu der Zeit an dem Orte befinden, wo ihnen die reichlichste Ernährung zur Verfügung steht. Das ist auf der Nordhalbkugel der Norden ihres Gesamtverbreitungsgebietes. Hierin ähneln sie den Zugvögeln, die sich ebenfalls im Norden ihres Verbreitungsgebietes fortpflanzen. Aber dem Wunsch, sich peinigenden Insekten zu entziehen, kann ich bei der Entstehung des Wandertriebes keine Bedeutung beimessen, höchstens mag dadurch das Ausmaß der Wanderungen gesteigert werden. Das kann sich aber nur auf einzelne Individuen beziehen, nicht auf die Gesamtheit. Denn wenn z. B. sich sämtliche Rentiere der Rentierbremse durch ihre Wanderungen entzögen, wären die Bremsen längst ausgestorben.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Seesäugetieren. Hier haben wir Wanderungen zu unterscheiden, die auf der Suche nach Nahrung unternommen werden, von solchen, die lediglich der Fortpflanzung dienen. Die Unabhängigkeit der Fortpflanzung von der Ernährung wird bei diesen Tieren gewährleistet durch das geringe oder ganz aussetzende Nahrungsbedürfnis in dieser Zeit. Dabei werden mit großer Regelmäßigkeit immer wieder dieselben Inseln oder Meeresgründe aufgesucht. Als Mittelstufe zwischen Wurfplätzen auf dem Lande, wie wir sie bei den Seebären und See-Elefanten kennen lernten, und denen im Meere, wie sie die Wale besitzen, kann man die weit von jedem Lande entfernt auf dem Packeis liegenden der grönländischen Sattelrobbe und Klappmütze ansehen.

### Literatur.

- BLASIUS, J. H.: Reise im europäischen Rußland in den Jahren 1840 und 1841. Braunschweig 1844.
- BRASS, EMIL: Aus dem Reiche der Pelze. Berlin (ohne Jahreszahl, 1911?). Verlag der Neuen Pelzwaren-Zeitung.
- BREHM, ALFRED: Tierleben. 4. Aufl. Die Säugetiere, bearbeitet von L. HECK und M. HILZHEIMER. Leipzig und Wien 1912—1916.
- BROHMER, EHRMANN, ULMER: Die Tierwelt Mitteleuropas. BROHMER: Die Säugetiere. Leipzig: Quelle & Meyer (ohne Jahreszahl, 1926?).
- COLLETT, R. (1): *Myodes lemmus* its habits and Migrations in Norway. In: Christiania Videnskabs-Selskabs Forhandling. 1895. Nr. 3.
- (2): Norges Pattedyr. Kristiania 1911/12.
- CORNELIUS, CARL: Die Zug- und Wanderthiere aller Thierklassen. Berlin 1865.
- DOFLEIN, FRANZ: Das Tier als Glied des Naturganzen. HESSE-DOFLEIN: Tierbau und Tierleben 2. Leipzig und Berlin 1924.
- ESCHRICHT, DANIEL FRIEDRICH (1): Zoologisch-anatomisch-physiologische Untersuchungen über die nordischen Waltiere. Leipzig 1843.
- (2): Om de nordiske Hvaldyrs geographiske Udbredelse in naerverende og i tidtjere Tid. In: Förhandlingler ved de skandinaviske Naturforskere. 5. Møde. Kjöbenhavn 1849.

- FISCHER, ADOLF: Menschen und Tiere in Südwest. Berlin und Stuttgart 1914.
- GLITSCH, CONSTANTIN: Beiträge zur Naturgeschichte von *Antilope saiga* PALLAS. In: Bull. Soc. hist. nat. Mosc. 1, 207—245. 1865.
- GULDBERG, GUSTAV: Über die Wanderungen verschiedener Bartenwale. In: Biol. Zentralbl. 23, 803—841. 1903. 24, 371—384 u. 391—399. 1904.
- HECK, LUDWIG, siehe BREHM.
- HESSE, R.: Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena 1924.
- HEUGLIN, TH.: Reisen nach dem Nordpolarmeer 3, 16. 1874.
- HILZHEIMER, M. und HAEMPEL, O.: Handbuch der Biologie der Wirbeltiere. Stuttgart 1913. 573—577.
- HINTON, MARTIN A. C.: Monograph of the voles and lemmings (*Microtinae*) Living and extinct. 1, 192. London 1926.
- HORNADAY, WILLIAM T.: The extermination of the American Bison. The Report of National Museum, Washington 1887.
- JÄCKEL, J. A.: Über die Verbreitung von *Vesperugo Nilssonii* KEYS. et BLAS. und ihre Eigenschaft als Wandertier. Der Zoologische Garten 21, 237 bis 243. 1880.
- JENSEN, AD. G.: The Fauna of Greenland. Sep. aus Greenland 1.
- KÜKENTHAL, WILLY: Die Wale, eine biologische Skizze. In MEERVARTH und SOFFEL: Lebensbilder aus der Tierwelt. Leipzig: R. Voigtländer (ohne Jahreszahl).
- KOBELT, W.: Die Verbreitung der Tierwelt. Leipzig 1902. 438—446.
- KREMENTZ: Der Bär. Berlin 1888.
- LANTZ, E. DAVID: Raising deer and other large Game animals in the United States. U. S. Department of Agriculture. Biological Survey. Bulletin Nr. 86. Washington 1916.
- LECHE: Der Zoologische Garten 14, 64. 1873.
- LIVINGSTONE, DAVID: Missionsreisen in Südafrika. Deutsch von LOTZE. 1, 130ff. Leipzig 1858.
- LOEWIS, O. V.: Die wildlebenden Haartiere Livlands. Der Zoologische Garten 1880. 135—142, 171—175, 196—201, 261—267, 303—310.
- MIDDENDORF, ALEXANDER, TH. V.: Reise in den äußersten Norden und Osten Sibiriens. 4, Heft 2. Die Tierwelt Sibiriens. St. Petersburg 1875. 1135ff. (Literatur).
- MILLER, GERRIT S.: Catalogue of the Mammals of Western Europe (Europe exclusive Russia). London 1912.
- MURPHY, R. C. und NICHOLLS, J. T.: The Bats. Science Bull. 2, Nr. 1. Museum of Brooklyn Institute 1923 (Jahrg. 1928). 193—201.
- NEHRING, A. (1): Die Seehundsarten der deutschen Küsten. Mitt. der Sekt. f. Küsten u. Hochseefischerei 1887. Nr. 2—4.
- (2): Über Tundren und Steppen der Jetzt- und Vorzeit. Berlin 1890. S. 24.
- NELSON, E. W.: Report upon Nat. Hist. Collections made in Alaska. Washington 1887.
- NOACK, TH.: Weidmann 22, 40.
- PALLAS, P. S. (1): Novae Species e Quadrupedum e Glirium ordine. Erlangen 1778.
- (2): Neue nordische Beiträge 1, 24.
- PASSARGE, L.: Aus dem Tierleben der mittleren Kalahari. Naturwiss. Wochenschr. 1905. N. F. Bd. IV.
- PETERS, WILHELM: Über das Wandern der Tiere. Berlin 1867.



- PFIZENMAYER, E. W.: Zwei vorderasiatische Wildschafe. Carl Hagenbecks illustrierte Tier- und Menschenwelt 3, Heft 1. 1928.
- PLESKE, TH.: Übersicht über die Säugetiere und Vögel der Kolahalbinsel. St. Petersburg 1884.
- PREBLE, EDUARD A.: Report on Condition of Elk in Jackson hole, Wyoming, in 1911. U. S. Departement of Agriculture. Biological Survey. Bull. Nr. 46. Washington 1911.
- RADDE: Reise im Süden von Ostsibirien 1, 54.
- RING, T. P. A.: The Elephant seals of Kerguelen. Proc. of the Roy. Soc. of London (A.) 1923. 431—443.
- SCAMMON: Proc. of the Acad. of Natural Sciences of Philadelphia. April 1869. 61—63.
- SCHLOTT, MARTIN: Zur Fledermausforschung in Schlesien. Aus der Heimat 1928 S. 193ff.
- SCHNEIDER, GUSTAV: Ergebnisse zoologischer Forschungsreisen in Sumatra. Zool. Jahrb., Abt. f. Systematik 23, 1—172. 1906.
- SCHRENK, GUSTAV ALEXANDER: Reise nach dem Nordosten des europäischen Rußland. Dorpat 1848. Heft 1, S. 305 u. 335ff.
- SOFFEL, KARL: Bilderatlas zur Zoologie der Säugetiere. Leipzig: R. Voigtländer 1921.
- TOWNSEND, CHARLES HASKINS: The Northern Elephant Seal. Zoologica. New York 1912. 173.
- TSCHENETT, K.: Das Murmeltier, eine jagdzoologische Monographie. Klagenfurt 1911. Als Sonderdruck aus der Zeitschrift „Weidmannsheil“.
- TSCHUDI, F. v.: Das Tierleben der Alpenwelt. Leipzig 1860.
- VOLZ: Zur Kenntnis der Suiden Sumatras. Zool. Jahrb., Abt. f. Systematik 20, 526. 1904.
- WOOD, FRANK ELMER: A study of the mammals of champaign county, Illinois. Bull. of the Illinois State Laboratory of Natural History, Urbana, Illinois, U. S. A. 18, 1910. Article 5.

# Das Determinationsproblem<sup>1</sup>.

Von O. MANGOLD, Berlin-Dahlem.

Zweiter Teil.

## Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere in der Entwicklung.

Mit 45 Abbildungen.

### Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung . . . . .	292
II. Allgemeines über die Entwicklung der Extremitäten . . . . .	292
III. Methodik und Begriffe . . . . .	292
IV. Amphibien . . . . .	295
A. Normalentwicklung und Kinematik . . . . .	295
1. Urodelen. Vorderextremität . . . . .	295
2. Anuren . . . . .	299
B. Spezielle Fragen der Determination . . . . .	301
1. Der Zeitpunkt der Determination der Anlage zu Extremität und zu Vorder- bzw. Hinterextremität . . . . .	301
2. Die Verbreitung der Potenz Vorderextremität (Determina- tionsfeld und Reaktionsfeld) . . . . .	304
3. Die Bedeutung des Ecto- und Mesoderms bei der Determina- tion der Extremität . . . . .	307
4. Der Determinationsablauf in der Anlage oder Knospe der Extremität. Determination der Lateralität . . . . .	308
a) <i>Amblystoma</i> . . . . .	308
α) Der Determinationszustand der Anlage im frühen Schwanzknospenstadium . . . . .	308
Orientierung der Achsen im Experiment und ihre Determinations . . . . .	308
Fehlerquellen (Verdoppelung und Rotation) . . . . .	310
Achsendetermination und Seitenqualität . . . . .	313
Experimentelle Fundamente der Schlüsse HARRISONS . . . . .	315
β) Der Zeitpunkt der Achsendetermination der Anlage . . . . .	322
<i>Amblystoma punctatum</i> . . . . .	322
<i>Amblystoma tigrinum</i> . . . . .	325
b) <i>Triton taeniatus</i> . . . . .	325
c) <i>Pleurodeles Wallii</i> . . . . .	328
d) Anuren . . . . .	328
α) Experimente an der Vorderextremität . . . . .	328
β) Experimente an der hinteren Extremität . . . . .	328
Die Determination der Anlagachsen der Hinter- extremität im späten Schwanzknospenstadium . . . . .	328
Die Determination der Seitenqualität der hinteren Extremität im Knospenstadium . . . . .	328
Determinations der Achsen . . . . .	330
Die <i>ml</i> -Achse . . . . .	330
<i>Dv</i> - und <i>ap</i> -Achse. Querschnittsdetermination . . . . .	332

<sup>1</sup> Fortsetzung der Arbeit in Bd. III.

	Seite
e) Die Extremitätenanlage, ein „harmonisch-äquipotentielles System“ . . . . .	334
f) Die Lokalisation und Wirkung der determinierenden Ursachen bei den Extremitätentransplantationen . . .	336
g) Die Regulation der Stellung der Extremität durch Rotation	342
5. Die Induktion von Extremitäten . . . . .	344
a) Homogenetische Induktion . . . . .	345
b) Heterogenetische Induktion . . . . .	347
6. Schulter- und Beckengürtel . . . . .	349
Normalentwicklung und Kinematik . . . . .	349
<i>Amblystoma</i> . . . . .	350
<i>Triton</i> . . . . .	353
Anuren, speziell <i>Bombinator</i> . . . . .	353
7. Causale Zusammenhänge zwischen den Anlagen der freien Extremität und des Schultergürtels . . . . .	354
8. Kinematik und Determination der Extremitätenmuskulatur	356
a) Herkunft der Anlagen der Muskeln . . . . .	356
b) Vorderextremität . . . . .	356
c) Hinterextremität . . . . .	357
d) Herkunft und Determination besonderer Muskelgruppen der Extremität . . . . .	358
V. Vertebraten außer Amphibien . . . . .	361
A. Experimente an der Selachierflosse . . . . .	361
B. Experimente an der Extremität der Vögel . . . . .	363
Normalentwicklung . . . . .	363
Ausbreitung des Extremitätenfeldes . . . . .	364
Determination der Qualität Vorder- und Hinterextremität	364
Determination zu Extremität und Determination der Abschnitte. . . . .	364
Schulter- und Beckengürtel. . . . .	366
Form der Skelettindividuen. . . . .	366
C. Experimente an der Extremitätenanlage von Säugetierembryonen	367
VI. Probleme von allgemeiner Bedeutung, welche an der Extremität experimentell bearbeitet wurden . . . .	367
A. Verdoppelungen. Symmetriegesetze . . . . .	367
1. Vorkommen und Grad der Extremitätenverdoppelung . .	367
2. Ursprung der Vielfachbildungen . . . . .	368
3. Extremitäten in symmetriefreier Ordnung . . . . .	369
4. Extremitäten in symmetrischer Ordnung . . . . .	371
Symmetriegesetze. Lage der Symmetrieebene, Lokalisation der Individuen der Mehrfachbildungen . . . .	371
Verbreitung spiegelbildlicher Mehrfachbildung . . . .	375
Ursachen spiegelbildlicher Mehrfachbildung (Zentrenhypothese, Symmetriehypothese, Bruchdreifachbildung gegenseitiger Einfluß benachbarter Anlagen) . . . .	376
Verlust der Symmetrieordnung . . . . .	380
B. Die Bedeutung des Nervensystems für die Entwicklung der Extremität . . . . .	381
C. Die Funktion als determinierender Faktor bei der Bildung der Extremität, speziell des Skeletts. (Funktionelle Struktur und funktionelle Anpassung) . . . . .	385
D. Die Determination des Wachstums der Extremität . . . .	388
E. Äußere Bedingungen und Entwicklung der Extremität . . .	394
Literatur . . . . .	394

## I. Einleitung.

Die Extremitäten, speziell diejenigen der Amphibien, waren von jeher ein Lieblingsobjekt der experimentellen Forschung. Früher dienten sie hauptsächlich zur Beantwortung von Fragen der Regeneration; seit der Transplantation von undifferenzierten Knospen an Anurenlarven durch BRAUS (1903 und später) und BANCHI (1904—1906) bilden sie aber auch ein dankbares Studienobjekt für Fragen der Ontogenie. In diesem Aufsatz sollen nur die letzteren behandelt werden. Dabei sind zu unterscheiden Fragen, welche sich mit der Entstehung und Determination der Extremität speziell befassen, und Fragen allgemeiner Bedeutung, für die das Experiment an der Extremität nur den Prüfstein abgibt. Solche sind z. B. die Bedeutung des Nervensystems für die Entwicklung, die Determination des Wachstums, die Bedeutung der Funktion für die Entwicklung, die Doppelbildungen u. a. Die vorliegende Abhandlung befaßt sich mit den speziell die Entwicklung der Extremität betreffenden Fragen. Da die meisten Experimente an Amphibien ausgeführt sind, werden die Amphibien zunächst in einem eigenen Kapitel (II) behandelt und die übrigen Wirbeltiere in einem weiteren Kapitel (III) zusammengefaßt. Die Fragen allgemeiner Bedeutung sollen mehr oder weniger unvollständig besprochen und im Kapitel IV zusammengestellt werden. Später ist eine zusammenfassende Behandlung derselben vorgesehen. Der Einfluß der Extremitäten auf die Entwicklung des Nervensystems ist im Determinationsproblem I (MANGOLD 1928a) schon dargestellt worden.

## II. Allgemeines über die Entwicklung der Extremitäten.

Die paarigen Extremitäten (BRAUS 1906d) entstehen im allgemeinen als frontale Leisten oder Falten, welche durch Verdickungen des Ectoderms und der Somatopleura gebildet werden. Eine mehr oder weniger ausgeprägte Kontraktion des Materials führt zur Extremitätenknospe (Amnioten). Bei den Amphibien entsteht sofort eine Knospe. Die Extremitätenanlage erhält in vielen Fällen noch einen Materialzuschuß von den ventralen Fortsätzen der Myotome, welcher für die Bildung der Muskulatur Verwendung findet. Die Differenzierung des Extremitätenskeletts erfolgt, indem sich der Vorknorpel als Verdichtung des Mesenchyms anlegt, indem in diesem separate Verknorpelungszentren auftreten, die, anfangs gleich groß, durch verschiedenes Wachstum die verschiedenen Individuen des Knorpelskeletts liefern, und indem schließlich die Knorpel durch Ausbildung von Ersatzknochen verknöchern. Am Skelett der paarigen Extremität unterscheiden wir dann: das *Zonoskelett* (Schulter- und Beckengürtel), das *Stylopodium* (Oberarm und Oberschenkel), das *Zeugopodium* (Unterarm und Unterschenkel) und das *Autopodium* (Hand und Fuß); im Autopodium wiederum das *Basipodium* (Carpus und Tarsus), das *Metapodium* (Metacarpus und Metatarsus) und das *Acropodium* (Pha-

langen). Die Verknorpelung erfolgt im allgemeinen in proximodistaler Richtung, genauer in der zeitlichen Reihenfolge: Stylopodium → Zeugopodium → Meta- und Acropodium → Basipodium. Dabei kann die radiale bzw. die tibiale Seite (Urodelen, Hühnchen und andere) oder die ulnare bzw. fibulare Seite (Anuren, Reptilien, Mensch) in der Differenzierung etwas voraus sein. Der Gürtel differenziert sich im allgemeinen nach dem Stylopodium. Die primäre Stellung der Extremität entspricht der der frontalliegenden Extremitätenleisten. Dabei liegt, mit Beziehung auf den Körper betrachtet, *radial* bzw. *tibial* cephal, *ulnar* bzw. *fibular* caudal, die *Extensor*seite dorsal und die *Flexor*- bzw. *palmar*e Seite ventral. Den radialen und tibialen Bezirk nennt man häufig *präaxial*, den ulnaren und fibularen *postaxial*. Die Orientierung erfährt jedoch beträchtliche Abwandlungen von dieser Grundstellung durch Drehungen, und zwar können die Drehungen die ganze Anlage mit oder ohne Gürtelanlage betreffen oder sich innerhalb der freien Extremität in den Gelenken bzw. zwischen den Gelenken vollziehen (Näheres siehe bei BRAUS 1906d, S. 247 ff.). Die Vorderextremität entwickelt sich im allgemeinen, ausgenommen bei den Anuren, etwas früher als die Hinterextremität.

Mehr ins einzelne gehende Angaben über die Normalentwicklung, mit besonderer Berücksichtigung der experimentell bearbeiteten Objekte und Fragen, werden in den folgenden Kapiteln noch gemacht werden.

### III. Methodik und Begriffe.

Die experimentelle Analyse erfolgte mittels der Defekt- und Transplantationsmethode. Zur Charakteristik des Implantationsortes und der Orientierung der Extremität sind von HARRISON eine Anzahl von Begriffen eingeführt worden, die sich eingebürgert haben (vgl. Abb. 1 und 2). Er nennt eine Transplantation:

„*orthotop*“ (O), wenn die transplantierte Extremitätenanlage wieder an die Stelle einer Extremitätenanlage kommt;

„*heterotop*“ (H), wenn sie an einen normalerweise keine Extremität entwickelnden Bezirk gelangt;

„*homopleural*“ (hompl.), wenn Entnahme- und Implantationsort auf derselben Embryoseite,

„*heteropleural*“ (hetpl.), wenn sie auf verschiedenen Embryoseiten liegen.

In der scheibenförmigen Extremitätenanlage (Abb. 1, 2) denkt sich HARRISON drei Achsen parallel zu den Körperachsen gelegt: Die dorso-ventrale Achse (*dv*), die cephalo-caudale Achse (*ap* = antero-posterior) und die proximo-distale Achse (*ml* = medio-lateral). Bei der Transplantation kann die Orientierung der Achsen in bestimmter Weise vorgenommen werden. Bleibt die dorso-ventrale Achse normal orientiert, d. h. grenzt dorsales Wirtsmaterial an dorsales Material der Anlage, so nennt man

die Orientierung „*dorsodorsal*“, abgekürzt *dd*; wird die dorsoventrale Achse um 180° gedreht, so nennt man die Transplantation „*dorso-ventral*“, abgekürzt *dv*. Entsprechend ist eine Transplantation „*antero-anterior*“ (*aa*) und *medio-medial* (*mm*) bzw. *antero-posterior* (*ap*) und *medio-lateral* (*ml*), wenn die antero-posteriore und medio-laterale Achse dem

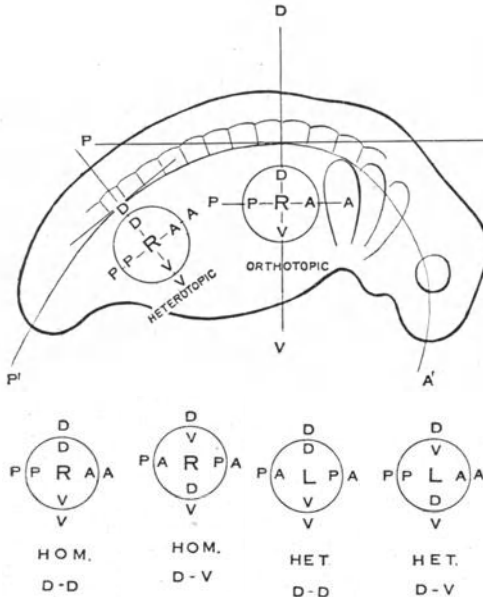


Abb. 1. Schema zeigt die Lage und Orientierung der Anlage der Vorderextremität von *Amblystoma* im Schwanzknospenstadium (Stad. 29) im normalen Fall (vorderer Kreis) und im Experiment, bei orthotoper Transplantation (Einpflanzung an normaler Stelle, vorderer Kreis) und heterotoper Transplantation (Einpflanzung an abnormer Stelle, hinterer Kreis). Die *DV*- und *AP*-Achsen sind normalerweise parallel zu der dorsoventralen bzw. cephalocaudalen Achse des Embryos. Sie werden bei bestimmten Transplantationen in bestimmter Weise orientiert. Die unten stehenden Kreise geben 4 Anlagen bei verschiedener Orientierung der *DV*- und *AP*-Achse und bei normal orientierter *ML*-Achse. Sie müssen in die rechte Seite des Embryos hinein gedacht werden. (*Hompl. dd, aa, mm*; *Hompl. dv, ap, mm*; *Hetpl. dd, ap, mm*; *Hetpl. dv, aa, mm*.) Der Buchstabe (*R*) oder links (*L*), diejenigen innen an der Peripherie die Bezirke der Anlage und die auf der Außenseite der Peripherie die benachbarten Bezirke des Embryos (dorsal *D*, ventral *V*, anterior *A*, posterior *P*). (HARRISON 1925, Abb. 10.)

so nennt sie HARRISON „*harmonisch*“; entsteht eine solche der anderen Seite, so ist sie „*disharmonisch*“. Sehr präzise sind hier auch die Ausdrücke GRÄPERS „*wirtsseitenrichtig*“ und „*wirtsseitenverkehrt*“ oder „*herkunftsseitenrichtig*“ und „*herkunftsseitenverkehrt*“, die ihre Definition in sich tragen. Die klaren Ausdrücke SPEMANNs „*ortsgemäß*“ und „*herkunftsgemäß*“ decken die Bedürfnisse bei den Extremitätentransplantationen nur teilweise.

Implantationsort entsprechend (orts-gemäß) bzw. um 180° gedreht sind. Transplantation mit Inversion der proximo-distalen Achse nennt GRÄPER (1922b, S. 588) „*reverse*“ Transplantationen. MILOJEVIĆ (1924) hat diesen Begriffen noch „*homonom*“ und „*heteronom*“ hinzugefügt. Homonom bezeichnet die Transplantation einer Vorderextremität an die Stelle einer vorderen oder einer Hinterextremität an die Stelle einer hinteren, heteronom die Transplantation einer Vorderextremität an die Stelle einer hinteren und umgekehrt. — Wenn aus dem Transplantat eine der Implantatseite entsprechende Extremität entsteht,

Für die Charakteristik der Art und Orientierung der Extremitäten nach der Transplantation dienen eine Reihe von Kriterien, z. B. die Proportion der Extremitätenabschnitte, die Zehenzahl, die Art und Reihenfolge der Entstehung der Zehen, die Pigmentierung, die Richtung der auswachsenden Knospe, die distale Abplattung der Knospe in Richtung der Extensor-Flexor-Achse, die Biegung der Zehen nach der Flexorseite und anderes mehr. Im Zweifelsfall läßt sich auf Querschnitten die Flexorseite durch ihren stärkeren Muskelbelag zuverlässig von der Extensorseite unterscheiden.

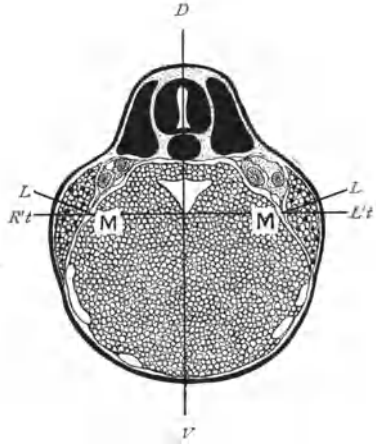


Abb. 2. Querschnitt durch die Vorderextremitätenregion einer *Amblystoma*-Larve (Stad. 36); er zeigt die Lage der Extremitätenanlage in der Körperwand und die Beziehung der dorsoventralen ( $DV$ ) und transversalen ( $R'L'$ ) Achsen. Die proximodistale oder mediolaterale Achse (Achse des Auswachsenden) der Anlage ( $ML$ ) ist im kleinen Winkel zur Transversalachse geneigt. (HARRISON, 1925 Abb. 3.)

#### IV. Amphibien.

Da hier sehr viele Experimente vorliegen, die eine intime Kenntnis der normalen Entwicklung der Extremität verlangen, wird vor dem Eintritt in die Darstellung der Experimente für die Urodelen die Entwicklung der Vorderextremität und für die Anuren die der Hinterextremität, soweit notwendig, geschildert. Auf die Entwicklung der Muskulatur wird auf S. 356 näher eingegangen werden.

#### A. Normalentwicklung und Kinematik.

##### 1. Urodelen. Vorderextremität.

Zu Beginn der Gastrulation liegt das mesodermale Material der präsumtiven Vorderextremität nach den Versuchen mit lokaler Vitalfärbung von W. VOGT (1926) rechts und links an der Grenze von präsumtivem Mesoderm und Entoderm etwas dorsal des frontal durch die Eiachse gelegenen Meridians (siehe bei MANGOLD, Determinationsproblem I, S. 154, Abb. 1 b Ex.). Während der Gastrulation wandert es ins Innere des Keimes. Im Schwanzknospenstadium bildet die Extremitätenanlage ungefähr eine kreisrunde Scheibe (Abb. 1) ventral der Vorniere und der Urwirbel 3 bis 6. Sie besteht aus dem bedeckenden Ectoderm und der unterlagernden Somatopleura. Äußerlich sichtbar wird sie erst am gerade gestreckten schwimmenden Embryo als ein kleines Knötchen hinter den noch kurzen Kiemenstämmchen und ventral der Vorniere (Abb. 3 b). Sie wächst, an die Embryoseite angelegt, zapfenförmig in dorso-caudaler Richtung aus (Abb. 3 b—d), plattet sich in ihrem Distalteil entlang

einer Ebene ab (Abb. 3f), die mit der Medianebene des Embryos einen Winkel von  $45^\circ$  bildet und diese dorsal in einer Parallele zur Längsachse

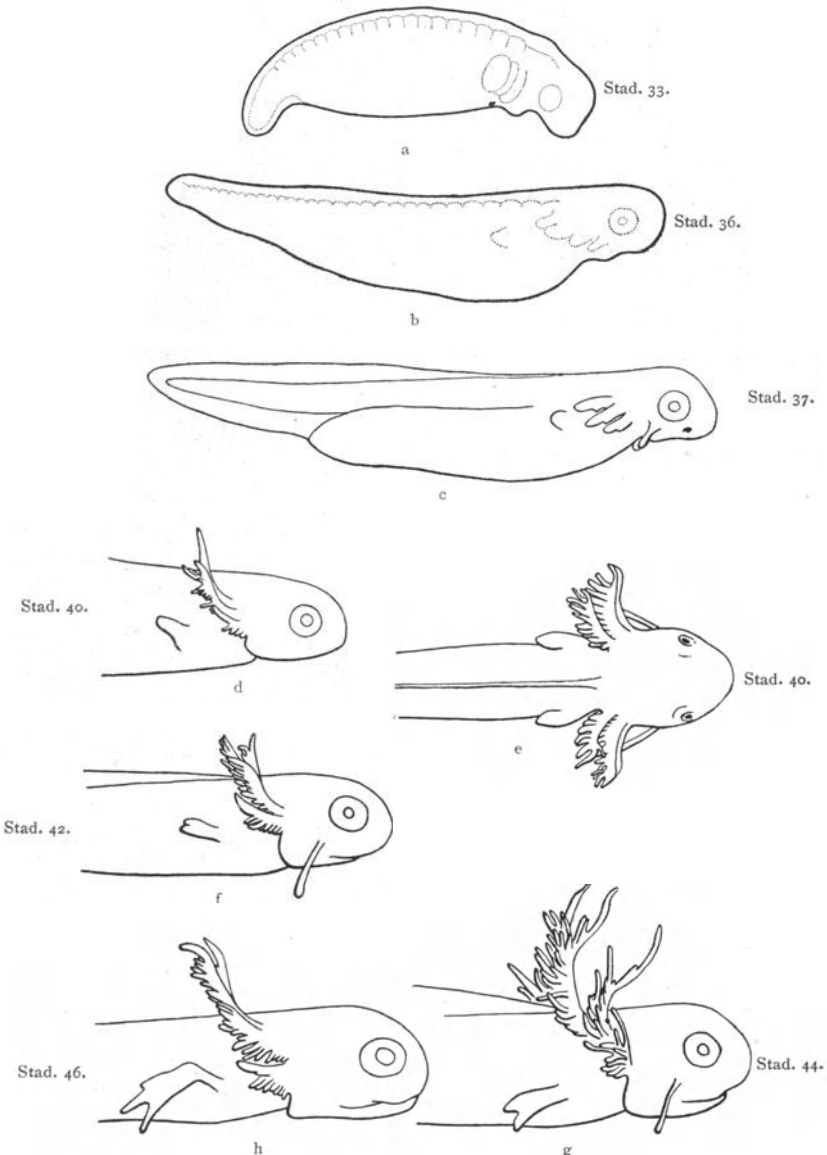


Abb. 3 a—h. Normale Embryonen von *Amblystoma punctatum* bestimmte Entwicklungsstadien darstellend und die Form und Stellung der sich entwickelnden Vorderextremität zeigend. (Zusammengestellt nach Arbeiten von HARRISON, besonders 1918, Abb. 4—9.) Weitere Stadien siehe Abb. 11, 13 und 15.

schneidet. Aus der dabei entstehenden Platte entwickeln sich die erste und zweite Zehe; erstere liegt ventrolateral, letztere dorsomedian. Nun



richtet sich der Extremitätenstummel ein wenig ventrocaudal und torziert, bis die Zehenplatte parallel zur Medianebene des Embryos eingestellt ist (Abb. 3g). Während weiterhin die gesamte Extremität sich streckt, entstehen auf der dorsalen Seite nacheinander die dritte und vierte Zehe, und es bildet sich das Ellbogengelenk. An diesem knickt sich die Extremität etwas ventral- und medianwärts ein (Abb. 3h). Im Stadium mit drei Zehen zeigt damit die Extremität folgende Orientierung zum Körper: Sie ist ventro-caudal gerichtet, ihre Plantarseite zeigt dem Körper zu, die Extensorseite ist ihm abgewandt, die ulnare Seite liegt dorsal und die radiale ventral. Bis zu diesem Stadium sind Stellung und Form der Extremität von Wachstumsvorgängen bedingt worden. Die endgültige Stellung, bei der die Extremität nach vorn gerichtet und mit der Handfläche dem Boden aufgesetzt ist, kommt durch Drehung im Schultergelenk und Muskelkontraktion im Ellbogengelenk zustande.

Verteilung des Anlagenmaterials in der Vorderextremität: In der kreisförmigen Anlage des Schwanzknospenstadiums wurde von SWETT (1922, 1923) die prospektive Bedeutung der mesodermalen Anlagebezirke untersucht. Das Experiment ist nicht einfach. Von der Extremitätenanlage eines mit Nilblausulfat gefärbten Keimes wird das Ectoderm vorsichtig abgezogen und durch ungefärbtes ersetzt. Nach 2—3 Stunden ist dieses gut eingeeilt. Nun wird ein bestimmter Bezirk dieser Anlage, bestehend aus ungefärbtem Ectoderm und gefärbtem Mesoderm, in einen ungefärbten Keim eingepflanzt, dem der entsprechende Teil der Anlage exstirpiert worden ist. Weiterhin wird das Schicksal des gefärbten Mesoderms verfolgt. Das Ergebnis dieser Experimente SWETTS ist von HARRISON (1925) schematisch dargestellt worden. In Abb. 4a sehen wir auf eine rechte Anlage zur Zeit der Operation mit verschiedenen markierten Quadranten. Abb. 4b zeigt die zapfenförmige rechte Extremität von der rechten Seite, Abb. 4c einen Querschnitt durch diese Extremität vom Kopf des Embryos aus gesehen, und schließlich gibt die Abb. 4d einen Querschnitt durch eine rechte Extremität nach erfolgter Torsion (vgl. Abb. 3g und h). Das Kreuz in den Abb. 4c und d gibt jeweils die Achsen des Embryo an. Die Zeichnungen lassen nun folgende Materialverteilung erkennen: Der dorso-caudale Quadrant der scheibenförmigen Anlage bildet den Flexor- und Ulnarbezirk der Extremität und greift zudem distal auf den Extensor- und Radialbezirk über; der dorsocephale Quadrant bildet die Hauptmasse der Extensorbezirke (proximal) und einen feinen Streif im peripheren Radialbezirk; der ventrocephale Quadrant liefert in der Hauptsache Material zum Schultergürtel und nur einen feinen Streifen zum proximalen Bezirk der radialen Partie; der ventro-caudale Quadrant beteiligt sich an der Bildung der Extremität offenbar überhaupt nicht, sondern nur an derjenigen des Schultergürtels. Die Angaben über die Schultergürtelanlage stehen im Einklang mit entsprechenden von DETWILER (1918), über die S. 349 genauer berichtet

wird. Die ulnoradiale Achse verläuft im Operationsstadium offenbar von dorsocaudal nach ventrocephal und bildet mit der dorso-ventralen Richtung des Embryos ungefähr einen Winkel von  $45^\circ$ . Diese Richtung wird wahrscheinlich bis zu der nach der Anlage der ersten zwei Zehen stattfindenden Torsion eingehalten; nach letzterer verläuft die ulnoradiale Achse parallel zur dorsoventralen des Embryos (Abb. 4d) und

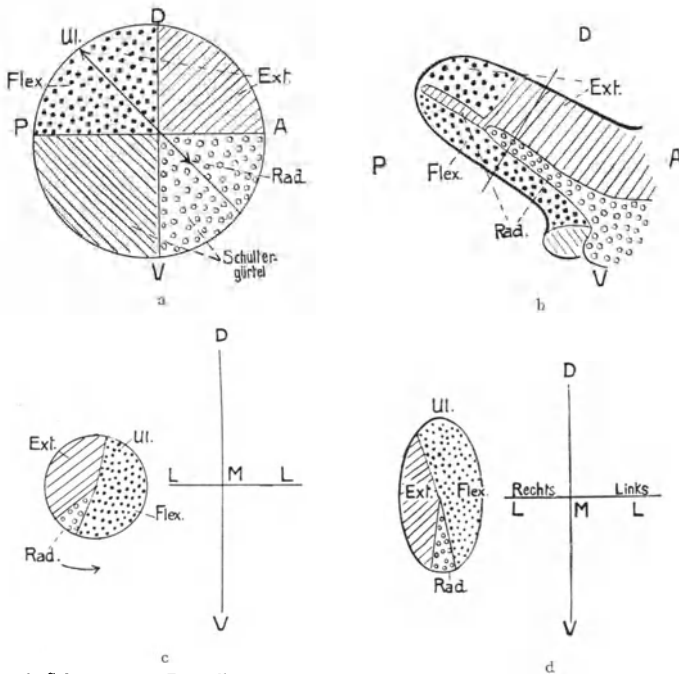


Abb. 4 a—d. Schemata zur Darstellung der Achsenbeziehungen und der Verwendung des mesodermalen Anlagenmaterials, zusammengestellt nach Abbildungen von SWETT. a und b: die rechte Extremität von rechts gesehen, a in Larven vom Schwanzknospenstadium (Operationsstadium), b in Larven vom Stadium der Abb. 3 d. c Extremität vom Stadium der Abb. b vor der Torsion quer geschnitten, von cephal gesehen und in Beziehung zu den Achsen des Embryos gesetzt, d Extremitätenknospe, etwas älter als in b und c, nach der Torsion im Querschnitt, von cephal gesehen, und in Beziehung zu den Achsen des Embryo gesetzt. — Die vier Quadranten der Knospe (Abb. a) sind verschieden ausgezeichnet und die Abb. b, c und d zeigen das Schicksal der Quadranten während der Entwicklung. — A anterior; D dorsal; P posterior; V ventral; Ext. Extensorseite des Arms; Flex. Flexorseite des Arms; Rad. radialer Rand; Ul. ulnarer Rand; DMV Dorsoventralachse, LML Transversalachse des Embryos. (HARRISON 1925, Abb. 6—9.)

entsprechend die Flexor-Extensor-Achse parallel zur mediolateralen. Neueste Angaben von SCHWIND (1928) versprechen eine weitere Klärung, wenn sie auch über den genauen Verlauf der Achsen noch nichts aussagen können. Er tauscht im Schwanzknospenstadium die vorderen bzw. hinteren Hälften der Extremitätenanlagen von *Amblystoma tigrinum* und *Amblystoma punctatum* unter normaler Orientierung. Es entstehen einheitliche chimärische Extremitäten, deren Teile ihre Herkunft erkennen lassen. Sie zeigen, dass die präaxialen Teile der Hand von der cephalen

Hälfte, und zwar der erste Finger von den am weitesten cephal gelegenen, und die postaxialen von der caudalen gebildet werden.

Die dorso-ventrale Achse und die antero-posteriore Achse der Anlage im Schwanzknospenstadium sind nach dieser Darstellung von HARRISON (1925) nicht identisch mit den entsprechenden der fertigen Extremität. Dieser Auffassung ist auch PRZIBRAM (1924, 1927). Der Schüler HARRISON SWETT (1924, S. 64 und 1927, S. 408 und S. 426) nimmt jedoch an, daß die dv-, ap- und ml-Achse der Anlage mit den entsprechenden Achsen der fertigen Extremität im wesentlichen übereinstimmen. Um Irrtümer zu vermeiden, spreche ich bei der fertigen Extremität stets nur von der Extensor-Flexor-Achse, der Radio-Ulnar-Achse (bzw. Tibio-Fibular-Achse) und der Proximo-Distal-Achse. Für die Deutung der Experimente HARRISONs ist die Identität der Achsen ohne Belang. Da er seine Achsen nur als Koordinatensystem betrachtet, hätte er ihnen jede beliebige Bezeichnung (etwa  $x$ -,  $y$ -,  $z$ -Achse) beilegen können.

## 2. Anuren.

Die vorderen und hinteren Extremitäten der Anuren entstehen im allgemeinen gleichzeitig, ausgenommen bei *Hyla*, deren Vorderextremität sich früher als die hintere entwickelt. Sie erscheinen oberflächlich erst ziemlich spät als mesenchymatische, von der Epidermis überzogene Knospen. Da sich die meisten experimentellen Arbeiten mit den hinteren Gliedmaßen befassen, soll deren Entwicklung hier etwas näher geschildert werden, wobei ich mich an die Ausführungen von TSCHERNOFF (1907) halte. Das Verhalten der Vorderextremität ist, wenn man davon absieht, daß sie sich in der Kiemenhöhle bedeckt vom Operculum entwickelt, ziemlich ähnlich; man findet es bei JORDAN (1888) beschrieben.

Die Hinterextremität (Abb. 5 a—l) wird äußerlich zuerst sichtbar als eine flache halbkugelige Vorwölbung, dorsocephal vom After, am hinteren Rand des Abdomens und an der ventralen Kante der Seitenlängsmuskulatur des Schwanzes. Sie wächst erst caudalwärts aus (a—c), neigt sich dann ein wenig ventralwärts (d) und flacht sich distal lateral-medialwärts etwas ab, wobei das distale Drittel ein wenig abgeschnürt wird und in einen dorsalen und ventralen Zipfel ausgezogen erscheint (e). Das distale Drittel verbreitet sich und bildet die Fußplatte, in der weiterhin die Zehen durch Spaltung in der Reihenfolge 4., 3., 5., 2., 1. erscheinen. Die fünfte Zehe liegt, bezogen auf die Körperrichtungen, dorsal, die erste ventral. Von Anfang an befinden sich also der Unterschenkel und der Fuß in primärer Pronation. Die Extremität erreicht ihre volle Ausbildung im Stadium der Metamorphose. Bis dahin liegt ihre Palmarfläche der Seitenfläche des ventralen Flossensaumes zugewendet. Mit der Ausbildung des Knie- und Fußgelenkes wird das Bein etwas angezogen (l).

Die mikroskopisch sichtbare Gewebsdifferenzierung beginnt im Sta-

dium der Abb. 5 c und schreitet in proximodistaler Richtung fort. Man findet bei den in der Abb. 5 dargestellten Stadien a—l fortschreitend folgende Elemente differenziert:

Stadium a—b: Knospengröße (Länge: basalem Durchmesser) bis 1/1, gleichmäßig dichte Mesenchymansammlung;

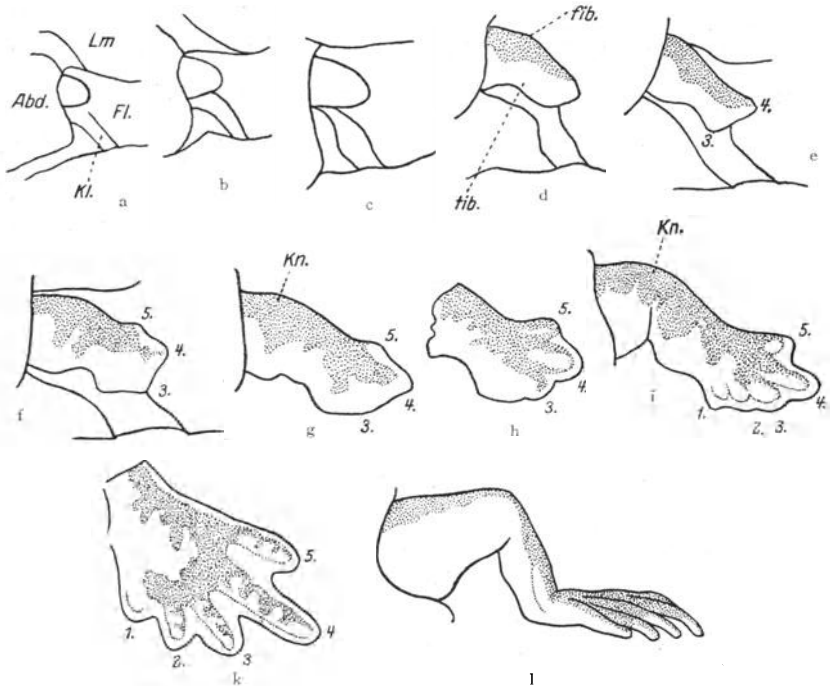


Abb. 5 a—l. Die linke hintere Extremität von *Rana arvalis*, a—k von links, l von links ventral gesehen, während der Entwicklung. Punktierung deutet das Pigment an. 1.—5. die Zehenordnung; *Abd.* hinterster Bezirk des Abdomens; *Fl.* ventraler Flossensaum des Schwanzes; *Kl.* Kloake; *Lm.* Längsmuskulatur des Schwanzes; *fib.* fibularer Rand; *tib.* tibialer Rand. a bei 10 mm langen Larven; b bei 12 mm langen Larven; c bei 19 mm langen Larven; d Knospenlänge 0,5 mm, bei 22 mm langen Larven; e Knospenlänge 0,75 mm; f Knospenlänge 0,85 mm, bei 23—24 mm langen Larven; g Knospenlänge 1 mm, bei 25—27 mm langen Larven; h Knospenlänge 1,25 mm; i Knospenlänge 1,5 mm; k Knospenlänge 3 mm; bei der Metamorphose. a—k Vergrößerung 32 mal, l Vergrößerung 16 mal. (TSCHERNOFF 1907, S. 596.)

Stadium c: Knospengröße 1,5/1, Femur durch zentrale Mesenchymverdichtung angelegt (Vorknorpel);

Stadium d: Knospengröße 0,5 mm oder 2/1, Femur knorpelig, Fibia und Tibia vorknorpelig;

Stadium f: Knospengröße 0,85 mm, Fußplatte abgesetzt und ziemlich gegliedert; Femur, Tibia, Fibia und Ischio-pubis knorpelig;

Stadium g: Knospengröße 1 mm; Femur, Tibia, Fibia, Ischio-pubis, Ilium (?) knorpelig; Tibiale und Fibulare vorknorpelig; Differenzierung der Muskeln einsetzend; Arterien und Nervus ischiadicus mit Hauptästen vorhanden;

Stadium k: Knospengröße 3 mm; Femur, Tibia, Fibia, Tibiale, Fibulare, Metastarsalia 4, 3, 5, 2 und basale Phalangen 4, 3, 5 knorpelig; Muskulatur im Oberschenkel gut differenziert, im Unterschenkel weniger vollkommen, im Autopodium fehlend; Nervenäste und Blutgefäße gut entwickelt;

Stadium l: Form und Differenzierung vollkommen.

Die Ossifikation, welche hier nicht berücksichtigt wurde, vollzieht sich in der Reihenfolge der Verknorpelung.

## B. Spezielle Fragen der Determination.

### 1. Der Zeitpunkt der Determination der Anlage zu Extremität und zu Vorder- bzw. Hinterextremität.

Hier geben uns die heterotopen Transplantationen, welche nach der erstmaligen Ausführung von BRAUS (1903—1909), VON BANCHI (1904 bis 1906), GEMILLI (1906), HARRISON (1907—1925), DÜRKEN (1913b), DETWILER (1918—1927), BRANDT (1922—1927), WILHELMI (1922), NICHOLAS (1924a, b), G. HERTWIG (1925b, 1925c, 1927b), RUUD (1926), HELFF (1926), HAMBURGER (1927), KOLBOW (1928), SWETT (1928a) u. a. in großer Zahl zu verschiedenen Zwecken ausgeführt worden sind, gute Auskunft. Als Implantationsorte dienten seitliche, dorsale und ventrale Rumpfpartien und Bezirke des Kopfes. Verpflanzt wurden in den älteren Arbeiten meist junge Knospen der Vorder- und Hinterextremitäten der Anuren und in den neueren Arbeiten hauptsächlich Anlagen jüngerer Stadien der Vorderextremität der Urodelen.

Einige fundamentale Ergebnisse solcher heterotoper Transplantationen wurden schon von den ersten Arbeiten von BRAUS (1903—1905) an der jungen Knospe der Vorderextremität von *Bombinator pachypus* (etwa Stadium b, Abb. 5) erzielt. Das Transplantat bildete auf dem Kopf (Abb. 6b) und an Stelle der linken Hintergliedmaße (orthotope, heteronome Transplantation, Abb. 6a) je eine Vorderextremität. Ihr Material war also schon zu unabhängiger Entwicklung befähigt, selbst am Ort der Hinterextremität, wo sicher beträchtliche Faktoren auf die Entwicklung einer Hinterextremität hindrängen. Die transplantierte Knospe konnte aber auch zwei Extremitäten hervorbringen, die dann spiegelbildlich zueinander waren (Abb. 6c). Von besonderem Interesse sind für uns naturgemäß die Operationen an den jüngsten Stadien.

Bei den Urodelen sind positive Resultate von DETWILER (1918) an *Amblystoma punctatum* und von BRANDT (1922—1925) an *Triton taeniatus* schon bei der Transplantation der Anlage der Vorderextremität im Neurulastadium erhalten worden. Aus dem Transplantat bildete sich, wenn es überhaupt zur Ausbildung einer Extremität kam, stets eine Vorderextremität. Entsprechende Resultate erhält man bei der heterotopen Transplantation der Vorderextremität bzw. ihrer Anlage in späteren Sta-

dien (siehe Abb. 8—15). Experimente mit der Anlage der sehr viel später auftretenden Hinterextremität liegen bei den Urodelen noch nicht vor.

Bei den Anuren sind die meisten Experimente an den frühen Extremitätenknospen der Kaulquappen mit den Ergebnissen der Versuche von BRAUS ausgeführt worden. Erst in neuester Zeit wurde von K. ALVERDES (1927) im Laboratorium von HARRISON an frühen Stadien gearbeitet. Als Versuchsmaterial dienten Larven im mittleren und späten Schwanzknospenstadium von *Rana silvatica* und *Rana palustris*. Die Anlage der

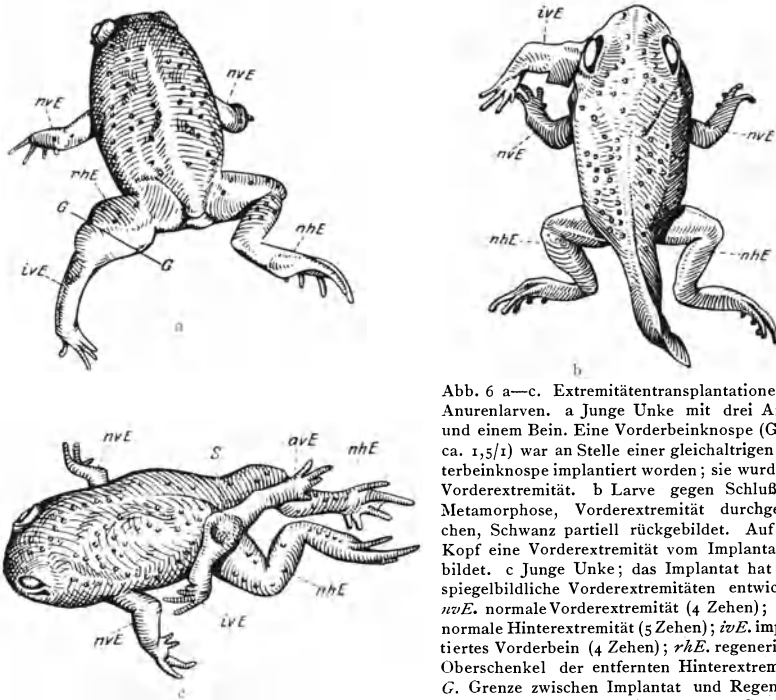


Abb. 6 a—c. Extremitätentransplantationen an Anurenlarven. a Junge Unke mit drei Armen und einem Bein. Eine Vorderbeinknospe (Größe ca. 1,5/1) war an Stelle einer gleichaltrigen Hinterbeinknospe implantiert worden; sie wurde zur Vorderextremität. b Larve gegen Schluß der Metamorphose, Vorderextremität durchgebrochen, Schwanz partiell rückgebildet. Auf dem Kopf eine Vorderextremität vom Implantat gebildet. c Junge Unke; das Implantat hat zwei spiegelbildliche Vorderextremitäten entwickelt. *vvE*. normale Vorderextremität (4 Zehen); *nhE*. normale Hinterextremität (5 Zehen); *ivE*. implantiertes Vorderbein (4 Zehen); *rhE*. regenerierter Oberschenkel der entfernten Hinterextremität; *G*. Grenze zwischen Implantat und Regenerat.

Vergößerung 2 mal. (BRAUS 1905, S. 436, 447, 462.)

Hinterextremität wurde ventrocephal vom After in Form einer aus Ecto- und Mesoderm bestehenden kreisrunden Scheibe entnommen und heterotop transplantiert. Sie bildete in seltenen Fällen mehr oder weniger vollkommene Hinterextremitäten. Gut entwickelte Gliedmaßen entstanden nur in 10 von 148 Fällen. Positive Resultate ergaben nur die Experimente, welche im späten Schwanzknospenstadium kurz vor oder beim Eintritt der ersten Kontraktion ausgeführt worden waren. Experimente an sehr frühen Stadien der Vorderextremität liegen bei Anuren noch nicht vor.

Aus allem ergibt sich, daß die Determination zu Extremität, und selbst zu Vorder- bzw. Hinterextremität, schon sehr früh vorhanden ist,

lange ehe die Extremität als Knospe erscheint. Die Vorderextremität wird offenbar am Ende der Gastrulation, in dem Stadium, wo auch andere Organe endgültig determiniert werden, in ihrem Schicksal bestimmt; die Hinterextremität wohl etwas später, wahrscheinlich nach Absetzung der Schwanzknospe. Man wird sogar in Betracht ziehen müssen, daß eine labile Determination schon vor der Gastrulation besteht. Für das Vorhandensein einer Determinationsstufe „Extremität allgemein“ spricht bis jetzt nichts, die Determination bestimmt offenbar sofort die Qualität Vorder- oder Hinterextremität. Mit der Seitenqualität verhält sich dies, wie wir weiter unten sehen werden, wesentlich anders.

Leider ist die Beweiskraft der heterotopen Transplantationen durch die überraschende Tatsache, daß Gehörblasen (BALINSKY 1925, 1926a, b, 1927a, b; FILATOW 1927) und sogar Fremdkörper (BALINSKY 1927b) bei *Triton taeniatus* im Schwanzknospenstadium in die Rumpffseite verpflanzt, Extremitäten induzieren können, beträchtlich eingeschränkt worden (siehe S. 347). Es scheint mir jedoch unwahrscheinlich, daß alle bei der heterotopen Transplantation von Anlagen erhaltenen Extremitäten Induktionen darstellen. Doch ist die Wiederholung der Experimente (mindestens der an den jüngsten Stadien ausgeführten, wo die Resorption häufig ist) notwendig geworden.

Bei der heterotopen Transplantation von Extremitätenanlagen wurde allgemein die Erfahrung gemacht, daß die Transplantate häufig resorbiert wurden. Die Resorption erfolgt an verschiedenen Implantationsorten verschieden häufig. Besonders häufig ist sie zwischen Auge und Gehörorgan (HARRISON 1921, S. 15) und in der Kiemenregion (DETWILER 1922). Auch die Zeit, welche die transplantierte Anlage von der Operation bis zur Knospung braucht, ist offenbar recht wesentlich, wie G. RUUD (1926) für *Amblystoma tigrinum* und K. ALVERDES (1927) für *Rana silvatica* und *palustris* berichtet. Die Resorption könnte nun einfach darauf beruhen, daß die Ernährungsverhältnisse für das Reis am Implantationsort nicht stets günstig genug sind. NICHOLAS (1924, S. 35) ist geneigt, hierin den Hauptgrund, doch nicht den einzigen, für die häufige Resorption zu sehen. Durch schlechte Ernährung würde demnach das Implantat geschwächt, so daß es seine Potenzen nicht realisieren könnte und schließlich dem Untergang verfiel. Die Ernährung wäre bei dieser Auffassung die primäre Ursache. Bei aller Anerkennung ihrer Wichtigkeit wird man jedoch noch eine andere Möglichkeit in Rechnung stellen müssen, nämlich, daß die Determination der Anlage in frühen Stadien noch umgestoßen werden kann, also erst in labilem Zustand oder als Institution (GRÄPER 1923, S. 212) vorliegt, und daß die Anlage nach der Verpflanzung nicht zugrunde geht, sondern unter ortsgemäßer Entwicklung in den Geweben des Wirtskeimes verschwindet. Die Resorption würde dann bedeuten, daß die Anlage unter dem Einfluß der Umgebungsfaktoren ihre eigene Entwicklungsrichtung aufgeben

hat. Die labile Determination der Anlage und die Wirkung der Umgebungsfaktoren wären in diesem Falle die primären Gründe für das Versagen des Implantates. Man wird das Schicksal der „resorbierten Anlagen“ mittels der Heteroplastik prüfen müssen (Methode siehe O. MANGOLD 1928c, S. 777). Auch genaue Feststellungen darüber, ob junge Transplantate häufiger verschwinden als ältere, wären von Interesse für die Beurteilung der Determination. Ein positives Ergebnis könnte die Auffassung stützen, daß in der Anlage die Determination mit fortschreitendem Alter mehr und mehr stabil wird, und daß sie mit einem bestimmten Stabilitätsgrad, normalerweise in einem bestimmten Alter, in die Verwirklichung der Determination eintritt. Die Stabilisierung der Determination könnte dabei ganz unabhängig sein von den späteren Determinationsschritten, über die weiter unten berichtet wird. Dieser Form der Determination, bei der die Bestimmung allmählich stabiler wird (crescente), wäre eine zweite gegenüberzustellen, bei der der Grad der Determination vom ersten Zeitpunkt an gleich ist (saltierende). Bei der heterotopen Transplantation junger Anlagen ist im ersteren Falle die ortsgemäße Verwendung wahrscheinlicher, im zweiten die Resorption.

## 2. Die Verbreitung der Potenz „Vorderextremität“ (Determinationsfeld und Reaktionsfeld).

Bei der Exstirpation der Extremitätenanlage bei Amphibien wurde allgemein die Erfahrung gemacht (BYRNES 1898b, BRAUS 1906d, DÜRKEN 1911 u. a., und die weiterhin noch vielfach zitierten Autoren), daß an der Wundstelle neue Extremitäten regenerativ oder postgenerativ gebildet werden. Die Fähigkeit zur Extremitätenbildung kommt also auch Material zu, das normalerweise bei ihrer Entwicklung nicht beteiligt ist. HARRISON (1915, 1918) hat die Verhältnisse an *Amblystoma* im Schwanzknospens stadium sorgfältig untersucht (Tabelle 1). Entnommen wurde die kreisförmige Anlage, aus Ectoderm und Mesoderm bestehend, in verschiedener Größe, die Wundstelle frei gelassen (Spalte 1—5) oder in sie ein Stück ortsfremdes Ectoderm eingeheilt (Spalte 6—10). War der exstirpierte Bezirk 3 Somiten im Durchmesser, so regenerierten 52,0 vH bei offener und 33,3 vH bei bedeckter Wundstelle; war er jedoch 3,5 Somiten im Durchmesser, so erhielt man bei offener Wundstelle in 14,5 vH, bei bedeckter in 0 vH Regenerate. Ähnliche Verhältnisse findet DETWILER (1918, S. 517) bei Operationen an *Amblystoma*-Keimen mit stark erhobenen Medullarwülsten. Die Anlage liegt hier dorsocaudal der mittleren queren Ebene des Keimes. HARRISON nimmt bei der Deutung des Versuches an, daß bei der großen Exstirpation alle Zellen (besonders die Mesodermzellen), welche die Tendenz zur Extremitätenbildung besitzen, entfernt worden sind, während bei der kleinen Exstirpation eine Anzahl solcher Zellen in den Randgebieten verblieben ist, die dann beim Wundverschluß zusammengedrückt, die Extremitätenbildung leistet. Bei



dieser Auffassung wurden alle zur Extremitätenbildung notwendigen Faktoren im Mesoderm der Anlage steckend angenommen, und die determinierenden Faktoren der Nachbarschaft nicht in Rechnung gestellt. Sie ist die naheliegendste und einfachste Deutung und ist gestützt durch die Ergebnisse der heterotopen Transplantation, bei der ja die Anlage ohne determinierende Faktoren der Umgebung ihre Entwicklungsfähigkeit bewies.

Man kann versuchen, die Analyse noch etwas weiter zu treiben. Nach den Experimenten SPEMANNs (bes. 1912) zur Linsendetermination durch den Augenbecher hat sich für *Bombinator* ergeben, daß die Epidermis des Kopfes über die primäre Augenblase transplantiert eine Linse bildet, die Epidermis des Bauches jedoch nicht. In diesem Fall enthält der Augen-

Tabelle 1. Experimente an *Amblystoma punctatum* zur Ermittlung der Regenerationsfähigkeit der vorderen Extremität. Im Schwanzknospentadium wird das Ectoderm und Mesoderm der Extremitätenanlage in verschiedener Ausdehnung sorgfältig entfernt und die Wunde frei gelassen (Spalte 1—5), bzw. mit ortsfremdem Ectoderm bedeckt (Spalte 6 bis 10). HARRISON (1918, Tab. 1 und Tab. 4 teilweise zusammengezogen).

Durchmesser der entfernten kreisförmigen Anlage	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	Ectoderm und Mesoderm sorgfältig entfernt					Ectoderm und Mesoderm sorgfältig entfernt und ein Stück Bauchectoderm implantiert				
	insgesamt operiert	tot oder unbrauchbar	regeneriert	nicht regeneriert	vH regeneriert	insgesamt operiert	tot oder unbrauchbar	regeneriert	nicht regeneriert	vH regeneriert
3 Somiten . . .	34	9	13	12	52,0	24	3	7	14	33,3
3 <sup>1</sup> / <sub>4</sub> „ . . .	1	0	1	0		1	0	1	0	
3 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> „ . . .	32	11	3	18	14,3	19	4	0	15	00,0
4 „ . . .	18	13	2	3		5	2	0	3	

becher die induzierenden Faktoren, die transplantierte Epidermis enthält für sich die Fähigkeit zur Linsenbildung nicht, doch kann sie, wenn sie vom Kopf stammt, auf die Faktoren des Augenbechers reagieren, wenn sie von der Bauchregion kommt, nicht. Ähnlich könnten die Verhältnisse bei der Extremität liegen, indem die normale Nachbarschaft der Extremitätenanlage (und diese selbst) die Determinationsfaktoren enthält, und das Material, welches nach der Exstirpation an die Wundstelle gelangt, reaktionsfähig wäre, wenn es aus kleiner Entfernung kommt, aber nicht, wenn es aus großer herbeieilt. Daß die Determinationsfaktoren in der Umgebung der präsumtiven Extremität liegen, d. h. in der Vorniere, dem Darm, den Urwirbeln, den Seitenplatten usw., obwohl diese letzteren funktionell in gar keiner Beziehung zu der Extremität stehen, ist durchaus möglich, da ähnliche heterogene Induktionswirkungen verschiedentlich angenommen werden müssen. Einen typischen Fall heterogener Induktion ohne funktionelle Bindung konnte ich in den beiden

letzten Jahren (siehe MANGOLD 1928b) erzielen. Ventro-caudal am Auge der Tritonlarve liegt ein fingerförmiger Taster oder Stützer. Wenn man das präsumtive Auge der Medullarplatte in das Blastocoel der Gastrula verpflanzt, bildet es später zwischen der Epidermis und dem Darm des Wirtes auf der Bauchseite ein Auge und etwas Gehirn und induziert in seltenen Fällen in der Wirtsepidermis einen Stützer. Die Erfahrungen der embryonalen Transplantation legen uns nahe, die Potenzen eines Keimbezirkes zu trennen in die determinativen (= induktiven, organisierenden) und die reaktiven. Die organisierenden Potenzen können homogene und heterogene Bildungen einfacher und komplexer Art auswirken (siehe MANGOLD und SPEMANN 1927); die reaktiven bestimmen die Reaktionsmöglichkeiten auf die induktiven. Sind organisierende und reaktive Potenzen in einer Anlage enthalten, so hat diese die Fähigkeit zur Selbstdifferenzierung. Der Wirkungsbereich der organisierenden Potenzen ist das „Organisationsfeld“ (oder Determinationsfeld) (vgl. GURWITSCH 1927 und ältere Arbeiten, SPEMANN 1921, S. 568, WEISS 1924, 1928), der Bereich, in dem reaktionsfähiges Material liegt, der „Reaktionsbereich“. Der letztere kann größer, gleich oder kleiner sein als der erstere. Im Versuch von HARRISON könnte das Organisationsfeld oder das Reaktionsfeld, oder, wenn beide sich decken, beide gemeinsam (= HARRISONS Deutung) abgegrenzt worden sein. Die Untersuchung, welche Mesodermbezirke des Keimes in die Extremitätenanlage verpflanzt Extremität bilden können, wie sie EKMAN (1925) für das Herz ausgeführt hat, könnte Aufschluß über diese Frage geben.

In der determinierten Anlage der Vorderextremität soll die Determination zu Extremität nach der Auffassung HARRISONS (1918) im Zentrum am höchsten sein und gegen die Peripherie hin allmählich geringer werden, bis sie in einer gewissen Entfernung gleich Null wird. Diese Auffassung ist für unsere Anschauungen von der Determination von höchstem Interesse.

Die Wirkung des Extremitätenfeldes, wie man das Determinationsfeld der Extremität zu benennen pflegt, wurde von BERGEL (1928) einer Prüfung unterzogen. Er verpflanzte an Larven mit kleiner Schwanzknospe die Schwanzknospe in den Bereich der Vorderextremität, ohne diese selbst zu entfernen. Das Transplantat differenzierte seine Organe herkunftsgemäß. Seine Form war distal die eines typischen Schwanzchens, d. h. platt mit Flossensaum, proximal war sie drehrund ohne Flossensaum und stellte eine Übergangsform zwischen Schwanz und Extremität dar. Im Laufe der Entwicklung vergrößerte sich der proximale Abschnitt. BERGEL sieht in der abnormen Gestaltung des proximalen Bezirkes die Wirkung des Extremitätenfeldes. Um sicher zu gehen, müßte man jedoch wissen, ob das Transplantat sich nicht an jeder beliebigen Stelle des Körpers ähnlich verhält, da mit einem allmählichen Ersatz seiner Haut durch die des Wirtes nach den Erfahrungen von

G. HERTWIG (1927b) zu rechnen ist. Eingehende Untersuchungen über die Wirkungen des Extremitätenfeldes bei der Regeneration liegen von GUYÉNOT et SCHOTTÉ (1926a) und P. WEISS (1927) vor.

### 3. Die Bedeutung des Ecto- und Mesoderms bei der Determination der Extremität.

Wo zu Anfang die Determinationsfaktoren liegen, welche die Anlage zu Extremität bestimmen, ist noch nicht ermittelt.

Im Schwanzknospenstadium hat HARRISON (1918) bei *Amblystoma* die Komponenten der Anlage selbst geprüft. Verschiedene experimentelle Tatsachen zeigten, daß die determinierenden Faktoren im Mesoderm und nicht im Ectoderm lokalisiert sind: 1. Nach der Exstirpation der Anlage (Tabelle 1) war die Wahrscheinlichkeit der Postgeneration geringer, wenn die Wunde vom Mesoderm sorgfältig gereinigt wurde; 2. die heterotope Transplantation des Mesoderms der Anlage führte zur Entwicklung einer Extremität; 3. die heterotope Transplantation des Ectoderms der Anlage hatte kein positives Resultat; 4. die Überdeckung des Mesoderms der Anlage mit ortsfremdem Ectoderm störte die Entwicklung nicht. Das Ergebnis des Experiments 4 ist von DETWILER (1922) bestätigt und von EKMAN (1922) auf Anuren erweitert worden. Wurde nämlich ein Stück Ectoderm der Extremitäten und Kiemenregion gedreht, so kam ortsfremdes Ectoderm auf die Kiemenanlage, und es entstand eine normale Extremität. Dagegen war der Peribranchialraum gedreht. Das Experiment 2 ist nach dem Nachweis der Induktion von Extremitäten nicht mehr ganz stichhaltig, und das Experiment 3 ist von HARRISON leider nur in einem Fall ausgeführt worden. An und für sich ist es nicht unwahrscheinlich, daß, ähnlich wie wir es von der Linse bei *Rana esculenta* wissen, ein Fall doppelter Sicherung vorliegt (siehe SPemann und GEINITZ 1927), indem das Mesoderm die Fähigkeit der induktiven Beeinflussung des Ectoderms besitzt und zudem das Ectoderm die Fähigkeit zur Selbstdifferenzierung. FILATOW (1927, S. 29) hat sich ebenfalls in diesem Sinn ausgesprochen. Auch Nachbarschaftswirkungen, welche von den anderen Organen ausgehen, sind in Rechnung zu stellen (siehe S. 305).

In der späteren Entwicklung sind Ecto- und Mesoderm der Anlage intensiv miteinander verbunden, und das Mesoderm braucht offenbar die Epidermis, um dauernd zu bestehen und sich entwickeln zu können (EKMAN 1913/1914, Anuren). Formbestimmend scheint das Epithel allerdings dabei nicht zu sein; denn G. HERTWIG (1927a, S. 93 und 96) findet, daß bei der Regeneration einer auf Salamander transplantierten Tritonextremität aus dem von Triton gebildeten Regenerationsblastem, eine nach Form und Größe für Triton typische Extremität entsteht, auch wenn das Epithel Salamanderepithel ist. Mit der Bedeutung des Ectoderms in der späteren Entwicklung der Extremität hat sich auch

STEINER (1928) befaßt. Als Versuchsobjekte dienten die Vorderextremitäten von Triton und die Hinterextremitäten von *Rana fusca*, je im Stadium der frühen undifferenzierten Knospe. Die Epidermis bildet hierbei ein etwas verdicktes zweischichtiges Epithel. Sie wurde möglichst schonend mit dem Thermocauter distal abgebrannt. Stärkere Beschädigungen, die Epidermis und Teile des Mesoderms betreffend, führten zu schneller epidermaler Bedeckung und schneller vollständiger Entwicklung. Schwache, nur die Epidermis betreffende Defekte zeigten anfangs makroskopisch normale Entwicklung, dann verlangsamte Entwicklung des Auto- und Zeugopodiums. Scheinbar bedingt die langsam regenerierte Epidermis bei den schwachen Brennungen die langsamere Entwicklung, d. h. das Ectoderm beeinflußt das Mesoderm. Die Versuche erfassen offenbar nur einen Einfluß auf die Geschwindigkeit der Entwicklung, nicht auf die Qualität der Formbildung. Der Ectodermkappe, welche den Extremitätenanlagen der übrigen Wirbeltiere in beträchtlicherem Maße zukommt (BRAUS 1906d) schreibt STEINER eine ähnliche Bedeutung zu.

#### 4. Der Determinationsablauf in der Anlage oder Knospe der Extremität. Determination der Lateralität.

##### a) *Amblystoma*.

##### α) Der Determinationszustand der Anlage im frühen Schwanzknospenstadium.

##### **Orientierung der Achsen im Experiment und ihre Determination.**

Die frühe Determination der Extremitätenanlage zu Extremität und zu Vorderextremität macht es einigermaßen wahrscheinlich, daß auch die endgültigen Einzelcharaktere der Anlagenbezirke schon früh bestimmt sind. Dem ist jedoch nicht so, wie wir durch die ausgezeichneten Arbeiten HARRISONS (1915—1925) und seiner Schüler wissen. HARRISON prüfte die Determination der Achsen der Anlage (dorsoventral, anteroposterior und mediolateral), wie sie auf den Abb. 1 und 2 angegeben sind. Dabei wurde zur Untersuchung der dv- und ap-Achse das frühe Schwanzknospenstadium (Stadium 29), zur Untersuchung der ml-Achse aus technischen Gründen ein etwas älteres Stadium (Stadium 33—34) gewählt. Die Anlagen wurden als kreisrunde,  $3\frac{1}{2}$  Somiten im Durchmesser große Scheiben herausgeschnitten und unter bestimmter Orientierung der drei Achsen verpflanzt. Zur kurzen Angabe der Lage und Orientierung des Transplantats führte HARRISON die S. 293 definierten Begriffe ein:

Orthotop (= O), Heterotop (= H);

homopleural (= hompl.), heteropleural (= hetpl.);

dorsodorsal (= dd), dorsoventral (= dv), antero-anterior (= aa), anteroposterior (= ap), mediomedian (= mm), mediolateral (= ml, = revers, GRÄPER);

harmonisch, ungefähr = wirtsseitenrichtig (GRÄPER) und ungefähr = ortsgemäß (SPEMANN) — disharmonisch, ungefähr = wirtsseitenverkehrt (GRÄPER);

dazu kamen die ergänzenden Begriffe homonom und heteronom von MILOJEWIĆ.

Vollzieht man die homopleurale und heteropleurale Transplantation unter Drehungen der Anlage um  $0^\circ$  bzw.  $180^\circ$ , so ist es möglich, die Inversion jeder einzelnen Achse allein, je zweier Achsen und aller drei Achsen zu erreichen. Für die orthotope und die heterotope Transplantation ergeben sich dabei im Hinblick auf die Lagerung der Achsen je acht Möglichkeiten, welche in der Tabelle 2 zusammengestellt sind. Die Achsen, welche durch das Experiment invers gelagert sind, wurden in der Spalte 5 fett gedruckt. Man sieht, daß keine Achsen invers liegen beim Experiment der Reihe a, je eine Achse bei denen der Reihen e, f, g, je zwei Achsen bei denen der Reihen b, c, d, und alle drei Achsen bei dem Experiment der Reihe h.

Bei der homopleuralen Transplantation führt die Drehung der Anlage um  $180^\circ$  um die ml-Achse zur Inversion der dv- und ap-Achse (c), diejenige um die ap-Achse zur Inversion der dv- und ml-Achse (d) und die Drehung um die dv-Achse zur Inversion der ap- und ml-Achse (b). Führt man bei der heteropleuralen Transplantation die Anlage mit Richtung der Innenseite nach innen über die Dorsalseite des Embryo hinweg, so wird die dv-Achse invertiert (g); führt man sie rostral um den Kopf herum, so wird die ap-Achse invers gelagert (e); dreht man danach die beiden letzterwähnten Anlagen um die ap- bzw. dv-Achse, so wird dadurch die Inversion der ml-Achse (f) erreicht; dreht man die beiden schließlich um die dv- bzw. ap-Achse, so erzielt man die Inversion aller drei Achsen (h). Bei der homopleuralen Transplantation führt die Drehung um  $180^\circ$  also stets zur Inversion von gleichzeitig zwei Achsen (b—d), bei der heteropleuralen zur Inversion nur einer (e—g) oder aller drei Achsen (h). Die Lage des Implantats nach der Operation soll weiterhin wie in Tabelle 2, Spalte 5, durch die Angabe der Seite und der Stellung aller drei Achsen angegeben werden, obgleich sie durch die Seite und zwei Achsen genügend charakterisiert ist.

Die Ergebnisse der Experimente sind in der Abb. 7 schematisch dargestellt. Man sieht auf die rechte Seite des Embryo. Die operierte Anlage ist als kreisrunde Scheibe eingezeichnet, schraffiert bei der homopleuralen und punktiert bei der heteropleuralen Transplantation. Der Buchstabe im Zentrum der Scheibe bezeichnet die nach der Peripherie gekehrte Fläche der Anlage (*L* = die laterale, *M* = die mediane). Die außerhalb der Scheibenperipherie liegenden Buchstaben bezeichnen die Regionen des Wirtes, die innerhalb liegenden die der Anlage (*A* = anterior, *P* = posterior, *D* = dorsal, *V* = ventral). Die aus dem Implantat entstandene „primäre Extremität“ ist schraffiert, die manchmal bzw

häufig dazugebildete Verdoppelung oder „sekundäre Extremität“ ist weiß mit ausgezogenem Kontur gezeichnet und die Extremität, welche bei vollkommen herkunftsgemäßer Entwicklung des Implantats entstanden wäre, ist gestrichelt angegeben. Die Einzeichnung der herkunftsgemäßen Entwicklung war jedoch nur in den Fällen mit ortsgemäßer Lagerung der ml-Achse möglich (Exp. a, c, e, g); bei invertierter ml-Achse würde die herkunftsgemäße Extremität ins Innere des Keimes wachsen.

Tabelle 2. Die verschiedene Lagerung der Achsen der Anlage der Vorderextremität bei den Transplantationsversuchen. HARRISON (1921, 1925). In den abgekürzten Bezeichnungen die invers gelagerten Achsen fett gedruckt.

	1	2	3	4	5	6
Herkunftsseite des Transplantats	Orientierung der Achsen der Transplantate im Hinblick auf den Wirt			Abgekürzte Bezeichnung	Dazu Abbildung	
	Dorso-ventrale oder vertikale Achse	Antero-posteriore oder longitudinale Achse	Medio-laterale (proximodistale) oder transversale Achse			
a	Homopleural	dorso-dorsal	antero-anterior	medio-medial	Hom, dd, aa, mm	Abb. 8
b	Homopleural	dorso-dorsal	antero-posterior	medio-lateral	Hom, dd, <b>ap, ml</b>	Abb. 9
c	Homopleural	dorso-ventral	antero-posterior	medio-medial	Hom, <b>dv, ap</b> , mm	Abb. 10
d	Homopleural	dorso-ventral	antero-anterior	medio-lateral	Hom, <b>dv</b> , aa, <b>ml</b>	Abb. 11
e	Heteropleural	dorso-dorsal	antero-posterior	medio-medial	Het, dd, <b>ap</b> , mm	Abb. 12
f	Heteropleural	dorso-dorsal	antero-anterior	medio-lateral	Het, dd, aa, <b>ml</b>	Abb. 13
g	Heteropleural	dorso-ventral	antero-anterior	medio-medial	Het, <b>dv</b> , aa, mm	Abb. 14
h	Heteropleural	dorso-ventral	antero-posterior	medio-lateral	Het, <b>dv, ap, ml</b>	Abb. 15

Eine harmonische = wirtsseitenrichtige primäre Extremität entsteht in allen denjenigen Fällen, wo die ap-Achse des Implantats ortsgemäß orientiert ist, also in der Tabelle 2 und in der Abb. 7 bei a, d, f und g. Eine disharmonische = (wirtsseitenverkehrte) primäre Extremität bildet sich in allen Fällen, wo die ap-Achse derjenigen des Wirtes entgegengesetzt gelagert ist, also im Experiment b, c, e, h der Tabelle 2 und der Abb. 7. Man betrachte in dem Schema zuerst die Experimente, bei denen nur eine Achse invertiert ist (Exp. e, f, g), dann die mit zwei invertierten Achsen (Exp. b, c, d) und schließlich das mit drei invertierten Achse (Exp. h).

**Fehlerquellen: Verdoppelung und Rotation.** Nach der Operation entstehen eine, zwei oder sogar drei Extremitäten. Die genaue Beob-

achtung ihrer Entstehung lehrt, daß sie zeitlich nacheinander mit mehr oder weniger großem Abstand auftreten, so daß es möglich ist, die „primäre Extremität“ von den „sekundären“ und „tertiären“, d. h. den

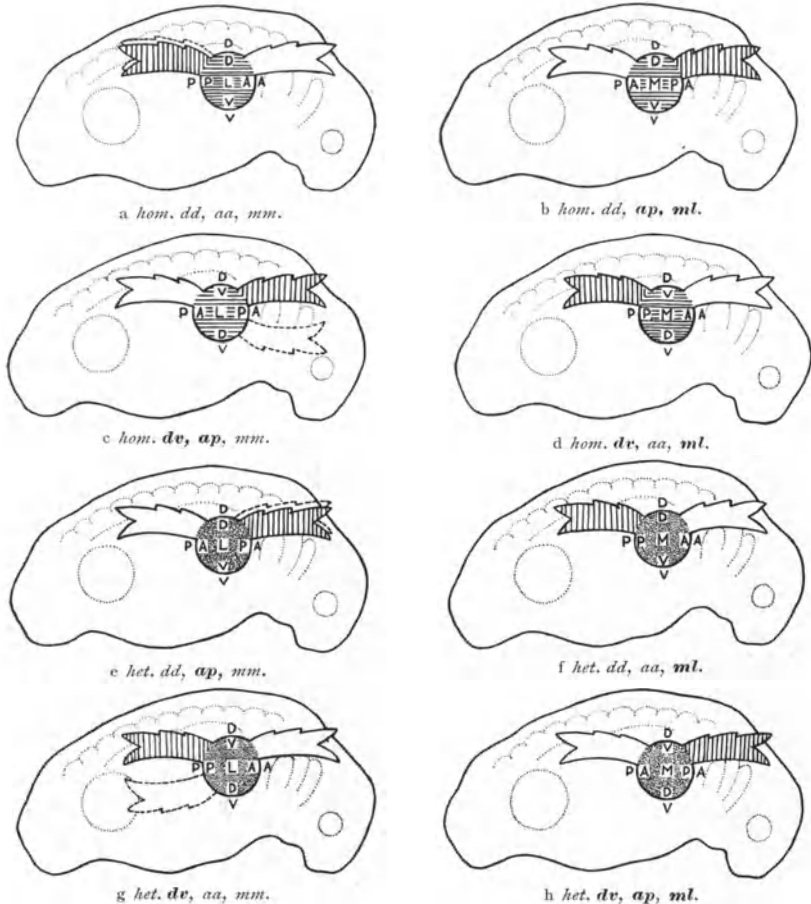


Abb. 7 a—h. Schematische Darstellung der Ergebnisse der homopleuralen und heteropleuralen Transplantation der Vorderextremität bei *Amblystoma punctatum* im Schwanzknospenstadium. Man sieht auf die rechte Seite des Embryo. Der Kreis bezeichnet die Anlage. Sie ist bei der homopleuralen Transplantation schraffiert (links), bei der heteropleuralen punktiert (rechts). Die außerhalb ihrer Peripherie liegenden Buchstaben bezeichnen die Regionen des Wirts, die innerhalb derselben liegenden die des Implantats. (*A* anterior, *P* posterior, *D* dorsal, *V* ventral.) Die im Zentrum stehenden Buchstaben *L* (= lateral) und *M* (= median) bezeichnen, welcher Bezirk der Anlage nach außen gekehrt ist. Die schraffiert gezeichnete Extremität ist die tatsächlich gebildete primäre, die weiß und ausgezogen gezeichnete die gelegentlich entstehende Verdoppelung oder sekundäre, die gestrichelt gezeichnete die Extremität, welche bei herkunftsgemäßer Entwicklung des Implantats hätte entstehen müssen. Sie konnte nur in den Fällen eingezeichnet werden, wo die *ml*-Achse ortsgemäß liegt, in den andern Fällen müßte sie ins Innere des Embryos wachsen. (Nach HARRISON 1921 und 1925 zusammengestellt.)

Verdoppelungen zu unterscheiden. Die Verdoppelungen sind beinahe stets spiegelbildlich zu der primären Extremität. Sie setzen je nach dem Zeitpunkt ihrer Entstehung verschieden hoch an der primären

Extremität an und umfassen demnach verschieden viele Glieder derselben. Der Ausbildungsgrad der verdoppelten Extremitäten kann sehr verschieden sein; er schwankt zwischen einem winzigen Knötchen (bzw. gar keiner Verdoppelung) und einer voll ausgebildeten Extremität. Diese Variation kann sowohl die primären, als auch die sekundären Glieder betreffen, so daß unter Umständen das primäre ganz unterdrückt

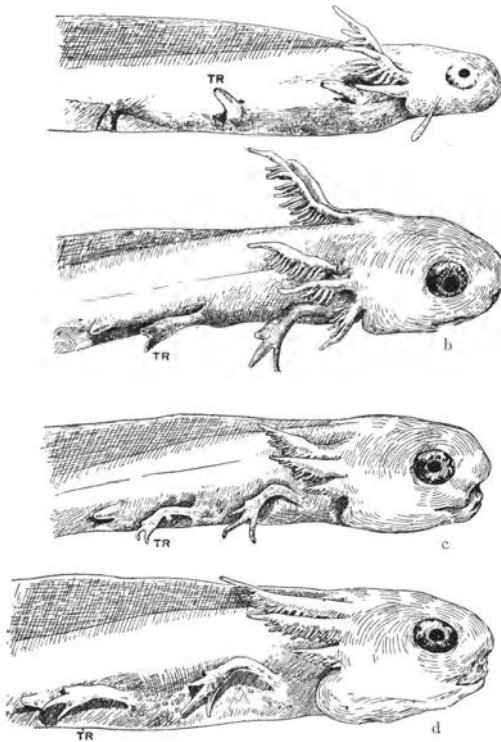


Abb. 8 a—d. Heterotop. Transplantation der vorderen Gliedmaße; rechtes Glied auf die rechte Seite (*hom. dd, aa, mm*)  
*Tr.* transplantierte Gliedmaße. a acht Tage nach der Operation, b dasselbe, 20 Tage nach der Operation, c dasselbe, 28 Tage nach der Operation, d nach einem konservierten Objekt.  
 (Nach HARRISON 1921, Abb. 5—8.)

wird und das spiegelbildliche, sekundäre zum Vorschein kommt. Hier liegt eine Fehlerquelle, die nur umgangen wird, wenn man die Transplantate während ihrer ganzen Entwicklung beobachtet. Eine zweite Komplikation ergab sich in dem Umstand, daß bei der O, hompl., dv-Transplantation die Extremitätenknospe schon relativ früh in der Entwicklung sich zurückzudrehen beginnt und ihre normale Stellung wieder mehr oder weniger vollständig erreicht (Rotation). Diese Extremitäten sind dann harmonisch. Auch diese Fehlerquelle wurde durch sorgfältige Beobachtung von HARRISON ausgeschaltet. Über die Verdoppelungen und die Rotation wird unten noch Näheres mitgeteilt werden. Es ist mit großer

Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß die primäre Extremität vor allen anderen ihren Ursprung dem Transplantat verdankt. Ihre Stellung gibt uns daher unmittelbar Auskunft über den Determinationszustand des Transplantats.

Die Beobachtung der primären Einzelextremitäten und der primären Glieder der Doppel- und Dreifachbildungen führte zu dem Schluß: Daß in der Anlage der Vorderextremität des Schwanzknospenstadiums (Stad. 29) (Abb. 1) von *Amblystoma punctatum* die ap-Achse endgültig determiniert ist, die dv- und ml-Achsen dagegen noch indifferent sind,



bzw. nur so labile Determination aufweisen, daß sie durch veränderte Umgebungsbedingungen noch umgestimmt werden können.

**Achsendetermination und Seitenqualität.** Die Extremität ist ein asymmetrisches Gebilde, in dem entlang seinen drei Achsen (radio-ulnar, extensor-flexor, proximo-distal) bestimmte Differenzen bestehen. Ihre Asymmetrie oder Lateralität ist bestimmt, wenn alle drei Achsen determiniert sind. Sind aber nur zwei oder gar nur eine Achse determiniert, so ist es möglich, durch bestimmte Transplantationen spiegelbildliche Entwicklung zu erreichen, d. h. die Seitenqualität zu invertieren. Bei den vorliegenden Experimenten HARRISONs wird die Seitenqualität der verpflanzten Anlage stets dann verändert, wenn durch die Umgebungseinflüsse eine einzige Achse umgestimmt wird, nämlich die *dv-* oder *ml-*Achse (Exp. b, c, f, g). Dabei kann eine wirtsseitenverkehrte Anlage wirtsseitenrichtig werden (Exp. f, g) oder umgekehrt eine wirtsseitenrichtige zur wirtsseitenverkehrten (Exp. b und c). Die Seitenqualität bleibt jedoch herkunftsgemäß, wenn zwei Achsen nach inverser Lagerung ortsgemäße Ent-

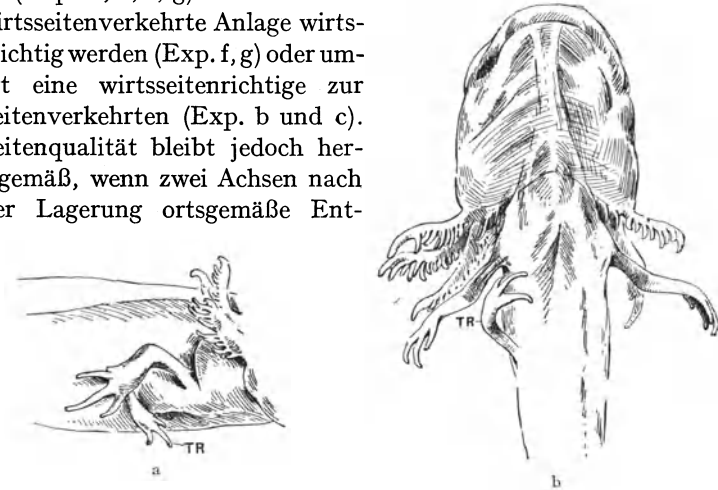


Abb. 9 a—b. Transplantation des Mesoderms einer rechten Gliedmaße auf die rechte Seite unter Inversion der *ap-* und *ml-*Achse (*H. hompl.*, *dd*, *ap*, *ml*). Ergebnis eine linke Extremität rechts. a Seitenansicht, b Ventralansicht desselben Tiers, einen Monat nach der Operation, mit der normalen und der transplantierten Extremität *Tr*. (HARRISON 1925, S. 487.)

wicklung erfahren (Exp. d und h) und wenn keine der Anlagenachsen durch die Umgebung verändert wird (Exp. a und e). Dies entspricht durchaus den Erfahrungen an zwei spiegelbildlich asymmetrischen Körpern. Ein asymmetrischer Körper, der durch die Richtungen dreier Achsen bestimmt ist, wird zu seinem Spiegelbild durch die Inversion einer seiner Achsen, gleichgültig welcher. Invertiert man jedoch zwei oder gar keine, so bleibt seine Asymmetrie erhalten. Bei der Spiegelung eines Körpers wird die eine invertierte Achse durch seine Lage zum Spiegel bestimmt.

Der Einfluß der Experimente auf die Lateralität des Transplantats wurde von HARRISON (1925, S. 497) in den folgenden drei Regeln zusammengefaßt:

Regel 1: Wenn die antero-posterior-Achse der Extremitätenanlage bei der Transplantation invers gelagert wird, so zeigt die entstehende Extremität die Asymmetrie der Seite, welche der Implantatseite gegenüber liegt, d. h. sie ist disharmonisch, gleichgültig, ob sie von der Implantations- oder der Gegenseite stammt.

Regel 2: Wenn die antero-posterior-Achse bei der Transplantation nicht invers gelagert wird, so zeigt die entstehende Extremität die Asymmetrie der Implantationsseite, d. h. sie ist harmonisch, gleichgültig, ob sie von der Implantations- oder der Gegenseite stammt.

Regel 3: Wenn doppelte Gliedmaßen entstehen, so hat die zuerst sich anlegende primäre Extremität die durch die Regeln 1 und 2 festgelegte Asymmetrie und hängt ab von der Orientierung des Transplantats, während die sekundäre Extremität das Spiegelbild der primären ist.

Neben der so wichtigen Aufklärung über den Ablauf des Determinationsgeschehens in der Extremitätenanlage bringen uns die Experimente den

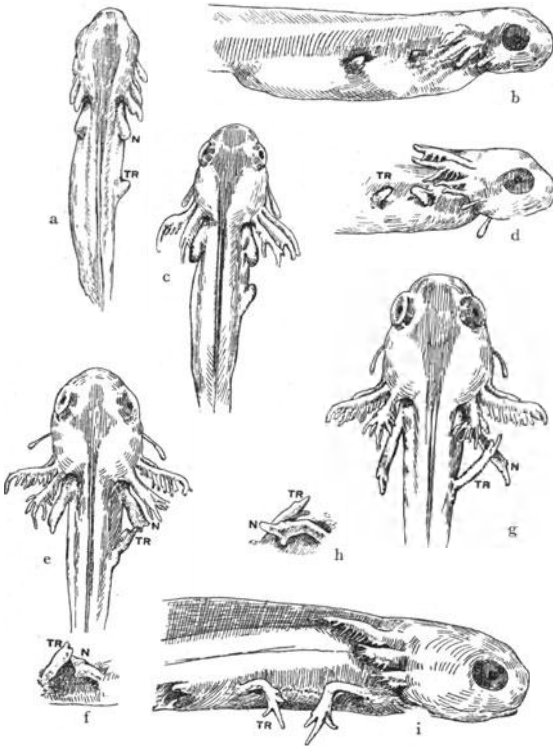


Abb. 10 a—h. Heterotopische Transplantation der vorderen Gliedmaße; rechte Gliedmaßenknospe auf die rechte Körperseite bei invertierter Lage (*hom. dv. ap. mm.*), Exp. Tr. E. 219. *N* normale Gliedmaße, rechte Seite; *Tr* transplantierte Gliedmaße. a Dorsale Ansicht, fünf Tage nach der Operation; b seitliche Ansicht, dasselbe Alter; c dorsale Ansicht, acht Tage nach der Operation; d seitliche Ansicht, dasselbe Alter; e dorsale Ansicht, zwölf Tage nach der Operation; f seitliche Ansicht der Gliedmaßen allein, dasselbe Alter; g dorsale Ansicht, sechzehn Tage nach der Operation; h seitliche Ansicht, dasselbe Alter; i heterotopische Transplantation; rechte Gliedmaße auf die rechte Körperseite bei invertierter Lage (*hom. dv. ap. mm.*), Exp. Tr. E. 139; gezeichnet nach einem Objekt, das 28 Tage nach der Operation konserviert wurde.

(Nach HARRISON 1921, Abb. 10—18.)

Nachweis, daß deren Seitenqualität im Schwanzknospenstadium noch nicht festliegt, und daß es möglich ist, linke Anlagen zur Entwicklung von rechten zu veranlassen und umgekehrt. Die Asymmetrie der Extremität kommt durch das Zusammenwirken von inhärenten Faktoren und solchen der Umgebung zustande. In e (*het, dd, ap, mm*) ist

nur die ap-Achse invertiert; es entsteht eine nach vorn gerichtete Extremität mit ortsgemäß gelagerter ulno-radial- und extensor-flexor-Achse. Die ap-Achse der Extremität liegt in diesem Fall, wie die genaue Beobachtung der Entwicklung bewies, herkunftsgemäß; sie wurde von der Umgebung nicht beeinflußt, ist also endgültig determiniert. Die entstandene Extremität ist disharmonisch = wirtsseitenverkehrt = herkunftsgemäß. Im Experiment f (het, dd, aa, ml) und g (het, dv, aa, mm) entstehen harmonische (= wirtsseitenrichtige = ortsgemäße) Extremitäten, obwohl bei f die ml-Achse und bei g die dv-Achse der Anlage invers gelagert sind. Diese beiden Achsen wurden also von der neuen Umgebung bestimmt. Sie sind im Moment der Operation noch nicht endgültig determiniert oder noch indifferent. In den Experimenten, wo zwei Anlagenachsen durch die Operation invertiert werden, kombinieren sich die Resultate, d. h. es entstehen harmonische (= wirtsseitenrichtige) Extremitäten, wenn die dv- und ml-Achse invertiert sind, da hier beide invertierte Achsen zu ortsgemäßer Entwicklung gelangen (Exp. d). Disharmonische Extremitäten entstehen jedoch, wenn die ap-Achse zusammen mit der ml- oder dv-Achse invertiert ist; es entwickelt sich dann die ap-Achse herkunftsgemäß und die ml- bzw. dv-Achse ortsgemäß (Exp. b und c). Die wirtsseitenrichtige Anlage wird in diesen Fällen zur wirtsseitenverkehrten Extremität. — Sind schließlich durch die Operation alle drei Achsen invertiert worden (Exp. h), so bildet sich eine disharmonische wirtsseitenverkehrte Extremität, indem die ap-Achse herkunftsgemäß und die ml- und dv-Achse ortsgemäße Entwicklung erfahren. Die Anlage behält ihre Seitenqualität bei.

**Experimentelle Fundamente der Schlüsse HARRISONS.** Diese Schlüsse sind von HARRISON durch ein außerordentlich reiches *Zahlenmaterial* belegt worden. Wir betrachten zuerst an Hand der Tabelle 3 die Ergebnisse der *heterotopen Transplantation*. In der Tabelle entsprechen die Reihenbezeichnungen a—h derjenigen in Tabelle 2 und den Bezeichnungen der Experimente in Abb. 8—15. Von 185 Experimenten waren 54 positiv. Von diesen ergaben 15 harmonische (= wirtsseitenrichtige) einfache Extremitäten, 22 (bzw. 23?) disharmonische (= wirtsseitenverkehrte) einfache Extremitäten und 16 Verdoppelungen. Die einfachen Extremitäten waren stets harmonisch (= wirtsseitenrichtig), wenn die ap-Achse ortsgemäß gelagert war. Dies setzt notwendig voraus, daß die dv- und ml-Achsen sich stets ortsgemäß entwickelten (Spalte 6). Die einzige Ausnahme (Spalte 7, Reihe g) beruht wahrscheinlich auf einem Irrtum bei der Operation. — Die einfachen Extremitäten waren stets disharmonisch (= wirtsseitenverkehrt), wenn die ap-Achse durch die Operation invers gelagert wurde. Diese entwickelte sich herkunftsgemäß. Da sich andererseits die ml- und dv-Achse stets ortsgemäß ausbildeten, war das Resultat gleich, ungeachtet, ob neben der ap-Achse keine (Exp. e), eine (Exp. b und c) oder noch zwei Achsen (Exp. h) invertiert

waren. — Bei den 16 Doppelbildungen verhielten sich die primären Glieder sicher in zehn Fällen wie die eben geschilderten einfachen Extremitäten, d. h. sie waren harmonisch bei wirtsseitenrichtig gelagerter ap-Achse und disharmonisch bei invers liegender ap-Achse des Implantats. In fünf Fällen war dies zweifelhaft, aber wahrscheinlich entsprechend, und der verbleibende eine Fall stellt eine Besonderheit dar. Von den acht heterotopen Experimenten werden in den Abb. 8—15 je ein bzw. mehrere Beispiele gegeben. — Bei den *orthotopen Transplantationen*

Tabelle 3. Zusammenstellung der heterotopen Transplantationen der Extremitätenanlagen unter Inversion der drei Achsen der Anlage bei *Amblystoma*. Wirtsseitenrichtige Extremitäten entstehen stets, wenn die antero-posterior-Achse wirtsseitenrichtig orientiert ist (*aa*), wirtsseitenverkehrte, wenn sie wirtsseitenverkehrt (*ap*) liegt. Die beiden anderen Achsen entwickeln sich stets wirtsseitenrichtig (HARRISON 1925).

	Herkunft und Orientierung der Anlage	1	2	3	4	5	6		7	8
		Anzahl der Operationen	Ausfälle			Insgesamt positiv	Einfache Gliedmaßen		Doppelte Extremitäten	
			unbestimmbare Bildungen	resorbiert	tot		harmonisch oder wirtsseitenrichtig	disharmonisch oder wirtsseitenverkehrt		
a	Hom, dd, aa, mm	19	3	2	7	7	3	—	4	
b	Hom, dd, <b>ap</b> , ml	6	—	3	1	2	—	②	—	
c	Hom, <b>dv</b> , <b>ap</b> , mm	31	—	14	5	12	—	⑪	1	
d	Hom, <b>dv</b> , aa, ml	12	—	6	4	2	2	—	—	
e	Het, dd, <b>ap</b> , mm	28	1	12	5	10	—	8	2	
f	Het, dd, aa, ml	13	—	4	5	4	③	—	1	
g	Het, <b>dv</b> , aa, mm	60	8	16	20	16	⑦	[1(?) <sup>1</sup> ]	8	
h	Het, <b>dv</b> , <b>ap</b> , ml	16	1	9	5	1	—	1	—	
Zusammen:		185	13	66	52	54	15	22 (23 <sup>?</sup> )	16	

○ = Herkunftsgemäße Symmetrie geändert. [ ] gegen Regel.

<sup>1</sup> Wahrscheinlich bei Operation falsch orientiert.

wurde die ml-Achse stets ortsgemäß gelagert und die Prüfung auf die dv- und ap-Achse beschränkt. Neben der Transplantation ganzer Anlagen an die Stelle einer entfernten wurden aber noch zwei weitere wichtige Experimente gemacht, die ebenfalls Auskunft über die Frage der Achsendetermination der Anlage geben. Einmal wurden ganze aus Ectoderm und Mesoderm bestehende Anlagen auf eine ganze mesodermale, am Ort belassene nach der Entfernung des Ectoderms aufgepfropft unter ortsgemäßer Orientierung der ml- und variiert orientierung der dv- und ap-Achse; und des weiteren wurde je eine halbkreisförmige vertikale, vordere oder hintere bzw. horizontale, dorsale oder ventrale Hälfte entfernt und durch andere Hälften ersetzt. Die implantierte Hälfte konnte dabei an jeder Stelle eine vordere, hintere, dorsale oder ventrale sein; die Achsenstellungen dieser Hälften entsprechen denjenigen der trans-

plantierten ganzen Anlagen. In allen drei Experimentgruppen der orthotopen Transplantation finden wir die Experimente:

hompl., dd, aa, mm (Abb. 7a)    hetpl., dd, *ap*, mm (Abb. 7e)  
 hompl., *dv*, *ap*, mm (Abb. 7c)    hetpl., *dv*, aa, mm (Abb. 7g).

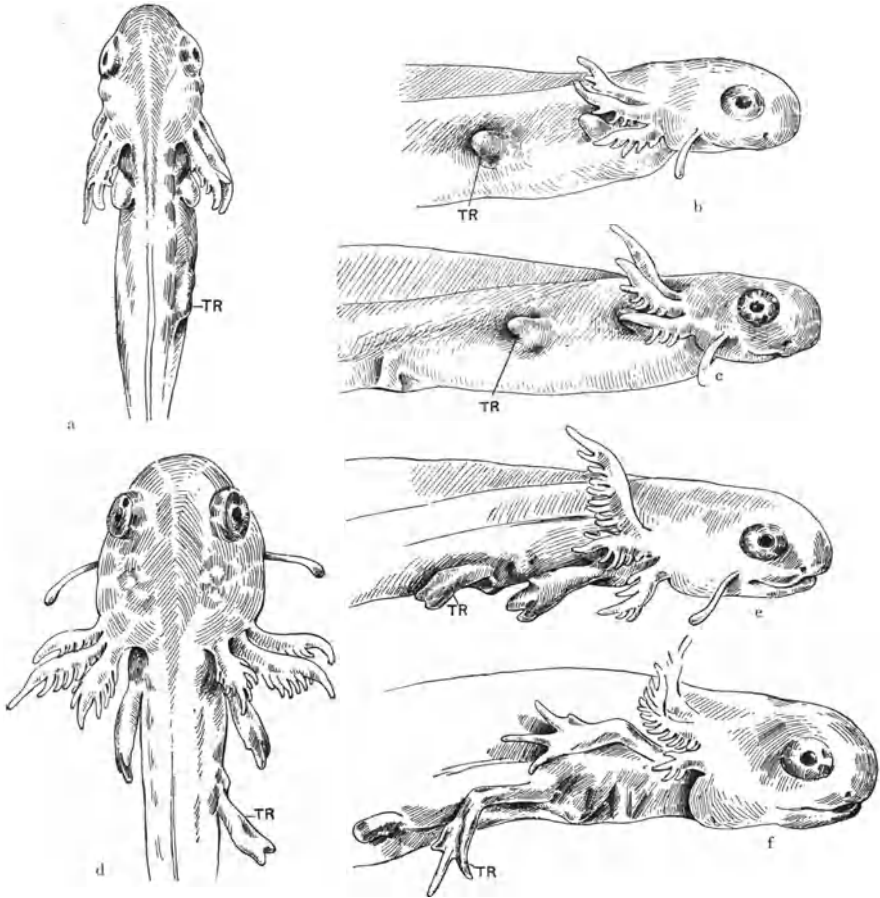


Abb. 11 a—f. Heterotope Transplantation eines rechten Gliedmaßenmesoderms auf die rechte Seite, unter Inversion der *dv*- und *ml*-Achse. (*H. hompl. dv, aa, ml.*) Resultat: eine wirtsseitenrichtig orientierte Extremität *Tr.* a—f derselbe Embryo. 10 mal.

a	5	Tage	nach	der	Operation,	dorsale	Ansicht.	(Stadium 39+).
b	5	"	"	"	"	Seitenansicht.	Transplantat <i>Tr</i> sproßt dorsocaudal.	
c	6	"	"	"	"	Seitenansicht	(Stadium 40).	
d	13	"	"	"	"	dorsale	Ansicht (Stadium 45).	
e	13	"	"	"	"	Ansicht	von der Seite und leicht von dorsal.	
f	20	"	"	"	"	Seitenansicht.		

(HARRISON 1925, S. 488.)

Die Ergebnisse der orthotopen Transplantation ganzer Anlagen an Stelle entfernter ganzer sind in der Tabelle 4 A zusammengefaßt. Die Transplantation der Anlage ohne Achsendrehung ergab stets harmonische

Extremitäten. Das Exp. g (het, *dv*, aa, mm), in dem nur die *dv*-Achse invers gelagert war, lieferte in 15 von 16 positiven Versuchen einheitliche harmonische Extremitäten. Die *dv*-Achse hat sich wie bei der heterotopen Transplantation ortsgemäß entwickelt und dadurch haben die Extremitäten ihre Seitenqualität

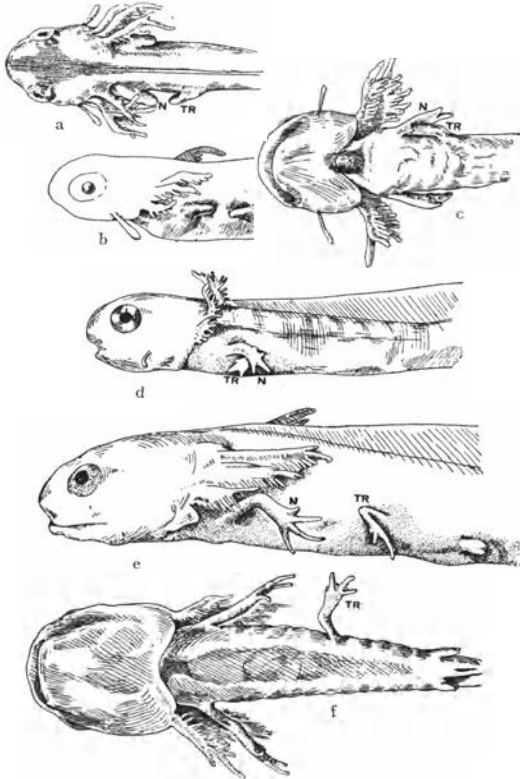


Abb. 12 a—d. Heterotop. Transplantation der vorderen Gliedmaße; rechte Gliedmaße auf die linke Körperseite (het. *dd*, *ap*, *mm*). *N* normale linke Gliedmaße; *Tr* transplantierte Gliedmaße. 10×. a—d dieselbe Larve. a u. b dorsale bzw. ventrale Ansicht, 8 Tage nach der Operation; c ventrale Ansicht, 13 Tage nach der Operation; d seitliche Ansicht, 17 Tage nach der Operation; e u. f eine andere Larve in lateraler und ventraler Ansicht 26 Tage nach der Operation fixiert. (HARRISON 1921, S. 22.)

geändert. Die beiden Serien, in denen die *ap*-Achse invertiert war (*c* = hom, *dv*, *ap*, *mm* und *e* = het, *dd*, *ap*, *mm*) geben reichlich verwickelte Resultate, indem sie sehr viele Doppelbildungen aufweisen. In diesen ließ sich während der Entwicklung beobachten, daß das primäre Glied den Regeln entspricht und das sekundäre zum primären spiegelbildlich ist. Gelegentlich wurden die primären Glieder resorbiert und die sekundären gelangten zur Ausbildung (Reihe A e, Spalte 6). Auch Rotation des Transplantats (bei hom, *dv*, *ap*, *mm*) während der Entwicklung verschleierte die klaren Ergebnisse (Reihe A c, Spalte 6). Abgesehen von den Verdoppelungen, die ebenfalls zur Bestätigung der Regel beitragen, sind es bei inverser *ap*-Achse nur zwei Fälle mit einfachen Extremitäten (Reihe A c und A e, Spalte 6), die klar die Regel bekräftigen.

Die Ergebnisse der Verschmelzung zweier ganzer Anlagen (Tabelle 4B) und zweier Anlagenhälften (Tabelle 4C) entsprechen durchaus den Regeln. Es entstand eine einheitliche, bei Doppelanlagen anfangs etwas zu große, später aber normale Extremität, wenn die *ap*-Achse des Implantats ortsgemäß gerichtet war. Verdoppelungen entstanden, wenn die *ap*-Achse invers war. Die *dv*-Achse entwickelte sich stets ortsgemäß.

ihre Seitenqualität geändert. Die beiden Serien, in denen die *ap*-Achse invertiert war (*c* = hom, *dv*, *ap*, *mm* und *e* = het, *dd*, *ap*, *mm*) geben reichlich verwickelte Resultate, indem sie sehr viele Doppelbildungen aufweisen. In diesen ließ sich während der Entwicklung beobachten, daß das primäre Glied den Regeln entspricht und das sekundäre zum primären spiegelbildlich ist. Gelegentlich wurden die primären Glieder resorbiert und die sekundären gelangten zur Ausbildung (Reihe A e, Spalte 6). Auch Rotation des Transplantats (bei hom, *dv*, *ap*, *mm*) während der Entwicklung verschleierte die klaren Ergebnisse (Reihe A c, Spalte 6). Abgesehen von den Verdoppelungen, die ebenfalls zur Bestätigung

Tabelle 4. Zusammenstellung der Versuchsergebnisse bei der orthotopen Transplantation A einer ganzen Anlage an Stelle einer entfernten ganzen, B einer ganzen Anlage auf eine ganze mesodermale (Kombination zweier ganzen Anlagen durch Superposition), C einer halben Anlage an Stelle einer entfernten halben Anlage. (Nach HARRISON 1921.)

Art des Experiments und Orientierung	I Anzahl der Operationen	2-4 Unbestimmbare Bildungen oder tot oder resorbiert	5 Insgesamt positiv	6		8 Doppelbildungen
				Einfache Gliedmaßen		
				harmonisch oder wirts-seitenrichtig	disharmonisch oder wirts-seitenverkehrt	
A Ganze Anlage an Stelle einer entfernten ganzen:						
a) Hom, dd, aa, mm . .	9	—	9	9	—	—
c) Hom, <b>dv</b> , <b>ap</b> , mm . .	61	23	38	[10 <sup>1</sup> ]	①	27 <sup>2</sup>
e) Het, dd, <b>ap</b> , mm . .	49	18	31	[5 <sup>3</sup> ]	1	25 <sup>6</sup>
g) Het, <b>dv</b> , aa, mm . .	26	10	16	⑮	—	1 <sup>7</sup>
B Ganze Anlage auf eine belassene mesodermale ganze:						
a) Hom, dd, aa, mm . .	5	—	5	5	—	—
c) Hom, <b>dv</b> , <b>ap</b> , mm . .	5	—	5	[1 <sup>4</sup> ]	—	4
e) Het, dd, <b>ap</b> , mm . .	6	1	5	—	—	5
g) Het, <b>dv</b> , aa, mm . .	9	4	5	⑤	—	—
C Halbe Anlage an Stelle einer entfernten halben:						
d) Hom, dd, aa, mm . .	8	—	8	8	—	—
c) Hom, <b>dv</b> , <b>ap</b> , mm . .	19	—	19	—	—	15 + 4 <sup>5</sup>
e) Het, dd, <b>ap</b> , mm . .	17	—	17	[2 <sup>8</sup> ]	—	12 + 3 <sup>5</sup>
g) Het, <b>dv</b> , aa, mm . .	22	—	22	⑲	—	3

○ = Implantat herkunftsgemäße Seitenqualität geändert. [ ] gegen Regel.

<sup>1</sup> Entstanden durch Rotation im Schultergürtel unter Beibehaltung der herkunftsgemäßen Seitenqualität, 1 Fall von Hyperdactylie. <sup>2</sup> Meist die primäre Extremität invers und die sekundäre ihr spiegelbildlich, also harmonisch; oder selten die primäre infolge Rotation harmonisch und die sekundäre invers. <sup>3</sup> Aus Verdoppelung, in der die disharmonische primäre resorbiert wurde und die sekundäre harmonische sich vollständig ausbildete. <sup>4</sup> Durch Rotation normal einfach. <sup>5</sup> Anfangs doppelt, dann durch Resorption einer Knospe einfach. <sup>6</sup> Primäre Extremität disharmonisch, sekundäre harmonisch. <sup>7</sup> Primäre Extremität harmonisch, sekundäre Extremität disharmonisch. <sup>8</sup> Vielleicht Transplantat ventrale Hälfte, die wenig Anlagenmaterial enthält?

Die sehr wenigen Ausnahmen finden leicht ihre Erklärung (siehe Anm. zu Tabelle 4). Die Verdoppelungen bestanden aus einem harmonischen und einem disharmonischen Glied. Das erstere dürfte sich wohl in der Hauptmasse von der Anlage bzw. Anlagenhälfte des Wirtes, das letztere

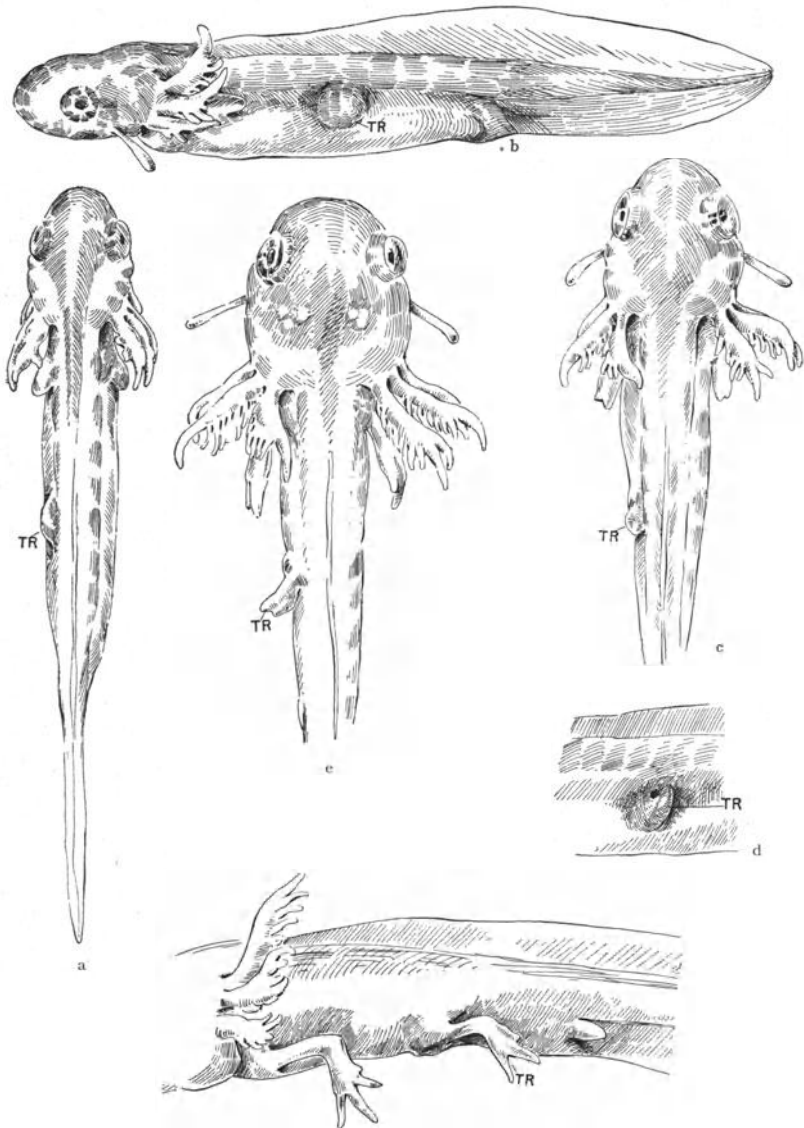


Abb. 13 a—f. Heterotope Transplantation des rechten Gliedmaßenmesoderms auf die linke Seite unter Inversion der *ml*-Achse (*H. helpl. dd, aa, ml.*); Resultat: eine wirtsseitenrichtig orientierte Extremität. a—f: Derselbe Embryo. 10 mal.

- |   |    |      |      |     |            |                |          |                |
|---|----|------|------|-----|------------|----------------|----------|----------------|
| a | 5  | Tage | nach | der | Operation, | Dorsalansicht  | (Stadium | 39).           |
| b | 5  | "    | "    | "   | "          | Seitenansicht. |          |                |
| c | 9  | "    | "    | "   | "          | Dorsalansicht  | (Stadium | 42).           |
| d | 9  | "    | "    | "   | "          | Seitenansicht  | des      | Transplantats. |
| e | 13 | "    | "    | "   | "          | Dorsalansicht. |          |                |
| f | 19 | "    | "    | "   | "          | Seitenansicht. |          |                |

(HARRISON 1925, S. 490.)



vom Transplantat ableiten. Die Möglichkeit eines teilweisen Materialaustausches muß jedoch im Auge behalten werden.

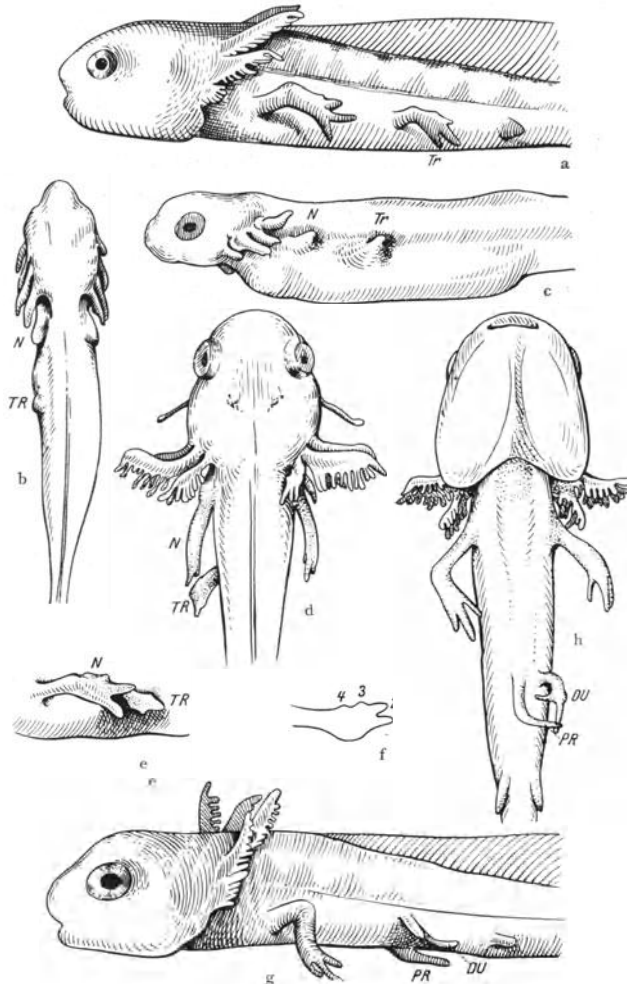


Abb. 14 a—g. Heterotope Transplantation der Anlage einer linken Vorderextremität auf die rechte Seite invertiert (heteropleural, dorsoventral = *hetpl. dv, aa, mm*). a Implantat bildet eine normale wirtsseitenrichtige Extremität (*Tr*), 24 Tage nach der Operation fixiert; b—f derselbe Keim, eine wirtsseitenrichtige Extremität bildend, an der sich eine Verdoppelung anlegt. *N* normale Extremität; *Tr*. Extremität des Transplantats; *Pr*. primäre Extremität; *Du*. Verdoppelung; 1—4 Fingernummern. — Abb. b und c: Dorsal- bzw. Ventralansicht, fünf Tage nach der Operation; Abb. d: Dorsalansicht, 15 Tage nach der Operation; Abb. e: Seitenansicht der Gliedmaßen, 15 Tage nach der Operation; Abb. f: Implantatextremität mit beginnender Verdoppelung, 19 Tage nach der Operation; Abb. g und h: laterale und ventrale Ansicht einer Larve mit anormalen Resultaten, 32 Tage nach der Operation. Primäres Glied defekt (*Pr.*), sekundäres Glied wirtsseitenrichtig. (HARRISON 1921, Abb. 27—33.)

Bei *Amblystoma punctatum* stellt die Anlage der Vorderextremität im Schwanzknospenstadium demnach ein System dar, in dem eine Richtung (die ap-Achse) endgültig festgelegt ist. Diese Richtung entspricht un-

gefähr auch derjenigen, in der im Lauf der Entwicklung die ersten Differenzen sichtbar werden, wenn sich die kleine Knospe dorsocaudalwärts richtet. Die beiden anderen Richtungen (dv und ml) sind noch nicht endgültig festgelegt. Ob eine völlige Indifferenz oder eine labile Determination vorliegt, läßt sich nicht mit Bestimmtheit sagen. HARRISON (1921, S. 90) denkt bei der dv-Achse an eine labile Determination, da bei der het-dv-Transplantation nicht sofort eine Anpassung des Implantats an die neue Umgebung erfolgt, sondern eine gewisse Zeit dafür notwendig ist.

Die experimentellen Tatsachen HARRISONS haben sich in weiteren Arbeiten immer wieder bestätigt (DETWILER, SWETT, NICHOLAS, RUUD). Auch für *Triton* (BRANDT) und für Anuren (GRÄPER und ALVERDES) haben sich ähnliche Ergebnisse ermitteln lassen, wie weiter unter noch genauer mitgeteilt wird. Allgemein ist auch die HARRISONSche Deutung des Resultats übernommen worden (siehe z. B. GRÄPER 1927a, S. 764). Nur PRZIBRAM (1924, 1926, 1927) bringt eine andere Deutung, die auf seinen reichen Erfahrungen mit der Bruchdreifachbildung (1921) sich aufbaut und welche S. 337 besprochen wird.

β) Der Zeitpunkt der Achsendetermination der Anlage.

**Amblystoma punctatum.** Die *ap*-Achse ist sehr früh endgültig festgelegt. Ihre Determination ist nach DETWILER (1918) schon in der Neurula vollzogen; denn die Transplantation der Anlage unter Drehung der dv- und ap-Achse in diesem Stadium zeitigte dieselben Resultate wie die eben berichteten Experimente HARRISONS. Der Gedanke liegt nahe, die ap-Achse der Extremitätenanlage mit der Polaritätsachse des Keimes in Beziehung zu setzen (z. B. VON UBISCH 1923, O. MANGOLD 1925, S. 69).

Die *dv*-Achse wurde an *Amblystoma punctatum* von SWETT (1927) geprüft, indem die linke Anlage in der rechten Seitenwand um etwas mehr als 180° nach vorn gedreht, innen nach innen gewandt, eingesetzt wurde (heterotop heteropleural, dorso-ventral = H, het, aa, *dv*, mm). Dabei wird von allen Achsen nur die dv-Achse invertiert. Das Operationsstadium wurde zwischen Stadium 30 und 40 (s. Abb. 1 und 3) variiert. Durch die heterotope Transplantation wurde die Regeneration am Implantationsort und durch die Überdrehung nach vorn die Rotation vermieden. Die Ergebnisse des Versuches sind in der Tabelle 5 zusammengestellt. Die Operationsstadien sind in drei Gruppen zusammengezogen, nämlich Stadium 30—32, 33—34 und 35—40. Bei allen Operationen des Stadiums 30—32 entwickelten sich die primären Extremitäten (nicht Verdoppelungen) wirtsseitenrichtig (harmonisch) (Reihe b), bei allen Operationen der Stadien 35—40 wirtsseitenverkehrt (disharmonisch) (Reihe d). In den zwischen diesen beiden Extremen liegenden Stadien 33—34 entwickelten sich 41 vH aller Fälle wirtsseitenrichtig und 59 vH wirtsseitenverkehrt (herkunftsgemäß) (Reihe c); hier liegt das kritische

Stadium, in dem offenbar individuell verschieden in einem Fall die Determination schon vollzogen ist, im anderen noch nicht. Verdopplungen treten häufig auf (Spalte 9).

Tabelle 5. Zeitpunkt der Determination der Dorsoventralachse der Extremität bei *Amblystoma punctatum*: Stadium 33—34. Die linke Extremitätenanlage wurde in die rechte Seitenwand unter ortsgemäßer Orientierung der anteroposterioren und mediolateralen Achse und inverser Orientierung der dorsoventralen Achse verpflanzt. (H. het. dv, aa, mm.) (Nach SWETT 1927, Tab. I, zusammengestellt, dabei die abnormen Fälle weggelassen.)

a	I Operations- stadium	2 Gesamtzahl der Opera- tionen	3 Zahl der positiven Fälle	Zahlen			vH		
				4 dv-Achse der primären Extremität ortsgemäß, also primäre Extremität harmonisch = wirtsseitenrichtig	5 dv-Achse der primären Extremität herkunftsgemäß, also primäre Extremität disharmonisch = herkunftsseitenrichtig	6 Verdopplungen	7 dv-Achse der primären Extremität ortsgemäß, also primäre Extremität harmonisch = wirtsseitenrichtig	8 dv-Achse der primären Extremität herkunftsgemäß, also primäre Extremität disharmonisch = herkunftsseitenrichtig	9 Verdopplungen
				b	30—32	25	12	12	0
c	33—34	76	37	15	22	29	41	59	78
d	35—40	50	37	0	37	33	0	100	89

Tabelle 6. Zeitpunkt der Determination der mediolateralen Achse der Extremität bei *Amblystoma punctatum*: Stadium 35—36. Die linke Extremitätenanlage wurde in die rechte Seitenwand unter ortsgemäßer Orientierung der anteroposterioren und dorsoventralen Achse und inverser Orientierung der mediolateralen Achse verpflanzt. (H, het, aa, dd, ml.) (SWETT 1928 a.)

a	I Operations- stadium	2 Gesamtzahl der Opera- tionen	3 Zahl der positiven Fälle	Zahlen			vH		
				4 ml-Achse der primären Extremität ortsgemäß, also primäre Extremität harmonisch = ortsgemäß = wirtsseitenrichtig	5 ml-Achse der primären Extremität herkunftsgemäß, also primäre Extremität disharmonisch = herkunftsgemäß = herkunftsseitenrichtig	6 Verdopplungen	7 ml-Achse der primären Extremität ortsgemäß, also primäre Extremität harmonisch = ortsgemäß = wirtsseitenrichtig	8 ml-Achse der primären Extremität herkunftsgemäß, also primäre Extremität disharmonisch = herkunftsgemäß = herkunftsseitenrichtig	9 Verdopplungen
				b	33—34	33	24	24	0
c	35—36	89	33	23	10	23	70	30	70
d	37—42	85	35	0	35	25	0	100	43

Die ml-Achse wurde ebenfalls von SWETT (1927, 1928 a) einer eingehenden Prüfung unterzogen. Operiert wurde an den Stadien 33—42. Die linke Extremität wurde in die rechte Seitenwand bei ortsgemäßer Orientierung der ap- und dv-Achse transplantiert; dabei wird die ml-Achse

invers gelagert. (Heterotop heteropleural dorsodorsal = H, het, aa, dd, ml.) Die Resultate des Experiments wurden, wie oben, für die dv-Achse, in der Tabelle 6 zusammengestellt.

Ortsgemäß entwickelten sich alle primären Extremitäten in den Stadien 33—34 (Reihe b), herkunftsgemäß alle in den Stadien 37—42 (Reihe d). Zwischen diesen beiden Gruppen, nämlich in den Stadien 35 und

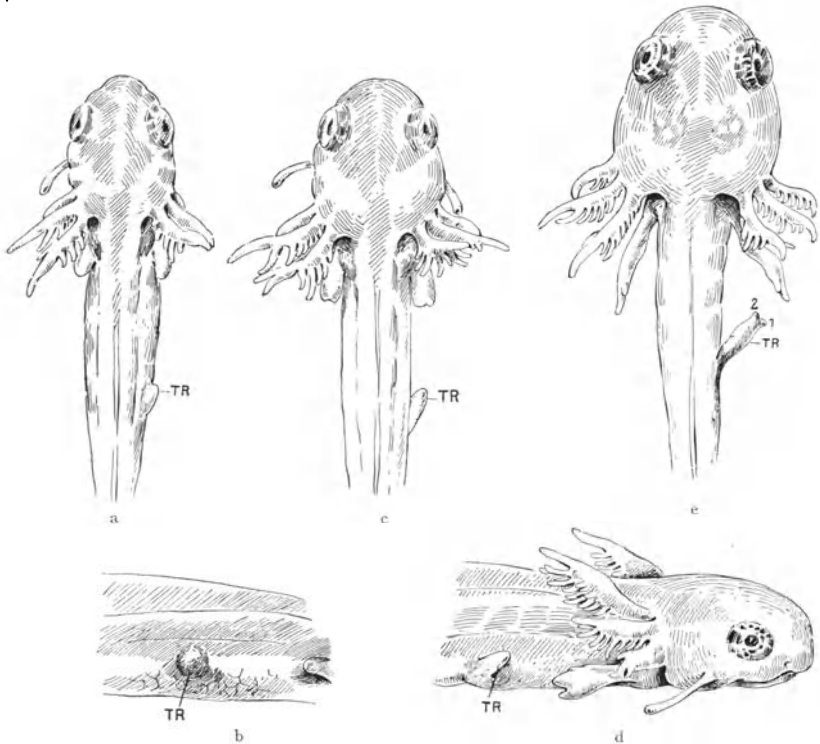


Abb. 15 a—e. Heterotrope Transplantation eines linken Gliedmaßenmesoderms auf die rechte Seite unter Inversion aller drei Achsen. (*H. hetpl. dv, ap, ml.*) Resultat: eine wirtsseitenverkehrte Extremität. a—e: derselbe Embryo, 10 mal vergrößert.

a	7	Tage	nach	der	Operation,	Dorsalansicht.	Transplantat	sproßt	cephal	(Stadium 40).
b	7	"	"	"	"	Seitenansicht.				
c	9	"	"	"	"	Dorsalansicht	(Stadium 42).			
d	12	"	"	"	"	Lateralansicht	(Stadium 47).			
e	16	"	"	"	"	Dorsalansicht.				

(HARRISON 1925, S. 494.)

36 entwickelten sich 70 vH aller Fälle wirtsseitenrichtig (harmonisch) und 30 vH wirtsseitenverkehrt (disharmonisch) (Reihe c). Die Determination erfolgt im Stadium 35—36 beim einen Keim etwas früher als beim anderen. Auch bei dieser Operation treten häufig Verdoppelungen auf (Spalte 9).

Nach diesen schönen Untersuchungen werden die drei Achsen der Extremitätenanlage nicht gleichzeitig, sondern nacheinander festgelegt,

nämlich zuerst die ap-Achse, dann die dv-Achse und schließlich die ml-Achse. Die Determination der ap-Achse liegt sehr viel früher, als die schnell aufeinander folgenden Determinationen der dv- und ml-Achse. Ungefähr entlang der ap-Achse treten auch die ersten sichtbaren Differenzen auf, wenn die Extremitätenknospe sich caudalwärts richtet (Abb. 1c). Vielleicht gilt hier die (vorläufig hypothetische) Regel: „Je früher differenziert, desto früher determiniert.“

**Amblystoma tigrinum.** Bei *Amblystoma tigrinum* wurden von GUDRUN RUUD (1926) die orthotopen (O) und heterotopen (H) Transplantationen hom, dd, aa, mm; hom, dv, ap, mm; het, dd, ap, mm; het, dv, aa, mm in demselben Stadium ausgeführt (32—33), an dem auch HARRISON bei *Amblystoma punctatum* arbeitete. Die Versuche zeigten wie bei *Amblystoma punctatum* die Determination der ap-Achse vollzogen. Die dv-Achse wurde in einem Teil der Fälle durch die Umgebung invertiert, in dem anderen Teil nicht. Offenbar liegt im Stadium 32—33 die kritische Periode, in der die Determination der dv-Achse vollzogen wird. Die ml-Achse wurde bis jetzt nicht geprüft. — Die Ergebnisse dieser Experimente sind von besonderem Interesse, da die Extremität bei *Amblystoma tigrinum* sich beträchtlich später entwickelt als bei *Amblystoma punctatum* (siehe S. 390). Sie erscheint bei *Amblystoma tigrinum* erst, wenn der Dotter des etwas dotterärmeren Keimes verbraucht ist, etwa 10 Tage später als bei *Amblystoma punctatum*. Trotzdem liegt der Zeitpunkt der Determination der Achsen der Extremitätenanlage, speziell der dv-Achse, nicht später als bei *Amblystoma punctatum*, sondern sogar etwas früher.

Dies ist auch von beträchtlichem allgemeinem Interesse. — Bei der Operation im Stadium 32—33 ist das Transplantat viel länger den Umgebungseinflüssen am Implantationsort ausgesetzt, bis es zur Entwicklung der Extremität kommt, als bei *Amblystoma punctatum*; trotzdem beeinflusst die Umgebung die ap-Achse ebensowenig und die dv-Achse weniger als bei *Amblystoma punctatum*. Die Zeit, welche der Umgebung für ihre Wirkung zur Verfügung steht, ist offenbar ohne Bedeutung für das Resultat und dieses scheinbar nur durch den Determinationszustand der Anlage bedingt. Auf die Zahl der resorbierten Fälle war allerdings diese Wirkungsdauer von Einfluß, denn sie war bei *Amblystoma tigrinum* in den Versuchen von RUUD (1926) wesentlich höher als bei *Amblystoma punctatum* in den Experimenten von HARRISON (1921).

#### b) *Triton taeniatus*.

Dem Vorgehen HARRISONS folgend hat BRANDT (1922—1928) an der Extremitätenanlage von *Triton taeniatus* gearbeitet. Die Entwicklung der Extremität bietet hier im wesentlichen dasselbe Bild wie bei *Amblystoma* (Abb. 3). Operiert wurde am Schwanzknospenstadium und an der frühen Neurula.

Im Schwanzknospenstadium wurde durch orthotope und heterotope Transplantation die Determination der ap- und dv-Achse geprüft. Dazu dienten die Operationen: Hompl. dd, aa, mm; hompl. dv, ap, mm; hetpl. dd, ap, mm; hetpl. dv, aa, mm. Die ml-Achse ward stets ortsgemäß gelagert. Die Transplantate entwickelten sich zu einfachen Extremitäten und Verdoppelungen. Die primären Glieder zeigten herkunftsgemäße Entwicklung hinsichtlich der Seitenqualität und beider geprüfter Achsen (ap, dv). Harmonische Glieder traten daher bei den Transplantationen, wo Achsendrehungen stattgefunden hatten, nicht auf. Daraus mußte der Schluß gezogen werden, daß bei *Triton taeniatus* im Schwanzknospenstadium sowohl die ap- als auch die dv-Achse schon festgelegt sind. Die Ergebnisse der heterotopen Transplantation BRANDTs sind in der Tabelle 7 wiedergegeben.

Tabelle 7. Prüfung der Determination der ap- und dv-Achse der Extremitätenanlage von *Triton taeniatus* im Schwanzknospenstadium durch heterotope Transplantation. Beide Achsen sind determiniert; die Extremitäten entwickeln sich herkunftsgemäß.

(BRANDT, 1924b, S. 527.)

Operation	1	2	3		4	5
	Insgesamt operiert	Positiv	Einfache Gliedmaßen		Verdoppelungen	
			wirtsseitenverkehrt, disharmonisch	wirtsseitenrichtig		
Hompl. dd, aa, mm . . . .	7	4	—	—	4	
Hompl. dv, ap, mm . . . .	26	6	—	3 (verdreht)	3	
Hetpl. dd, ap, mm . . . .	10	6	5	—	1	
Hetpl. dv, aa, mm . . . .	23	9	4	—	5	

*Triton taeniatus* verhält sich also wesentlich anders als *Amblystoma*. Die dv-Achse ist festgelegt in einem Stadium, wo sie bei *Amblystoma* noch durch Umgebungseinflüsse invertiert werden kann. Im Bestreben, diesen Umstand zu begründen, gibt BRANDT an, daß die Vorderextremitäten von *Triton taeniatus* früher sich entwickeln als diejenigen von *Amblystoma*, und zieht den Schluß, daß Anlagen, die früher sichtbar differenziert werden, auch früher (unsichtbar) determiniert werden. An und für sich wird man geneigt sein, dieser Auffassung beizupflichten. Ja es scheint mir, daß bei der Einteilung der Keime in Mosaik- und Regulations-eier dieser Gedanke nicht immer genügend beachtet worden ist, indem man bei den Mosaik-eiern Kriterien wählte, die sich sehr schnell differenzieren, beim Regulationsei dagegen später in Erscheinung tretende. Auf jeden Fall muß er sorgfältige Beachtung finden. Bei der Extremitätenanlage hat sich die Annahme offenbar als nicht richtig erwiesen, da die Feststellung BRANDTs, daß bei *Amblystoma* die Extremitäten sich beträchtlich später entwickeln als bei *Triton taeniatus*, für die meist ver-

wandte *Amblystoma punctatum* nicht stimmt (HARRISON 1925). BRANDT hatte offenbar eine andere, in Europa gezüchtete Art untersucht, die erst genauer bestimmt werden muß. Aber bei *Amblystoma tigrinum* entwickelt sich die Extremität sehr spät. Nach der Annahme BRANDTS müßte bei *Amblystoma tigrinum* die Determination der *dv*-Achse später erfolgen als bei *Amblystoma punctatum*. Es ist jedoch eher das Gegenteil der Fall. Später sichtbar differenziertes Material zeigt hier sogar eine frühere unsichtbare Determination.

Die vorstehenden Überlegungen führten BRANDT zu theoretischen Betrachtungen, die in den Originalen eingesehen werden müssen. Kurz besprochen seien hier die zwei Begriffe „isodrome“ und „anisodrome“ Tiere (BRANDT 1923a, 1927b). Bei ersteren soll die Geschwindigkeit der Determination gleich sein bzw. (genauer) in denselben Entwicklungsstadien liegen, bei den letzteren nicht. Es ist aber wohl damit zu rechnen, daß die Determinationsgeschwindigkeiten verschiedener Anlagen in derselben Tierart verschieden sind und daß beim Vergleich zweier Tierarten sich ergibt, daß das eine Organ (etwa Extremität) früher, das andere (etwa Herz) später endgültig determiniert wird. Ehe diese Verhältnisse genauer untersucht sind, wird man daher nur von isodromen und anisodromen Anlagen zweier Tierarten sprechen können. Die Anlagen der Vorderextremität von *Triton taeniatus* und *Amblystoma punctatum* sind anisodrom, die Herzen können isodrom sein. Es ist das Verdienst von BRANDT, unser Interesse für diese Fragen verstärkt zu haben. Bei der Determination der Linse und der Medullarplatte der verschiedenen Amphibienarten finden sich ähnliche Verhältnisse (Zusammenfassungen siehe bei SPEMANN und GEINITZ 1927, MANGOLD 1928a, S. 159).

Die Anlage des Neurulastadiums wurde heterotop, heteropleural, dorsoventral (H, hetpl. *dv*, aa, mm) in die Seite von Schwanzknospentstadien gepflanzt und lieferte bei 56 Operationen 13 positive Fälle, von denen 8 Verdoppelungen und 5 einfache harmonische Extremitäten bildeten (BRANDT 1923a, 1924a, 1926). Da, wie unten mitgeteilt, durch Transplantation von Gehörblasen (BALINSKY 1925, 1926a, b, 1927a, b, FILATOW 1927) und Celloidinkörpern (BALINSKY 1927b) in die Seitenwand des Schwanzknospentstadiums von *Triton* Extremitäten induziert werden können, ist nicht ganz sicher, ob sich in dem Versuch von BRANDT die Extremitäten aus dem Implantatmaterial entwickelt haben oder vom Wirtsmaterial nach Induktion durch das Implantat. Die induzierten Vorderextremitäten bei BALINSKY sind allerdings disharmonisch. Nur unter der Voraussetzung, daß das Implantat die Extremität liefert, sind die Schlüsse möglich, daß das Implantat schon die Faktoren zur unabhängigen Extremitätenbildung besitzt, d. h. determiniert ist, und daß die *dv*-Achse der Anlage noch nicht endgültig festliegt. Beides ist recht wahrscheinlich. Die *ap*-Achse wurde noch nicht geprüft.

c) *Pleurodeles Waltlii*.

Der Determinationsablauf in der Extremitätenanlage von *Pleurodeles Waltlii* soll sich nach BRANDT (1927b) wie bei *Amblystoma punctatum* vollziehen.

d) *Anuren*.

## α) Experimente an der Vorderextremität.

Die Vorderextremität der Anuren ist von BRAUS (1903—1909) experimentell bearbeitet worden. Seine heterotopen bzw. heteronom orthotopen Transplantationen (Abb. 6a—c) bewiesen erstmalig die Determination zu Extremität und Vorderextremität der jungen, histologisch undifferenzierten Knospe. Die Experimente sind S. 302 schon besprochen, und weitere Einzelheiten werden wir im Abschnitt über den Schultergürtel und über die Determination der Muskeln erfahren. — Bei der Bearbeitung der Determination der Kiemen hat EKMAN auch Nebenresultate über die Determination der Vorderextremität erzielt, welche S. 307 angegeben worden sind. — Die Hauptarbeiten über die Anurenextremität befassen sich mit der hinteren Gliedmaße, die nunmehr besprochen werden soll.

## β) Experimente an der hinteren Extremität.

Ältere Versuche heterotoper Transplantation (BANCHI 1904—1906, GEMILLI 1906, HARRISON 1907, 1908) beweisen wie bei der Vorderextremität die Determination der jungen Knospe zu Extremität und zu Hinterextremität und die Fähigkeit zur Verdoppelung.

**Die Determination der Anlagenachsen der Hinterextremität im späten Schwanzknospenstadium.** Analog dem Vorgehen HARRISONS an *Amblystoma* hat K. ALVERDES (1927) die Determination der Anlagenachsen der Hinterextremität bei *Rana silvatica* und *Rana palustris* im Schwanzknospenstadium geprüft. Unberücksichtigt blieb die ml-Achse. Ausgeführt wurden die vier Orientierungen: hompl. dd, aa, mm; hompl. dv, ap, mm; hetpl. dd, ap, mm und hetpl. dv, aa, mm in orthotoper und heterotoper Weise. Das brauchbare Ergebnis ist trotz sehr vieler Experimente recht gering. Von den zehn guten Fällen stehen acht im Einklang mit den Ergebnissen HARRISONS an *Amblystoma*, und die beiden übrigbleibenden finden eine anderweitige Erklärung. Offenbar ist die ap-Achse schon determiniert und die dv-Achse noch nicht bzw. noch umstimmbare. Die Inversion der dv-Achse führte zu einem Wechsel der Seitenqualität.

**Die Determination der Seitenqualität der hinteren Extremität im Knospenstadium.** Die Determination der Seitenqualität ist von GRÄPER (1922—1927) in einer Reihe von Experimenten untersucht worden. Die Versuche wurden unabhängig von HARRISONS Arbeiten ausgeführt und berücksichtigen nur zum Teil die Achsen der Knospen, arbeiten also ohne Koordinatensystem. Auch waren die Operations-



stadien beträchtlich älter als die von HARRISON, nämlich Knospen von 1/1—2/1 Größe (Länge:basale Breite, siehe Abb. 5a—d).

In den ersten Versuchsreihen (GRÄPER 1922a, 1924a) wurden die Knospen orthotop heteropleural unter ortsgemäßer Orientierung der proximo-distalen Achse transplantiert. Wahrscheinlich wurde dabei die ap-Achse normal und die dv-Achse invers gelagert, da sich in dieser Stellung die Operation am besten ausführen läßt. (O. hetpl. dv?, aa?,

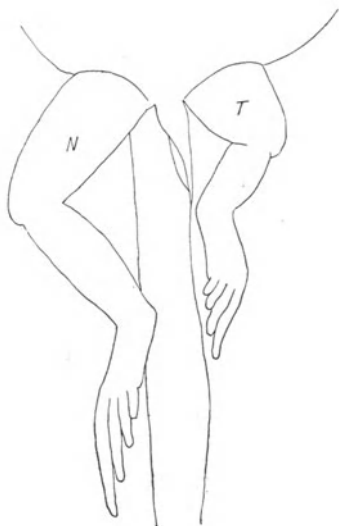


Abb. 16. Larve von *Rana temporaria* von ventral. *N* normales Bein, *T* Extremität aus 1,5/1 Knospe nach heteropleuraler Transplantation, 32 Tage nach der Operation. Die rechte Knospe bildet ein linkes Bein. (GRÄPER 1922 a, S. 296.)

mm). Das Ergebnis ist in der Tabelle 8 oben zusammengestellt. Von 151 Versuchen waren nach Ausscheidung alles zweifelhaften

Materials 71 positiv. Zu wirtsseitenrichtigen einfachen (harmonischen) Extremitäten wurde das Implantat sicher in 19 Fällen (Abb. 16); in 13 weiteren entstand ebenfalls eine einfache wirtsseitenrichtige Extremität, doch kann der Verlust des Implantats und sein Ersatz durch ein Regenerat nicht ganz ausgeschlossen werden, oder die Bildungen sind sonst nicht ganz einwandfrei. Ein Fall zeigte ein ursprungsseitenrichtiges Bein, aber mit wirtsseitenrichtigem Oberschenkel. 38 Fälle waren Verdoppelungen. Die Inversion der Lateralität war also in 19 Fällen gelungen.

Ein anderes Experiment führte zum gleichen Ergebnis (GRÄPER 1927b). Wiederum wurde im Stadium 1/1—2/1 und zwar hauptsächlich

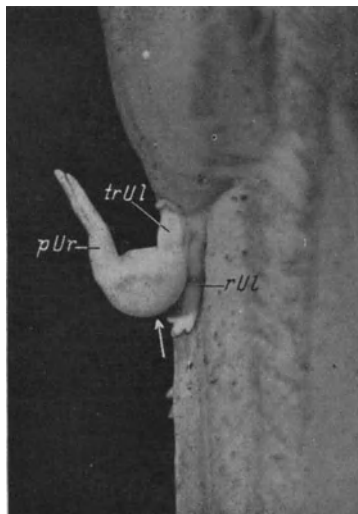


Abb. 17. Linke Abdominalregion einer Kaulquappe von *Rana esculenta*. Die linke Extremitätenknospe (Stadium der Abb. 5 e—f) war amputiert, der Distalbezirk abgeschnitten und der Basalt mit seiner Distalfläche angeheilt worden. (O. hompl. ml., reverse Transplantation.) Es entsteht ein wirtsseitenverkehrtes (rechtes) Proximalregenerat ( $\neq$  Ur) und der Unterschenkel eines wirtsseitenrichtigen (linken) Distalregenerats (tr. Ul), vom Implantat, außerdem ein wirtsseitenrichtiges (linkes) Regenerat vom Wirt (r. Ul). Der Pfeil bezeichnet die Symmetrieebene im Implantat. (GRÄPER 1922 b, S. 592.)

im Stadium 1,5/1 orthotop heteropleural transplantiert und dazu noch die proximodistal-Achse invertiert. Die Stellung der dv- und ap-Achse blieb unberücksichtigt (O. hetpl. dd?, aa?, ml). Von 27 Experimenten ergaben neun ortsseitenrichtige Extremitäten und fünf Verdoppelungen (Tabelle 8 unten). Die wirtsseitenrichtigen waren alle im Stadium 1,5/1 operiert worden.

Diese Experimente zeigen offenbar, daß Extremitätenknospen der Größe 1/1—1,5/1 ihre Seitenqualität noch wechseln können. Ihr Ergebnis wurde von K. ALVERDES (1927) an Larven von *Rana silvatica* und *palustris*, allerdings an sehr kleinem Material bestätigt.

Tabelle 8. Untersuchungen zur Inversion der Seitenqualität bei der Knospe der hinteren Extremität von Anurenlarven. (Länge: basale Breite = 1:1 bis 2:1.) O. hetpl. dv? aa? mm nach GRÄPER 1922a und 1924a und O. hetpl. dd? aa? ml (reverse Transplantation) nach GRÄPER 1927b zusammengestellt. Inversion der Seitenqualität in 19 (+13) + 9 = 28 Fällen gelungen.

	1	2	3		4	5		6	
	Ins- gesamt ope- riert	Klar positiv	Einfache Extremität		Zu- sammen	Doppel- und Dreifachbildungen			
			wirtsseiten- richtig = ursprungs- seiten- verkehrt	ursprungs- seitenrichtig = wirts- seiten- verkehrt		nähere Klassifikation			
O hetpl. dv? aa? mm	151	71	19(+13?)	1(?)	38	6Fächer + 2 Janusbildungen + 17 mehr oder weniger unklar + 11 Transplantat wirtsseiten- verkehrt und sekundäres Glied wirtsseitenrichtig + 2 wirtsseitenverkehrte Kom- ponente stark reduziert			
O hetpl. dd? aa? ml	27	14	9	—	5	4 Transplantat kümmerlich + 1 Fächer (vielleicht nach Rückdrehung)			

Wie kommt nun die Umwandlung der Seitenqualität zustande? S. 313 wurde festgestellt, daß ein asymmetrischer Körper zu seinem Spiegelbild wird, wenn man eine seiner Achsen invertiert. HARRISON konnte bei *Amblystoma* die Umwandlung der Seitenqualität der Extremität durch Inversion der dv- oder der ml-Achse erreichen, die ap-Achse ließ sich jedoch nicht mehr invertieren. Es ist nun zu überlegen, ob die Ergebnisse von GRÄPER an der Hinterextremität der Anuren in derselben Weise gedeutet werden können und ob auch determinierte und nicht determinierte Achsen zu unterscheiden sind.

**Determination der Achsen.** Die ml-Achse. Diese kann nach den Ergebnissen des eben geschilderten Versuches, bei dem die Anlage revertiert eingepflanzt wurde (O. hetpl. dd?, aa?, ml) (S. 329 und Tabelle 8,

unten) in Knospen  $1/1-1,5/1$  nicht endgültig determiniert sein, d. h. Material, welches normalerweise Fußwurzel gebildet hätte, muß auch noch fähig sein, Oberschenkel zu bilden. Auch andere Versuche von GRÄPER (1927b) bekräftigen diese Auffassung. 1. Es wurden  $1/1-1,5/1$  Knospen auf große proximale Stümpfe von  $1/1-2/1$  Knospen (O. hompl. dd?, aa?, mm) aufgesetzt. 2. Nach vollständiger Entfernung einer Knospe wurde ein distaler Teil einer  $1/1-2/1$  Knospe eingepflanzt (O. hompl. dd?, aa?, mm). Bei beiden Versuchen war die Orientierung der ml-Achse normal; diejenige der dv- und ap-Achse blieb unkontrolliert. Bei beiden Experimenten bildeten sich normale harmonische Beine, was ohne abnorme Verwendung des Materials mindestens in proximo-distaler Richtung nicht möglich erscheint. GRÄPER nimmt daher an, daß noch keine endgültige Determination (Destination) der ml-Achse vorliegt. Später soll die Determination in proximo-distaler Richtung fortschreiten.

Wird bei diesen Prüfungen der ml-Achse erst im Stadium  $2/1$  und später gearbeitet, so erhält man keine harmonischen Extremitäten mehr (Abb. 17). — Bei der Reversion der ml-Achse entwickelt sich dann das Transplantat im wesentlichen herkunftsgemäß in Richtung auf die Körperwand des Wirtes zu einem Oberschenkel, Unterschenkel und eventuell einem Stück Beckengürtel. Außerdem regeneriert es distal an seiner einstigen proximalen Schnittfläche ein „Proximalregenerat“. Dieses ist wirtsseitenrichtig, zeigt also Polaritätsumkehr und damit Wechsel der Seitenqualität. Bei späteren Operationen unterbleibt die Bildung des Regenerates, da ja bei den Anuren die Regenerationsfähigkeit bald erlischt, und das Transplantat entwickelt sich dann im Hinblick auf alle seine Achsen herkunftsgemäß. Die Ergebnisse der reversen Transplantation sind in der Abb. 18 schematisch dargestellt. Links liegt die unoperierte Seite, rechts die operierte. Die Abb. a zeigt die vollkommen harmonische Entwicklung des Implantats. Das Implantat steht im Stadium der reinen Querschnittsdetermination. Die Abb. b zeigt die herkunftsgemäße proximalwärts gerichtete Entwicklung des Implantats mit einem distal gebogenen herkunftsseitenverkehrten Proximalregenerat. Das Implantat steht im Stadium der „partiellen Polaritätsdetermination des Implantats“. Abb. c stellt die reine herkunftsgemäße Entwicklung des Implantats dar. Das Implantat hatte die „totale Polaritätsdetermination“ erreicht. — Beim Ersatz einer ganzen Anlage durch distale Teile einer Knospe im Fußplattenstadium (GRÄPER 1927b, S. 422) entwickeln sich diese herkunftsgemäß zu einem Fuß bzw. Unterschenkel mit Fuß. Außerdem entsteht ein harmonisches Regenerat vom Wirt, dem die Implantatbildung in einer Höhe ansitzt, die ihren eigenen proximalen Teilen entsprechen, d. h. die korrespondierenden Querschnitte legen sich aneinander.

Sieht man von den Regenerationsvorgängen ab, so läßt sich sagen,

daß offenbar erst in der 1,5/1—2/1 Knospe die ml-Achse endgültig determiniert ist.

Dv- und ap-Achse, Querschnittsdetermination. Hinsichtlich des Zeitpunktes der Determination der dv- und ap-Achse konnten die Experimente GRÄPERS keine Verschiedenheit erfassen. Ob eine solche vorhanden ist, müssen Operationen vor dem 1/1 Knospenstadium zeigen. GRÄPER (1923, S. 214) rechnet unter dem Eindruck der Versuchsergebnisse HARRISONS und seiner Schüler damit, daß die dv- und ap-Achse in verschiedenen Entwicklungsstadien determiniert werden. In der 1/1-Knospe sind wohl beide Achsen schon beträchtlich stabil determiniert. Dies ergeben die heteropleuralen Versuche (O. hetpl. dd?, aa?,

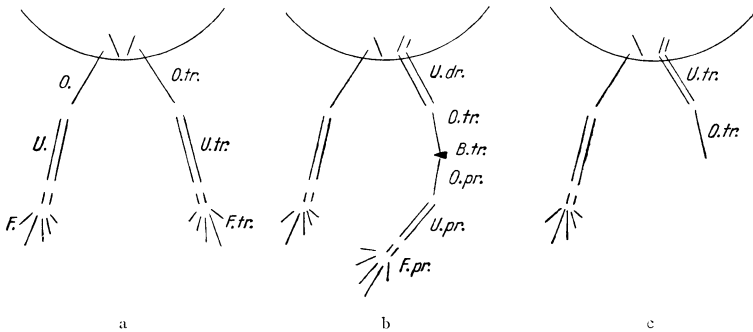


Abb. 18 a—c. Versuche zur Ermittlung der Determination der Proximodistalachse an der Hinterextremität der Anuren. Rechte Beinknospe auf der linken Seite revers angeheilt (N. 3). a Implantat entwickelt proximal zu distal und bildet ein herkunftverkehrtes, wirtsseitenrichtiges Proximalregenerat (Querschnittsdetermination). b Implantat entwickelt seine Anlagen in richtiger topographischer Lage und bildet an seiner einstigen proximalen Fläche ein herkunftverkehrtes, aber wirtsseitenrichtiges Proximalregenerat, an seiner einstigen Distalfläche ein herkunftgemäßes defektes Regenerat. (Partielle Polaritätsdetermination.) c Die Bildung des Proximalregenerats unterbleibt (totale Polaritätsdetermination). — B. Beckenrudiment; F. Fuß; O. Oberschenkel; U. Unterschenkel; in Kombination mit diesen Bezeichnungen: dr. Distalregenerat; pr. Proximalregenerat; tr. Transplantat. (GRÄPER 1922 c, S. 17 u. 18.)

mm; GRÄPER 1922a, 1924a, siehe Tabelle 8, Reihe 1), bei denen die Verdoppelungen häufig eine wirtsseitenverkehrte Lage des Implantats zeigten und auch Versuche mit um 180° gedrehten 1/1-Knospen (GRÄPER 1925, O. hompl. dv, ap, mm). Diese lieferten in allen Fällen Verdoppelungen, in denen die primäre, vom Transplantat gebildete Extremität ihre Seitenqualität gewahrt hatte. Die sekundäre Gliedmaße war ebenfalls wirtsseitenrichtig, so daß zwei gleichseitige Extremitäten nebeneinander standen (Serienordnung). Die 1/1—1,5/1-Knospen befinden sich nach GRÄPER (1922a, 1922b) im Zustand der „Querschnittsdetermination“, d. h. die gegenseitige Lage der Skelett- und Weichteile ist in jedem Querschnitt ungefähr festgelegt.

Hinweise darauf, daß auch im Querschnitt die Determination nicht an allen Punkten gleichzeitig erfolgt, geben gewisse Bilder bei spiegelbildlichen Verdoppelungen. So deuten Janusbildungen — Extremitäten, bei denen beiderseits des normalen Skeletts die Weichteile einer Beuge-

seite liegen — darauf hin, daß die Beugeseite vor der Streckseite determiniert wird, und Fächerbildungen (Abb. 42) — ebene vielzellige (neun) Doppelbildungen mit fibularer Symmetrieebene — machen es wahrscheinlich, daß die tibiale vor der fibularen Seite determiniert wird (GRÄPER 1922a, S. 304; 1922c, S. 14; 1924a). Nach allem scheint das Schwergewicht der Querschnittsdetermination auf der tibialen-plantaren Seite zu liegen (GRÄPER 1924a, S. 268). In der 1/1—1,5/1-Knospe kann jedoch der Querschnitt noch nicht endgültig determiniert sein, sonst hätten bei den heteropleuralen Transplantationen (O. hetpl. dd?, aa?, mm), bei den reversen Transplantationen (O. hetpl. dd?, aa?, ml), bei den homopleuralen Verpflanzungen distaler Knospenteile auf einen beträchtlichen proximalen Knospenstumpf (O. hompl. dd?, aa?, mm) und schließlich bei den homopleuralen Transplantationen distaler Bezirke an Stelle einer ganz entfernten Knospe (O. hompl. dd?, aa?, mm) keine harmonischen Extremitäten entstehen können. Bei diesen Operationen war ja die Orientierung der dv- und ap-Achse meist nicht kontrolliert worden, und es muß angenommen werden, daß sich harmonische Extremitäten aus Knospen mit invers gelagerten Achsen bzw. mehr oder weniger verdrehten Querschnitten entwickelt haben.

Nach allem scheint aus den Experimenten GRÄPERS hervorzugehen, daß in den Knospen bis zum Stadium 1,5/1 bzw. 2/1 der Querschnitt und die proximo-distale (ml)-Achse noch labil determiniert sind. Dabei dürfte wohl die Determination des Querschnittes früher vonstatten gehen und schneller stabil werden als die der proximo-distalen Achse. Nach dem Stadium 2/1 ist wohl die Determination in jeder Richtung vollzogen, doch können noch einige Zeit Proximalregenerate mit invertierter Polaritätsachse gebildet werden.

Die Determination der Extremität läuft nach GRÄPER (1922b, S. 596; 1922c, S. 18) in folgenden Stufen ab. Dabei geben die Stadien, welche von mir eingetragen wurden, den Zeitpunkt der endgültigen Determination (Destination GRÄPER) an.

1. Blastemdetermination, Determination zu Extremität und Hinterextremität;
2. vorn-hinten (ap)-Determinations nach HARRISON (?);
3. reine Querschnittsdetermination, nach dem Stadium 1/1—2/1 erreicht;
4. partielle Polaritätsdetermination, ungefähr bis zum Stadium 2,5/1;
5. totale Polaritätsdetermination, nach dem Stadium 2,5/1 vollzogen.

Wenn man die Ergebnisse der Untersuchungen von HARRISON mit seinen Schülern und ALVERDES zum Vergleich heranzieht, so wird es sehr wahrscheinlich, daß in den Operationsstadien von GRÄPER (1/1 bis 2/1), wo er eine ortsgemäße Entwicklung nachweisen konnte, stets schon eine labile Determination (Institution, GRÄPER 1923) vorlag, die durch

die neue Umgebung rückgängig gemacht wurde. Zieht man zudem die histologischen Verhältnisse der operierten Knospen in Betracht (s. S. 300), so ist man überrascht, daß eine Umkehr der Seitenqualität noch möglich war. Die Erklärung, die GRÄPER geltend gemacht hat, werden wir S. 340 kennen lernen.

e) *Die Extremitätenanlage ein „harmonisch äquipotentiell System“.*

Als harmonisch äquipotentielle Systeme bezeichnen wir nach DRIESCH Keime bzw. Keimbezirke, welche instande sind, selbständig ein harmonisches Ganzes hervorzubringen, und deren Teile potentiell gleich sind. Die Extremitätenanlage erfüllt nach den Resultaten der Experimente HARRISONS und seiner Schüler diese Voraussetzungen; denn bei der heterotopen Transplantation können sie eine vollständige normale Extremität entwickeln und sind demnach harmonisch. Ihre Teile müssen äquipotentiell sein, da ganze normale Extremitäten entstehen können:

1. nach der Exstirpation halber Anlagen bzw. bestimmter Teile der Anlagen (HARRISON 1915, 1918, 1921, 1925, DETWILER 1918);
2. aus den Spalthälften einer Anlage, nach beliebiger Spaltrichtung (SWETT 1926);
3. nach der Aufeinanderheilung zweier ganzer Anlagen bei gleichgerichteten ap-Achsen (HARRISON 1921);
4. nach der Kombination zweier beliebiger Hälften bei gleichgerichteten ap-Achsen (HARRISON 1921, 1925, S. 482);
5. nach der Inversion der dv-Achse (HARRISON 1918, 1921, DETWILER 1918, NICHOLAS 1924, SWETT 1927, RUUD 1926, BRANDT 1923a, 1924a, 1926);
6. nach der Inversion der ml-Achse (HARRISON 1925, SWETT 1927, 1928a);
7. nach der Verpflanzung und der dabei notwendig erfolgenden Verlagerung der Teile der mesodermalen Anlage allein (HARRISON 1915, 1918).

Die Teile der Anlage sind totipotent hinsichtlich der Formbildungs- und Differenzierungsprozesse, die zur vollen Entwicklung der Extremität notwendig sind, doch sind sie offenbar nicht gleichwertig hinsichtlich der Intensität, mit der die Entwicklung erfolgt. Denn die Sicherheit und Geschwindigkeit, mit der nach der Exstirpation im Anlagenbereich postgeneriert wird, ist um so geringer, je größer das Explantat, d. h. je weiter entfernt das postgenerierende Material vom Zentrum der Anlage liegt (HARRISON 1921). Wenn wir hier die S. 304 voneinander geschiedenen beiden Arten von Potenzen, organisierende und reaktive Potenzen, einführen, so können wir den Befund HARRISONS vielleicht folgendermaßen ausdrücken: Das Anlagenmaterial der Vorderextremität im Schwanzknospenstadium ist hinsichtlich seiner reaktiven Potenzen gleichwertig, hinsichtlich seiner organisierenden Potenzen jedoch un-

gleich, derart daß der Besitz an solchen vom Zentrum der Anlage nach der Peripherie hin allmählich abnimmt. Wenn diese Fassung sich als richtig erweist, dann läßt sich die Extremitätenanlage nicht mehr als äquipotentiell im strengsten Sinn des Wortes auffassen. Wie sich jedoch aus den S. 306 gemachten Ausführungen ergibt, sind die Potenzverhältnisse des postgenerierenden Materials noch nicht ganz geklärt.

Ob in dem Material der Extremitätenanlage schon eine schwache labile Determination der Bezirke vorliegt, welche bei den Experimenten nicht erfaßt wird, läßt sich nicht sicher sagen. Für die *dv*-Achse wird verschiedentlich eine solche vermutet. PRZIBRAM (1927, S. 417) bestreitet die Äquipotenz der Teile. Nach ihm stimmen die Defekte an den unvollkommen regulierenden Extremitäten, welche bei den Defektversuchen HARRISONS (1918) und DETWILERS (1918) gelegentlich auftraten, ganz mit dem überein, was nach der Kinematik (siehe S. 297) zu erwarten ist. Sei dem wie ihm wolle, das Hauptgewicht muß meines Erachtens doch auf die Ganzbildungen fallen.

Die Extremitätenanlage ist also offenbar ein monopolares Gebilde, in dem die prospektive Bedeutung der einzelnen Bezirke noch nicht endgültig festliegt und in dem die determinativen Potenzen bis zu einem gewissen Grad lokalisiert sind. Ist dies richtig, so hat sie gewisse Ähnlichkeiten mit den ganzen Keimen in frühen Entwicklungsstadien, etwa dem monopolaren Echinodermenkeim oder auch mit dem jungen Amphibienkeim. In diesen scheint auch eine weitgehende Äquipotenz der Teile im Hinblick auf manche Potenzen, wie die der histologischen Differenzierung und andere zu bestehen, während beträchtliche Differenzen hinsichtlich anderer, etwa der Gastrulationspotenzen und der organisierenden Potenzen vorhanden sind (siehe etwa MANGOLD 1925a). Es scheint mir im Interesse der Analyse, daß man beim Sprechen von Äquipotenz die Art der betrachteten Potenzen miterwähnt. Allerdings ist die Gruppierung der Potenzen bzw. Faktoren bis jetzt nur hypothetisch und versuchsweise begonnen (neben den älteren Versuchen von DRIESCH und HERBST unter anderen von WEISS 1924, 1928, VOGT 1923, MANGOLD 1923, 1925a, 1928b). Wie man bei den ganzen Keimen in frühen Stadien vielfach geneigt ist, eine Intim- oder Molekularstruktur als Grundlage der Lokalisation der Organanlagen anzunehmen (LILLIE, MORGAN, CONKLIN, SPEMANN u. a.), denkt HARRISON (1921, 1925, S. 498) auch bei der Extremitätenanlage an eine solche. VON UBISCH (1923) läßt die polare (ap)-Differenzierung der Anlage durch ein Differenzierungsgefälle zustande kommen, das in antero-posteriorer Richtung durch den ganzen Keim und damit auch durch die Extremitätenanlage gelegt wird. Er nähert sich damit den Anschauungen von CHILD. (Literatur siehe MANGOLD 1928c, S. 713ff.)

Bei den Anuren wird man nur in den Anlagen der Schwanzknospentstadien, mit denen K. ALVERDES gearbeitet hat, an harmonisch äqui-

potentielle Systeme denken können. Die jungen (0,5/1—1,5/1)-Knospen lassen sich nicht mehr als solche ansprechen, da wir bei ihnen sicher mit einer labilen Determination rechnen können.

f) *Die Lokalisation und Wirkung der determinierenden Ursachen bei den Extremitätentransplantationen.*

Für die Beurteilung der Art der Ursachen, welche die Determination in den transplantierten Extremitätenanlagen bzw. Knospen vollziehen, ist es notwendig, sie zu lokalisieren. Offenbar gibt es hierfür drei Möglichkeiten:

1. Die Ursachen könnten gegeben sein durch die Konstellation des ganzen Keims;
2. sie könnten in der nächsten Umgebung der Extremitätenanlage liegen, eventuell sogar in einem speziellen Organ;
3. sie könnten schließlich — was allerdings durch die schon mitgeteilten Experimente von vornherein widerlegt scheint — in der Extremitätenanlage selbst liegen.

Zu 1. Die Regulationen zu ganzen Organismen, welche aus der entwicklungsmechanischen Forschung an halben Keimen, Keimfragmenten und defekten Keimen in frühen Stadien in großer Zahl bekannt sind, lassen recht wohl daran denken, daß auch bei den betrachteten Vorgängen an der Extremität die Konstitution des Ganzen eine Rolle spiele. Doch haben wir bei den Stadien, in denen die Extremitätentransplantationen vorgenommen wurden, schon so differenzierte Embryonen vor uns, daß man mit einer einheitlichen Konstellation des Embryo im strengsten Sinne nicht mehr rechnen kann. Man wird deshalb auch den Versuchen von WILHELMI (1922) recht skeptisch gegenüberstehen, welche die Resultate HARRISONS erklären sollen unter Zuhilfenahme eines Symmetriefaktors, der sowohl zwischen der rechten und linken Seite des Embryo als auch zwischen der normalen und der heterotop implantierten Extremität einer Seite wirken soll. Die Experimente WILHELMIS, welche den Einfluß zweier Extremitäten aufeinander nachweisen sollten, hatten zu wenig positive Ergebnisse, um beweiskräftig zu sein.

Zu 2. NICHOLAS (1922) ist es gelungen, den Einfluß der nächsten Umgebung auf die Orientierung der Extremität nachzuweisen. Es wurde ortho- und heterotop eine 5 Somiten im Durchmesser große kreisrunde Scheibe Ecto- und Mesoderm transplantiert, die im Zentrum — 3,5 Somiten im Durchmesser groß — die Extremitätenanlage besaß. Nach der Einheilung wurde die Extremitätenanlage innerhalb der Scheibe in bestimmter Weise gedreht. Es entstand eine normale Extremität, deren Orientierung nicht nach dem gesamten Organismus, sondern nach dem umgebenden Transplantatring sich richtete. Nach diesem Experiment liegt es nahe, an eine Nachbarschaftsbeziehung zu denken, wie wir sie oben schon vom Augenbecher erwähnten, und zu fragen, ob die Vor-



niere, die Urwirbel, die Kiemenregion, das Herz und der Darm einzeln oder in gemeinsamer Wirkung die Orientierung der werdenden Extremität bestimmen. Da nun aber die Extremitätenanlagen in heterotoper Lage offenbar denselben Regeln folgen wie in der orthotopen, so ergibt sich daraus zum mindesten, daß Organe, die nur dem orthotopen Implantationsort benachbart sind, wie die Kiemen-, Herz- und wohl auch Vornierenanlage nicht ausschlaggebend sein können. Für die Vorniere ist dies von HARRISON und seinen Mitarbeitern übereinstimmend auch direkt nachgewiesen worden. Bei der Entnahme der Extremitätenanlage wird sehr häufig ein Stück der Vorniere mit verpflanzt, es differenziert sich am Implantationsort neben der sich entwickelnden Extremität, beeinflußt jedoch die Orientierung derselben nicht. Ganz beweiskräftig sind allerdings diese kleinen Fragmente nicht. Der Ausschluß der Wirkung der Anlage der Vorniere, der Kiemen und des Herzens macht die Lokalisation der Ursachen wieder recht schwierig, besonders wenn man die Resultate der Verpflanzung von Extremitätenanlagen in die dorsale und ventrale Mediane (NICHOLAS 1924a) in Betracht zieht, die zeigen, daß die rechts und links entstehenden Gliedmaßen bzw. ihre Gürtel ebenfalls den Regeln HARRISONS folgen. Offenbar wirken die Einflüsse, auch wenn die Anlage keine bestimmten Lagebeziehungen zu den Myotomen, Vornierengängen, Seitenplatten und dem Darm besitzt. Man wird der lange in Aussicht gestellten ausführlichen Arbeit von NICHOLAS mit Interesse entgegensehen dürfen. — Wenn bei der orthotopen homopleuralen dorsoventralen Transplantation (O. hom. *dv*, *ap*, mm) das Wundbett von den Mesodermzellen vor der Einpflanzung nicht gereinigt wird, so entstehen meist nur harmonische Extremitäten und nur selten Verdoppelungen. Hier geht offenbar die Regulation von dem normal gelagerten in der Wunde verbliebenen Rest von Mesodermzellen aus; bei der Überpflanzung der normalen Anlage durch eine ganze wurde jedoch nichts Ähnliches beobachtet (HARRISON 1921, S. 42).

Wenn wir also wohl annehmen müssen, daß die Nachbarschaft des Transplantats die determinativen Einflüsse ausübt, so muß doch festgestellt werden, daß bis jetzt eine genaue Lokalisation nicht gelungen ist.

Zu 3. Während HARRISON und seine Mitarbeiter und auch BRANDT bei der Determination der *dv*- und *ml*-Achse Faktoren der Umgebung annehmen, mißt PRZIBRAM (1924, 1927) regenerativen Potenzen, welche in der Knospe selbst liegen, beträchtliche Bedeutung für das Zustandekommen der Operationsergebnisse bei. Die vielen Experimente HARRISONS und seiner Schüler an der Extremitätenanlage zeitigten als ein sehr häufiges, ja fast regelmäßiges Ergebnis die Bildung zweier Extremitäten, von denen die eine harmonisch, die andere disharmonisch ist (siehe Abb. 7). Nun kann man dasselbe Resultat erhalten, wenn man an dem erwachsenen Tier den Arm stark quer einschneidet, die Verheilung verhindert und die Regeneration durch Amputation des peripheren Stückes

auslöst (TORNIER 1897 b, 1901; DELLA VALLE 1913; PUPPE 1925). Es entstehen dann drei Regenerate (Abb. 19), nämlich ein normales an der Peripherie ( $Dr_1$ ) und zwei an dem queren Einschnitt. Von diesen beiden letzteren baut sich das eine auf der distalwärts zeigenden Fläche des Stumpfes auf, das „Distalregenerat“ ( $Dr_2$ ), das andere auf der proximalwärts zeigenden Fläche des peripheren Teiles, das „Proximalregenerat“ ( $Pr.$ ). Das Distalregenerat ist distalwärts gewandt, das Proximalregenerat proximalwärts. Ihre radio-ulnaren und Flexor-Extensor-Achsen sind gleich, ihre proximo-distalen Achsen jedoch entgegengesetzt gerichtet. Die beiden Regenerate sind spiegelbildlich und zwar das Distalregenerat ( $Dr_2$ ) harmonisch = (wirts-)seitenrichtig, das Proximalregenerat disharmonisch = (wirts-)seitenverkehrt.

Ohne Zweifel haben das Distalregenerat 1 ( $Dr_1$ ) und das Proximalregenerat ( $Pr.$ ) zusammengenommen sehr viel Ähnlichkeit mit den Bildungen, welche die Transplantationen ergeben (siehe Abb. 7). Die Entwicklung eines Distalregenerates vom Stumpf aus kommt bei den erwähnten Experimenten an Urodelen nicht ernstlich in Frage, da in der Wunde die gesamte Anlage entfernt wurde, dagegen bei den Ver-

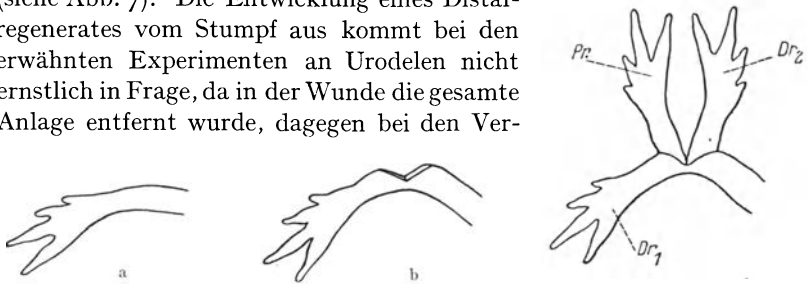


Abb. 19 a–c. Schema der Bruchdreifachbildung.  $Dr_1$  und  $Dr_2$  Distalregenerate;  $Pr.$  Proximalregenerat. (In Anlehnung an PRZIBRAM.)

suchen an älteren Knospen von Kaulquappen. Die Ähnlichkeit der Bruchdreifachbildung mit den Ergebnissen der Extremitätentransplantation rechtfertigt den Versuch PRZIBRAMS (1924, 1927), die Erfahrungen der Bruchdreifachbildung zur Erklärung der Ergebnisse der Extremitätentransplantationen heranzuziehen. Doch sind diese Versuche von den Autoren, die mit der frühen Anlage an Urodelen gearbeitet haben, mit vielen allgemeinen und auch sehr speziellen Argumenten abgelehnt worden (z. B. HARRISON 1925; BRANDT 1925 a, S. 205 u. 229; 1927 c, S. 182; SWETT 1927, S. 408 Anm., S. 418 Anm.). Die vielen, recht stichhaltigen Einwände können hier nicht angeführt werden, ebensowenig die Erwiderung PRZIBRAMS (1927). Ich selbst muß mich, soweit es sich um die Operationen an frühen Anlagen handelt, auf die Seite der Gegner PRZIBRAMS stellen, wobei mich hauptsächlich die folgenden auch von den erwähnten Autoren geltend gemachten Gesichtspunkte leiten:

Ernste Bedenken wird man dagegen haben, die frühembryonale Extremitätenanlage einem differenzierten Extremitätenstumpf gleichzusetzen. Bei ihr wird ja das ganze Material für die Bildung aufgebraucht,

während bei der Regeneration sich auf dem Stumpf nur eine Knospe des Regenerats anlegt. — Die PRZIBRAMSche Erklärung setzt einen determinierten Querschnitt voraus, was wohl gleichbedeutend erachtet werden kann mit einer weitgehenden Determination der einzelnen Bezirke der Anlage. Nun geht aus den Versuchen HARRISONS und seiner Schüler eindrucksvoll hervor, daß die verschiedenen Teile der Anlage äquipotentiell sind. Eine Querschnittsdetermination dürfte also recht unwahrscheinlich sein; sie kann höchstens ganz labil vorhanden sein. — In der Mehrzahl der HARRISONschen Experimente wird die ganze Anlage herausgeschnitten, und es bleiben keine Zellen der Anlage am Implantationsort. Die Proximodistalachse der Anlage kann daher nicht gut als angeschnitten betrachtet werden, gleichgültig, ob man sie mit HARRISON (1925) ziemlich radial stellt oder mit PRZIBRAM (1927) von ventro-medial-anterior nach dorsal-lateral-caudal gerichtet annimmt. Letztere Lage hat sie ja ungefähr in der jungen Knospe (Abb. 3c). — Schon aus diesen Überlegungen heraus wird man skeptisch dagegen sein, die HARRISONschen Resultate mit der Bruchdreifachbildung zu erklären. Unmöglich oder doch zum mindesten sehr gesucht scheint mir jedoch die Erklärung dann zu werden, wenn man die Drehungen der Anlage in Betracht zieht. Nach den Regeln der Bruchdreifachbildung ist zu erwarten, daß sich das Regenerat auf dem gegebenen Querschnitt harmonisch aufbaut, daß sich radial an radial, ulnar an ulnar, Flexor an Flexor und Extensor an Extensor ansetzt, das Regenerat sich also auf einem determinierten Querschnitt bildet. Bei den gedrehten Anlagen müssen also gedrehte Extremitäten entstehen. Gedreht muß sowohl die Extremität sein, welche sich primär aus der Anlage bildet, als auch die, welche eventuell als Proximalregenerat auf der Basis der einstigen Schnittfläche sich anlegt. Harmonisch könnte nur ein Wirtsregenerat sein, doch sind am Implantationsort ja keine Zellen der Anlage mehr. Nehmen wir nun die einfachen klaren Fälle, wo nur die *dv*-Achse invertiert wurde (Het. *dv*, *aa*, *mm*). Diese lieferten in sehr vielen Fällen einfache harmonische Extremitäten (siehe Tabelle 3, g6 und Tabelle 4, A, g6), welche keinerlei Drehung aufwiesen. Auch die Doppelextremitäten dieses Experiments zeigten mit dem ulnaren Rand dorsalwärts. Entsprechend liegen die Verhältnisse bei den anderen Experimenten. Zur Erklärung dieser ortsgemäßen Orientierung der *dv*-Achse muß auch PRZIBRAM die Einflüsse der Umgebung geltend machen. Nach ihm (1927, S. 438) wirken sie durch „Änderung des Wachstums, welche in Unterdrückung einer Richtung, proximander Ausbildung (=Ausbildung eines Proximalregenerats, Verf.) unter Verkehrung, Rotation unter Beibehaltung der Seitenqualität bestehen kann“. Es wirken also die Einflüsse nach PRZIBRAM auf sekundäre Vorgänge, nach HARRISON direkt beim Determinationsvorgang der Anlage. Der Entwicklungsmechaniker, welcher seine Erfahrungen an Experimenten am frühembryonalen Ma-

terial gesammelt hat und an klare Determination durch Nachbarschaftswirkung gewöhnt ist, wird sich unbedenklich den Anschauungen HARRISONs anschließen.

Etwas anders scheinen mir die Verhältnisse bei den Transplantationen der Extremitätenknospe der Kaulquappe (GRÄPER 1922—1927) zu liegen. Zur Erklärung der wirtsseitenrichtigen Entwicklung seiner Transplantate zieht GRÄPER (1922a, 1927) drei Möglichkeiten in Erwägung:

1. die Determination per primam bzw. die Umdetermination der labil determinierten Knospe;
2. die Durchwachsung des Implantats durch ein harmonisches Wirtsregenerat (Abb. 19, Dr. 2) und die Einordnung seines Materials in das Regenerat;
3. die Ausbildung eines Proximalregenerats durch die Knospe, das auf dem determinierten Querschnitt unter Inversion der ml-Achse sich ausbildet und zur wirtsseitenrichtigen Extremität wird.

Eine klare Entscheidung scheint von GRÄPER nicht getroffen worden zu sein; sie ist wohl auch nicht möglich, da sich für alle drei Fälle Tatsachen beibringen lassen.

Zu 1. Die Experimente an den frühen Anlagen zeigen, daß wir die sprossende Knospe keinesfalls mehr als undeterminiert bzw. indifferent betrachten dürfen. Es kommt also nur eine Umstoßung einer schon vorhandenen labilen Determination (Institution) in Frage. Im Zusammenhang mit der Erklärung durch Umdetermination wurde von GRÄPER die Tatsache diskutiert, daß bei der wirtsseitenrichtigen Entwicklung der Transplantate die Knospen nach der Operation längere Zeit in der Entwicklung gehemmt waren. GRÄPER (1922c, S. 13) machte die einleuchtende Überlegung geltend, daß die Umgebung Zeit brauche, um ihren Einfluß durchzusetzen und daß die Umwandlung der Seitenqualität nur stattfinden könne, wenn diese Zeit infolge der Entwicklungshemmung der Knospe zur Verfügung stehe. Er suchte diese Annahme experimentell zu beweisen (GRÄPER 1924a). Es wurden nämlich in der Entwicklung gehemmte Knospen von Larven, welche mit olensäurem Natron und frischer Thymussubstanz gefüttert waren, auf Tiere verpflanzt, deren Entwicklung durch Verfütterung von Thyreoidea und Jodthyreoglobulin beschleunigt war, und umgekehrt. Die Transplantate nahmen aber schnell das Entwicklungstempo des Wirtes auf, so daß sie nichts über die gestellte Frage aussagen können. Der Gedanke, daß regulative Vorgänge Zeit brauchen (vgl. DRIESCH 1900, 1910), wird immer erwägenswert sein, wenn er auch bei den Extremitäten nicht verwendbar zu sein scheint. Denn, wie schon S. 325 ausgeführt, zeigte sich bei der Transplantation der Extremitätenanlage die dv-Achse bei *Amblystoma tigrinum* früher determiniert als bei *Amblystoma punctatum*, obgleich der Umgebungseinfluß infolge der späten Differenzierung der Extremität bei

*Amblystoma tigrinum* viel länger wirken konnte als bei *Amblystoma punctatum* (RUUD 1926). Auch SWETT (1926, S. 462 und 1927, S. 400) wendet sich gegen die Annahme GRÄPERS, weil bei ihm stark gehemmte Knospen keinen Umgebungseinfluß aufweisen.

Zu 2. Für die Möglichkeit, daß die harmonische Entwicklung des Transplantats durch ein durchwachsendes Regenerat des Wirtes bedingt wurde, ist der Nachweis wichtig, daß vom Wirt bei der Transplantation überhaupt ein Regenerat gebildet wird. Dies war möglich durch die Transplantation einer Armknospe an die Stelle eines Beines (orthotop, heteronom), bei der zwei spiegelbildliche Arme und ein harmonisches Bein entstanden (GRÄPER 1924a, S. 272; KOLBOW 1927, 1928, siehe unten S. 346). Auch bei dieser Entstehung wird man eine Verlangsamung der Entwicklung erwarten dürfen.

Zu 3. Die Möglichkeit, daß die wirtsseitenrichtige Entwicklung durch die Bildung eines Proximalregenerats zustande kommt, ist bei den Versuchen an der Knospe beträchtlich wahrscheinlicher als bei der frühen Anlage. Denn die Knospe ist sicher schon in beträchtlichem Grad labil determiniert, und bei der Entnahme wird wahrscheinlich die Proximo-distalachse häufig quergeschnitten, und schließlich zeigen die reversen Transplantationen von 2/1-Knospen (Abb. 17, 18), daß die proximale, nach der Transplantation distal liegende Fläche die Fähigkeit besitzt, ein herkunftsseitenverkehrtes Regenerat zu bilden. Dieses wird dann offenbar bestimmt von dem Determinationsfeld des proximalen Querschnittes. Analog dazu könnte nun bei den heteropleuralen Transplantationen (O. hetpl. dv?, aa?, mm) die Extremität unter dem determinierenden Einfluß des an der Schnittfläche im Transplantat gebildeten Organisationsfeldes sich entwickeln und so als Proximalregenerat herkunftsseitenverkehrt, also wirtsseitenrichtig werden. Das Organisationsfeld des Wirtes könnte dabei unterstützend wirken. Der Wechsel der Seitenqualität kommt bei dieser Erklärung einfach durch die Inversion der proximo-distalen Achse zustande. Zur harmonischen Orientierung müssen allerdings noch sekundäre Faktoren (Rotation usw.) in Anspruch genommen werden. GRÄPER neigt an verschiedenen Stellen seiner Arbeiten dieser Erklärung zu (O. hetpl. dv?, aa?, mm, 1/1, 1925, S. 16; O. hetpl. dd?, aa?, ml, 1/1—2/1, 1927b, S. 431), hält sie aber keineswegs für erwiesen. Ich finde es begreiflich, daß er zwischen den drei Erklärungsmöglichkeiten schwankt; liegen doch seine Operationen auf der Grenze zwischen den rein embryonalen und regenerativen Prozessen.

Schließlich ist noch zu erwägen, ob die Determination bzw. Um-determination der Achsen allmählich erfolgt, d. h. aus einem indifferenten Stadium über Stadien mit labiler, allmählich sich festigender Determination (Institution, GRÄPER) zur stabilen endgültigen Determination (Definition, GRÄPER) übergeht, oder ob sie plötzlich, sprunghaft vom indifferenten Zustand zum endgültig determinierten wechselt. HARRI-

SON denkt an verschiedenen Stellen daran, daß die *dv*-Achse labil determiniert und nicht indifferent sei. Auch die Resultate GRÄPERS an den sprossenden Knospen scheinen mir sehr für eine allmählich sich festigende Determination zu sprechen. Da zudem die Erfahrungen an der Determination der Medullarplatte lehren, daß von dem Moment, wo Selbstdifferenzierungen nachzuweisen sind (mittlere Gastrula) bis zu dem Stadium, wo nur noch Selbstdifferenzierung möglich ist (sichtbare Medullarplatte) ein beträchtlicher Zwischenraum besteht, in dem das Material sich in labiler Determination befindet (Zusammenfassung, s. MANGOLD 1928a), so wird man daran denken, daß die Determination ein allmählich sich festigender Prozeß ist (crescente Determination). Gegenätzlich zu dieser Auffassung denkt SWETT (1928a, S. 57), daß die Determination der *dv*-Achse sich nicht allmählich, sondern mit einem Schritt vollzieht, der vom indifferenten Stadium zum endgültig determinierten führt (saltierende Determination). Ich möchte glauben, daß der Ansicht SWETTS in dieser wichtigen Frage nicht allzu viel Gewicht beigemessen werden kann, da die Kriterien für die Orientierung der Extremität nicht fein genug sind, um Zwischenstufen zu erfassen.

g) *Die Regulation der Stellung der Extremität durch Rotation.*

Bei den Experimenten an Urodelen wurden von HARRISON (1915 bis 1925), DETWILER (1918—1920), BRANDT (1923a, 1924b), NICHOLAS (1924b), RUUD (1926), SWETT (1925a, 1926, 1927) noch Regulationsvorgänge beobachtet, welche die Klarheit der Ergebnisse der Experimente trübten und ihre Deutung beträchtlich erschwerten. Sie bestehen in einer Drehung der abnorm orientierten Extremität in die harmonische Stellung hinein. Beobachtet wurde der Vorgang an *Amblystoma* offenbar nur bei der homopleuralen Transplantation (HARRISON 1921, S. 105; SWETT 1927, S. 388) (siehe Tabelle 4, A, c6), bei der heteropleuralen soll er sehr selten sein. Dies könnte seinen Grund vielleicht in dem Grad der Disharmonie haben, der ja bei der homopleuralen Transplantation (hompl. *dv*, *ap*, mm) größer ist als bei der heteropleuralen (hetpl. *dv*, aa, mm oder hetpl. dd, *ap*, mm). Die Rotation macht sich schon beim frühen Sprossen der Knospe geltend und setzt sich bis zu den funktionellen Drehungen der Extremität fort.

Zu ihrer Aufklärung hat auf Veranlassung von HARRISON NICHOLAS (1924b) genaue Untersuchungen angestellt (Abb. 20). Transplantiert wurde die Anlage der rechten Vorderextremität an *Amblystoma* im Schwanzknospenstadium (Stad. 29) orthotop und heterotop unter Drehung der Anlage um 90°, 135°, 225° und 270°, wobei der dorsale Bezirk der Anlage in Richtung anterior-ventral-posterior geführt wurde. Außerdem wurde bei den heterotopen Transplantationen noch die Größe und das Alter des Transplantats und der Abstand von der normalen Vorderextremität variiert. Bei dieser Analyse ergab sich, daß die Rotation

bei der orthotopen Transplantation stärker wirkt als bei der heterotopen, und daß sie versucht, die Extremität auf dem kürzesten Weg in die harmonische Stellung zu bringen. Genaueres läßt sich aus der schematischen

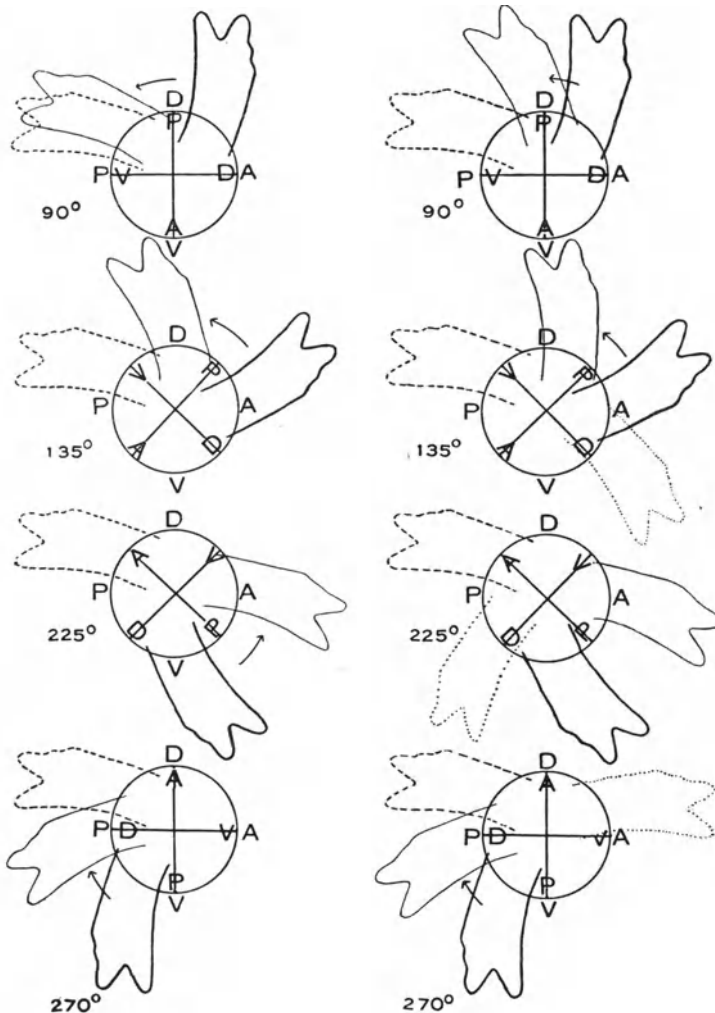


Abb. 20. Schematische Darstellung der Stellungsregulation (Rotation) der Extremität bei *Amblystoma* nach Drehung der Vorderextremitätenanlage im Schwanzknospenstadium um  $90^\circ$ ,  $135^\circ$ ,  $225^\circ$  und  $270^\circ$ ; links bei orthotoper, rechts bei heterotoper Transplantation. Blick auf die rechte Seite des Embryo. Die Kreise bezeichnen die Anlage. *A*, *P*, *D*, *V* die Kardinalpunkte, der Umgebung wenn außerhalb des Kreises, der Anlage wenn innerhalb. *A* = anterior, *P* = posterior, *D* = dorsal, *V* = ventral. Die Durchmesser im Kreise sind die dorsoventrale und die anteroposteriore Achse der Anlage. Die stark und durchgezogen konturierten Extremitäten geben die Stellung bei herkunftsgemäßer Entwicklung, die schwach durchgezogen konturierten die tatsächlich erreichte Stellung, die gestrichelt konturierten die normale Stellung und die punktiert konturierten die Verdoppelungen. Der Pfeil gibt die Richtung der Rückdrehung der Extremität. — Bei  $225^\circ$  Drehung hat die Extremität ihre *dv*-Achse invertiert. — Die Verdoppelungen sind spiegelbildlich zu den primären Bildungen. (NICHOLAS 1924 b, S. 116.)

Darstellung der Abb. 20 ablesen. Bei der um  $225^\circ$  gedrehten Anlage fand zudem eine Inversion der dv-Achse und damit der Seitenqualität statt, wodurch die Ergebnisse HARRISONS (siehe S. 310) bestätigt wurden. Verdoppelungen, in der Abbildung punktiert eingezeichnet, treten ebenfalls auf; sie sind spiegelbildlich zur primären Extremität.

Die Rotation wird offenbar durch zwei Faktorenkomplexe bedingt. Der erste Faktorenkomplex wirkt auf die undifferenzierte Anlage und bedingt eine schwache Änderung der Richtung ihres ersten Auswachsens. Die Wirkung besteht nicht in einer Drehung des Anlagenmaterials, da eine Marke in Form eines mitverpflanzten Vornierenfragments keine Verlagerung zeigt. Die Art der Faktoren ist nicht bekannt, man wird sie wohl zu den determinierenden der Umgebung rechnen müssen (siehe S. 336). — Der zweite Faktorenkomplex gestattet einen besseren Einblick in seine Wirkungsweise. Er ist abhängig von der Orientierung und Größe des Schultergürtels und von der Ausbildung der Muskulatur. Der Schultergürtel ist trotz der Drehung im Hinblick auf seine dorsoventrale Achse harmonisch entwickelt. Seine Größe ist in den orthotopen Transplantationen durch die Kombination des Transplantatmaterials mit den im Wirt vorhandenen peripheren Anlagenbezirken normal, bei den heterotopen Transplantationen jedoch nur beträchtlich kleiner und kann, wenn das Transplantat klein gewählt oder aus älteren Stadien entnommen wird, nahezu ganz fehlen. Von seiner Größe hängt ab, ob die ohne wesentliche Mängel entwickelte Muskulatur des Transplantats inserieren kann oder nicht. Je vollkommener die Insertion, desto besser die Stellungsregulation der disharmonischen Extremität auf dem harmonischen Schultergürtel. Diese Art der Rotation wird wohl — besonders in den orthotopen Transplantationen — größtenteils bedingt durch die Funktion der Muskulatur. Diese ist jedoch in den heterotopen Transplantationen aus Mangel an geeigneter Innervation durch den 3. bis 5. Spinalnerv nicht oder nur unvollkommen vorhanden. Das System Schultergürtel—Muskulatur—Skelett der freien Extremität wirkt also auch ohne Funktion, vielleicht allein durch den Muskeltonus.

##### 5. Die Induktion von Extremitäten.

Die Erfahrung der entwicklungsmechanischen Forschung an Amphibien führte zur Erkenntnis sehr intensiver causaler Beziehungen der Teile des Organismus. Im allgemeinen wohl wechselseitiger Art, sind sie in bestimmten Fällen vorherrschend einseitig; so bei der Wirkung der oberen Urmundlippe und des Urdarmdachs, des „Organisators“ (Ergebnisse zusammengefaßt, SPEMANN 1927 und zum Teil O. MANGOLD 1928a) bei der Determination des Achsensystems und bei der Wirkung des Augenbeckers auf das überlagernde Ectoderm mit dem Ergebnis einer Linsenbildung. Wir sprechen in diesen Fällen von Induktion. Die Wirkung eines Materials auf seine Umgebung kann nun darin bestehen,



daß es derselben seinen eigenen Charakter induziert oder darin, daß es dieselbe zu einer bestimmten, aber ihm selbst fremdartigen Bildung veranlaßt (homogenetische Induktion, heterogenetische Induktion, MANGOLD und SPEMANN 1927). Beide Induktionsformen lassen sich relativ häufig in der Amphibienentwicklung nachweisen. Auch bei der Entwicklung der Extremität haben sich Induktionen ergeben, welche nunmehr besprochen werden sollen.

#### a) Homogenetische Induktion.

Hierbei handelt es sich um die Induktion einer Extremität durch eine Extremitätenanlage in Material, das sonst keine Extremität gebildet hätte, bzw. um die Induktion einer Vorder- oder Hinterextremität durch eine Vorder- bzw. Hinterextremität in Material, das prospektive Hinter- bzw. Vorderextremität darstellte.

Den Nachweis dieser Induktionen verdanken wir G. HERTWIG und seinen Mitarbeitern KOLBOW und WILHELMI. G. HERTWIG (1925b, 1925c, 1927b) arbeitete mit Larven von *Triton taeniatus*. Als Spender dienten haploide Larven, die durch Bestrahlung des Spermas mit Radium und nachfolgender künstlicher Befruchtung gewonnen worden waren. Als Wirt dienten gleichaltrige normale diploide Larven. Die Vorderextremität wurde frühestens als beginnende Knospe (Abb. 3c), und spätestens nach der distalen Abflachung zur Zehenplatte (Abb. 3e) heterotop verpflanzt. Die Verwendung der haploiden Implantate gestattet, ihr Material dauernd von dem des Wirtes zu unterscheiden; denn in gleichen Geweben verhält sich das Volumen der haploiden Kerne zu dem der diploiden wie 1:2. Mit einer selbsttätigen Umwandlung der haploiden Zellen in diploide ist nicht zu rechnen. Infolge der geschwächten Lebensfähigkeit des haploiden Materials geht ein Teil des Implantats zugrunde und wird dann durch diploiden Wirtszellen ersetzt. Häufig findet eine vollkommene Resorption statt. Manchmal entstehen aber auch Extremitäten, die entweder ganz diploid oder teils haploid teils diploid sein können. In den Chimären ist meist die Epidermis ganz diploid; die Knorpel können ganz haploid oder chimärisch sein (G. HERTWIG 1927b, S. 301 bis 305). In den Muskeln liegen die Verhältnisse wohl ähnlich wie im Knorpel. Das Implantat hat



Abb. 21. Larve von *Triton taeniatus* mit einer überzähligen Extremität links ventral. Diese ist in allen Geweben diploid und wurde induziert durch die Implantation einer eben kenntlichen haploiden Knospe in den gleichalten Wirtskern. Das haploide Material resorbiert. (G. HERTWIG 1927 b, Abb. 18.)

also hier benachbarte Wirtszellen zur Bildung von Extremität veranlaßt; dabei konnte sein Material ganz oder nahezu ganz vom Wirt ersetzt werden.

Bei den Versuchen von KOLBOW (1928) handelt es sich um die Induktion eines Arms im Blastem des Beins bei *Triton taeniatus*. Operiert wurde an Larven, deren Vorderextremität zwei bis drei Zehen aufwies und deren sehr viel später entstehende Hinterextremität noch nicht kenntlich war (Abb. 3h). Die Vorderextremität wurde mit ziemlich breiter Basis abgeschnitten und auf die enthäutete Anlage der Hinterextremität gesetzt (orthotope heteronome Transplantation). In den optimalen Fällen entstanden entweder 1. eine gute Vorderextremität aus

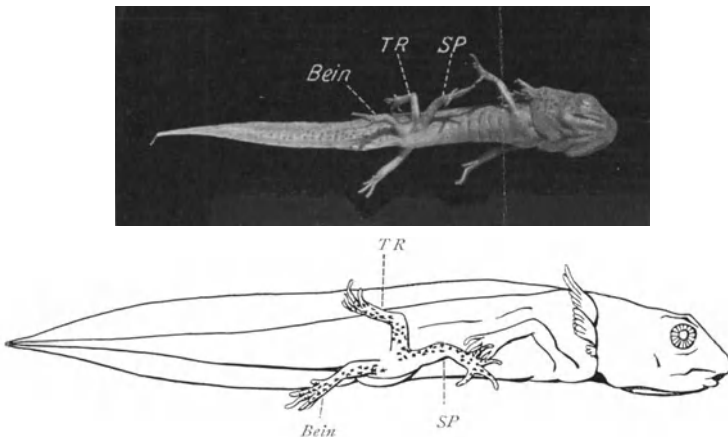


Abb. 22. Larve von *Triton taeniatus*, drei Wochen nach der Implantation einer Vorderextremitätenknospe mit zwei Zehen an die Stelle der rechten noch nicht sichtbaren Hinterextremität. Wirt und Spender gleich alt. Induktion einer sekundären Vorderextremität (*SP*) in der Anlage der Hinterextremität durch die implantierte Vorderextremität (*TR*). (KOLBOW 1928, Abb. 5 und 6.)

Implantat; 2. diese und eine spiegelbildliche Vorderextremität und 3. diese beiden vorderen und dazu die normale hintere Extremität der Implantationsstelle (Abb. 22). Wichtig für uns ist der spiegelbildliche Arm, der sich im 3. Falle gleichzeitig mit dem Bein an der Basis des Implantats entwickelte. Seine Armnatur ließ sich mit ziemlicher Sicherheit auf Grund verschiedener Kriterien feststellen (KOLBOW 1928, S. 28). Die Herkunft seines Bildungsmaterials ist, da homoplastisch gearbeitet wurde, jedoch etwas unsicher. Wenn er vom basalen Material des Transplantats stammt, bietet der Fall nichts Besonderes; wenn er aber von dem Blastem der Hinterextremität stammt, so liegt eine Induktion einer Vorderextremität in der Anlage der Hinterextremität vor. KOLBOW hält dies für sehr wahrscheinlich bzw. erwiesen und es besteht kein Grund, an der Möglichkeit zu zweifeln. Doch möchte ich glauben, daß hier sowohl regenerative Prozesse vom Implantat aus als auch Induktionsprozesse wirksam sind. Zum sicheren Nachweis wird die Kombination

unterscheidbaren Materials notwendig sein, was ja die heteroplastischen Methoden nach den Ermittlungen G. HERTWIGS gestatten. Einen entsprechenden Fund, wie eben von KOLBOW mitgeteilt, hat GRÄPER (1924, S. 272) an Anurenlarven beobachtet. Seine Erklärung dürfte dieselbe sein.

Wie schon verschiedentlich hervorgehoben, tritt auch hier die auffallende Tendenz zur Verdoppelung zutage. KOLBOW (1928, S. 36) denkt, daß das Organisationsfeld, welches vom Implantat mitgebracht wird, bilateral-symmetrisch ist und daß es sucht, sich in der Umgebung durch seine spiegelbildliche Anlage zu ergänzen. Dies führt dann, wenn in duktionsfähiges Material vom Wirt vorhanden ist, zur Doppelbildung (vgl. S. 377).

#### b) *Heterogenetische Induktion.*

Die homogene Induktion von Extremitäten kommt nach den sonstigen Erfahrungen am Amphibienkeim nicht sehr überraschend. Erstaunlich sind jedoch die Feststellungen von BALINSKY und von FILATOW, daß in der Rumpfseite in Regionen, wo sonst keine Extremität sich anlegt, solche durch Mittel induziert werden können, welche keinerlei Beziehungen zur Extremität erkennen lassen. Es gelang, in *Triton taeniatus* Extremitäten zu induzieren durch Gehörblasen von *Triton taeniatus* (BALINSKY 1925, 1926a, b, FILATOW 1927), von *Rana esculenta* und *Hyla arborea* (BALINSKI 1927a, b) und durch Celloidinstückchen (BALINSKY 1927b). Als Operationsstadien dienten bei *Triton taeniatus* Keime zwischen dem Schwanzknospenstadium einerseits und Stadien mit

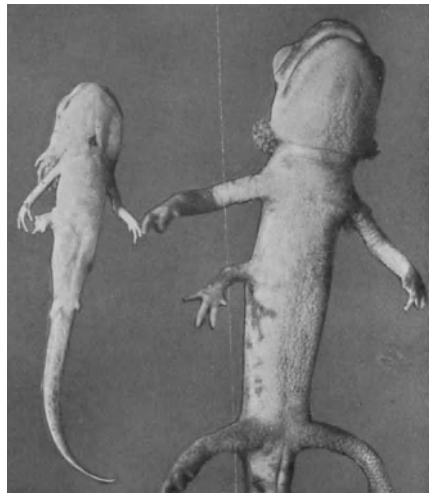


Abb. 23. Larven von *Triton taeniatus*, mit einer überzähligen Extremität rechts ventral in der Mitte des Rumpfes. Diese wurden induziert durch eine im späten Schwanzknospenstadium eingepflanzte gleichaltrige Gehörblase. (FILATOW 1927, Abb. 11 und 12.)

sprossenden Kiemenstämmchen und deutlichen Pigmentstreifen andererseits. Die Spenderkeime waren bei *Triton* denselben Stadien, bei den Anuren Stadien mit gut angelegtem Flossensaum entnommen. Die Abb. 23 zeigt einige Induktionen. Die induzierten Extremitäten beginnen ihre Entwicklung mit einer Mesenchymansammlung in der nächsten Nachbarschaft des Implantats, die weiterhin zur Extremität auswachsen kann. Die Extremitäten sind in günstigen, relativ häufigen Fällen wohl ausgebildet mit Muskulatur und einem nahezu vollständigen Skelett, das nur

einige Verwachsungen aufweist. Ihr Gürtel ist meist stark defekt. Ihre Funktion ist sehr unvollständig. Die Innervation wird von den Segmentalnerven des Implantationsortes geleistet, wobei jedoch der Plexus recht unvollständig ist. Die Extremitäten lassen sich auch mit einiger Wahrscheinlichkeit als Vorder- und Hinterextremitäten erkennen. BALINSKY (1927b, S. 85) fand unter 8 Extremitäten 6 vordere und 2 hintere. Die Asymmetrie der Vorderextremitäten war auffallenderweise stets disharmonisch, die der hinteren harmonisch.

Es ist klar, daß die Wirkung des Implantats auf das Material des Implantationsortes nur ganz unspezifisch sein muß und daß sie keinen Einfluß auf die Art des Geschehens haben kann. Sie könnte im einfachsten Fall darauf beruhen, daß von den normalen Anlagen der Vorder- und Hinterextremität Material an die Implantationsstelle herangelockt wird. Dafür spricht die Beobachtung FILATOWS (1927), daß das Mesenchym der Umgebung durch das Implantat angezogen wird. Auch BALINSKY (1927b, S. 86) neigt zu dieser Auffassung, wobei er sich auf die Beobachtung von SCHMALHAUSEN (1926) stützt, daß die Bildung der Extremitätenknospe mehr durch Materialzusammenziehung als durch Zellteilung an Ort und Stelle zustande kommt. Die herbeigewanderten Zellen der Extremitätenanlage würden dann weiterhin als Organisatoren wirken und das benachbarte Material zur Extremitätenbildung veranlassen. Die betrachteten Fälle würden dann nur eine Sondererscheinung der homogenetischen Induktion darstellen, welche wir oben schon besprochen haben.

Die Wirkung des Implantats könnte aber auch auf einer Aktivierung von latenten Potenzen am Implantationsort beruhen, von Potenzen, welche Rudimente aus phylogenetisch früheren Stadien darstellen, wo noch alle Metameren gleiche Entwicklungsfähigkeit besaßen. Wenn sich dies durch Ausschaltung der ersten Möglichkeit nachweisen ließe, würden sich auch interessante Ausblicke auf die phylogenetische Entstehung der Extremitäten ergeben. Eine sekundäre Frage wäre dann, ob die Aktivierung der Potenzen im Ectoderm (Epithel) erfolgt und diese von hier aus auf das Mesenchym bestimmend wirken, oder ob sie im Mesenchym direkt erfolgt, oder schließlich in beiden. FILATOW (1927, S. 29) neigt zur ersteren Auffassung. Bei der Beurteilung der Potenzen des Ecto- und Mesoderms der ventrolateralen Bauchbezirke der hier betrachteten Stadien muß man jedoch im Auge behalten, daß diese außer Extremitäten und Gehörkapsel wahrscheinlich noch mancherlei Bildungen umfassen. Denn in den letzten Jahren konnte ich nachweisen, daß sich durch Transplantation der Augenregion der Medullarplatte in das Blastocöl der frühen Gastrula ventrolateral im Abdomen Taster (oder besser Stützer) durch Induktion erhalten lassen. Die Trennung der Potenzen, welche der histologischen Differenzierung der Zellen zugrunde liegen und der Potenzen, welche die Ausbildung des Organs (Extremität)

verursachen, ist hier außerdem notwendig. Die Gedankengänge von GURWITSCH, SPEMANN, WEISS und MANGOLD dürften hier in dieselbe Richtung weisen. Auf jeden Fall bedarf es der Organisation eines neuen Extremitätenfeldes, in dem dann die Materialien zu zweckentsprechender Entwicklung determiniert werden.

Daß die Entstehung der Extremitäten auf Aktivierung der Determinationsfelder durch die etwa bei der Operation verletzten Spinalnerven zurückzuführen sei, ähnlich wie es von LOCATELLI (1924a, b, c) und GUYENOT und SCHOTTÉ (1926a, b) für regenerative Prozesse nachgewiesen werden konnte, hält BALINSKY (1927b, S. 84) für recht unwahrscheinlich.

#### 6. Schulter- und Beckengürtel.

**Normalentwicklung und Kinematik.** Die Gürtelanlagen entstehen im Zusammenhang mit der Anlage der freien Extremität als Vorknorpel, der sich vom Zentrum aus nach dorsal und ventral ausdehnt und den Fortsatz der Scapula und des Coracoids bildet. Die Verknorpelung erfolgt im allgemeinen etwas später als bei der Anlage des Oberarms bzw. Oberschenkels; sie geht in einer einheitlichen Masse vor sich (*Triton*, MEYER 1926), nimmt in der glenoidalen Partie ihren Ursprung und setzt sich dorsal und ventralwärts fort. Die Verknöcherung erfolgt von separaten Zentren aus, meist in Form von Ersatzknochen; bei Anuren entsteht die Clavicula und das Episternum nach der Ansicht mancher Forscher als Belegknochen (BRAUS 1906d, S. 254—280). Bei *Amblystoma* vollzieht sich nach den Angaben von NICHOLAS (1924b, S. 117) auch schon die Verknorpelung der Scapula, des Coracoid und des Procoracoid von je einem eigenen Zentrum, die der Suprascapula von der Scapula aus. Die endgültigen Bilder sind bekannt. Die Abb. 25a zeigt einen rechten Schultergürtel einer *Amblystomalarve* (DETWILER 1918).

Die Art der Entwicklung wirft neben den Fragen der Determination eine solche der Kinematik auf. Die an der Basis der freien Extremität beginnende und dann dorsal und ventral fortschreitende Bildung des Vorknorpels und des Knorpels läßt daran denken, daß die Anlage anfangs in der Basis zentriert ist und von hier aus sich ausbreitet. BRAUS hat die Frage in der Erkenntnis ihrer Bedeutung für die Hypothesen der phylogenetischen Entstehung der Extremität aufgegriffen und mit den Ergebnissen seiner schon erwähnten heterotopen Transplantationen der jungen Knospe (etwa 1/1) bei *Bombinator* beantwortet (siehe S. 302). An der Entnahmestelle entstanden nämlich Fragmente der peripheren Partien des Schultergürtels, während die zentralen, da mittransplantiert, fehlten. Der Schultergürtel des Transplantats war, wenn die Operation in frühem Stadium vorgenommen wurde, nicht größer, als wenn sie in spätem erfolgte. BRAUS (1909, S. 407) schließt, „daß schon, ehe die erste Spur einer Verdichtung in der Gegend der später mikroskopisch

sichtbaren Situation des Gürtels auftaucht, Anlagen für denselben bereit liegen, welche ihrer Ausdehnung und der regionären Bedeutung nach

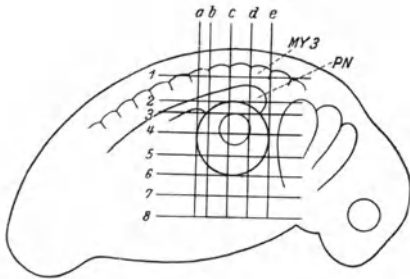


Abb. 24. Larve von *Amblystoma punctatum* mit Angabe der Operationsbezirke zur Ermittlung der Lage und Determination des Schultergürtels. Siehe Tabelle 9 und Abb. 25. (DETWILER 1918.)

einem Schultergürtel mit Suprascapula, Cleithrum, Scapula, Epicoracoid, Clavicula und wahrscheinlich auch mit den übrigen Zonen (Coracoid und Procoracoid) entsprechen.“ Dieses Ergebnis ist von den späteren, gleich noch eingehend zu erwähnenden Untersuchern an verschiedenen Arten bestätigt und bei Urodelen auf die Vorderextremitäten sehr viel jüngerer Stadien ausgedehnt worden. Es gibt

uns zugleich das Resultat, daß die Verknorpelung der peripheren Partien nicht abhängig ist von derjenigen der zentralen. Die Differenzierungsfolge ist also weder begleitet von Zellbewegungen, noch ist sie begründet in dem Vorhandensein eines Differenzierungszentrums.

Tabelle 9. Verteilung der Anlagen der Schultergürtel Elemente in den lateralen Bezirken der Körperwand im Bereich des 3.—6. Segments bei *Amblystoma punctatum* im Schwanzknospenstadium; dazu Abb. 24. + = vorhanden, — = nicht vorhanden, (+) = teilweise vorhanden. (Nach DETWILER [1918] zusammengestellt und durch eine Angabe von SCHWIND [1928] ergänzt.)

Region	Suprascapula	Scapula	Coracoid	Procoracoid	Freie Extremität
a—e × 1—3 . . . . .	+	—	—	—	—
3.—5. Somit + Pro-nephros . . . . .	+	—	—	—	—
a—e × 1—5 . . . . .	+	+	—	—	+
Großer Kreis = Extremitätenanlage . . . . .	—	+	(+)	(+)	+
a—e × 3—8 . . . . .	—	—	+	+	+
a—e × 4—8 . . . . .	—	—	(+)	+	+
Kleiner Kreis . . . . .	—	(+)	—	—	—
Caudal der Linie c (SCHWIND 1928) . . . . .	—	—	—	—	—

**Amblystoma.** Die Materialverteilung und der Determinationszustand der Schultergürtelanlage von *Amblystoma* im Schwanzknospenstadium ist von DETWILER (1918) zum Gegenstand einer sorgfältigen Untersuchung gemacht worden. Im Bereich der Extremitätenanlage, des 3. bis 6. Somiten und der Vorniere wurden bestimmte umschriebene Defekte gesetzt bzw. bestimmte Teile entnommen und heterotop transplantiert

(Abb. 24). Die Operation ergab in beiden Fällen die Entwicklung bestimmter Fragmente des Schultergürtels. Einige Beispiele sind in der Abb. 25 dargestellt: a gibt einen ganzen rechten Schultergürtel von der Seite gesehen, b das Fragment eines Gürtels, wie es gewöhnlich bei der Transplantation einer Extremitätenanlage nach HARRISON entsteht, wobei der große Kreis in der Abb. 24 das Transplantat bezeichnet; das Fragment wird von Coracoid und etwas Humerus gebildet. Die Abb. 25c gibt die peripheren Teile des Schultergürtels, die sich nach der Entnahme der Extremitätenanlage entwickeln. Sie ergänzt in bester Weise die Ab-

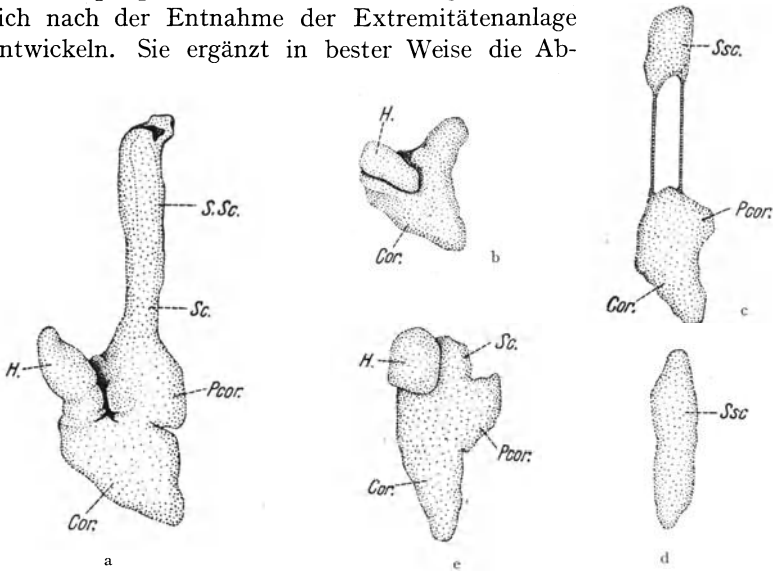


Abb. 25 a—e. Schultergürtel und Schultergürtelfragmente der rechten Seite von *Amblystoma punctatum* 20—26 Tage nach Exstirpation bzw. heterotoper Transplantation bestimmter Bezirke der Anlage im Schwanzknospenstadium. a ganzer rechter Gürtel; b zentrales Fragment aus dem Transplantat der rechten kreisförmigen Extremitätenanlage; c Fragment aus dem Rest der Anlage belassen im Spenderkeim bei der Exstirpation der kreisförmigen Extremitätenanlage; d Fragment aus dem unter der Vorniere und den Urvirbeln liegenden Material; e Fragment aus dem ventral der Vorniere und den Urvirbeln liegenden Anlagenmaterial. Cor. Coracoid; H. Humerus; Pcor. Procoracoid; Sc. Scapula; Ssc. Suprascapula (nach DETWILER 1918, umgezeichnet).

bild. 25b. Die Abb. 25d stellt ein Fragment dar, das im Spenderkeim nach der Entnahme des Bezirkes  $a-e \times 3-8$  (Abb. 24) entstand; es ist eine Suprascapula. Entsprechend zeigt die Abb. 25e ein Fragment im Spenderkeim nach Entnahme der Region  $a-e \times 1-3$ ; es enthält den zentralen und ventralen Teil des Gürtels. Weitere Angaben gibt die Tabelle 9. Mit diesen Ergebnissen stehen die Resultate der anderen, die frühen Stadien der Urodelen bearbeitenden Autoren in gutem Einklang, z. B. HARRISON (1918, S. 430, 1921), SWETT (1926, 1928b und c), SCHWIND (1928). Es geht aus ihnen hervor, daß das Anlagenmaterial im Schwanzknospenstadium in der Leibeswand gut ausgebreitet ist und in seinen einzelnen Bezirken schon die Fähigkeit zur Selbstdifferenzierung enthält. Die Anlage stellt offenbar ein Mosaik dar.

SCHWIND (1928) konnte zudem noch nachweisen, daß die einzelnen Teile der Schultergürtelanlagen sich nicht gegenseitig beeinflussen. Die heteroplastische Transplantation zwischen *Amblystoma tigrinum* und *punctatum*, deren Schultergürtel verschiedene Form besitzen, gestattete den Nachweis. Getauscht wurde im Schwanzknospenstadium die ventrale Hälfte der Schultergürtelanlage unter normaler Orientierung. Es entstand ein einfacher chimärischer Schultergürtel mit herkunftsgemäß gestalteten dorsalen und ventralen Hälften.

Die Determination des Mosaiks der Schultergürtelanlage ist jedoch keine absolut starre, wie aus Beobachtungen ihrer Achsendetermination und Asymmetrie und an Verdoppelungen hervorgeht. Bei seinen Transplantationen der Extremitätenanlage von *Amblystoma* im Schwanzknospenstadium unter verschiedener Orientierung der drei Achsen stellte HARRISON, wie S. 314 ausgeführt, fest, daß die dv-Achse der Anlage durch das Experiment invertiert werden kann, die ap-Achse jedoch nicht mehr. Für den Schultergürtel ergab sich dasselbe, so daß bei den Experimenten die Extremität und der Schultergürtel gleiche Seitenqualität aufwies. In den heterotopen Transplantationen beeinträchtigte allerdings die mehr oder weniger defekte Entwicklung des Schultergürtels etwas die Sicherheit der Feststellung (HARRISON 1921, S. 27 und 31). Bei der orthotopen Transplantation entsteht eine kombinierte Anlage mit peripherem Wirts- und zentralem Transplantatmaterial. Das Transplantat verhält sich wie die Extremität; ist diese harmonisch, so bildet sich auch ein harmonischer Schultergürtel, ist sie disharmonisch, so entstehen Unregelmäßigkeiten, da Zentrum und Peripherie nicht zusammenpassen. In der Gürtelanlage ist also, wie in der Extremität die ap-Achse fest determiniert, die dv-Achse labil oder indifferent, damit ist auch die Seitenqualität noch frei (HARRISON 1921, S. 61; NICHOLAS 1924a, b; siehe auch S. 313 dieses Aufsatzes).

Diese Feststellungen wurden von SWETT (1928b, c) bestätigt und durch die Ermittlung des Zeitpunktes der Determination der dv-Achse erweitert. Das Experiment bestand in der heterotopen, heteropleuralen, dorsoventralen, anteroanterioren, mediomedialen Transplantation (H. hetpl. dv, aa, mm) der Anlage der Vorderextremität mit seinem zugehörigen Schultergürtelmaterial in verschieden alten Stadien von *Amblystoma punctatum*. Es zeigte, daß die dv-Achse erst relativ spät, nämlich im Stadium 39 endgültig determiniert ist, also später als die dv-Achse der Anlage der freien Extremität (siehe S. 323). Diese ist im Stadium 35 endgültig festgelegt. Bei der Transplantation der Extremitäten- und Schultergürtelanlage in den Zwischenstadien 35—38 entstehen Disharmonien zwischen dem Schultergürtel und der freien Extremität, da der erstere sich wirtsseitenrichtig und die letztere sich wirtsseitenverkehrt (herkunftsgemäß) entwickelt. Extremität und Schultergürtel sind in der Determination der dv-Achse unabhängig voneinander.



Für die Regulationsfähigkeit der Schultergürtelanlage sprechen auch die Verdoppelungen des Schultergürtels nach experimentellen Eingriffen, wie Spaltungen der Anlage (SWETT 1926), orthotopen Transplantationen (HARRISON 1918, 1921) und heterotopen Transplantationen in die Seite (BRAUS 1909, HARRISON 1918, 1921, 1925, NICHOLAS 1924a, SWETT 1927, 1928a, b, c). Die Regulationen sind sehr verschieden, in günstigen Fällen können sie zu zwei nahezu vollständigen Schultergürteln führen (siehe auch S. 368).

**Triton.** Bei *Triton taeniatus* liegen die Verhältnisse sehr ähnlich wie bei *Amblystoma*, wie wir durch die Defekt- und Transplantationsversuche von BRANDT (besonders 1926 und 1927c) und MEYER (1926) wissen. Die Anlage stellt im allgemeinen ein regulationsfähiges Mosaik dar, mit ähnlicher Verteilung der Anlagenteile wie bei *Amblystoma*. Entsprechend der früheren Determination der dv-Achse in der freien Extremität ist aber auch die dv-Achse der Schultergürtelanlage früher determiniert. Im Schwanzknospenstadium kann sie — und damit die Lateralität bei ortsgemäß gelagerter ml-Achse — offenbar nicht mehr invertiert werden. Im Neurulastadium ist dies jedoch noch möglich. Regulationen kommen aber anscheinend auch noch im Schwanzknospenstadium vor, da nach der Exstirpation der Extremitätenanlage mit dem zugehörigen Schultergürtelmaterial die Extremität samt dem Schultergürtel regenerieren kann (BRANDT 1927c, S. 153) und bei orthotoper Transplantation der Extremitätenanlage unter verschiedener Orientierung ein einfacher harmonischer Schultergürtel entsteht (BRANDT 1927c, S. 169 und 176). — Am Schultergürtel bei *Triton* beobachtete BRANDT (1927c, S. 154) auch den Vorgang der Rotation, was hier wohl als Regulation am differenzierten Material aufzufassen ist.

**Anuren, speziell Bombinator.** Bei seinen heterotopen Transplantationen der (etwa 1/1) Knospe der Vorderextremität bei *Bombinator* stellte BRAUS (1904a, 1907, 1908b, 1909), wie oben schon erwähnt, fest, daß sich an der Entnahmestelle periphere Fragmente des Schultergürtels differenzierten. Die Anlagenverteilung und die Determination sind also wie bei den Urodelen vollzogen. Auffallend und von den Befunden an den Urodelen abweichend ist aber das Ergebnis, daß im Transplantat sich ein vollständiger Schultergürtel entwickelte, der  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{2}$  mal so groß war wie ein normaler. Die Anlage muß also noch einer beträchtlichen Regulation fähig sein. — Für die Regulationsfähigkeit der Schultergürtelanlage sprechen ebenso wie bei *Amblystoma* und *Triton* Regenerationen nach Exstirpation und die Verdoppelungen, welche bei der heterotopen Transplantation erhalten wurden. Die Vollständigkeit der Verdoppelung ist recht verschieden.

Von der Beckengürtelanlage der Anuren wissen wir zuverlässig nur die große Regulationsfähigkeit nach Spaltungen (z. B. TORNIER 1906, Abb. 35, 36), Exstirpationen und ortho- und heterotopen Transplan-

tationen (BRAUS 1903—1909, BANCHI 1904—1906, GEMILLI 1906, HARRISON 1907, 1908, GRÄPER 1922—1927, ALVERDES 1927 u. a.), die sich in starker Regeneration bzw. Postgeneration unter Bildung von Verdoppelungen geltend macht.

Nach allem wird man zu der Auffassung gelangen, daß im Schwanzknospenstadium die beiden Gürtel schon in der Seite des Embryo ausgebreitet liegen und sowohl die Fähigkeit zur Gesamtleistung als auch die Bestimmung ihrer Teile aufweisen; daß aber ihre Anlagen noch zu Regulationen in beträchtlichem Ausmaß fähig sind; Regulationen, die im Wechsel der Seitenqualität, im Entstehen von Verdoppelungen und (bei *Bombinator*) in der Entwicklung eines ganzen harmonisch verkleinerten Gürtels aus den zentralen Teilen offenbar werden. Wir können eine solche Anlage vielleicht als ein „*regulatives Mosaik*“ oder ein „*Regulationsmosaik*“ bezeichnen, d. h., als eine Anlage bzw. eine elementare Einheit, die im ganzen und in ihren Teilen labil determiniert ist (instituert, GRÄPER), aber noch weitgehende Regulationen ausführen kann. Solche Regulationsmosaiken dürften weit verbreitet sein, zu ihnen ist z. B. auch das *Tritonei* am Ende der Gastrulation zu rechnen.

#### 7. Causale Zusammenhänge zwischen den Anlagen der freien Extremität und des Schultergürtels.

Aus dem bereits Angeführten geht schon einigermaßen hervor, daß die Anlagen der freien Extremität und des Gürtels trotz ihrer engen räumlichen und funktionellen Beziehungen ziemlich unabhängig voneinander sind. Erwähnt wurde schon, daß die Differenzierung in der Extremität und in den einzelnen Abschnitten des Schultergürtels nicht abhängt von einem in der Mitte der Anlage sich befindenden Differenzierungszentrum, was durch die Differenzierungsfolge wahrscheinlich gemacht wurde. Erwähnt wurde auch der Nachweis von SWETT (1928b, c), daß die Seitenqualität von Schultergürtel und Extremität verschieden sein kann. Dazu kommen noch einzelne Befunde, welche uns in dem großen experimentellen Material zur Verfügung stehen. So konnte HARRISON (1921, S. 59) bei der orthotopen Transplantation der Anlage der Vorderextremität an Stelle einer exstirpierten vorderen im Schwanzknospenstadium von *Amblystoma* feststellen, daß gelegentlich zwei vollkommene Gürtel und nur eine Extremität, bzw. umgekehrt zwei vollkommene Extremitäten und nur ein Gürtel entstanden. Wahrscheinlich kann die freie Extremität sich auch ganz ohne Schultergürtel entwickeln. Die hier interessierenden Angaben von BRANDT (1926, S. 40, 1927c, S. 155 und 181) sind allerdings nicht ganz einheitlich.

Man wird auch erwarten können, daß zwischen der Größe der Extremität und der des Schultergürtels keine Beziehungen bestehen. Hier sind jedoch die Angaben nicht übereinstimmend. BRAUS (1909, S. 359,

1922, S. 477) findet bei seinen heterotopen Transplantationen bei *Bombinator*, daß einer voll entwickelten Extremität ein viel zu kleiner, in sich harmonischer Gürtel gegenübersteht; auch BRANDT (1926, S.38 und 1927c, S. 152) und MEYER (1926) berichten einigermaßen entsprechend über Disharmonien in den Größen der freien Extremität und des Schultergürtelfragmentes bei *Triton*. In einem gewissen Gegensatz dazu steht aber eine Angabe von SWETT (1926, S. 445), daß er nach dorsoventralen Spaltungen der Extremitätenanlagen in Fällen, wo sich nur die cephalere Hälfte zur Extremität entwickelte, Extremität und Gürtel in Größenharmonie gefunden habe. Man wird annehmen können, daß hier ein Sonderfall vorliegt, dem keine Beweiskraft gegen die Unabhängigkeit der Anlagen zukommt.

Gehen wir demnach kaum fehl, wenn wir an die Unabhängigkeit der Anlagen des Gürtels und der freien Extremität in der primären Differenzierung glauben, so ist doch auch sicher, daß die beiden Organe sekundär auf der Basis ihrer funktionellen Zusammengehörigkeit sich beeinflussen. So richtet sich offenbar die Gelenkpfanne nach der Extremität. Es können nämlich in einem Schultergürtel unter dem Einfluß zweier Extremitäten zwei Gelenkhöhlen entstehen (BRANDT 1927c, S. 166), oder die normale kann durch zwei nebeneinanderliegende Humeri beträchtlich erweitert werden (BRANDT 1927c, S. 171). Ja, die Gelenkhöhle soll nach SWETT (1926, S. 454) in einem sonst normalen Gürtel fehlen, wenn keine Extremität vorhanden ist. In dem schon oben erwähnten Fall bei *Bombinator* von BRAUS, wo eine große Extremität mit einem kleinen Schultergürtel kombiniert ist, passen allerdings der Humerus und die Gelenkpfanne nicht zusammen. Hier waren wohl die sekundären Beziehungen so locker, daß der Einfluß ausblieb (siehe auch S. 385). Von Bedeutung ist die Größe und Ausbildung des Schultergürtels für die Stellungsregulation der Extremität nach der Drehung der Anlage; dabei handelt es sich offenbar um eine indirekte Wirkung, indem die den Schultergürtel mit der Extremität verbindenden Muskeln die Lagekorrektur ausführen (siehe S. 344). Von großem Interesse im Hinblick auf die Potenzen der verschiedenen Mesenchyme ist die Angabe von BRANDT (1926) und MEYER (1926), daß der Knorpel der Gehörkapsel unter dem Einfluß des Humerus, der sich aus einer heterotop transplantierten Extremitätenanlage auf dem Kopf entwickelte, keine Gelenkhöhle bildete.

Die Anlage des Schultergürtels weist nach den experimentellen Befunden schon früher eine klare und präzise, wenn auch labile Determination ihrer Bezirke auf, als die der freien Extremität. Dies ist, wenn man die weitere Entwicklung der beiden Anlagen im Auge hat, recht wohl verständlich. Die Anlage des Schultergürtels liegt ja offenbar von allem Anfang an breit ausgebreitet in der Seitenwand und hat während der Entwicklung keine komplizierte Verschiebung der Teile durchzu-

führen. Ihre Differenzierung und ihr Wachstum erfolgt wohl ohne große gegenseitige Beeinträchtigung der Teile. Anders die Anlage der freien Extremität. Zu Anfang wohl ebenfalls flach ausgebreitet, konzentriert sie sich in einer kleinen engen Knospe, die unter engerer räumlicher Verbindung der Teile und unter Drehungserscheinungen wächst und sich differenziert. Die spätere Determination bzw. die größere Labilität der Determination und damit die größere Regulationsfähigkeit sichert das Zustandekommen einer normalen Entwicklung. Da auch die Anlage des Schultergürtels große Regulationsfähigkeit aufweist, dürfte der Unterschied der beiden Anlagen hinsichtlich ihres Determinationszustandes nicht sehr bedeutend sein.

## 8. Kinematik und Determination der Extremitätenmuskulatur.

### a) Herkunft der Anlagen der Muskeln.

Das Anlagenmaterial der Extremitätenmuskulatur kann in dreierlei Weise entstehen (MAURER 1906; hier Literatur, soweit nicht angegeben):

1. In Form von epithelialen Muskelknospen, welche sich am ventralen Rand der Ventralfortsätze der Myotome ausbilden, in die Extremitätenanlage einsprossen und zu Muskeln sich differenzieren (Selachier, Ganoiden, Bauchflosse von Teleostiern, Reptilien?);

2. durch Auswanderung von einzelnen Zellen aus den Myotomen bzw. ihren Ventralfortsätzen (Hinterrand der Brustflosse von *Pristiurus* und *Torpedo*, Brustflosse von Teleostiern, Vögeln, Säugetieren);

3. als Abkömmling der Somatopleura, welche ja durch Zellwucherung die Hauptmasse der Extremitätenknospe bildet (Amphibien?).

Die Ermittlungen verdanken wir hauptsächlich der deskriptiven Forschung. Die Ableitung der Muskeln vom Myotom (1. und 2.) ist durch einwandfreie Beobachtungen und durch die Innervationsverhältnisse gestützt (MAURER 1906, S. 59). Bei den Amphibien, speziell den Urodelen, führte die Beobachtung der Normalentwicklung FIELD (1894) und RYLKOFF (1924) zu der Ableitung der Extremitätenmuskeln von den Myotomen d. h. ihren Ventralfortsätzen (nach Typus 2), BYRNES (1898a) und W. H. LEWIS (1910) zur Ableitung von der Somatopleura.

Experimente liegen heute bei den Amphibien genügend vor, um den Schluß zu gestatten, daß die Hauptmasse der Extremitätenmuskulatur, wohl sicher die Armmuskulatur (siehe S. 358), nicht von den Myotomen bzw. ihren ventralen Fortsätzen gebildet zu werden braucht.

### b) Vorderextremität.

Die Ventralfortsätze erscheinen bei *Amblystoma punctatum* zuerst im mittleren Schwanzknospenstadium (Abb. 1—3a) in den vordersten Myotomen. Sie wachsen ventralwärts, wobei anfangs diejenigen des 3. und 4. Segments die Anlagen der Vorniere und Vorderextremität cephal und caudal umgreifen und dann sich distal-lateral über die Anlage der Vor-

niere und proximo-median an derjenigen der Extremität entlang schieben (W. H. LEWIS 1910). Transplantationen der Extremitätenanlage im Schwanzknospenstadium, wie sie von HARRISON und seinen Schülern an *Amblystoma* und von BRANDT an *Triton* in großer Zahl ausgeführt wurden und über die oben berichtet wurde, erfolgen also ohne Material der Ventralfortsätze der Myotome. Solche Transplantate entwickeln sich nach der übereinstimmenden Angabe aller Forscher an den verschiedensten Stellen des Körpers unter mehr oder weniger vollständiger Ausbildung ihrer Muskulatur. So fand z. B. DETWILER (1920b, S. 136) in den im Schwanzknospenstadium lateral-caudal verschobenen Extremitäten von *Amblystoma* die Arm-Schultergürtelmuskeln: procoracohumeralis, subcoracoscapularis, supracoracoideus, dorsalis-scapulae, latissimus dorsi, anconaeus scapularis medialis, coracobrachialis brevis, coracobrachialis longus, pectoralis. Aus diesen Experimenten ergibt sich schon mit großer Wahrscheinlichkeit, daß die Extremitätenanlage ihre Muskeln ohne Hilfe der Ventralfortsätze der Myotome bilden kann. Wenn man aber in Rechnung stellt, daß von der transplantierten Extremitätenanlage Material der Muskelanlagen des Implantationsorts zu ihrer Entwicklung herangezogen wird, so bleibt mindestens der Schluß, daß die normalen Myotome, d. h. das 3., 4., 5., 6, zur Bildung der Extremitätenmuskulatur nicht notwendig sind.

Diese Resultate der Transplantation werden ergänzt durch die der älteren Defektversuche von W. H. LEWIS (1910) am Schwanzknospenstadium von *Amblystoma punctatum*. Er entfernte in verschiedenen Operationsserien das 1., 1. 2. 3. 4., bzw. 2. 3. 4. 5. Myotom möglichst vollständig und erhielt dadurch mehr oder weniger große und gute Defekte in der dorsalen und ventralen Muskulatur. Die Extremität zeigte dagegen im allgemeinen eine normale Ausbildung. Defekte in der Extremitätenanlage des Schwanzknospenstadiums von *Amblystoma*, welche von DETWILER (1918) zur Ermittlung der Determination des Schultergürtels angebracht wurden, hatten auch bestimmte Muskelausfälle im Gefolge, die für eine vorgeschrittene Determination selbst der Individuen (der Armmuskulatur) sprechen. Bei der Entfernung der ventralen Hälfte der Anlage fehlte z. B. der M. procoracohumeralis und der M. supracoracoideus, die dorsalen Muskeln waren vorhanden. Der Determinationszustand der präsumtiven Muskulatur ist aber offenbar ähnlich demjenigen der Schultergürtelanlage, da bei Verdoppelungen auch die Muskulatur entsprechend dem Skelett verdoppelt wird (SWETT 1926, S. 454).

### c) Hinterextremität.

An der hinteren Extremität von *Amblystoma punctatum* und *Rana sylvatica* hat ESTHER BYRNES (1898a) auf Veranlassung von HARRISON experimentell gearbeitet. Durch die heiße Nadel wurden vor dem Sichtbarwerden der Extremitätenknospen und dem Auswachsen der Ventral-

fortsätze der Myotome die ventralen Hälften der Myotome 16—20 bei *Amblystoma* und 6—12 bei *Rana* zerstört. Die Operation hatte, wie an der Vorderextremität, mehr oder weniger starke Defekte der dorsalen Rumpfmuskulatur und der abdominalen Muskulatur zur Folge. Die Extremität war dagegen normal. Wenn sie zu klein war, zeigte sie keine besonderen Defekte, sondern war harmonisch. ESTHER BYRNES kommt daher zu der Auffassung, daß bei Amphibien das gesamte Extremitätenmaterial von der mesenchymatischen Verdickung der Somatopleura stammt und daß die Myotome und ihre ventralen Fortsätze nur Muskeln des Rumpfes liefern. Sie wendet sich damit auch gegen die Unterscheidung von Muskulatur mesothelialer und mesenchymatischer Herkunft.

Es scheint mir, als ob auch neue Experimente von HAMBURGER (1928) an *Rana* und *Bombinator* für die Unabhängigkeit der Hinterextremitätenmuskeln von den Myotomen sprechen (siehe S. 382). Die Muskulatur der operierten Tiere ist jedoch noch nicht bearbeitet worden.

d) *Herkunft und Determination besonderer Muskelgruppen der Extremität.*

An der Basis der Vorderextremität unterscheidet die vergleichende Anatomie nach BRAUS (1903, 1907, 1908b) nach Insertion und Innervation dreierlei Muskeln (Abb. 27):

1. Die Armmuskeln, welche von der freien Extremität nach dem Schultergürtel ziehen und von den Nervi brachiales innerviert werden;
2. die Thoraxmuskeln (Serratussystem), welche vom Rumpf zum Schultergürtel ziehen und von den Nervi thoracici innerviert werden, und
3. die Kopfmuskeln, die vom Kopf zum Schultergürtel ziehen und vom Nervus vagus versorgt werden.

Im Hinblick auf die Innervation faßt man die beiden ersten Gruppen als spinale Muskeln zusammen und stellt ihnen die Kopfmuskeln gegenüber. Phylogenetisch treten zuerst Kopfmuskeln und spinale Muskeln allgemeiner Art auf, und dann erscheinen die spinalen Muskeln in den beiden Untergruppen Arm- und Thoraxmuskeln.

Bei den Urodelen (*Syredon*, *Triton*, *Salamander*, *Necturus*, nach RYLKOFF 1924) gehören zu den

A. Armmuskeln

1. die vom Humerus aus ventralwärts ziehenden Muskeln: *M. supra-coracoideus*; *M. coracobrachialis longus* und *brevis*; *M. pectoralis*;
2. die vom Humerus aus dorsalwärts ziehenden Muskeln: *M. supra-scapularis*; *M. latissimus dorsi*;
3. die Muskeln mit verschiedener Richtung: *M. subcoracoscapularis*; *M. procoracohumeralis*; *M. humeroantebrachialis*; *M. anconaei*.

B. Thoraxmuskeln:

*M. levator scapulae* und *M. thoracici superiores-serrati*.

C. Kopfmuskeln:

*M. cucullaris*.

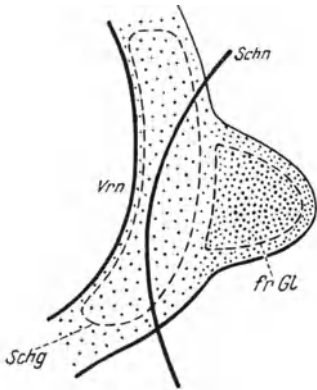


Abb. 26.

Abb. 26. Schema der Knospe der Vorderextremität der Anuren. Die Punktierung deutet die Dichtigkeit der Zellen an. Die durch gestrichelte Linien bezeichneten Grenzen sind mikroskopisch nicht wahrnehmbar. *fr. Gl.* freie Gliedmaße; *Schg.* Schultergürtelanlage; *Schn.* Schnittführung bei der Operation; *Vrn.* Vorniere. (BRAUS 1907, S. 212.)

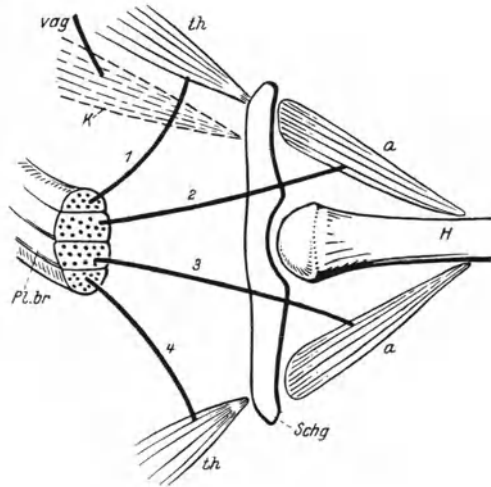


Abb. 27.

Abb. 27. Schema der Schultermuskeln und Nerven. *h* Humerus; *Schg.* Schultergürtel; *vag.* Nervus vagus; *Pl. br.* Plexus brachialis mit vier Etagen, deren Fasern durchschnitten sind mit je einer Ausnahme: Faser 1—4. Etage 1 bildet Nerv. thorac. super.; Etage 4; Nerv. thorac. infer.; Etage 2; Nerv. brach. super.; Etage 3; Nerv. brach. infer.; *a* Armmuskel, vom Arm zum Schultergürtel ziehend, ihre Strecker von Etage 2, ihre Beuger von Etage 3 innerviert; *th.* Thoraxmuskeln (oder Seratussystem), vom Rumpf zum Schultergürtel ziehend und von Etage 1 und 4 innerviert; *k* Kopfmuskeln vom Rumpf zum Schultergürtel ziehend, vom Nerv. vagus (*vag.*) innerviert. (BRAUS 1907, S. 197.)

Die Ableitung des Bildungsmaterials dieser drei Muskelgruppen dürfte wohl häufig verschieden sein. Im Hinblick auf die histologische Differenzierung konnte RYLKOFF (1924) in einer deskriptiven Arbeit übereinstimmend mit älteren Angaben feststellen, daß bei Urodelen die Thoraxmuskeln (*M. levator scapulae*) vom Myotom sich ablösen, die Kopfmuskeln (*M. cucullaris*) an der Kiemenmuskulatur zuerst sichtbar werden und die Armmuskeln distal anfangen, sich zu differenzieren. Alle drei Gruppen bewegen sich gegen den Schultergürtel, die beiden ersten also distalwärts und die letzte proximalwärts (Abb. 28).

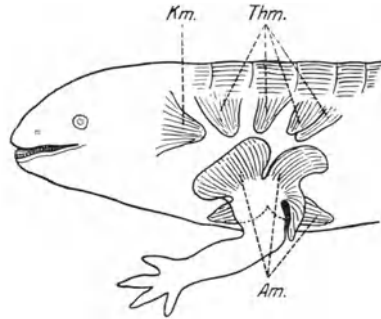


Abb. 28. Schema der Muskelanlagen der Vorderextremität bei Urodelen. *Am.* Armmuskel; distalwärts sprossend, von spinalen Nerven innerviert; *Km.* Kopfmuskeln, von Kiemengegend aus distalwärts sprossend, vom *N. vagus* innerviert; *Thm.* Thoraxmuskeln, von Myotomen aus distalwärts sprossend und von Spinalnerven versorgt. (Nach RYLKOFF 1924, S. 159, etwas vereinfacht.)

Zur Frage der Lokalisation und Determination der drei Muskelgruppen konnte BRAUS (1903, 1907, 1908b) aus seinen Transplantationen an *Bombinator* einige Schlüsse ziehen und damit Ansichten der vergleichend-anatomischen Wissenschaft experimentell prüfen. Wenn er die frühe Knospe (etwa 1/1) der Vorderextremität ausschchnitt (Abb. 26) und heterotop transplantierte (meist dorsocephal vom After), so entwickelte das Transplantat seine Armmuskeln in der richtigen Individuenzahl und der richtigen Größe. Da der zugehörige Schultergürtel sich zu klein ausbildete, so waren die Muskeln für den Schultergürtel zu groß. Im Transplantat fehlten jedoch die Thoraxmuskeln (Serratus) vollkommen. Diese hatten sich im Spenderkeim an der Entnahmestelle entwickelt. Daraus ist zu schließen, daß das Anlagematerial der Armmuskeln

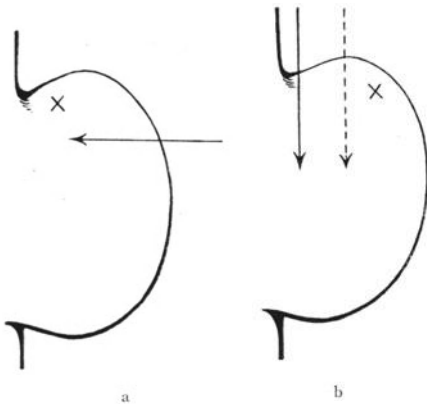


Abb. 29 a, b. Brustflosse eines Selachierembryo von dorsal gesehen mit Einzeichnung der Schnittführung, welche zur Isolierung der mit X bezeichneten Bezirke führen. a Isolation von der Basis. b Isolation von dem caudalen Bezirk. (BRAUS 1906 a.)

in der Knospe und dasjenige der Thoraxmuskeln im Rumpf (proximal vom Operationschnitt und medial von der Vorniere) liegt. Beides strömt während der Entwicklung zur Schultergürtelanlage, mischt sich und tritt dann in die Differenzierung ein (BRAUS 1907, S. 215). Zur Zeit der Operation waren offenbar noch keine Arm- und Thoraxmuskeln am Schultergürtel. Da keine Ergänzung der Muskulatur zum ganzen System auftrat, kann angenommen werden, daß im Operationsstadium ihr Material schon eine gewisse Determination (Insti-

tution) auswies. Die Kopfmuskeln (*M. trapezius* und *M. interscapularis*) kommen sowohl im Transplantat als auch im Spender als ganze Individuen vor. Ihr Anlagenmaterial befand sich offenbar während der Operation schon im Schnittgebiet, wurde zerteilt, und seine Hälften regulierten zu ganzen. Ihr Material war determiniert, konnte aber eine Regulation zur normalen Individuenzahl noch durchführen (BRAUS 1907, S. 216).

Nach allem scheint mir bei Amphibien die Armmuskulatur von der Somatopleura angelegt, die Thorax- und Kopfmuskeln der Extremität dagegen von den Myotomen geliefert zu werden. Entsprechendes dürfen wir wohl bei den hinteren Extremitäten annehmen. — Ob die Verhältnisse bei anderen Wirbeltieren ähnlich sind, ist aber mehr als fraglich, da die Muskelknospen dort häufig ganz klar in Erscheinung treten. Experimente, etwa an Selachiern, versprechen sehr interessante Resultate. Immerhin wird man im Hinblick auf die Ergebnisse der Experimente an



den Amphibien mit der Möglichkeit rechnen müssen, daß die Extremität sich als harmonisch äquipotielles System anlegt und sich auch beim Ausfall bestimmter Materialzuschüsse zu einem Ganzen entwickelt.

## V. Vertebraten außer Amphibien.

Den Experimenten an den Amphibien stehen nur wenige an den anderen Vertebraten gegenüber, nämlich einige Versuche an Selachiern, Vögeln und Säugetieren. Dies ist hauptsächlich begründet durch die technischen Schwierigkeiten. Die letzten 15 Jahre haben aber Methoden gebracht, die auch das Vogelei dem Experiment zugänglich machen, und in neuester Zeit werden auch die Säugetierembryonen bearbeitet.

### A. Experimente an der Selachierflosse.

Die Brustflosse von *Pristiurus* und *Scyllium*, mit der sich die Experimente von BRAUS (1906a) befassen, legt sich ventrolateral als frontale halbkreisförmige Falte an (Abb. 29). Ihr Skelett bildet sich aus ihrem Mesenchym, indem der Differenzierungsprozeß an der Basis im Schultergürtel beginnt, erst caudalbasal (primäres Basale), dann cephal (sekundäres Basale) und distal fortschreitet. Dabei entsteht eine Platte, das Basipterygium, aus der sich Meta- (caudal-basal), Meso- (mittenbasal), Propterygium (cephal-basal) und die Radii (distal) zusammen zu einem kammförmigen Gebilde entwickeln. Die Muskulatur entsteht aus Muskelknospen, welche sich an den ventralen Kanten der ventralen Myotomfortsätze bilden, in die Extremitätenfalte einwuchern und unter Ausbildung je eines dorsalen und ventralen Astes die dorsale und ventrale Muskulatur der Extremität liefern. Beide zeigen, wie das Skelett, die Form eines Kamms (Abb. 30a). Die Differenzierung des Skelettes erfolgt nach derjenigen der Muskulatur, die Abgliederung der Radii beginnt ungefähr am Ende des vorderen Drittels der Flossenanlage, d. h. am cephalen Bereich des prospektiven Metapterygiums und schreitet von hier in cephaler und caudaler Richtung fort. In der Abb. 30a ist der zuerst differenzierte Strahl mit 1, die cephal folgenden mit *a*, *b*, *c* . . . und die caudal folgenden mit 2, 3, 4 . . . bezeichnet. Die Muskulatur entsteht ziemlich gleichzeitig in der ganzen Fläche der Extremität.

Durch zwei Schnitte parallel zur Körperwand, welche ungefähr das cephalo Drittel der Flosse von der Basis trennten (Abb. 29a), gelang es BRAUS, in dem isolierten Teil drei Radien zu erhalten, welche ohne Muskulatur sich differenziert hatten (Abb. 30b). Die Muskelknospen hatten zur Zeit der Operation den distalen Teil der Flosse noch nicht erreicht. Es konnte aus diesem Ergebnis geschlossen werden, daß die Radien nicht von der Basis her in die Flosse einwandern und daß sie sich ohne Muskelanlagen bzw. differenzierte Muskeln ausbilden können. — Eine zweite Operation, in einem queren Einschnitt ungefähr am cephalen Rand des

präsumtiven Metapterygius bestehend (Abb. 29b, 30c), hatte zur Folge, daß im vorderen Teil der Flosse das Skelett sich nur als Platte ausbildete und sich nicht in Radien gliederte, während der caudale Teil ein normal gegliedertes Skelett entwickelte. Hier ist zu schließen, daß das Skelett-

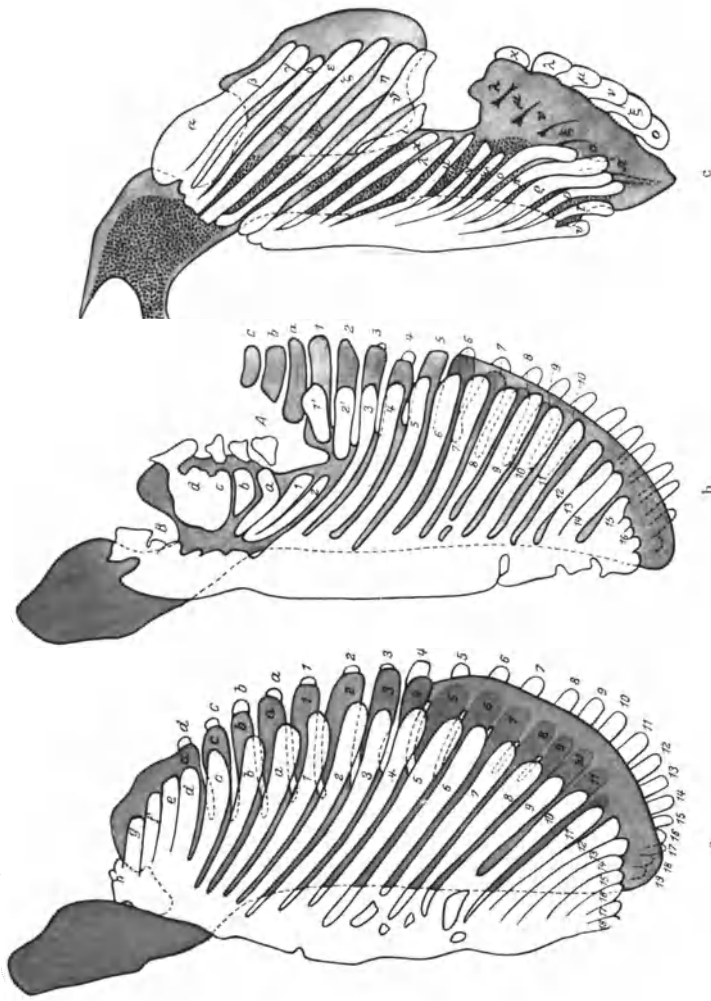


Abb. 30 a—c. Experimente zur Analyse der Skelettbildung in der Brustflosse von Haifischen. Flossen von ventral gesehen, dunkel das Skelett, hell die Muskulatur. a Normale Flosse von *Pristurus*; b operierte Flosse von *Pristurus*. A und B zwei parallel zur Flossenbasis geführte Schnitte. Drei Radien a, b, c ohne Muskulatur. c Operierte Flosse von *Scylium*. Senkrecht zur Flossenbasis geführter Schnitt. Hintere Hälfte der Skelettplatte gegliedert, vordere Hälfte nicht. (BRAUS 1906 a, Abb. 7, 8, 9.)

material nicht von den caudalen Teilen einwanderte, sondern wohl an Ort und Stelle entstand. Auch hat das präsumtive Skelett offenbar die Fähigkeit, eine Vorknorpelplatte zu bilden, benötigt aber zur Gliederung dieser in die Radien, d. h. zur Ausbildung bestimmter Konzentrations- und Differenzierungszentren einen Einfluß, der von den mittleren oder caudalen Teilen der Flosse ausgeht. Es ist wahrscheinlich, daß

das Differenzierungszentrum entsprechend dem Differenzierungsablauf am cephalen Rand des Metapterygiumbereiches liegt und von hier aus nach cephal und caudal seinen Einfluß geltend macht.

Das erste Experiment zeigte, daß das Skelettmaterial nicht von der Basis distalwärts wandert, das zweite, daß es sich nicht von caudal nach cephal bewegt. Beide Befunde zusammengenommen machen es recht wahrscheinlich, daß das Skelett an Ort und Stelle gebildet wird.

Zu diesen Experimenten von BRAUS muß einschränkend bemerkt werden, daß sie nur eine sehr kleine Zahlenbasis besitzen, was durch die Schwierigkeit der Materialbeschaffung und der Operation begründet ist. Eine neue Bearbeitung wäre daher wünschenswert. Im Hinblick auf die weitschauende Auswertung der Experimente durch BRAUS, welche unter anderem die allgemeinen Fragen, Kinematik der Organe, Entstehung und Determination in serial geordneten Organen (wellenförmig fortschreitende Faktoren?), Abhängigkeit der Skelettbildung von der Muskulatur und Phylogenese der paarigen Extremität umfaßt, verdient diese alte Arbeit besondere Beachtung.

### B. Experimente an der Extremität der Vögel.

**Normalentwicklung.** Die Extremitäten des Hühnerembryo erscheinen oberflächlich am dritten Bebrütungstag als frontale Falten im

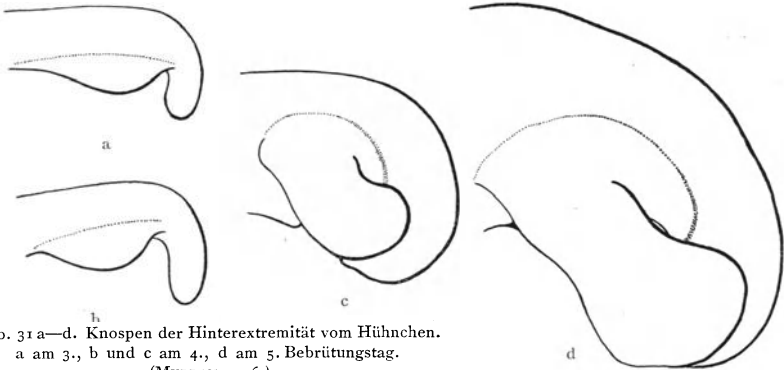


Abb. 31 a—d. Knospen der Hinterextremität vom Hühnchen.  
a am 3., b und c am 4., d am 5. Bebrütungstag.  
(MURRAY 1926.)

17.—19. und 26.—32. Segment. Sie entwickeln sich schnell und erreichen schon am fünften Bebrütungstag ein schaufelartiges Stadium mit einer Zehenplatte. Die Abb. 31 zeigt einige Stadien dieser Entwicklungsperiode von der Hinterextremität. Die jungen Knospen (Abb. 31a und b) bestehen noch aus einem gleichartig dichten Mesenchym mit Epidermisbedeckung. Das Stadium der Abb. 31c zeigt eine axiale Konzentration des Mesenchyms ohne scharfe periphere Begrenzung, und im Stadium der Abb. 31d findet man das Skelett allgemein als Vorknorpel angelegt, wobei die Zentren der Knochen im Oberarm, Unterarm und

im Fuß schon vorhanden sind. Die Entwicklung der Vorderextremität erfolgt ungefähr gleich schnell.

**Ausbreitung des Extremitätenfeldes.** Im Gegensatz zu den Amphibien entwickeln die Hühnchen nach der Exstirpation der Extremitätenanlage keine Extremität. Dies zeigen übereinstimmend Versuche von LILLIE (1904) und von SHOREY (1909) an 3—6 Tage bebrüteten Hühnchen und von SPURLING (1923) an Embryonen nach etwa 65 Stunden Bebrütung (37,5° C). Die Potenz zur Extremitätenbildung ist offenbar nur dem Material der präsumtiven Gliedmaßen eigen. Mit Hinblick auf die alte Erfahrung der Regenerationsforschung, daß die Regenerationsfähigkeit desto größer ist, je jünger das Material, zeigten diese Experimente, daß sie bei den Vögeln im Extremitätenbereich im frühesten Embryonalleben ebenso gering ist wie in den erwachsenen Stadien.

**Determination der Qualität Vorder- und Hinterextremität.** Diese Frage ist von PEEBLES (1911) zum Gegenstand der Untersuchung gemacht worden. Nach viertägiger Bebrütung wurden die Knospen der Vorder- und Hinterextremität abgeschnitten und getauscht und die Embryonen weitere 5 Tage am Leben gehalten. Da die Entwicklung der operierten Keime stark gehemmt ist und sehr wenig positive Fälle vorliegen, lassen sich keine bestimmten Schlüsse ziehen. Im Hinblick auf die gleich zu referierenden Resultate ist es nicht wahrscheinlich, daß die Transplantate sich noch ortsgemäß entwickelt haben.

**Determination zu Extremität und Determination der Abschnitte.** Ein Nebenresultat der oben erwähnten Versuche von SPURLING (1923, S. 52) zeigt schon, daß die Knospe der Hinterextremität im 65 Stunden bebrüteten Embryo schon determiniert ist. Nach der Amputation hatte sich nämlich eine Knospe von selbst dorsal von der Flügelanlage festgesetzt und eine gut proportionierte aber zu kleine Hinterextremität gebildet. Weiteren Aufschluß geben Transplantationen der Knospe in die Chorio-allantois von 8—10 Tage bebrüteten Hühnchen. Die Transplantate erfahren hier eine Isolation von den normalen Umgebungsfaktoren. Einwachsende Gefäße der Chorio-allantois ernähren das Transplantat. Eingehende Untersuchungen dieser Art liegen von MURRAY and HUXLEY (1925a) und besonders von MURRAY (1926) vor. Sie behandeln Knospen der Vorder- und Hinterextremität aus Embryonen vom 2.—5. Bebrütungstag; und zwar wurden ganze Knospen und bestimmte Teile, wie proximale, distale, anteriore und posteriore Hälften und auch Drittel und Viertel verpflanzt und nach 3—5 Tagen weiterer Entwicklung untersucht. Ganze Knospen vom 3.—5. Bebrütungstag (Abb. 31a—c) konnten in günstigen Fällen nahezu vollkommene Skelette von herkunftsgemäßer Asymmetrie differenzieren (Abb. 32). Die Knospenteile entwickelten bestimmte Skeletteile, die ihrer Herkunft entsprachen (Abb. 33 und 34). Am 3.—5. Bebrütungstag sind demnach in der Knospe die einzelnen Elemente schon determiniert und zwar

nach der Ansicht von MURRAY (1926) wahrscheinlich in Form von Wirkungskreisen (WEISS), Elementarorganen (DRIESCH) oder auch einfachen Differenzierungszentren, welche ohne scharfe Grenze in dem embryo-

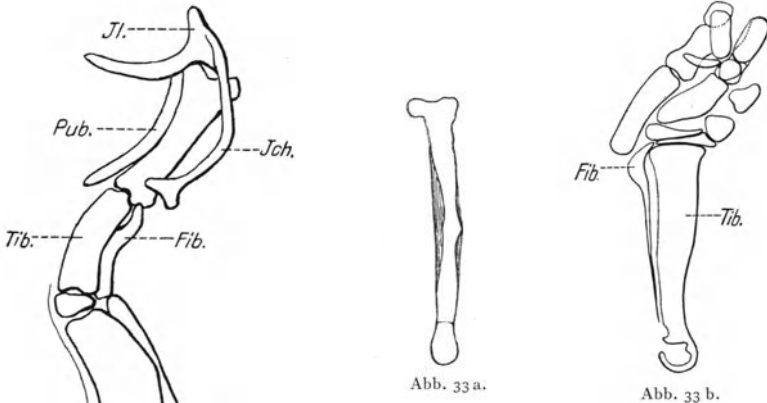


Abb. 32. Das Skelett der Knospe einer Hinterextremität, welche am 4. Bebrütungstag (Abb. 31 b) in die Chorio-allantois transplantiert wurde, etwa fünf Tage nach der Transplantation. *Fib.* Fibula; *Isch.* Os ischii; *Il.* Os ilium; *Pub.* Os pubis; *Tib.* Tibia. (MURRAY 1926, Abb. 1 a.)

Abb. 33 a -b. Skelett der Knospe einer Hinterextremität des Hühnchens; Knospe am 4. Bebrütungstag (etwas älter als Abb. 31 b) in zwei Hälften in die Chorio-allantois zweier Wirtsembryonen transplantiert. a proximale Hälfte; Femur. b Distale Hälfte; *Fib.* Fibula, *Tib.* Tibia, etwa 3 mal. (MURRAY 1926, Abb. 6 a, 6 d.)

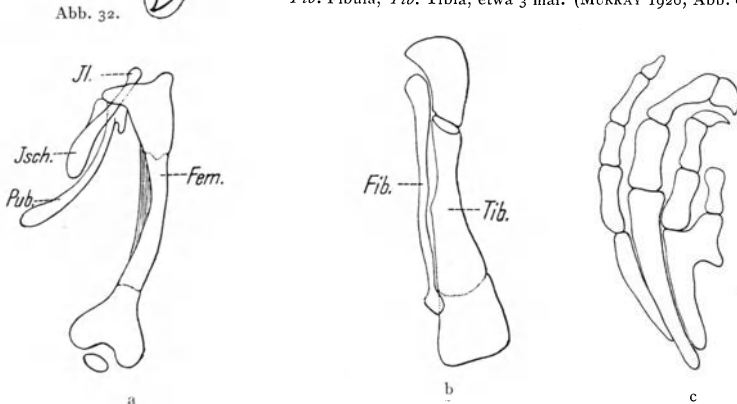


Abb. 34 a—c. Skelett der Knospe der Hinterextremität des Hühnchens. Knospe am 5. Bebrütungstag (Abb. 31 d) in vier proximo-distal aufeinander folgende Viertel zerteilt und getrennt in die Chorio-allantois je eines Wirts transplantiert. — a Proximales Viertel. *Isch.* Os ischii, *Il.* Os ilium, *Pub.* Os pubis. — b Zweites Viertel, von proximal gerechnet. *Fib.* Fibula, *Tib.* Tibia. — c Distales Viertel mit vier Zehen. Das dritte Viertel ist ausgefallen. Vergr. etwa 3 mal (?). (MURRAY 1928, Abb. 31 a, b, c.)

nenalen Gewebe nebeneinander liegen. Da aber bei den Versuchen auch halbe Knochenindividuen auftreten, so ist zu schließen, daß die Einheiten des Mosaiks kleiner sind als die Anlage etwa eines Femurs oder einer Tibia. Und einzelne Befunde sprechen dafür, daß die Anlage des

Femurs nicht nur in ihrer Längsrichtung, sondern auch quer dazu ein Mosaik darstellt. Das Mosaikstadium scheint schon erreicht, ehe die Vorknorpel des Skeletts auf Schnitten sichtbar werden.

Die Transplantate aus Embryonen im 2. Bebrütungstag gaben keine so klaren Resultate, doch entwickelten sie Skelettstücke, die deutlich darauf hinweisen, daß die Anlagen auch schon vor der Ausbildung der Falte zu Extremität determiniert sind. Die Fähigkeit der Selbstdifferenzierung der jungen Extremitätenknospe zeigen auch Transplantationen von STRANGWAYS and FELL (1926) nach 81 Stunden Bebrütung unter die Flügelhaut von 11 Tage alten Küken und Explantationen.

Die bis jetzt vorliegenden Experimente erfassen die Extremitätenanlage im Stadium des Mosaiks. Ob auch beim Hühnchen Determinationsstufen vorausgehen, wie wir sie bei den Amphibien kennen gelernt haben, ist noch eine offene Frage. Die Mißbildungen der Vögel zeigen genügende Ähnlichkeit mit denen der Amphibien, um die Vermutung zu rechtfertigen, daß auch die Extremitätenanlage nicht sofort als Mosaik angelegt wird. Operationen in früheren Stadien lassen andere Resultate erhoffen.

**Schulter- und Beckengürtel.** Wie die Anlageder freien Extremität stellt auch die des Beckengürtels spätestens am 3. Bebrütungstag ein Mosaik dar. Dies beweisen hauptsächlich die Defektversuche an 65 Stunden (37,5°C) bebrüteten Hühnchen von SPURLING (1923). Nach der Entfernung der Extremitätenknospe mit einer kleinen Schere entwickelten sich meist nur cephalé Teile des Os ilium. Diese Defektversuche wurden ergänzt durch die Transplantationen von MURRAY, bei denen ebenfalls mehr oder weniger defekte Gürtel entstanden. Mit der Möglichkeit, daß, ähnlich wie bei *Bombinator* von BRAUS (1904a—1909) festgestellt wurde, der Spenderkeim ein Gürtelrudiment, das Transplantat aber einen zu kleinen Gürtel bildet, ist daher nicht zu rechnen.

**Form der Skelettindividuen.** Bei den Versuchen von MURRAY (1926) ließ sich auch öfters beobachten, daß einzelne Skelettstücke isoliert sich entwickelten und ihre normalen Formen mit den entsprechenden Gelenken annahmen (Abb. 33a). Dies weist deutlich auf die hohe formative und histogenetische Leistungsfähigkeit der inhärenten Faktoren hin, da eine gegenseitige Beeinflussung der Skelettelemente und der Einfluß der Muskeln ausscheiden.

### C. Experimente an der Extremitätenanlage von Säugetierembryonen.

Hierher gehören Versuche von NICHOLAS (1925—1926) an Ratten. Sie bestehen in der Exstirpation der Extremität oder von Teilen derselben nach dem 14. Tag der Trächtigkeit, also im letzten Drittel des intrauterinen Lebens. Die Extremität ist um diese Zeit schon ganz ausgebildet, daher können diese Experimente über die primäre Determination

noch nichts mitteilen. Wichtig ist das Ergebnis, daß die Embryonen wie die erwachsenen Tiere nur Wundheilung und keine Regeneration aufwiesen.

## VI. Probleme von allgemeiner Bedeutung, welche an der Extremität experimentell bearbeitet wurden.

Die nächsten Abschnitte befassen sich mit Problemen allgemeiner Art, bei deren Behandlung die Extremität dank ihrer präzisen Form, Größe, Struktur usw. als Kriterium diene. In diesem Aufsatz sollen, da später zusammenfassende Ausarbeitungen geplant sind, die zur Diskussion stehenden Probleme, hauptsächlich unter Berücksichtigung der in den vorderen Kapiteln berichteten Arbeiten, besprochen werden. Auf Vollständigkeit wird kein Anspruch erhoben.

### A. Verdoppelungen. Symmetriegesetze.

#### 1. Vorkommen und Grad der Extremitätenverdoppelung.

Verdoppelungen, Dreifach- und Vielfachbildungen werden an den Extremitäten sehr häufig beobachtet. Sie werden als Naturfunde an den paarigen Gliedmaßen und an den unpaaren Flossen (Salmoniden, Schleierschwänze, BRAUS 1906d, S. 173) oft beschrieben (z. B. BENDER 1906), bilden Begleiterscheinungen der Regeneration bei Extremitäten (siehe die zusammenfassende Arbeit von PRZIBRAM 1921), und sind auch bei den meisten oben mitgeteilten Experimenten in großer Zahl aufgetreten. Die Fähigkeit zur Verdoppelung ist, wie wir aus Naturfunden und Experimenten wissen, der Extremitätenanlage aller Wirbeltiere eigen, doch dürfte die Neigung dazu bei verschiedenen Arten ziemlich verschieden sein. Sehr groß ist sie im allgemeinen bei den Amphibien. Nach den Mitteilungen von RUUD (1926) sind nach der Transplantation Verdoppelungen bei *Amblystoma tigrinum* aber seltener als bei *Amblystoma punctatum*. Verdoppelungen finden sich orthotop im Naturfund und nach dem Experiment und heterotop nach dem Experiment. Hinsichtlich der Häufigkeit der Verdoppelungen sind die beiden Stellen jedoch nicht gleich. Sie können die ganze Gliedmaße mit dem Gürtel umfassen (Abb. 35, 36) oder auch nur einen Finger betreffen und zwischen diesen beiden Extremen alle Übergänge bilden.

Die Abb. 35 und 36 gibt ein schönes Beispiel üppiger Gliedmaßenverdoppelung bei Anuren. Es wurde durch beiderseitige Halbierung der kleinen Extremitätenknospen der Kaulquappen erhalten und zeigt zwei normale harmonische Gliedmaßen ( $r$  und  $l$ ) mit einem gemeinsamen harmonischen Gürtel, und beiderseits je ein weiteres Gliedmaßenpaar  $r' + l'$  und  $r'' + l''$  mit je einem ganzen Gürtel. (TORNIER 1906, LISSITZKY 1910.)

## 2. Ursprung der Vielfachbildungen.

Die Vielfachbildungen können ihren Ursprung

1. in einer anfänglich einheitlichen Anlage,
2. in einer kombinierten Anlage,
3. in einer primären Anlage und einer sekundär durch Induktion geschaffenen nehmen und
4. können sie schließlich durch Zusammenwirken von zwei oder drei dieser Möglichkeiten entstehen.

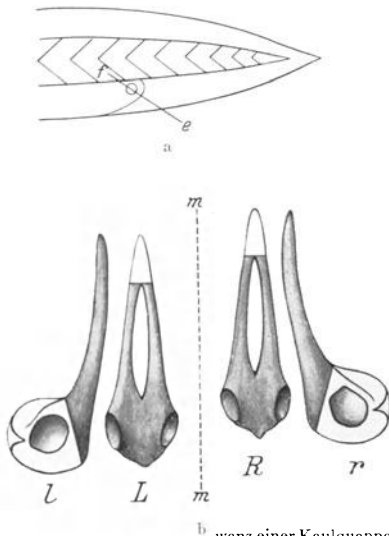


Abb. 39. a) Beckengürtel mit Schwanz einer Kaulquappe; der kleine Kreis die sprossende Extremität; der schräge Strich ( $f-e$ ) bezeichnet die Schnittführung. (TORNIER 1906 S. 89.) b) Üppige Beckengürtelentwicklung nach beiderseitiger Spaltung (Abb. a); beiderseits  $1\frac{1}{2}$  Beckengürtel mit drei Extremitäten; dunkel der postgenerierte Teil der Anlage; der Strich  $m$  die Mediane des Tieres;  $l$  halbes linkes Becken bildet mit  $r$ , dem halben rechten, das normale Becken;  $L$  und  $R$  überzählige ganze Becken auf der linken bzw. rechten Seite des Tieres. (TORNIER 1906, S. 82.) Vgl. Abb. 36.

Die erste Entstehungsweise findet sich wohl bei den Naturfunden, bei der Mehrzahl der heterotopen Transplantationen und bei den orthotopen Transplantationen, in denen die Anlage des Implantationsortes vollständig extirpiert wurde (HARRISON). — Der zweite Fall dürfte dort verwirklicht sein, wo mehrere Anlagen kombiniert wurden, sei es durch Zusammensetzung von Hälften (HARRISON 1921; GRÄPER 1927b), von ganzen Anlagen (HARRISON 1921) oder durch orthotope Transplantation einer Anlage in ein postgenerationsfähiges Gebilde, wie es bei den orthotopen Transplantationen an der Kaulquappe häufig geschieht (z. B. GRÄPER). — Die dritte Möglichkeit ist wohl dann gegeben, wenn eine transplantierte Anlage die Nachbarschaft zur Bildung einer Extremität veranlaßt (siehe S. 345). Wie häufig mit dieser Art der Entstehung zu rechnen ist, kann vor-

läufig noch nicht gesagt werden. — Das Zusammenwirken zweier oder dreier Möglichkeiten ist wohl sehr häufig, da die primären Anlagen offenbar große Neigung zur Vielfachbildung besitzen.

Wenn man die Orientierung der Individuen der Mehrfachbildungen bei den Extremitäten betrachtet, so lassen sich diese in zwei Gruppen sondern: in Mehrfachbildungen mit symmetrischer Ordnung und in solche ohne symmetrische Anordnung. Die gegenseitige Orientierung hängt mit der Art der Entstehung zusammen.



## 3. Extremitäten in symmetriefreier Ordnung.

Die Vielfachbildungen, in denen die Glieder ohne Symmetriebeziehung sind, können kein besonderes Interesse beanspruchen. Jedes Glied entwickelt sich dabei auf Grund der oben geschilderten determinativen Faktoren. Im einfachsten Fall entstehen solche Doppelbildungen, wenn heterotop neben die normale Anlage eine zweite gepflanzt wird. Die beiden sich entwickelnden Gliedmaßen können dabei mehr oder weniger verwachsen (z. B. DETWILER 1920, *Amblystoma*, Vorderextremität; BRANDT 1925a, S. 213, *Triton*, Vorderextremität). Eine Modifikation dieser Darstellungsweise bildet die von GRÄPER verschiedentlich geübte (z. B. 1924a, S. 274; 1925, S. 6, Anuren, Hinterextremität), bei der er eine Knospe orthotop an die Stelle einer exstirpierten setzt und das Implan-

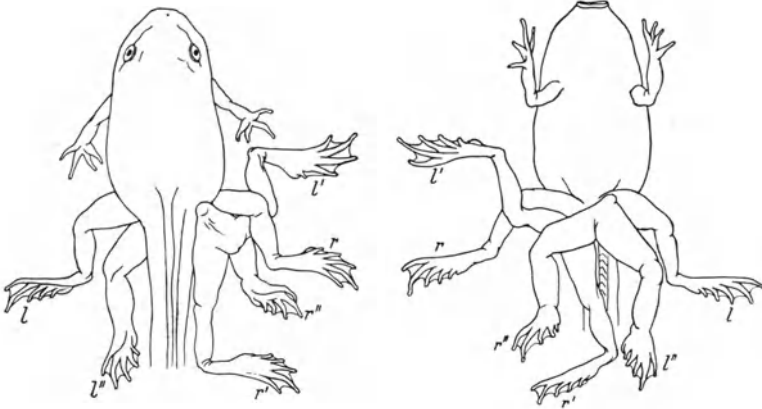


Abb. 36. Dorsal- und Ventralseite einer Knoblauchkröte mit zwei überzähligen Beinpaaren und Becken; entstanden durch Spaltung der frühen Extremitätenknospe und Beckenanlage (s. Abb. 35 a). *r* und *l* normales Beinpaar; *r'* und *l'* überzähliges Beinpaar der rechten Seite; *r''* und *l''* überzähliges Beinpaar der linken Seite. (TORNIER 1906, S. 94 und 95, ungezeichnet.) Erklärung wie Abb. 38.

tat und ein Wirtsregenerat nebeneinander sich entwickelten. Auch BRANDT (1925a, S. 224) hat für *Triton* ähnliches beschrieben. Selbständige Anlagen lassen sich auch durch sorgfältige Spaltung einer einfachen in einen oder mehrere Teile schaffen. Neuerdings hat SWETT (1926) dieses Experiment an der Anlage der Vorderextremität im Schwanzknospenstadium ausgeführt. Die kreisförmige Anlage wurde im Durchmesser: dorso-ventral (dv), antero-posterior (ap), dorsoposterior-antero-ventral (dp-av), anterodorsal-posteroventral (ad-pv) gespalten und ein Streif ortsfremdes Gewebe eingeheilt. Die beiden Spaltheilften konnten sich zu ganzen Extremitäten entwickeln, die beide harmonisch, also wirtsseitenrichtig, waren (Abb. 37, 38). Eine Komplikation ergab sich in der Neigung der halben Anlagen, selbst mehrere Gliedmaßen zu bilden, die dann aber unter sich den gleich zu behandelnden Symmetriegesetzen folgten. Das zuerst angelegte (primäre) Glied war jedoch stets harmo-

nisch. Die Neigung zur Verdoppelung war in der anterioren Hälfte gering, in der posterioren sehr stark. Die vollkommene Spaltung einer Anlage löst

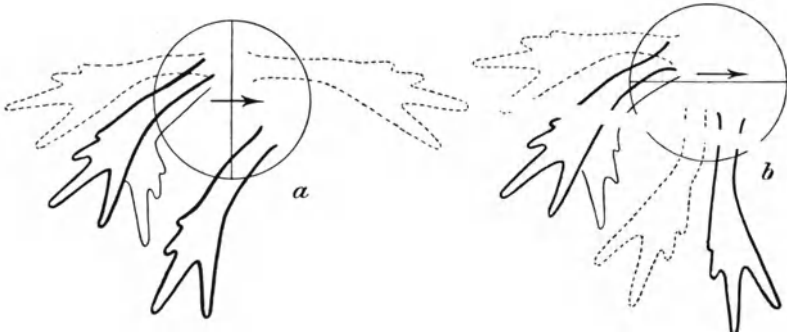


Abb. 37. Schematische Darstellung der Ergebnisse der dorsoventralen (a) und anteroposterioren (b) Spaltung der rechten Extremitätenanlage von *Amblystoma* im Schwanzknospenstadium. Blick auf die rechte Seite des Embryo. Die Pfeile zeigen cephalwärts. Die Kreise stellen die Extremitätenanlage dar, die Durchmesser durch dieselben die Spaltrichtung. Die sich entwickelnden Extremitäten sind vom Profil gezeichnet; stark konturiert die primären, schwach die symmetrische Verdoppelung der posterioren Extremität; gestrichelt die Extremitäten, welche beim Wechsel der Seitenqualität zu erwarten gewesen wären. (SWETT 1926, S. 445.)

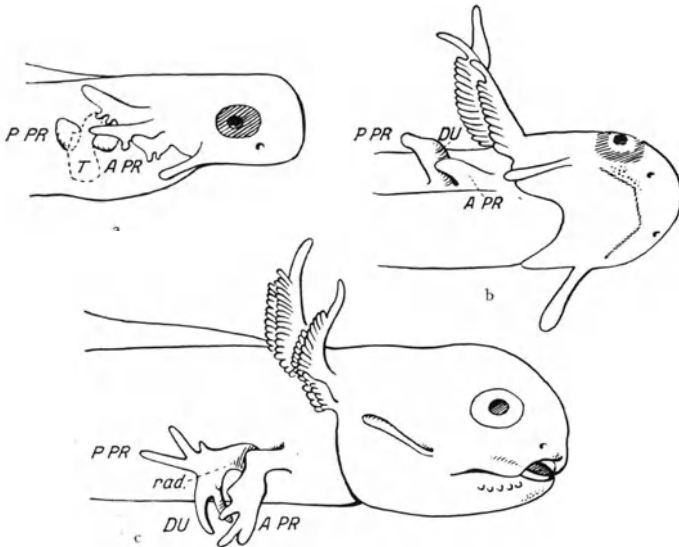


Abb. 38a—c. Doppelbildung der Extremität bei *Amblystoma* durch dorsoventrale Spaltung der Anlage im Schwanzknospenstadium mittels eines eingeheilten Stücks ortsfremden Gewebes (T) erhalten. Die vordere Hälfte bildet eine einfache harmonische Extremität (A. PR.); die hintere eine Doppelbildung, deren primäres Glied (P. PR.) harmonisch und deren sekundäres Glied (Du) disharmonisch ist. Primäre und sekundäre Extremität der caudalen Hälfte spiegeln sich radial. a Fünf Tage nach der Operation, beide Hälften sprossend, zwischen ihnen das Implantat. b Neun Tage nach der Operation. An der caudalen Knospe legt sich eine sekundäre Knospe (Du) an. c 23 Tage nach der Operation. Cephal Ggliedmaße funktionierend, caudale besitzt klare, radial gespiegelte Verdoppelung. (SWETT 1926, S. 447.)

nicht nur den materiellen Zusammenhang zwischen den Hälften auf, sondern auch den morphodynamischen, welcher sonst aus einer Anlage eine

spiegelbildliche Doppelextremität schaffen kann. — Die Unabhängigkeit primärer spiegelbildlicher Gliedmaßen kann auch vorgetauscht werden, wenn eine der Gliedmaßen durch Rotation gedreht wird (HARRISON 1918, 1921; SWETT 1924, 1926, S. 463). — Bei manchen Zusammenstellungen von halben bzw. ganzen Anlagen, in denen zwei spiegelbildliche Extremitäten erscheinen (HARRISON 1921), ist es nicht zu ermitteln, ob die Symmetriebeziehungen allein durch die Orientierung der Komponenten gegeben sind oder durch sie und gegenseitige Beeinflussung.

#### 4. Extremitäten in symmetrischer Ordnung.

**Symmetriegesetze, Lage der Symmetrieebene, Lokalisation der Individuen der Mehrfachbildungen.** Sehr viel häufiger und auch interessanter als die symmetriellosen Mehrfachbildungen sind diejenigen mit symmetrischer Ordnung. Die Orientierung der Extremitäten erfolgt dann nach bestimmten Regeln, die von BATESON (1894) aufgestellt wurden und, von HARRISON (1921, S. 97) etwas abgeändert, folgendermaßen lauten:

1. Die langen Achsen doppelter und vielfacher Anhänge liegen in einer Ebene.

2. Zwei aneinanderliegende Gliedmaßen sind in Struktur und Stellung Spiegelbilder, wobei die Spiegelebene den Winkel zwischen den Längsachsen halbiert und senkrecht auf der gemeinsamen Ebene der beiden Achsen steht.

Theoretisch können die sich spiegelnden Extremitäten jede ihrer Seiten bzw. Ränder einander zuwenden. Wir sprechen von einer

dorsalen palmaren radialen (tibialen) ulnaren (fibularen) radio-dorsalen radio-palmaren ulno-dorsalen ulno-palmaren	Spiegelung, wenn die Extremitäten einander mit ihren	dorsalen palmaren radialen (tibialen) ulnaren (fibularen) radio-dorsalen radio-palmaren ulno-dorsalen ulno-palmaren	Flächen zu- gewandt sind.
--	--	--	------------------------------

Von diesen Möglichkeiten sind in der Abb. 39a die radiale, in der Abb. 39b die ulnare für Zweifachbildungen und in den Abb. 39c und d die radiale und ulnare bei Dreifachbildungen unter Blick auf die Fläche der Extremitäten dargestellt. Die Abb. 40 gibt auf Querschnitten die Stellung von symmetrischen Dreifachbildungen; dabei entspricht die Abb. 40a einem Querschnitt durch Abb. 39c, und die Abb. 40b zeigt einen Fall, in dem die Gliedmaßen schräg zur Symmetrieebene gestellt sind, so daß die Spiegelung radio-dorsal und ulno-palmar ist.

Die Beobachtung hat nun gelehrt, daß die oben angegebenen acht Möglichkeiten der Spiegelung keineswegs alle gleich oft auftreten, daß vielmehr bestimmte Spiegelebenen stark bevorzugt sind. Nach den übereinstimmenden Angaben verschiedener Forscher, z. B. von HARRISON (1921, S. 37 und 92), SWETT (1927, S. 431), BRANDT (1925a, S. 211, 239;

1927d) ist die radiale bzw. tibiale Spiegelung stark bevorzugt. So kommen nach einer Zusammenstellung von SWETT (1926), die auf den Ergebnissen der Experimente von HARRISON und SWETT selbst an der Vorderextremität von *Amblystoma* sich aufbaut und an Zweifachbildungen gewonnen wurde, auf 64 radiale Spiegelungen 11 ulnare, 2 dorsale und

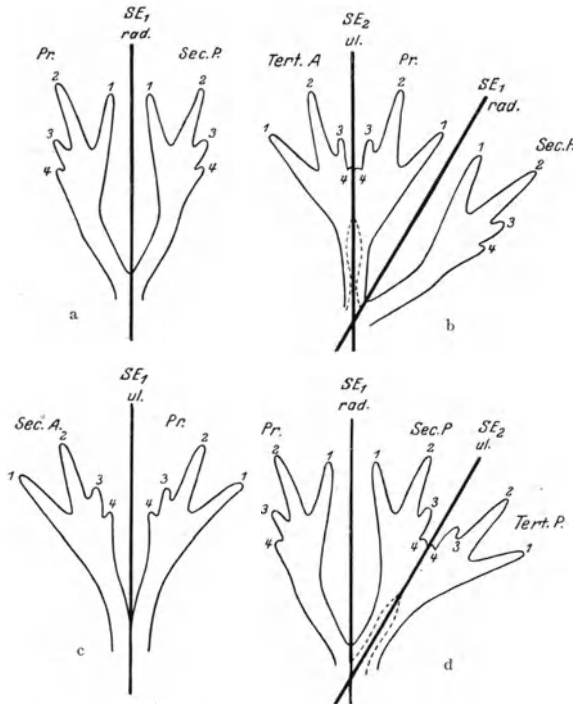


Abb. 39 a-d. Schematische Darstellung der Symmetriebeziehungen in doppelten und dreifachen Extremitäten (SWETT modifiziert nach HARRISON). Die radio-ulnare Achse liegt in dieser Figur in derselben Ebene, häufiger ist sie etwas geneigt. *Pr.* primäre, *Sec.* sekundäre, *Tert.* tertiäre Extremität; *A* anteriore, *P* posteriore Verdoppelung, 1. 2. 3. 4. Reihenfolge der Finger, *rad.* radial, *ul.* ulnar; *SE* Symmetrieebene, *SE<sub>1</sub>* zwischen dem primären und sekundären Glied, *SE<sub>2</sub>* zwischen dem tertiären und seinem Spiegelbild. a Primäre und sekundäre Extremität in radialer Ebene gespiegelt; der häufigste Fall. b Primäre und sekundäre Extremität in ulnarer Ebene gespiegelt; der weniger häufige, aber keineswegs seltene Fall. c Primäre und sekundäre Extremität radial gespiegelt, die tertiäre zur primären spiegelbildlich. Gewöhnliche Anordnung der Dreifachbildungen. d Primäre und sekundäre Extremität radial gespiegelt, tertiäre ein ulnare Bild der sekundären. Ungewöhnliche Anordnung. (SWETT 1926, S. 430.)

(Abb. 39d) aus. Die radiale Gliedmaße erscheint zeitlich vor der ulnaren; sie ist meist etwas stärker als diese (Abb. 41b, c). Bei der Hinterextremität der Anuren soll nach GRÄPER (1922a, 1923, 1924a) die Spiegelung mit Vorliebe fibular erfolgen. Einige Einzelbeobachtungen seien hier ohne Anspruch auf Vollständigkeit noch angeführt. So berichtet über palmare und über fibular-palmare Spiegelung K. ALVERDES (1927, S. 21) bei *Rana*,

o palmare. Die zweite Extremität (posteriore Verdoppelung) legt sich in weitaus den meisten Fällen radial (bzw. radial-dorsal) an (Abbild. 39a, 40), und wenn eine dritte Extremität gebildet wird, so folgt diese (anteriore Verdoppelung) etwas später am ulnaren (bzw. ulno-palmaren) Rand der primären Extremität (Abb. 39c, 40). Die primäre Gliedmaße liegt also in der Mitte. Seltener liegt die sekundäre Extremität auf der ulnaren Seite der primären (Abbild. 39b), und ganz selten bildet sich an der radial angelegten sekundären Gliedmaße eine ulnare tertiäre

über ulno-dorsale HARRISON (1921, S. 14) an der Vorderextremität von *Amblystoma*, über fibulare GRÄPER (1922—1924) an der Hinterextremität von Anuren bei den fächerartigen Doppelbildungen (Abb. 42) und schließlich über dorsale ebenfalls GRÄPER (1924a, S. 267) bei den von ihm Janus genannten Doppelsextremitäten, d. h. Bildungen, die beiderseits eines normalen Skelettes die Weichteile einer palmaren Seite besitzen. KOLBOW (1928, S. 36) berichtet, daß bei seinen Versuchen (siehe S. 346) die Spiegelung meist (wenig Fälle) ulnar war. Man hat den Eindruck, daß die Bevorzugung bestimmter Symmetrieebenen kein Zufall ist. GRÄPER (1924a, S. 268) vermutet, daß die schwächer in ihrem Schicksal festgelegten Bezirke eher geneigt sind, eine neue Knospe zu bilden, als die

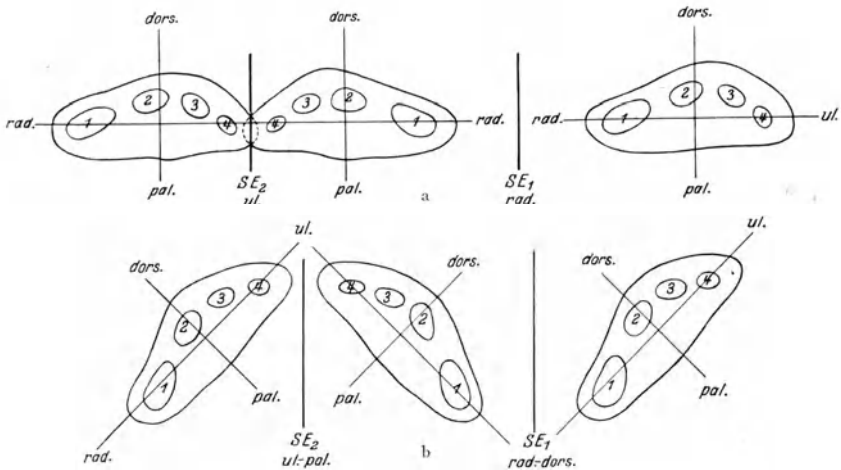


Abb. 40 a, b. Schema spiegelsymmetrischer Dreifachbildung, Querschnitt; die primäre Extremität in der Mitte, die sekundäre rechts, die tertiäre links (Abb. 39 c). In A liegen die Symmetrieebenen (SE) radial (SE<sub>1</sub> rad.) und ulnar (SE<sub>2</sub> ul.) und die primäre und tertiäre (anteriore) Gliedmaße sind etwas verwachsen. In B liegen die Symmetrieebenen radial-dorsal (SE<sub>1</sub> rad.-dors.) und ulnar-palmar (SE<sub>2</sub> ul.-pal.).  
(HARRISON 1921, S. 14.)

stabiler determinierten, und er schließt daraus auf den Determinationszustand. Dieser soll nach seiner Ansicht in der Knospe der Hinterextremität von Anuren auf der fibular-dorsalen Region weniger stabil sein, als in der gegenüberliegenden. Auch SWETT (1926, S. 460) denkt an den Differenzierungszustand der Knospe bei der Lokalisation der Verdoppelungen. Vielleicht spielt auch die Menge des zur Verfügung stehenden Materials eine Rolle (s. S. 380). KOLBOW (1928, S. 36) mißt dagegen der Lage der Spiegelebene keine besondere Bedeutung bei, sie soll durch Faktoren zweiten Grades wie z. B. die Raum- und Intensitätsverhältnisse des Wachstumsprozesses festgelegt werden.

Mit der Lokalisation der verschiedenen Extremitäten einer Anlage im HARRISONschen Experiment hat sich VON UBISCH (1923) eingehend befaßt. Es werden drei Faktorengruppen als wirkend angenommen: 1. die

Potenz zur Extremitätenbildung nach HARRISON (1918, S. 427 und 456) vom Zentrum nach der Peripherie abnehmend; 2. der Differenzierungsgrad des Anlagenmaterials, der von cephal nach caudal abnimmt, und 3. der Einfluß höher differenzierter Materials, der die Extremitätenbildung auslösen soll. Der Differenzierungsgrad des Keimes soll cephal am höchsten, caudal am niedrigsten sein, ein Gefälle, in das auch die Extremität eingeschaltet ist. Das Zusammenwirken der drei Gruppen bestimmt die Bildung der Extremität, indem ein differenzierungsfähiger, mit Extremitätenpotenz versehener Bezirk der Anlage durch einen höher differenzierten aktiviert wird. Danach soll in der kreisrunden Anlage die primäre Extremität etwas caudal vom Zentrum, die sekundäre im id cephal vom Zentrum entstehen. Für beide wegen die drei Faktorengruppen in der Anlage lbst. Die tertiäre Anlage sproßt aus der Randne derselben, und zwar der ventrocephalen in der

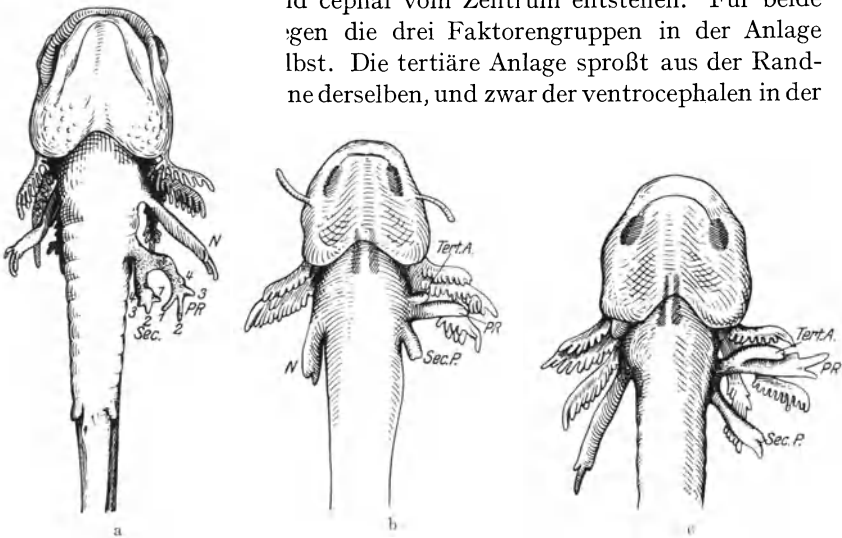


Abb. 41a—c. Mehrfachbildungen bei *Amblystoma punctatum* entstanden durch Transplantation einer ganzen Anlage im Schwanzknospenstadium. a Doppelbildung entstanden durch heterotope, heteropleurale, dorsodorsale Transplantation (*H. hetpl. dd. ap. mm*). b u. c Dreifachbildung entstanden durch orthotope, heteropleurale, dorsodorsale Transplantation (*O. hetpl. dd. ap. mm*). b 11 Tage nach der Operation. Reihenfolge der Entwicklung der Extremitäten. c 19 Tage nach der Operation. Pr. primäre, Sec. sekundäre (hier posteriore), tert. tertiäre (hier anteriore) Extremität. Pr. und Sec. radial, Pr. und Tert. ulnopalmar gespiegelt. (HARRISON 1921, Abb. 76, S. 48.)

harmonischen Transplantation, der caudalen in der disharmonischen. Der auslösende Faktorenkomplex sitzt dabei in der Umgebung. Nur die orthotope disharmonische Transplantation bietet gute Voraussetzungen für tertiäre Bildungen, da ein weniger differenziertes caudales Anlagenmaterial an hochdifferenziertes cephaleres grenzt. Die auf der Basis der Wirkung der drei Faktorengruppen geforderte Stellung der Extremitäten in den verschiedenen Experimenten steht, soweit ich sehe, in gewissem Einklang mit den Resultaten HARRISONS. Doch ist die Erklärung stark mit Annahmen belastet. Diese scheinen wohl alle einleuchtend, drücken aber der Erklärung doch den Stempel des stark Hypothetischen auf.

**Verbreitung spiegelbildlicher Mehrfachbildung.** Die symmetrisch gebundenen Mehrfachbildungen sind bei Extremitäten sehr viel verbreiteter, als die ohne spiegelbildliche Ordnung. In Naturfunden und bei der Regeneration werden sie häufig beschrieben. Bei den hier berichteten Experimenten zur Embryonalentwicklung der Extremität sind sie bei den meisten Versuchen aufgetreten (siehe z. B. Abb. 41, 42). Die Zweifachbildungen sind bei den Experimenten im allgemeinen häufiger, als die mit mehr spiegelbildlichen Komponenten. Von besonderem Interesse sind die von HARRISON 1921 mitgeteilten und von seinen Schülern (z. B. NICHOLAS 1924b, S. 154, SWETT 1926; 1927, S. 412) bestätigten Tatsachen, daß die Häufigkeit der spiegelbildlichen Verdoppelungen abhängig ist vom Implantationsort und von der Orientierung der Extremität. Wenn sich das Transplantat harmonisch entwickelt, so bildet es sehr wenig Mehrfachbildungen in orthotoper und sehr viel in heterotoper Lage; umgekehrt, wenn es disharmonisch wird, liefert es sehr viel Mehrfachbildungen in orthotoper und sehr wenig in heterotoper Stellung. Nähere Angaben findet man in der Tabelle 10.

Tabelle 10. Häufigkeit einfacher und doppelter Extremitäten nach orthotoper und heterotoper Transplantation und harmonischer und disharmonischer Orientierung des Transplantats. (Nach HARRISON [1921] zusammengestellt.)

Primäre Extremität	Zahlen				in vH			
	heterotop		orthotop		heterotop		orthotop	
	einfach	ver-doppelt	einfach	ver-doppelt	einfach	ver-doppelt	einfach	ver-doppelt
harmonisch . . . .	10	12	24	1	44,4	55,6	96,0	4,0
disharmonisch . . .	19	3	2	57	86,4	13,6	3,4	96,6

In der orthotopen Transplantation entscheidet die harmonische oder nichtharmonische Entwicklung des Transplantats, ob Verdoppelungen gebildet werden oder nicht. Die Verdoppelungen entstehen offenbar nur, wenn die Umgebungsfaktoren sich nicht durchsetzen. Für das ganz abweichende Verhalten der heterotopen Transplantationen läßt sich vorerst keine Erklärung geben. Eventuell führen die Befunde an den Induktionen weiter. So gibt BALINSKY (1927b, S. 85) an, daß alle heterotop induzierten Vorderextremitäten (5) disharmonisch sind. Nimmt man an, daß die heterotop transplantierte Anlage eine disharmonische Extremität induziert, so decken sich Implantat und Induktion bei der disharmonischen Transplantation und bilden zusammen eine einfache disharmonische Extremität; bei harmonischer Transplantation fallen sie dagegen nicht zusammen und bilden eine Doppelextremität. Die Frage ist vielleicht durch heteroplastische Transplantation zu lösen. — Mit dem Ergebnis HARRISONS und seiner Schüler, daß bei orthotoper Transplantation und disharmonischer Entwicklung Verdoppelungen sehr viel häufiger

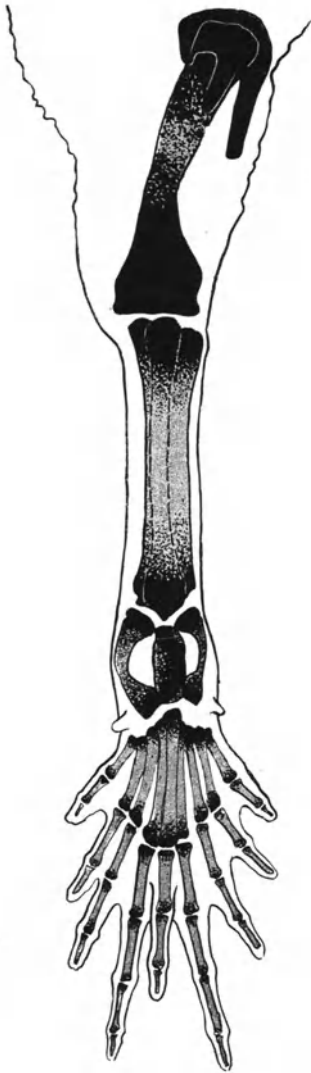


Abb. 42. Fächerbildung an der Hinterextremität von *Bufo viridis* nach orthotoper heteropleuraler Transplantation einer Knospe der Hinterextremität (Größe etwa 1,5/1) 44 Tage nach der Operation, Verdoppelung des Unterschenkels und des Fußes mit fibularer Symmetrieebene. (GRÄPER 1922 a, S. 291.)

figer sind als bei harmonischer, decken sich auch die Erfahrungen von GRÄPER (1922a, S. 305—307; 1922b, S. 597; 1922c, S. 19; 1924a, S. 271) an den jungen Knospen der Hinterextremität der Anuren. Zur Verdoppelung des disharmonischen Transplantats tritt bei den Anuren meist noch ein harmonisches Wirtsregenerat, was durch heteronome Transplantation einer Armknospe an Stelle der Beinknospe nachgewiesen werden konnte (GRÄPER 1924a, S. 271).

Dreifachbildungen aus einer Anlage fand HARRISON (1921) nur bei orthotoper disharmonischer Transplantation. Da ein Regenerat des Wirtes bei der Art der Operation nicht wahrscheinlich ist, läßt sich ein Grund schwer angeben. VON UBISCH (1923, S. 663) hat eine Erklärung nach der S. 373 schon skizzierten Weise versucht. SWETT (1924, S. 72 und Abb. 12) beschreibt auch eine Dreifachbildung nach heterotoper Transplantation.

Über die Entwicklung einer Sechsfachbildung aus einer heterotop transplantierten Anlage der Hinterextremität von *Rana* im späten Schwanzknospenstadium berichtet ALVERDES (1927, S. 18).

**Ursachen spiegelbildlicher Mehrfachbildung.** Symmetrieegebundene Mehrfachbildungen lassen sich mit den verschiedensten Mitteln erreichen. Störungen aller Art können eine einheitliche Anlage dazu veranlassen, zwei oder mehr Extremitäten hervorzubringen. Der Gedanke ist daher häufig erwogen worden, daß sowohl beim Naturfund wie beim Experiment das einheitliche Anlagenmaterial irgendwie gespalten werde und dann die Fragmente je eine ganze Extremität entwickeln. Doch hat sich oft gezeigt, daß das Resultat nicht so

einfach zu erreichen ist. So entwickeln sich z. B. bei den S. 316 erwähnten Zusammensetzungen zweier halber Anlagen und sogar zweier ganzer Anlagen (HARRISON) in allen Fällen mit ortsgemäß orientierter ap-



Achse harmonische einfache Extremitäten (Tabelle 4). Auch weiß man, daß die einheitliche Anlage durch mendelnde Erbfaktoren, durch Kauterisation (WEBER 1926), schlechte äußere Bedingungen, kurz durch Störungen aller Art zur Verdoppelung gebracht werden kann; durch Mittel, die sicher primär keine Materialspaltung der Anlage hervorbringen. Die Wirkung dieser Mittel ist recht undurchsichtig.

Zentrenhypothese. Wenn man aber die Erfahrung von HARRISON ins Auge faßt (1918, 1921), daß die Extremitätenanlage ein Zentrum mit maximaler Determination besitzt, von dem aus die Determination gegen die Peripherie abfällt, so kann man sich etwa vorstellen, daß die Wirkung aller verdoppelnden Eingriffe in der Bildung mehrerer Zentren besteht, d. h. daß die Dominanz des inhärenten Zentrums so weit abgeschwächt wird, daß Bezirke der Anlage selbständig werden und zu Knospen beginnen. Ob dabei noch eine Auslösung durch höher differenziertes Gewebe notwendig ist, wie VON UBISCH (1923, siehe oben S. 373) meint, ist eine weitere Frage. Im Interesse der kurzen Ausdrucksweise nenne ich diese Auffassung künftig die „Zentrenhypothese“. — Zur Erklärung der Ergebnisse der Transplantation auf der Basis dieser Vorstellungen sind folgende Überlegungen notwendig. Da bei orthotoper Transplantation harmonische Extremitäten weniger Verdoppelungen aufweisen als disharmonische, müßte man annehmen, daß die Umgebung in der harmonischen Anlage das primäre Zentrum stärkt, in der disharmonischen aber schwächt. In der heterotopen Transplantation müßte es gerade umgekehrt sein. Letzteres ist nicht ohne weiteres wahrscheinlich; würde es doch voraussetzen, daß hier die disharmonische Orientierung den Erfordernissen des Ortes entspricht. Es lassen sich aber dafür unter Vorbehalt die heterotopen Induktionen bei *Triton*, bei denen nach den Angaben von BALINSKY (1927b, S. 85) alle (fünf) Vorderextremitäten disharmonisch sind, geltend machen. — Stellt man sich auf den Standpunkt dieser Zentrenhypothese, so muß man zur Erklärung der Spiegelbildlichkeit der Individuen annehmen, daß die benachbarten einander beeinflussen.

Symmetriehypothese. Etwas anders ist die verschiedentlich vertretene Ansicht (z. B. GRÄPER 1922a, S. 284; KOLBOW 1928, S. 36), daß das Determinationsfeld der Extremität primär symmetrisch sei und eine rechte und linke Hälfte enthalte, die den späteren Extremitäten den Ursprung geben sollen. Sie sei kurz die „Symmetriehypothese“ genannt. Aus einer solchen Doppelanlage soll dann unter Unterdrückung (Hemmung) der einen Hälfte die normale asymmetrische Extremität zustande kommen. Diese Auffassung berücksichtigt vor allem die Tatsache der Häufigkeit der symmetrischen Verdoppelungen aus einer Anlage; sie hat keine Schwierigkeiten die Zweifachbildungen und ihre Symmetrie zu erklären, da diese den Normalfall darstellen würden. Die Erklärung der (allerdings seltenen) Dreifach- und Mehrfachbildungen stellt aber die

Symmetriehypothese wie die Zentrenhypothese vor die Notwendigkeit, anzunehmen, daß sich ein neues Zentrum bilde, das in seiner Symmetrie vom vorhandenen bestimmt werde. — Für die Symmetriehypothese scheint die Tatsache zu sprechen, daß eine Extremitätenanlage ihre Seitenqualität wechseln kann; doch bedeutet dies ja nicht, daß sie primär vollkommen symmetrisch ist. Dazu ist recht auffallend, daß bei der Verdoppelung die invertierte Achse die ulnoradiale oder eine Achse ist, die Mitte dorsal-radial mit Mitte ulnar-palmar verbindet (invertierte Achse = Verbindungslinie der Mittelpunkte der Extremitätenquerschnitte; siehe Abb. 40a und b). Trägt man die beiden Achsen in die Abb. 4a ein, so findet man, daß sie sicher nicht der labilen dv-Achse entsprechen und ihr auch nicht näher liegen als der stabilen ap-Achse der Anlage. Die Umstimmpbarkeit der Seitenqualität der Anlage im Experiment dürfte sich also kaum als Stütze für die Symmetriehypothese geltend machen lassen. — Für beide Ansichten könnte sprechen die mehrfach gemachte Feststellung von GRÄPER (1922a, 1924a), daß eine Beziehung zwischen dem Regenerationsfeld des Wirtes und dem Determinationsfeld des Implantats besteht. Bei der orthotopen Transplantation der jungen Knospe der Hinterextremität bei Anuren bildete nämlich der Wirt kein Regenerat, wenn das Transplantat harmonisch war, er regenerierte jedoch, wenn es disharmonisch war. In Anbetracht des hypothetischen Charakters beider Hypothesen soll dies hier nicht weiter ausgeführt werden.

Wenn man die beiden Vorstellungen mit den sehr ähnlichen Verhältnissen des Eies während der Furchung vergleicht, so besagt die Symmetriehypothese, daß eine  $\frac{1}{2}$ -Blastomere primär symmetrisch sei, weil sie isoliert einen ganzen Embryo, d. h. eine rechte und linke Hälfte bilden kann, und daß im Normalfall die eine Hälfte unterdrückt werde. Die Zentrenhypothese besagt dagegen, daß die  $\frac{1}{2}$ -Blastomere primär asymmetrische, halbe Zentren besitze, die sich bei manchen Keimen zum ganzen regulieren können, wenn sie isoliert werden. Dabei kann die Isolation auch ohne materielle Spaltung vor sich gehen, und die resultierenden Doppelbildungen sind häufig spiegelbildlich.

Nach allem scheint es mir geboten, das Normale als das Primäre und die Regulation im abnormen Fall als das Sekundäre zu betrachten, d. h. von den beiden ungefähr gleichwertigen Anschauungen der Zentrenhypothese den Vorzug zu geben.

Bruchdreifachbildung. Die Verdoppelung und die symmetrische Ordnung der Individuen lassen sich auch auf der Basis der Erfahrungen an der Bruchdreifachbildung verstehen. Ihr Prinzip ist auf S. 337 schon dargelegt, wo es sich darum handelte, die Art der Determinationsfaktoren zu besprechen, die die Seitenqualität der transplantierten Extremitätenanlage bestimmen; man vergleiche auch die Abb. 39, 41 und 19. — In Anlehnung an die Bruchdreifachbildung ist die herkunftsseitenrichtige

Extremität des Transplantats als seine normale distale Bildung (Abb. 19 *Di*<sub>1</sub>) und seine herkunftsseitenverkehrte Extremität als Proximalregenerat aufzufassen (Abb. 19 *Pr*). In dieser letzteren erfolgt ein Wechsel der Seitenqualität, da in der Knospe der Querschnitt determiniert ist und die proximodistal-Achse invertiert wird. Durch die Versuche von GRÄPER (siehe S. 330, Abb. 17, 18) ist gesichert, daß eine vorgeschrittene Extremitätenknospe nach diesem Prinzip sich entwickeln kann, besonders wenn sie disharmonisch orientiert ist. Und man wird mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen können, daß die Verdoppelungen in den Experimenten GRÄPERS als Distalbildung und Proximalregenerat entstanden sind. Die Erklärung der symmetrischen Ordnung erfolgt ohne Zwang durch die Tatsache, daß auf demselben determinierten Querschnitt die beiden Gliedmaßen mit entgegengesetzten proximodistalen Achsen sich entwickeln. Die dritte Extremität, welche bei den orthotopen Transplantationen entstand, ließ sich als Regenerat des Wirtes oder als Induktion auffassen. Würde sich jedoch nachweisen lassen, daß das Transplantat eine dritte Bildung hervorbringt, was bei den Experimenten an den Knospen meines Wissens bis jetzt nicht geschehen ist, so müßte die Bildung eines neuen Determinationsfeldes angenommen und auch für die Erklärung der Doppelbildung aus den Extremitätenknospen der Kaulquappen die Zentrenhypothese ins Auge gefaßt werden.

Die Erklärung der Verdoppelungen der frühen Extremitätenanlagen mit den Regeln der Bruchdreifachbildung, die von PRZIBRAM (1924, 1927) ausgebaut und energisch vertreten wurde, ist mit einer großen Zahl von Argumenten allgemein abgelehnt worden. In Anbetracht der weiten Verbreitung der Mehrfachbildungen bei ganzen Keimen und bei Organanlagen in der frühen und späten Entwicklung [Elementarorgane, harmonisch äquipotentielle Systeme (DRIESCH); — Organisationszentren und -felder 1., 2., 3. . . . Ordnung (SPEMANN 1921, 1924); — Histosystem, Histomer (HEIDENHAIN 1924); — Wirkungskreis 1., 2., 3. . . . Ordnung, Determinationsfelder (P. WEISS 1924, 1925); — elementare Einheiten 1., 2., 3. . . . Ordnung (MANGOLD 1926)] wird man darauf verzichten können, die Erscheinungen an der frühembryonalen Anlage der Extremität mit den Regeln der Bruchdreifachbildung zu erklären (siehe S. 338).

Gegenseitiger Einfluß benachbarter Anlagen. Die weite Verbreitung der bilateralen Symmetrie bei den Organismen legt den Gedanken nahe, daß zwischen den Hälften bestimmende Einflüsse bestehen. Im Falle der Extremitätenverdoppelung ist man zu der Annahme gezwungen, daß benachbarte Anlagen gegenseitig die Seitenqualität bestimmen. WILHELMI (1922) vermutet sogar, daß zwischen der rechten und linken und zwischen der orthotopen und der heterotopen Extremität symmetriebestimmende Faktoren wirksam seien (Symmetriefaktor). Sie denkt dadurch die einfache Bildung der heterotopen-disharmonischen und die

Doppelbildung der heterotopen-harmonischen Anlage in den Versuchen HARRISONS zu erklären (siehe S. 336). Der experimentelle Nachweis ist ihr aber nicht gelungen. Auffallend ist auch die Verdoppelung normal orientierter Anlagen, welche heterotop caudal von der normalen Gliedmaße eingesetzt werden (DETWILER 1920a, b), und die häufigen Verdoppelungen, welche SWETT (1926) bei den caudalen Gliedern nach der Spaltung der Anlage gefunden hat. Vorerst wird man an eine Fernwirkung einer Anlage auf eine andere nur ungern glauben wollen und die Erklärung dieser Tatsache auf andere Weise versuchen (siehe S. 375). Aus dem Spaltungsversuch von SWETT geht aber mit Zuverlässigkeit hervor, daß die aus den halben Anlagen hervorgehenden zwei primären Extremitäten harmonisch sind, sich also nicht beeinflußt haben. Das disharmonische sekundäre Glied an der posterioren Knospe tritt erst später auf. — Nach allem wird man annehmen, daß der Einfluß zweier Anlagen nur dann zur symmetrischen Ausbildung führt, wenn der Wirkungsbereich der beiden Organisationsfelder sich teilweise überdeckt und diese ein gemeinsames Baumaterial besitzen. Dabei könnte auch die Quantität des Baumaterials von Bedeutung sein (vgl. *Situs inversus viscerum*, SPEMANN und FALKENBERG 1919) und die Bevorzugung der radialen Symmetrie bei Urodelen mehr oder weniger auf der Tatsache beruhen, daß Knospungsmaterial nach der ersten Anlage hauptsächlich ulnar gebraucht wird, wo die 3. und 4. Zehe noch anzulegen sind, radial jedoch keines mehr.

Der Einfluß der primären Extremität auf die Orientierung der sekundären ist besonders von SWETT (1924, 1926, S. 464; 1927, S. 416) einer analytischen Betrachtung unterzogen worden. Er ist der Auffassung, daß in der sekundären Anlage die ap-Achse stets als Spiegelbild der ap-Achse der primären durch die primäre Anlage bestimmt werde, die dv-Achse dagegen von den Faktoren an ihrer Basis determiniert werde (auch NICHOLAS 1922). Die Faktoren an der Basis liegen in der primären Anlage, wenn die Knospe verspätet und ziemlich peripher an der primären entsteht, also ganz vom Material der primären Anlage umgeben ist; sie liegen in der Seitenwand des Wirtes, wenn sie der Seitenwand aufsitzt. Die ap-Achse soll sehr viel früher determiniert werden als die dv-Achse (SWETT 1926, S. 464). Der Wechsel der Seitenqualität käme danach durch die Inversion der ap-Achse, nicht durch die der ml-Achse (Bruchdreifachbildung) zustande. — Von der primären Anlage wird weiterhin bestimmt die Quantität und Qualität der sekundären Bildung, da eine proximal an der primären Knospe sich ansetzende Anlage mehr bildet als die distal sich anlegende.

**Verlust der Symmetrieordnung.** Da bei den Extremitäten sekundäre Regulationsvorgänge (Rotation, siehe S. 342) die Orientierung noch beeinflussen, so ist es möglich, daß die ursprüngliche Symmetrieordnung durch die Rotation der Individuen verloren wird. Die Mehrfachbildung gleicht dann einer solchen ohne Symmetrieordnung.

## B. Die Bedeutung des Nervensystems für die Entwicklung der Extremitäten.

Zu der Frage nach der Bedeutung des Nervensystems für die Entwicklung sollen hier nur einige wichtige auf die Extremität bezügliche Angaben gemacht werden. Eine sorgfältige zusammenfassende Darstellung der Beziehungen zwischen Nervensystem und Extremität findet man bei HAMBURGER (1927).

Bei der Lokalisation der Anlage der Vorderextremitäten (bei Urodelen), die, wie wir S. 301 gesehen haben, schon in der frühen Neurula vollzogen ist (DETWILER 1918; BRANDT 1922—1925) ist mit einem Einfluß des Zentralnervensystems, d. h. der Medullarplatte, kaum zu rechnen und natürlich auch nicht mit einem solchen der Nerven, da diese noch nicht entwickelt sind. Die räumlichen Beziehungen von Zentralnervensystem und Anlage der Vorderextremität sind im Moment der Determination, also am Ende der Gastrulation, wohl ziemlich eng; doch dürfte nach den Erfahrungen, welche SPEMANN und seine Schüler (Lit. siehe bei SPEMANN 1927 und MANGOLD 1928a) bei der Transplantation des Urmundlippenmaterials und des Urdarmdachs gemacht haben, eher ein determinierender Einfluß von dem Mesoderm der Anlage (Urdarmdach) auf das präsumtive Neuralrohr als umgekehrt wirksam sein. Nach dem Schluß des Neuralrohres sind die räumlichen Beziehungen etwas weiter. Ob hier Wirkungen des Neuralrohres auf die Extremitätenanlage vorhanden sind, ist noch ungewiß. Unmöglich scheint es nicht, da das Neuralrohr eine überraschend große Induktionsfähigkeit besitzt (MANGOLD 1928b). Vielleicht unterliegt die dv-Achse seinem Einfluß.

Ob bei der Lokalisation der Anlage der Hinterextremität, deren Zeitpunkt noch nicht festgestellt ist, das Zentralnervensystem oder die Nerven von Bedeutung sind, kann noch nicht gesagt werden.

Auch die Bestimmung der Qualitäten Vorder- und Hinterextremität hängt nicht vom Nervensystem, speziell den zugehörigen Nerven der Brachial- und Lumbalplexus ab. Denn der Zeitpunkt der Determination der Qualität der Vorderextremität liegt vor der Ausbildung des Brachialplexus, und was für die Vorderextremität zutrifft, dürfte mit einiger Wahrscheinlichkeit auch für die hintere gelten. Zudem besagen die vielen heterotopen Transplantationen von Extremitätenanlagen (siehe S. 301), bei denen die gebildeten Extremitäten von abnormen Nerven versorgt werden, daß zur Ausbildung der Extremitäten nicht spezielle Nerven (der Brachialplexus für die Vorderextremität und der Lumbalplexus für die hintere) erforderlich sind, sondern daß diese durch beliebige andere vertreten werden können. Dies gilt jedoch nicht für die Funktion, wie DETWILER (1920b, 1925) nachweisen konnte. Bei den heterotop caudal von der normalen Lage implantierten Vorderextremitäten bei *Amblystoma* zeigt sich nämlich, daß sie nur funktionieren, wenn sie mit den normalen Brachialnerven in Verbindung stehen. Ihre Funk-

tion war desto mehr defekt, je weniger Nerven sie von diesen bezogen, d. h. je weiter sie caudalwärts verschoben waren.

Sehen wir demnach, daß das Nervensystem keine Bedeutung hat für die Lokalisation der Anlage, für die Qualität Vorder- bzw. Hinterextremität und wohl auch für die Orientierung der Extremität, so besteht doch die Möglichkeit, daß es für die vollkommene Ausbildung der Extremität notwendig ist. Um diese Frage zu entscheiden, müssen die Extremitäten von Anfang an von allen Nerven isoliert werden. Dank dem Umstand, daß ihre Nerven alle im Neuralrohr ihren Ursprung nehmen (N. sympathicus?), ist dies experimentell möglich. HARRISON (1903, 1904) und sein Schüler LANGNECKER, WINTREBERT (1903), BRAUS (1905, 1907, 1909), LEBEDINSKY (1924), DAUVART (1924), DÜRKEN (1910, 1911, 1912, 1913a, 1913b, 1916, 1917, 1919, 1925), LUTHER (1915), ANDRESEN (siehe PETERSEN 1924) und HAMBURGER (1925, 1927, 1928) haben sich mit der Frage befaßt. Sie dürfte nach menschlichem Ermessen durch die neueste, sehr sorgfältige, an einem riesigen Material ausgeführte Arbeit von HAMBURGER (1928) eine befriedigende Erledigung gefunden haben. Ich beschränke mich auf seine Darstellung und verweise auf seine ausführliche Literaturbesprechung. Seine Resultate und Schlüsse stehen im wesentlichen in Einklang mit denen aller angeführten Forscher, ausgenommen DÜRKEN; auch decken sie sich mit den Ergebnissen der Erforschung der Mißbildungen.

HAMBURGER erhielt bei *Bombinator pachypus* und *Rana fusca* auf zweierlei Weise nervenlose Extremitäten. Einmal exstirpierte er an Larven mit aneinander liegenden und verwachsenen Medullarwülsten das Neuralrohr im Bereich des zukünftigen Lumbalplexus ganz oder einseitig (Abb. 43 a, b, c), und zum zweiten hinderte er das Einwachsen der Nerven der Lumbalregion in die ventralen Bereiche des Embryo, indem er ventral von der Chorda in einen frontalen Schlitz der eben gerade gestreckten Larve ein Glimmerblättchen einschob (Abb. 43 d, e, f, g). Dadurch entstand ein Spalt, der bis über die Metamorphose offen bleiben konnte. Die Tiere wurden bis kurz nach der Metamorphose, bei der ja die Hinterextremitäten ihre volle Funktion aufnehmen müssen, aufgezogen. Durch 937 Experimente der ersten Art und 73 Experimente der zweiten ließen sich acht Extremitäten ganz ohne nachweisbare Nerven,

Abb. 43 a—g. Experimente zur Ermittlung des Einflusses des Nervensystems auf die Entwicklung der Hinterextremitäten bei Anuren. a, b, c Halbseitige Exstirpation des Rückenmarks im Bereich der Lumbalsegmente. a Operation; b *Rana fusca* kurz nach der Metamorphose (Bauchseite). Rechtes Bein hochgradig atroph, steif, verkürzt, aber Schenkel und 5 Zehen normal proportioniert und nicht mißgebildet. c Rückenmark und Beinerven des Tiers der Abb. b, von ventral gesehen. Rechtes Bein ohne zugehörige Nerven, nur ein schwacher Strang vom linken Lumbalplexus sich abspaltend. — d, e, f, g Isolation des ventralen Abdomens vom Rückenmark im Bereich der Lumbalsegmente durch ein quer eingeschobenes Glimmerplättchen (g). d Operation; e und f *Rana fusca* kurz vor der Metamorphose; ganze Seitenansicht (e) und Ventralansicht der Extremitätenregion. Wachstumshemmung, Lähmung, Atrophie beider Extremitäten, Formbildung normal. g Rückenmark und Spinalnerven der Larve der Abb. e und f. Klammern bezeichnen den operierten Bezirk. Starke Atrophie der Spinalganglien. Minimale Nerverversorgung der Extremitäten. (HAMBURGER 1927, 1928.)

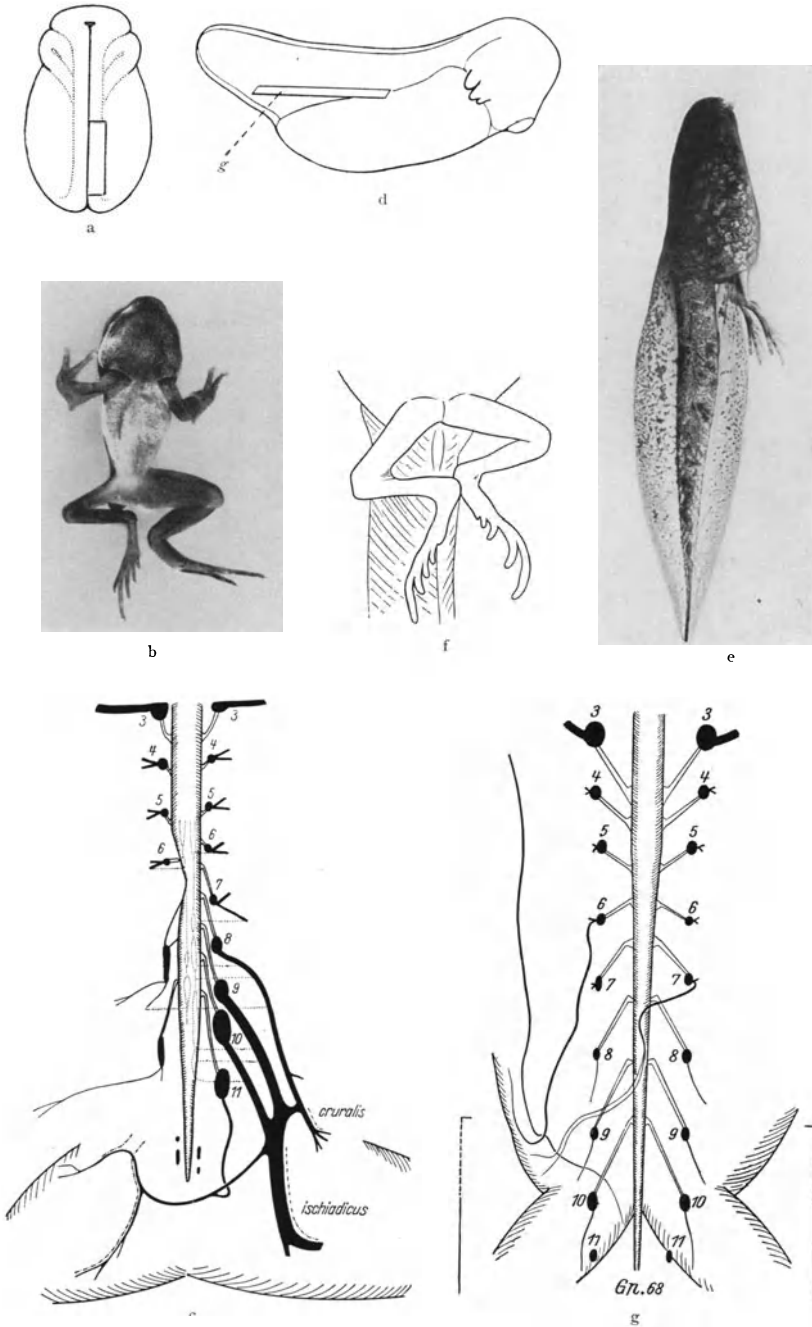


Abb. 43. Erklärung s. S. 382.

viele mit mehr oder weniger unvollständiger Innervation und sehr viele mit nahezu vollkommener Innervation erhalten. Die Regeneration des Neuralrohres und das Einwachsen der Spinalnerven der nicht durch die Operation betroffenen Segmente bedingt die Seltenheit der erstrebten ganz nervenfreien Extremitäten. Die nervenfreien wiesen in allen Entwicklungsphasen normale Form auf. Ihre Gewebe zeigten ebenso in allen Entwicklungsphasen normale histologische Differenzierung. Sie waren jedoch um etwa 10 vH kürzer als die normalen, ein Mangel, der im Stadium mit fünf deutlichen Zehen in der Fußplatte sich geltend machte und sich immer ungefähr auf gleicher Höhe hielt. Außerdem waren die Extremitäten um ungefähr 50 vH verschmälert. Dies ist zurückzuführen auf die Querschnittsverringerng der Muskeln, welche jedoch im einzelnen gut differenziert und als die normalen Individuen vorhanden waren. Die Muskeln wiesen außerdem noch häufig eine sekundär einsetzende Atrophie auf.

Die Nerven — und zwar sicher die spinalen Nerven und sehr wahrscheinlich auch die des Sympathicus — sind demnach zur normalen Formbildung und histologischen Differenzierung nicht notwendig; sie kontrollieren jedoch bis zu einem gewissen Maße das allgemeine Wachstum. Im funktionellen Stadium bedingt ihr Fehlen eine starke Atrophie der Muskulatur.

Am Vogelembryo hat MURRAY (1926) bei der Transplantation der Extremitätenknospe in die Chorio-allantois entsprechende Ergebnisse erzielt. Die erhaltenen Extremitäten sind offenbar ohne Nerven, denn die Chorio-allantois enthält keine Nerven, die bei der Transplantation in den älteren Knospen etwa schon vorhandenen Fasern werden ohne Ersatz durch den Wirt in Bälde der Degeneration verfallen, und die jungen Knospen besitzen auch bei der Transplantation noch keine Fasern. Man wird daher mit MURRAY (1926, S. 258) schließen können, daß die Knospe vom 3 Tage bebrüteten Embryo ihre weitere Entwicklung zu einer Gliedmaße ohne alle Nerven durchführen kann und daß die Extremitätenanlagen vor dem Knospenstadium, aus dem 2 Tage bebrüteten Embryo, ohne Einfluß der motorischen Nerven und wahrscheinlich ohne jeden nervösen Einfluß sich entwickeln können. Hinsichtlich des für die Entwicklung der Regenerate so wichtigen Nervus sympathicus ist es wahrscheinlich, daß die Extremitätenanlage das Knospenstadium im 3. Bebrütungstag ohne Einfluß des sympathischen Systems erreicht, die transplantierten Knospen sich also ganz ohne sympathische Nerven entwickelt haben. — Die Entwicklung der transplantierten Knospen ist allerdings keine so vollständige, daß man den Ergebnissen dieser Experimente in der vorliegenden Frage volle Beweiskraft zumessen könnte; doch unterstützen sie die oben schon angeführten Tatsachen.

Überraschend nach diesen Feststellungen und bis jetzt ungeklärt sind die Befunde DÜRKENS (1910—1925) und HAMBURGERS (1925) an Anuren



und auch diejenigen der Teratologie, daß mit Mittelhirndefekten relativ häufig Defekte an den Extremitäten verbunden sind. Hier liegt offenbar ein Einfluß des Mittelhirns vor, dessen Weg und Mittel noch ganz unbekannt und recht zweifelhaft sind. Nach HAMBURGER (1928) ist zu erwägen, ob durch die Gehirndefekte die Trophik oder die Gewebespannung oder die innere Sekretion verändert wird. Andere Faktoren, wie Lokalrassen, Operationsmethode, Operationsalter und Ernährung wurden schon ausgeschaltet.

**C. Die Funktion als determinierender Faktor bei der Bildung der Extremität, speziell des Skeletts.  
(Funktionelle Struktur und funktionelle Anpassung.)**

Die Determinationsvorgänge, über welche wir in den vorhergehenden Abschnitten an der Extremität berichtet haben, spielen sich in Entwicklungsstadien ab, wo das embryonale Material nur Entwicklungsfunktion und noch keine Betriebsfunktion leistet; sie sind also Erscheinungen der Entwicklungsfunktion. Nun gilt es, diejenigen der Betriebsfunktion zu betrachten, also der Funktionen, welche den differenzierten Geweben eigentümlich sind, z. B. der Kontraktion der Muskulatur, des Zug- und Druckwiderstandes des Skelettes usw. Hier hat sich für alle Gewebsformen gezeigt, daß ihre Ausbildung und Differenzierung im allgemeinen ohne Funktion zustande kommen kann. Dies gilt auch für diejenigen der Extremität. Von Bedeutung ist die Funktion offenbar für die Quantität des Gebildeten (was durch die Erscheinungen der Hyper- und Hypotrophie und Hyper- und Hypoplasie gesichert ist) und für die Erhaltung des Gebildeten (Funktionsatrophie).

In den berichteten Versuchen sind funktionslose Extremitäten sehr häufig aufgetreten. Die heterotop verpflanzten Gliedmaßen haben nur zum Teil funktioniert (HARRISON 1921, S. 29). Ihre Nervenversorgung ist entweder unvollständig, oder sie erfolgt teilweise oder ganz von Nerven, die nicht zum normalen Extremitätenplexus gehören. Fehlt die Verbindung mit dem normalen Extremitätenplexus, so bleiben die Extremitäten funktionslos (DETWILER 1920). Weiterhin sind ohne Funktion die künstlich nervenlosen Extremitäten, über die im vorigen Abschnitt berichtet wurde. In beiden Experimentserien konnten die Extremitäten sich im Hinblick auf ihre Form, ihre gewebliche Zusammensetzung und ihre Differenzierung normal entwickeln. Über die Muskulatur und das Skelett mag noch einiges bemerkt werden.

Die Muskeln der nervenfreien Extremitäten zeigten, nachdem sie sich in der funktionslosen Embryonalperiode normal entwickelt hatten, in dem Stadium, wo die Funktion einsetzen sollte, weitgehende einfache Atrophie ohne deutlich feststellbare Kernvermehrung mit normaler Querstreifung, Schwund der Querstreifung, Quellung und wachsartige Degeneration bei einzelnen Fasern (HAMBURGER 1928, S. 351).

Das Skelett ist der Träger der Form und besitzt selbst eine ausgesprochene Form im Gesamten und in seinen Teilen. Seine Form entspricht in viel auffälligerer Weise als die der anderen Gewebe seiner Funktion; es hat eine „funktionsgerechte Form“ oder „funktionelle Form“. Aber auch seine Struktur entspricht in hohem Maße der Funktion, es hat auch eine „funktionsgerechte Struktur“ oder „funktionelle Struktur“. Die Strukturelemente eines Skelettstückes sind so angeordnet, daß es „die gegebene Funktion mit dem Minimum an Material, oder mit dem gegebenen Material das Maximum an Funktion leistet“ (ROUX 1895, S. 462). Diese präzise Form und Struktur stellen empfindliche Kriterien dar, die Bedeutung der Funktion zu prüfen. Wenn sie von der Funktion bewirkt werden, sprechen wir von funktioneller Anpassung. Die Frage ist an Mißbildungen und mittels Experimenten gründlichst untersucht und diskutiert worden. Allgemein wurde erkannt (ROUX, JUL. WOLFF, GEBHARDT, GEGENBAUR, R. SCHMIDT, HERBST, BRAUS u. a.; Lit. siehe bei HAMBURGER 1928; dazu in neuerer Zeit GRÄPER [1922], MURRAY [1926, S. 255], HARRISON [1921, S. 102], KECK [1914] u. a.), daß der Funktion in der Embryonalentwicklung keine wesentliche formbildende Bedeutung beigemessen werden kann. Hierfür liefern auch die berichteten Experimente Beweise. HAMBURGER (1928, S. 343) hat unter anderem der Entwicklung des knorpeligen Femurgelenkkopfes der von Anfang an nerven- und funktionslosen Extremitäten besondere Aufmerksamkeit geschenkt und seine normale Form und Struktur festgestellt (Abb. 44).

Wenn damit feststeht, daß das Skelett ohne Funktion seine Form und Struktur gewinnen kann, so ist aber eine gleichsinnige Wirkung der Funktion nicht ausgeschlossen, und es fragt sich, ob nicht auch die Funktion einen formativen Einfluß ausübt, der auf einen Vorknorpel allein wirkend, zum gleichen Resultat führen würde wie die anderen Faktoren. Ist dies der Fall, so müssen wir das Endresultat als das gemeinsame Produkt der nicht funktionellen und der funktionellen Faktoren betrachten. Beispiele des Zusammenwirkens zweier Faktorenkomplexe — „doppelte Sicherung“ — sind bekannt (Determination der Linse, Medullarplatte (?), Taster der Urodelenlarven und anderes). Der Nachweis ist für das Skelett schwierig, da man die nicht funktionellen Faktoren der Extremitätenknospe ausschalten muß, ohne die Funktion abzuändern. Bis jetzt sprechen für die Wirkung der Funktion wohl die Erfahrungen an Mißbildungen, Knochenbrüchen und Transplantationen, die Form- und Strukturregulationen den Bedürfnissen des Ortes entsprechend beweisen (KORSCHOLT 1927, S. 249ff.), des weiteren die Beobachtungen über den Einfluß der Funktion bei der Ausbildung der Knochenform im einzelnen, wie bei der Bildung der Muskelapophysen usw. Welchen Anteil die Funktion an der Ausbildung des Skelettes bekommt, dürfte in erster Linie davon abhängen, auf welchem Differenzierungsstadium sie das Skelett trifft, wenn sie in Aktion tritt. Dieses dürfte bei

den verschiedenen Tierformen und auch bei den verschiedenen Skelettindividuen wechseln. Manche Differenzen in der Beurteilung der Bedeutung der Funktion könnten darauf beruhen, daß man die Leistungen der Funktion oder die der anderen Faktoren nicht vollständig überblickt hat.

Wer bestimmt nun in der funktionslosen Extremitätenknospe die Form der Skelettindividuen? Hier bestehen offenbar drei Möglichkeiten. Die Formbildung ist 1. ein Selbstdifferenzierungsprozeß der vorknorpeligen Anlagen; 2. sie kommt unter dem Einfluß der sich ausbildenden Nachbarorgane zustande, oder 3. sie bildet wieder das gemeinsame Produkt von Selbstdifferenzierung und Nachbarschaftswirkung.

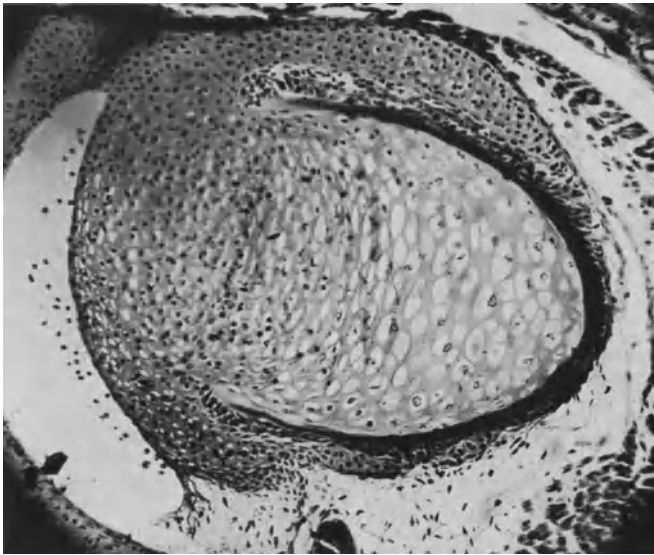


Abb. 44. Ausbildung normaler Struktur (funktioneller Struktur) in der nerven- und funktionslosen Extremität. Paramedianer Schnitt durch den rechten Femurkopf des Fröschchens der Abb. 43 b. (HAMBURGER 1928, S. 346.)

Die Grundfrage ist, ob und von welchem Entwicklungsstadium ab reine Selbstdifferenzierung möglich ist. Isolations- und Transplantationsexperimente müssen hier Auskunft bringen. Einen Anhaltspunkt geben schon die S. 366 berichteten Transplantationen der Extremitätenknospen und Knospenteile vom Hühnerembryo in die Allantois (MURRAY und HUXLEY 1925 a, MURRAY 1926). Das Implantat wird dort durch einwachsendes Wirtsmaterial mehr oder weniger zersprengt, und es finden sich gelegentlich ziemlich isolierte einzelne Knochen von guter Ausbildung (Abb. 33a). Dies spricht dafür, daß selbst die frühen mesenchymatischen Anlagen einen beträchtlichen Grad von Selbstdifferenzierungsvermögen besitzen. Auch die Experimente von BRAUS an der Selachierflosse deuten in diese Richtung (siehe S. 361).

Aber auch der Einfluß der Nachbarorgane ist recht wahrscheinlich. Er kann zustande kommen durch einfache Massenwirkung, wie sie durch die Entwicklung der verschiedenen Gewebe in dem beschränkten Raume gegeben ist. So nimmt z. B. BERNHARD (1924) bei der Formbildung der Tibia des Menschen die Wirkung des konstanten Druckes des M. tibialis anterior an (vgl. dazu JORES, LOESCHKE, WEINOLD, Lit. bei BERNHARD 1924), und es ist durchaus möglich, daß auch die Skelettanlagen selbst aufeinander wirken (z. B. CAREY, Lit. bei MURRAY 1926). Für letzteres sprechen die an abnormer Stelle am Schultergürtel unter dem Einfluß eines überzähligen Humerus gebildeten Gelenkhöhlen, über die S. 354 berichtet wurde. Die formative Wirkung der Nachbarorgane kann aber auch in etwas komplizierterer Weise durch die Ausbildung bestimmter Wachstums- und Gewebespannungen zustande kommen (Wachstumsstruktur von KASSOWITZ und SCHAFFER, siehe HAMBURGER 1928, S. 345). Daß Spannungen auf die Anordnung und Struktur des Bindegewebes von Einfluß sind, ist vielfach (neuerdings von WEISS 1928) gezeigt worden.

Nach allem können wir annehmen, daß bei der Formbildung des Skelettes den inhärenten Faktoren des Anlagenmaterials große Bedeutung zukommt, daß sie vielleicht die Formbildung im großen durch Selbstdifferenzierung leisten können und dazu sicher keine Funktion brauchen. Neben den inhärenten Faktoren besteht ein formativer Einfluß der Nachbarorgane und der Funktion, deren Ausmaß wohl abhängig ist von ihrer Größe, von dem Zeitpunkt und der Zeitdauer ihrer Wirkung und der Plastizität, in der sie die Skelettanlage treffen.

#### **D. Die Determination des Wachstums der Extremität.**

Wie alle Organe steht die sich entwickelnde Extremität in jedem Stadium in einer bestimmten Größenbeziehung zum Organismus. Die damit gegebene Proportion der Teile bestimmt die für das Individuum charakteristische Gestalt.

Die Erforschung der inneren Sekretion hat nun ergeben, daß die Proportion der Teile nicht allein darauf beruht, daß sich jeder Körperabschnitt nach seiner Organdetermination auf der Basis der inhärenten Erbfaktoren in einem bestimmten Tempo und bis zu einem bestimmten Maß vergrößert, sondern daß auch außer ihm, nämlich in den innersekretorischen Drüsen liegende Faktoren die Geschwindigkeit seines Wachstums und seiner Differenzierung stark beeinflussen. Von diesen Faktoren sollen hier nur kurz diejenigen der Thyreoidea erwähnt werden.

Von den ersten Feststellungen GUDERNATSCHS an stimmen die Angaben der Autoren darin überein, daß durch die Thyreoidea das Wachstum und die Differenzierung der Extremität, speziell der Amphibienlarven, beschleunigt werden. Von ROMEIS (1924) ist die Entwicklung der Extremität bei Anurenlarven nach Fütterung mit Schilddrüse genau untersucht worden. Neben einer starken Beschleunigung der Differen-

zierung aller Gewebesorten findet er eine beträchtliche Beschleunigung des Wachstums. Diese äußert sich in einer starken Steigerung der Zellteilungen und führt nicht nur zu abnorm großen Extremitäten, verglichen mit dem klein bleibenden Gesamtkörper, sondern auch zu größeren Extremitäten, als die sonst sehr viel mächtigeren Kontrollarven aufweisen (Tabelle 11). Die Gliedmaßen sind also nicht nur relativ, sondern auch absolut zu groß. Die anfangs hohe Wachstumsquote vermindert

Tabelle 11. Beeinflussung der Zellteilung und des Wachstums der Extremitäten bei Anurenlarven durch Schilddrüsenfütterung. 1 × Th. bedeutet einmalige, 2 × Th. zweimalige Fütterung.

ROMEIS 1924 (S. 390 und 427).

Zeit	Gruppe	Zahl der Mitosen				Länge der hinteren Extremität in $\mu$
		Vordere Extremität		Hintere Extremität		
		rechts	links	rechts	links	
1 Tag nach der ersten Fütterung	a: Kontrolle (Nr. 3019)	10	4	2	1	
	c: Versuchstier 1 × Th. (Nr. 3020)	14	13	3	1	
2 Tage nach der ersten Fütterung (Tag der zweiten Fütterung)	a: Kontrolle (Nr. 3023)	17	13	3	2	196
	b: Versuchstier 1 × Th. (Nr. 3024)	80	70	94	105	301
5 Tage nach der ersten Fütterung	a: Kontrolle (Nr. 3029)	12	22	7	5	290
	d: Versuchstier 1 × Th. (Nr. 3028)	113	154	188	186	370
3 Tage nach der zweiten Fütterung	c: Versuchstier 2 × Th. (Nr. 3030)	193	150	581	580	360

sich allerdings allmählich immer mehr, bis sie schließlich gleich Null wird. Dies ist wohl zurückzuführen auf den fortschreitenden Mangel an Baustoffen und den Rückgang des Wasserhaushaltes; zwei Umstände, die mit der stoffwechselsteigernden Wirkung des Thyreoideahormons im Zusammenhang stehen. Doch hält das Wachstum noch an, wenn die Differenzierung einsetzt und wenn der Körper schon beträchtlich an Größe verliert. Sehr wesentlich sind der Zeitpunkt und die Quantität der Fütterung für die Änderung der Wachstums- und Differenzierungsvorgänge. Bei früher und starker Fütterung kann die Beschleunigung des Wachstums in eine Hemmung umschlagen.

Zur Analyse der Wachstumsfaktoren hat HARRISON (1924a) in einer kurzen Mitteilung neue überraschende Tatsachen geliefert. Sie seien hier so eingehend mitgeteilt, als die kurze Veröffentlichung HARRISONS gestattet. Die Analyse beruht auf dem heteroplastischen orthotopen Austausch von Anlagen der Vorderextremitäten im Schwanzknospenstadium zwischen *Amblystoma punctatum* und *Amblystoma tigrinum* (Abb. 45). Während die Form des Transplantats, also die Größenbeziehung seiner

Tabelle 12. Unterschiede in der Entwicklung von *Amblystoma punctatum* und *Amblystoma tigrinum*. Auf derselben Horizontalen Stehendes ist nach der gleichen Entwicklungsdauer erreicht. (Zusammengestellt nach HARRISON 1924a.)

	<i>Amblystoma punctatum</i>	<i>Amblystoma tigrinum</i>
<i>Ei</i>	groß viel Dotter	klein wenig Dotter
<i>Nahrungsaufnahme</i>	— spät	früh —
<i>Vorderextremitäten</i>	sehr früh, mit Kiemenstämmchensprossend. Nach Verbrauch des Dottervorrats voll ausgebildet	— sehr spät sprossend
<i>Allgemeines Körperwachstum</i>		
etwa 5 Wochen nach Befruchtung	4 cm Länge	4 cm Länge
etwa 10—12 Wochen	5 cm Länge	6 cm Länge
?	6,5 cm Länge	13 cm Länge
ausgewachsen, geschlechtsreif (wohl ungefähr gleichzeitig)	16 cm Länge	25—32,5 cm Länge
<i>Metamorphose</i>	früh (10—12 Wochen) als 5 cm lange Larven	— wenn überhaupt, beträchtlich später, als 13 cm lange Larven

Teile, durch die abnorme Unterlage nicht beeinflusst wird, wie HAMBURGER (1927, S. 658) bei der heterotopen Transplantation von Anlagen der Vorderextremität von *Triton cristatus* auf *Triton taeniatus* im Schwanzknospenstadium nachweisen konnte, steht das Gesamtwachstum des Implantats in beträchtlicher Abhängigkeit vom Wirt. Die Entwicklung der beiden von HARRISON verwendeten Formen unterscheidet sich in verschiedenen Punkten, welche in der Tabelle 12 (etwas lückenhaft) zusammengestellt sind. Für uns wichtig sind vor allem die Angaben über die Entwicklung der Extremität, über das Körperwachstum und

über die Metamorphose. Die Vorderextremität erscheint bei *Amblystoma punctatum* sehr früh und entwickelt sich sehr schnell zur vierzehigen funktionstüchtigen Form. Diejenige von *Amblystoma tigrinum* sproßt dagegen sehr viel später. Das allgemeine Körperwachstum ist bei beiden Formen in den ersten 5 Wochen ziemlich gleich, steigert sich jedoch dann bei *Amblystoma tigrinum* sehr beträchtlich und führt schließlich bei *Amblystoma punctatum* zu etwa 16 cm langen Tieren, bei *Amblystoma tigrinum* zu 25—32,5 cm langen Individuen. Da die Proportionen der

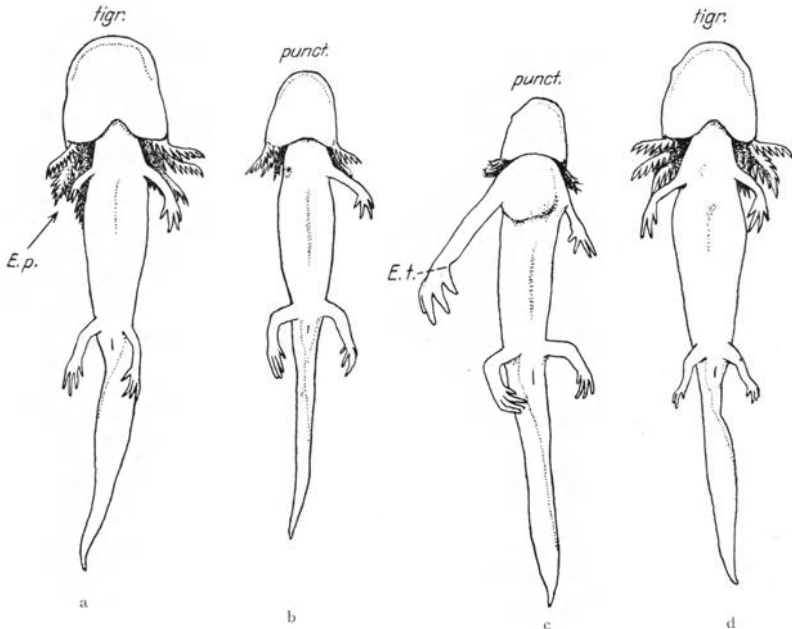


Abb. 45 a—d. Heteroplastische Transplantation von Anlagen der Vorderextremität zwischen *Amblystoma punctatum* und *Amblystoma tigrinum* im Schwanzknospenstadium. a *Amblystoma tigrinum* mit einem Bein von *Amblystoma punctatum* (*E. p.*) rechts. 76 Tage nach der Operation fixiert. b *Amblystoma punctatum*, der Spender des Transplantats für Larve der Abb. a (*E. p.*). Kein Regenerat gebildet. 76 Tage nach der Operation fixiert. c *Amblystoma punctatum* mit einem riesigen, aber normalen *tigrinum*-Bein (*E. t.*), linkes Vorderbein normal; 72 Tage nach der Operation fixiert. d *Amblystoma tigrinum* normale Kontrolllarve desselben Stadiums wie Abb. c (HARRISON, 1924 a S. 71).

Tiere beider Arten gleich sind, sind bei den ausgewachsenen Tieren auch die Vorderextremitäten von *Amblystoma tigrinum* nahezu doppelt so groß wie die von *Amblystoma punctatum*. Die Metamorphose erfolgt bei *Amblystoma punctatum* bei etwa 5 cm langen Larven, bei *Amblystoma tigrinum* jedoch erst bei 13 cm langen, sofern sie überhaupt eintritt.

Zur Darstellung des Verhaltens der Transplantate wähle ich die beiden folgenden halbtabellarischen Übersichten, wobei — p (trpl) die transplantierte Extremität von *Amblystoma punctatum*, — t (w) die normale Extremität des *tigrinum*-Wirtes, — p (sp) die normale Extremität des *punctatum*-Spenders, — t (trpl) die transplantierte Extremität von *tigri-*

*num*, — p (w) die normale Extremität des *punctatum*-Wirtes, — t (sp) die normale Extremität des *tigrinum*-Spenders bedeuten soll. — > heißt, wie üblich, größer als, — ≧ beträchtlich größer als, — < kleiner als, und — ≦ beträchtlich kleiner als.

Bei der Entwicklung der Anlage von *Amblystoma punctatum* in *Amblystoma tigrinum* ergibt sich folgendes:

Kurz nach der Operation ist	p (trpl)	≧	t (w) <sup>1</sup>	<	p (sp)
Weiterhin wird . . . . .	p (trpl)	>	t (w)	≦	p (sp)
Mit dem Einsetzen des starken Wachstums des <i>tigr.</i> -Wirts wird . . . . . (6—7 Wochen nach der Operation)	p (trpl)	<	t (w)	<	p (sp) (Abb. 45 a, b)
Nach längerer Dauer des starken Wachstums des <i>tigr.</i> -Wirts wird . . . . .	p (trpl)	<	t (w)	>	p (sp) <sup>2</sup>

Bei der Entwicklung der Anlage von *Amblystoma tigrinum* in *Amblystoma punctatum* zeigt sich folgendes:

Kurz nach der Operation ist	t (trpl)	<	p (w)	=	t (sp) <sup>1</sup>
Bald nach der Operation wird	t (trpl)	<	p (w)	>	t (sp) <sup>1</sup>
Beim Beginn der Nahrungsaufnahme (Stadium 46) ist	t (trpl) <sup>3</sup>	<	p (w) <sup>4</sup>	>	t (sp) <sup>5</sup>
Bald nach vollkommener Dotterresorption im Wirt ist	t (trpl)	=	p (w)	>	t (sp)
Bei der Metamorphose des Wirts ist. . . . .	t (trpl)	≧	p (w)	>	t (sp) (Abb. 45 c, d)

<sup>1</sup> Noch nicht sprossend. — <sup>2</sup> Hier vielleicht der Grad der Ernährung von Bedeutung. — <sup>3</sup> 2 Finger in Anlage (= Stadium 42 von *punctatum*), mit leichten Bewegungen in der Schulter. — <sup>4</sup> 4. Finger in Bildung, bei p (w) volle Funktion. — <sup>5</sup> Nur erst ein Knötchen t (sp).

Die transplantierten Anlagen entwickeln sich in beiden Fällen zu gut proportionierten und vollkommen harmonisch differenzierten Extremitäten. Ihre Größe entspricht aber in beiden Kombinationen weder der der Wirtsextremität noch der der Spenderextremität. Die Größenentwicklung ist also weder ortsgemäß noch herkunftsgemäß; im allgemeinen ist sie anfangs ungefähr herkunftsgemäß. Das Resultat kommt offenbar durch die Wirkung von Faktoren zustande, welche einerseits in der Anlage selbst liegen (G = Wachstumsfaktoren), und die andererseits im Wirtskörper lokalisiert sind (R = Regulationsfaktoren). Da normalerweise *Amblystoma tigrinum* größer wird als *Amblystoma punctatum*, wird man geneigt sein, die inhärenten konstitutionellen Faktoren G bei *Amblystoma tigrinum* größer anzunehmen als bei *Amblystoma punctatum*, also  $G_t > G_p$  zu setzen. Da wir andererseits wissen, daß die Hormone das Extremitätenwachstum beeinflussen und *Amblystoma punctatum* viel früher metamorphosiert als *Amblystoma tigrinum*, so liegt es nahe anzu-



nehmen, daß die regulierenden Faktoren des Körpers Hormone sind und daß in den betrachteten Stadien die beschleunigenden bei *Amblystoma punctatum* mächtiger sind als bei *Amblystoma tigrinum*, daß also  $R_p > R_t$  ist. Das Produkt  $G R$  ist natürlich in jedem Stadium der Entwicklung infolge des Wechsels von  $R$  ein anderes. Nach 12 Wochen Entwicklung nimmt HARRISON (1924a) folgende Größenreihe an:

$$G_t R_p > G_t R_t > G_p R_p > G_p R_t.$$

Noch unsicher ist, ob unter dem Einfluß von  $R$  eine Anlage das Maximum ihres normalen Wachstums überschreiten kann.

Wie aus dieser Darstellung hervorgeht, ist es einigermaßen wahrscheinlich, daß die Regulationsfaktoren mindestens zum Teil dem innersekretorischen System zugehören; doch lassen sich andere Möglichkeiten nicht ohne weiteres von der Hand weisen. WIEMAN (1925, 1926) untersuchte den Einfluß des Rückenmarkes, indem er das Neuralrohr im Bereich des 3., 4. und 5. Segments im Schwanzknospenstadium zwischen *Amblystoma punctatum* und *tigrinum* austauschte. Die Embryonen überwinden den schwierigen Eingriff sehr selten. Doch ließ sich sicher feststellen, daß das Implantat sich morphologisch und funktionell im fremden Wirt vollkommen entwickeln konnte. Auf die Entwicklung der Extremität hatte es sicher, wie nach den schon berichteten Versuchen über den Einfluß des Nervensystems auch zu erwarten war, in frühen Stadien und offenbar auch bis zur Metamorphose keinen Einfluß.

Beim Abschluß des Manuskripts geht mir noch eine kurze Mitteilung von TWITTY und SCHWIND (1928) zu. Die beiden Autoren haben das eben berichtete Experiment HARRISONS wiederholt. Sie bestätigen die Bedeutung der beiden Faktorenkomplexe, d. h. die genotypisch bedingten des Implantats und die des Wirtes. In Einzelheiten scheinen ihre Resultate etwas abzuweichen. So sollen die Extremitäten gleichzeitig entstehen, während der frühen Larvenperiode gleich sein und erst später in dem berichteten Sinn an Größe differieren. Wichtig ist die ergänzende Mitteilung, daß auf *tigrinum*, wenn diese Larve durch Rationierung des Futters auf gleicher Höhe gehalten wird wie die langsamer wachsende *punctatum*-Larve, die zwei Extremitäten kleiner bleiben, als die beiden auf *punctatum*; in einer Formel ausgedrückt ist also:

$$\left. \begin{array}{l} t \text{ (w)} \\ p \text{ (trpl)} \end{array} \right\} \text{ auf } tigrinum < \left\{ \begin{array}{l} t \text{ (trpl)} \\ p \text{ (w)} \end{array} \right\} \text{ auf } punctatum.$$

Die Untersuchungen der Wachstumsverhältnisse sind bei dem an und für sich ziemlich schwierigen Experiment mit beträchtlichen Fehlerquellen behaftet; man muß daher auf Unterschiede in den Ergebnissen gefaßt sein (siehe auch SCHWIND 1928), die dann für die Analyse des wahrscheinlich recht vielfältigen Regulationsfaktors von größtem Interesse sind. Vorläufig scheint mir das Ergebnis und die Darstellung von HARRISON recht einleuchtend. Das Experiment eröffnet weite Perspektiven und man kann sich über seine Entdeckung freuen.

### E. Äußere Bedingungen und Entwicklung der Extremität.

Zur Entfaltung der inneren Faktoren ist es notwendig, daß die Umgebungsbedingungen, wie Temperatur, Ernährung usw., eine gewisse Norm einhalten. Ist dies nicht der Fall, so treten Defekte auf, die im allgemeinen typisch, jedoch für verschiedene äußere Bedingungen gleich sind. Die Art der Reaktion des Materials wird von den inhärenten Faktoren bestimmt.

Von SCHMALHAUSEN (1925) ist der Einfluß von Unterernährung und von abnorm hohen Temperaturen auf die Ontogenese der Extremität vom *Axolotl* geprüft worden. In beiden Fällen ergeben sich Defekte in der Ausbildung der spät angelegten postaxialen Partien der Extremitäten (3., 4. und 5. Finger) und Verwachsungen im basipodiales Skelett. Es verschmelzen gerne das Tibiale und Mediale I, das Intermediale und Centrale und die Tarsalia distalia. Die Verschmelzung betrifft gelegentlich auch nur die Flexorseite dieser Knorpel. Die Geschwindigkeit des Wachstums und der Anlagensonderung (= Morphogenese, SCHMALHAUSEN?) tritt dabei offenbar zurück gegenüber derjenigen der histologischen Differenzierung. Ähnliche Abnormitäten ergaben sich nach Augen- und Gehirndefekten (DÜRKEN 1910—1919, HAMBURGER 1925, 1927, Anurenlarven) bei Störung der inneren Sekretion und bei der Regeneration (auch nach Ausschaltung der Funktion durch Nervenexstirpation, SCHMALHAUSEN 1925). Die Feststellungen erinnern an die Untersuchungen CHILDS über die Gradienten, bei denen ebenfalls mit den verschiedensten Umgebungsänderungen gleichartig typische Resultate erzielt werden konnten (siehe MANGOLD 1928c, S. 713—718).

### Literatur.

- ALVERDES, K.: Das Verhalten transplantierte Beinanlagen bei Froschlarven. Zeitschr. f. mikroskop.-anat. Forsch. **11**, 1—42. 1927.
- BALINSKY, B. I. (1): Transplantation des Ohrbläschens bei *Triton*. W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen **105**, 4, 718—731. 1925.
- (2): Weiteres zur Frage der experimentellen Induktion einer Extremitätenanlage. Ebenda **107**, 4, 679—683. 1926a.
- (3): Experimental limb-induction. Mém. de la classe des sciences physiques et mathém. de l'acad. des sciences de l'Ukraine **2**, H. 5. 1926b.
- (4): Xenoplastische Ohrbläschentransplantation zur Frage der Induktion einer Extremitätenanlage. W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen **110**, 1, 63—70. 1927a.
- (5): Über experimentelle Induktion der Extremitätenanlage bei *Triton* mit besonderer Berücksichtigung der Innervation und Symmetrieverhältnisse derselben. Ebenda **110**, 1, 71—88. 1927b.
- BANCHI, A. (1): Sviluppo degli arti addominali del „*Bufo vulgaris*“ innestati in sede anomala. Sperimentale **58**, 1097—1098. 1904a.
- (2): Sviluppo degli arti addominali del *Bufo vulgaris* innestati in sede anomala. Monitore zool. ital. **15**, 396—399. 1904b.
- (3): Sviluppo degli arti pelvici del *Bufo vulgaris* innestati in sede anomala. Arch. ital. di anat. e di embriol. **4**, 671—693. 1905.

- BANCHI, A. (4): Sullo sviluppo dei nervi periferici in maniera indipendente dal sistema nervoso centrale. *Anat. Anz.* **28**, 169—176. 1906a.
- (5): Sviluppo degli arti pelvici innestati in sede anomala. *Ebenda* **28**, 631—633. 1906b.
- BATESON, W.: *Materials for the study of variation.* London 1894.
- BENDER, O.: Zur Kenntnis der Hypermelie beim Frosch. *Morphol. Jahrb.* **35**, Heft 3; *Exper. Beitr. z. Morphol.* **1**, 2, 121—138. 1906.
- BERGEL, A.: Über homoioplastische Transplantation des Schwanzblastems bei *Rana fusca*. *W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen* **113**, **1**, 172—209. 1928.
- BERNHARD, F.: Über den Einfluß der Muskulatur auf die Formgestaltung des Skelettes. *Ebenda* **102**, 489. 1924.
- BRANDT, W. (1): Demonstrationen von Extremitätentransplantationen an lebenden *Triton*-Larven. *Münch. med. Wochenschr.* **69**, 24, 912. 1922.
- (2): Extremitätentransplantationen an Urodelen. *Verhandl. d. anat. Ges.* 32. Vers., *Ergänzungsheft z. Anat. Anz.* **57**, 62—68. 1923a.
- (3): Projektion von Lichtbildern über Extremitätentransplantationen an *Triton taeniatus*. *Ebenda* **57**, 260—261. 1923b.
- (4): Extremitätentransplantationen an *Triton taeniatus*. *Zweite Mitt. Verhandl. d. anat. Ges.*, 33. Vers. in Halle, *Ergänzungsheft z. Anat. Anz.* **58**, 74—79. 1924a.
- (5): Extremitätentransplantationen an *Triton taeniatus*. Ein experimenteller Beitrag zum Determinationsproblem. *Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech.* **103**, 517—554. 1924b.
- (6): Experimentell erzeugte Gliedmaßenverdoppelungen bei *Triton*. *Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen* **106**, 193—248. 1925a.
- (7): Die Bedeutung des Raum- und Zeitfaktors für die Beurteilung der Konstitution eines Organismus. *Würzburger Abhandl. a. d. Gesamtgeb. d. prakt. Med.*, Neue Folge **2**, **14**, 283—296. 1925b.
- (8): Extremitätentransplantationen an *Triton taeniatus*. *Verhandl. d. anat. Ges.*, 35. Vers. in Freiburg, *Ergänzungsheft z. Anat. Anz.* **61**, 36 bis 43. 1926.
- (9): Demonstration einer Gliedmaßentransplantation zwischen isodromen Amphibien. *Ebenda*, *Ergänzungsheft z. Anat. Anz.* **63**. 1927a.
- (10): Extremitätentransplantationen an *Pleurodeles Waltlii*. *Ebenda*, *Ergänzungsheft z. Anat. Anz.* **63**, 18—25. 1927b.
- (11): Schultergürteluntersuchungen an transplantierten Gliedmaßen bei *Triton taeniatus*. *W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen* **112**, **H. 2**, 149—183. 1927c.
- (12): Allgemein biologische Probleme, die sich aus den Experimenten über Gliedmaßenverpflanzungen ergeben. *Ber. d. naturforsch. Ges. z. Freiburg* **27**, **H. 1**, 1—14. 1927d.
- (13): Die biologischen Grundlagen der Konstitution des Menschen. *Zeitschr. f. Konstitutionslehre* **13**, **H. 6**, 664—674. 1928a.
- (14): Das typologische Grundprinzip. *W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen* **114**, **H. 1**, 54—64. 1928b.
- BRAUS, H. (1): Versuch einer experimentellen Morphologie. *Münch. med. Wochenschr.* **47**, 2076—2077. 1903.
- (2): Einige Ergebnisse der Transplantation von Organanlagen bei *Bombinator*-Larven. *Verhandl. d. anat. Ges. in Jena* 1904a. S. 53—66.
- (3): Autogene Nervenentstehung in transplantierten Gliedmaßenanlagen. *Vortrag. 6. Congr. internat. des physiol. tenu a Bruxelles du 30. aout au 3. sept. 1904.* Brüssel 1904b.

- BRAUS, H. (4): Demonstration überzähliger Extremitäten an einer lebenden, in Metamorphose befindlichen Unkenlarve. Vortrag. Naturhist.-med. Ver. Heidelberg. Münch. med. Wochenschr. 51, Nr. 36, 1626. 1904c.
- (5): Experimentelle Beiträge zur Frage nach der Entwicklung peripherer Nerven. Anat. Anz. 26, H. 17/18, 433—479. 1905a.
- (6): Über den Entbindungsmechanismus beim äußerlichen Hervortreten der Vorderbeine der Unke und über künstliche Abrachie. Vortrag. Münch. med. Wochenschr. 52, Nr. 36, 1749—1751. 1905b.
- (7): Ist die Bildung des Skelettes von den Muskelanlagen abhängig? Eine experimentelle Untersuchung an der Brustflosse von Haiembryonen. Morphol. Jahrb. 35; auch in Exper. Beitr. z. Morphol. 1. 1906a.
- (8): Vordere Extremität und Operculum bei *Bombinator*-Larven. Morphol. Jahrb. 35, 139—220. 1906b.
- (9): A. BANCHI (Florenz) und seine Gliedmaßenplantationen bei Anurenlarven. Anat. Anz. 28, 365—368. 1906c.
- (10): Die Entwicklung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskeletts. Handb. d. vergl. u. exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere 3, H. 2, 167—338. 1906d.
- (11): Die Morphologie als historische Wissenschaft. Vorwort. Exper. Beitr. z. Morphol. 1, H. 1, 1—37. 1906e.
- (12): Über Frühanlagen der Schultermuskeln bei Amphibien und ihre allgemeinere Bedeutung. Verhandl. d. anat. Ges., 21. Vers. in Würzburg 1907. 192—219.
- (13): Imitationen im Knochensystem (auf Grund embryonaler Transplantation). Verhandl. d. Ges. dtsh. Naturforsch. u. Ärzte, 80. Vers. in Köln. 1908a.
- (14): Pfropfung bei Tieren. Verhandl. d. naturhist.-med. Ver. z. Heidelberg, Neue Folge 8, H. 5, 525—539. 1908b.
- (15): Entwicklungsgeschichtliche Analyse der Hyperdaktylie. Münch. med. Wochenschr. Nr. 8, S. 1—13. 1908c.
- (16): Gliedmaßenpfropfung und Grundfragen der Skelettbildung. Morphol. Jahrb. 39, 284—430. 1909.
- (17): Über die Entstehung der Kiemen. Ein Beitrag zur Homologiefrage. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. 18, 65—72. 1914.
- (18): Neuere Ergebnisse der Gliedmaßenpfropfungen: Umwandlung eines rechten Beines in ein linkes. Naturwissenschaften 10, 457—464, 477 bis 481. 1922.
- BYRNES, ESTHER F. (1): Experimental studies on the development of limb-muscles in Amphibia. Journ. of Morphol. 14, 105—140. 1898a.
- (2): On the regeneration of limbs in frogs after the exstirpation of limb-rudiments. Anat. Anz. 15. 1898b.
- (3): Regeneration of the anterior limbs in the tadpoles of frogs. Arch. f. Entwicklunsmech. d. Organismen 18, 171—177. 1904.
- COLTON, H. S.: The anatomy of a five legged frog. Anat. Record 24, 4, 247—253. 1922.
- DAUVART, A.: Eine nervenlose akzessorische Hinterextremität von *Pelobates fuscus*. Arb. d. vergl. anat. u. exper.-zool. Inst. d. Lettländischen Univ. Riga. Nr. 9. 1924.
- DELLA VALLE, P.: La doppia rigenerazione inversa nelle fratture delle zampe di *Triton*. Boll. della soc. di Naturalisti in Napoli 25 (1911/12). 1913.
- DETWILER, S. R. (1): Experiments on the development of the shoulder girdle and the anterior limb of *Amblystoma punctatum*. Journ. of Exp. Zool. 25, 499—538. 1918.

- DETWILER, S. R. (2): The effect of transplanting limbs upon the formation of nerve plexuses and their development of peripheral neurones. Proc. of the Nat. Acad. of Sciences (U. S. A.) 5. 1919.
- (3): On the hyperplasia of nerve centers resulting from excessive peripheral loading. Ebenda 6, 96—101. 1920a.
- (4): Experiments on the transplantation of limbs in *Amblystoma*. The formation of nerve plexus and the function of the limbs. Journ. of Exp. Zool. 31, 117—169. 1920b.
- (5): Experiments on the hyperplasia of nerve centers. China Med. Journ. 35, H. 2, 95—107. 1921.
- (6): Experiments on the transplantation of limbs in *Amblystoma*. Further observations on peripheral nerve connections. Journ. of Exp. Zool. 35, H. 2, 115—161. 1922.
- (7): The effects of bilateral exstirpation of the anterior limb rudiments in *Amblystoma* embryos. Journ. of Comp. Neurol. 37, H. 1, 1—14. 1924a.
- (8): Experiments on the transplantation of limb in *Amblystoma*. The innervation and function of limbs transplanted after the outgrowth of peripheral nerves. Americ. Journ. of Anat. 33, H. 2, 407—419. 1924b.
- (9): Coordinated movements in supernumerary transplanted limbs. Journ. of Comp. Neurol. 38. 1925.
- (10): Experimental studies on morphogenesis in the nervous system. Quart. Rev. of Biol. 1, 61—86. 1926a.
- (11): Die Morphogenese des peripheren und zentralen Nervensystems der Amphibien im Licht experimenteller Forschungen. Naturwissenschaften 15, H. 44/45, 873—879 und 895—899. 1927d.
- DRAHN, F.: Extremitätenentwicklung und Polydaktylie beim Pferde. Die Ontogenese des Hand- und Fußskeletts, Varianten am Carpus und die Beurteilung der „entwicklungsbedingten“ Polydaktylie bei *Equus caballus* Zool. Bausteine 1927. 1, 3. VIII u. 206 S.
- DRIESCH, H. (1): Die Verschmelzung der Individualität bei Echinidenkeimen. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen 10. 1900.
- (2): Neue Versuche über die Entwicklung verschmolzener Echinidenkeime. Ebenda 30, 8—23. 1910.
- DÜRKEN, B. (1): Über das Verhalten des Nervensystems nach Exstirpation der Extremitätenanlage beim Frosch. Nachr. v. d. Kgl. Ges. d. Wiss., Göttingen, Math.-physik. Kl. 1910.
- (2): Über frühzeitige Exstirpation von Extremitätenanlagen beim Frosch. Ein experimenteller Beitrag zur Entwicklungsphysiologie und Morphologie der Wirbeltiere unter besonderer Berücksichtigung des Nervensystems. Zeitschr. f. wiss. Zool. H. 99, 189—355. 1911.
- (3): Über einseitige Augenexstirpation bei jungen Froschlarven. Nachr. v. d. Kgl. Ges. d. Wiss., Göttingen, Math.-physik. Kl. 1912.
- (4): Über einseitige Augenexstirpation bei jungen Froschlarven. Ein Beitrag zur Kenntnis der echten Entwicklungskorrelationen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 105. 1913a.
- (5): Über die Transplantation junger Beinknospen in die Augenhöhle bei Froschlarven. Nachr. v. d. Kgl. Ges. d. Wiss., Göttingen, Math.-physik. Kl. 1913b.
- (6): Das Verhalten transplantiertter Beinknospen von *Rana fusca* und die Vertretbarkeit der Quelle des formativen Reizes. Zeitschr. f. wiss. Zool. 115. 1916.
- (7): Über Entwicklungskorrelationen und Lokalrassen bei *Rana fusca*. Biol. Zentralbl. 37. 1917.

- DÜRKEN, B. (8): Einführung in die Experimentalzoologie. Berlin: Julius Springer 1919.
- (9): Über Entwicklungskorrelationen zwischen Extremitäten und Nervensystem bei *Rana fusca*. Biol. Zentralbl. **45**, H. 9. 1925.
- EKMAN, G. (1): Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung des Peribranchialraumes bei *Bombinator*. Oefversigt af Finska Vetenskaps-Societetens Förhandlingar **56**, Afd. A, Nr. 14. 1913/14.
- (2): Neue experimentelle Beiträge zur frühesten Entwicklung der Kiemenregion und Vorderextremität der Anuren. Soc. Scient. Fennica, Commentationes Biol. **1**, H. 3, 3—96. 1922.
- (3): Experimentelle Beiträge zur Herzentwicklung der Amphibien. W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen **106**, 320—352. 1925.
- FELL, H. B.: The histogenesis of cartilage and bone in the longbones of the embryonic fowl. Journ. of Morphol. **40**, H. 3. 1925.
- FIELD, H. H.: Die Vormierenkapsel, ventrale Muskulatur und Extremitätenanlagen bei den Amphibien. Anat. Anz. **9**. 1894.
- FILATOW, D.: Aktivierung des Mesenchyms durch eine Ohrblase und einen Fremdkörper bei Amphibien. W. Roux Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen **110**, 1—32. 1927.
- FISCHER, E.: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Carpus und Tarsus der Anuren. Diss. Jahrb. d. philos. Fak. II d. Univ. Bern **7**. 1926.
- GEMILLI, F. A.: Ricerche sperimentali sullo sviluppo dei nervi degli arti pelvici del *Bufo vulgaris* innestati in sede anomala. Riv. di patol. nerv. e ment. 1906.
- GRÄPER, LUDWIG (1): Extremitätentransplantationen an Anuren. I. Mitt. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **51**, 284—309. 1922a.
- (2): Extremitätentransplantationen an Anuren. II. Mitt. Reverse Transplantationen. Ebenda **51**, 587—609. 1922b.
- (3): Extremitätentransplantation an Anurenlarven. Anat. Anz. **55**, Erg.-H., 12—21. 1922c.
- (4): Determination und Differenzierung. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. **98**, H. 1/2, 210—220. 1923.
- (5): Extremitätentransplantationen an Anuren. IV. Mitt. Ebenda **102**, 263—275. 1924a.
- (6): Gedanken über die tierische Entwicklung. Anat. Anz. **58**, 80—88. 1924b.
- (7): Extremitätentransplantationen an Anuren. V. Mitt. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **105**, 1—18. 1925.
- (8): Zur Genese der Polydaktylie. Ebenda **107**, 154—161. 1926a.
- (9): Die Potenzen längsgespaltener Beinknospen von *Bufo viridis*. Zugleich VI. Mitt. über Extremitätentransplantationen an Anuren. Ebenda **107**, 162—176. 1926b.
- (10): Entwicklungsmechanik der Wirbeltierextremitäten. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. **27**, 693—786. 1927a.
- (11): Extremitätentransplantationen an Anuren. VII. Mitt. W. Roux' Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **112**, 417—432. 1927b.
- GURWITSCH, A.: Weiterbildung und Verallgemeinerung des Feldbegriffes. Ebenda **112**, 433—454. 1927.
- GUYENOT, E. et SCHOTTÉ, O. (1): Démonstration de l'existence de territoires spécifiques de régénération par la méthode de la déviation des troncs nerveux. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **94**, Nr. 14. 1926a.
- (2): Le rôle du système nerveux dans l'édification des régénérats de pattes chez les Urodèles. Cpt. rend. soc. phys. hist. nat. Geneve **43**, H. 2, 67—72, 95—98. 1926b.

- HAMBURGER, V. (1): Über den Einfluß des Nervensystems auf die Entwicklung der Extremitäten von *Rana fusca*. W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen **105**, 149—201. 1925.
- (2): Entwicklungsphysiologische Beziehungen zwischen den Extremitäten der Amphibien und ihrer Innervation. Naturwissenschaften **15**, H. 32/33, 657—661, 677—681. 1927.
- (3): Die Entwicklung experimentell erzeugter nervenloser und schwach innervierter Extremitäten. W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen **114**, 272—363. 1928.
- HARRISON, R. G. (1): On the differentiation of muscular tissue, when removed from the influence of the nervous system. Americ. Journ. of Anat. **2**. 1903.
- (2): An experimental study of the relation of the nervous system to the developing musculature in the frog embryo. Ebenda **3**. 1904.
- (3): Experiments in transplanting limbs and their bearing upon problems of the development of nerves. Journ. of Exp. Zool. **4**, 239—281. 1907.
- (4): Embryonic transplantation and development of the nervous system. Anat. Record **2**, H. 9, 385—410. 1908.
- (5): Experiments on the development of the limbs in amphibia. Proc. of the Nat. Acad. of Sciences (U. S. A.) **1**. 1915.
- (6): On the reversal of laterality in the limbs of *Amblystoma* embryos. Anat. Record **10**, H. 3, 197. 1916.
- (7): Further experiments on the laterality of transplanted limbs. Ebenda **11**, 483. 1917a.
- (8): Transplantation of limbs. Proc. of the Nat. Acad. of Sciences (U.S.A.) **3**. 1917b.
- (9): Experiments on the development of the fore-limb of *Amblystoma* a self-differentiating equipotential system. Journ. of Exp. Zool. **25**, 413 bis 461. 1918.
- (10): On relation of symmetry in transplanted limbs. Ebenda **32**, 1—136. 1921.
- (11): Some unexpected results of the heteroplastic transplantation of limbs. Proc. of the Nat. Acad. of Sciences (U. S. A.) **10**, H. 2, 69—74. 1924a.
- (12): Neuroblast versus sheath cell in the development of peripheral nerves. Journ. of Comp. Neurol. **37**. 1924b.
- (13): The effect of reversing the medio-lateral or transverse axis of the fore-limb bud in the salamander-embryo. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **106**, 469—502. 1925.
- HEIDENHAIN, M.: Über die Grundlagen einer synthetischen Theorie des tierischen Körpers (8. Beitrag zur synthetischen Morphologie). Klin. Wochenschr. Jahrg. 4, Nro. 3 u. 11. 1924.
- HELFF, O. M.: Studies on Amphibian metamorphosis. I. Formation of the opercular leg perforation in *Anuran* larvæ during metamorphosis. Journ. of Exp. Zool. **45**, 2—68. 1926.
- HERTWIG, GÜNTHER (1): Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Amphibien. Sitzungsber. d. naturforsch. Ges. Rostock, 3. Folge, **1**. 1925a.
- (2): Haploidkernige Transplantate als Organisatoren diploidkerniger Extremitäten bei *Triton*. Verhandl. d. anat. Ges., Erg.-H. z. Anat. Anz. **60**, 112—118. 1925b.
- (3) Die Verpflanzung haploidkerniger Zellen, eine neue Methode embryonaler Transplantation. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **105**, H. 2, 294—301. 1925c.

- HERTWIG, GÜNTHER (4): Experimentelle Untersuchungen über die Herkunft des Regenerationsblastems. Verhandl. d. anat. Ges., 36. Vers. in Kiel 1927. Erg.-H. z. Anat. Anz. **63**, 90—96. 1927 a.
- (5): Beiträge zum Determinations- und Regenerationsproblem mittels der Transplantation haploidkerniger Zellen. W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen **111**, Festschr., **1**, 292—316. 1927 b.
- HERTWIG, G. und KOLBOW, H. (1): Experimentell verursachte Bildung von Armen aus ursprünglichem Beinmaterial bei *Triton*. Ebenda **111**. 1927 a.
- — (2): Die Beeinflussung der Nachbarschaft durch transplantierte Extremitäten. Ebenda **111**. 1927 b.
- JOHNSON, ALICE: On the development of the pelvic girdle and skeleton of the hind-limb in the chick. Quart. Journ. of Microscop. Science **23**, Nr. 91, 399. 1883.
- JORDAN: Die Entwicklung der vorderen Extremitäten der Anuren Batrachier. Inaug.-Diss. Leipzig 1888.
- KECK, L.: Spaltbildungen an Extremitäten des Menschen und ihre Bedeutung für die normale Entwicklungsgeschichte. (Morphol. Jahrb. **48**, H. 1.) Exper. Beitr. z. Morphol. **2**, H. 1, 175—218. 1914.
- KOLBOW, H.: Experimentell verursachte Bildung von Armen aus ursprünglichem Beinmaterial bei *Triton*. W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen **113**, H. 1, 12—38. 1928.
- KORSCHULT, E.: Regeneration und Transplantation. Bd. I: Regeneration. Berlin: Gebr. Bornträger 1927.
- LATASTE, F. (1): Orientation initiale du membre postérieur des Vertébrés. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **90**, 1010—1012. 1924 a.
- (2): Orientation initiale des membres des Vertébrés. Ebenda **90**, 1217 bis 1218. 1924 b.
- LEBEDINSKY, N. G.: Entwicklungsmechanische Untersuchungen an Amphibien. 1. Eine neue Methode zum Erzielen nervenloser Extremitäten-transplantate bei Anurenlarven. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. **102**, 101—112. 1924.
- LEWIS, W. H.: The relation of myotomes to the ventrolateral musculature in *Amblystoma*. Anat. Record **4**, 183—190. 1910.
- LILLIE, F. R. (1): Experimental studies on the development of the organs in the embryo of the fowl. Biol. Bull. **5**, 92. 1903.
- (2): Experimental studies on the development of the organs in the embryo of the fowl. Ebenda **7**, 33. 1904.
- LISSITZKY, E.: Durch experimentelle Eingriffe hervorgerufene überzählige Extremitäten bei Amphibien. Arch. f. mikroskop. Anat. **75**. 1910.
- LOCATELLI (1): Sulla formazione di arti sopranumerari. Boll. de soc. med.-chirurg. di Pavia **36**. 1924 a.
- (2): L'influenza del sistema nervoso sui processi di rigenerazione. Arch. di scienze biol. **5**, Nr. 3—4, 362—376. 1924 b.
- (3): L'influence du système nerveux sur les processus de régénération. Arch. ital. de biol. **74**, H. 2, 1—20. 1924 c.
- (4): Nuovi esperimenti sulla funzione del sistema nervoso nella rigenerazione. Arch. di scienze biol. **7**, H. 3/4, 301—312. 1925.
- LUTHER: Über angebliche „echte Entwicklungskorrelation“ zwischen Auge und Extremitäten bei den Anuren. Oefversigt af Finska Vetenskaps Societets Föreläsningar **58**, Nr. 18, Afd. A. 1915/16.
- MANGOLD, O. (1): Die Bedeutung der Keimblätter in der Entwicklung. Naturwissenschaften. Jahrg. **13**, H. 11 und 12. 1925 a.



- MANGOLD, O. (2): Hauptprobleme der Entwicklungsmechanik. Verhandl. d. dtsh. zool. Ges., 30. Jahresvers. in Jena. Leipzig: Akad. Verlagsges. 1925b. S. 50—84.
- (3): Elementare Einheiten in der Entwicklung der Amphibien. Sitzungsber. d. Gs. naturforsch. Freunde. 12. Jan. 1926.
- (4): Das Determinationsproblem I. Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Seitenlinie unter spezieller Berücksichtigung der Amphibien. *Ergebn. d. Biol.* 3, 152—227. 1928a.
- (5): Neue Experimente zur Analyse der frühen Embryonalentwicklung des Amphibienkeims. *Naturwissenschaften* 16, H. 22, 387—392. 1928b.
- (6): Entwicklungsmechanik der Tiere. *Methodik der wiss. Biol.* 2, 679 bis 803. 1928c.
- MANGOLD, O. und SPEMANN, H.: Über Induktion von Medullarplatte durch Medullarplatte im jüngeren Keim, ein Beispiel homöogenetischer oder assimilatorischer Induktion. *W. Roux' Arch. f. Entwicklungsmech.* 111 (Festschr. f. H. DRIESCH), 341—422. 1927.
- MAURER, F.: Die Entwicklung des Muskelsystems und der elektrischen Organe. *Handb. d. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere* 3, Teil 1, 1—80. 1906 (ersch. 1904).
- MEYER, TH.: Schultergürteluntersuchung an experimentell auf den Kopf verpflanzten Gliedmaßen bei *Triton taeniatus*. *W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen* 108. 1926.
- MILOJEVIĆ, B. D. (1): Beiträge zur Frage über die Determination der Regenerate. *Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech.* 103. 1924.
- (2): Antwort an L. GRÄPER in Fragen der Extremitätentransplantation. *Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen* 105, H. 4, 817. 1925.
- MILOJEVIĆ, B. D. und GRBIĆ, NATALIJA: La régénération et l'inversion de la polarité des extrémités chez les *Tritons* adultes, à la suite d'une transplantation hétérotope. *Cpt. rend.* 92, 649. 1925.
- MURRAY, P. D. F.: An experimental study of the development of the limbs of the chick. *Proc. of the Linnean Soc. of New South Wales* 51, 187—263. 1926.
- MURRAY, P. D. F. and HUXLEY, J. S. (1): Self-differentiation in the grafts limb-bud of the chick. *Journ. of Anat.* 59, H. 4, 379—384. 1925a.
- (2): The development of grafted embryonic fragments of the chick. *Brit. Journ. of Exp. Biol.* 3, 9. 1925b.
- NICHOLAS, J. S. (1): The effect of the rotation of the area surrounding the limb-bud. *Anat. Record* 23, 30. 1922.
- (2): Ventral and dorsal implantations of the limb-bud in *Amblystoma punctatum*. *Journ. of Exp. Zool.* 39, 27—41. 1924a.
- (3): Regulation of posture in the fore limb of *Amblystoma punctatum*. *Ebenda* 40, 113—159. 1924b.
- (4): The response of the developing limb of *Amblystoma punctatum* to variations in the orientation of the surrounding tissue. *Anat. Record* 29, H. 2, 108. 1924c.
- (5): Amputation of the fore-limb in rat embryos. *Ebenda* 31, H. 4, 298. 1925a.
- (6): Notes on the application of experimental methods upon mammalian embryos. *Ebenda* 31, H. 4, 385—394. 1925b.
- (7): Extirpation experiments upon the embryonic fore-limb of the rat. *Proc. of the Soc. f. Exp. Biol. a. Med.* 23, 436—439. 1926.
- PEEBLES: On the interchange of the limbs of the chick. *Biol. Bull. Woods Hole* 20. 1911.

- PETERSEN: Entwicklungsmechanik des Auges. *Ergebn. d. Anat.* **25**. 1924.
- PRZIBRAM, H. (1): Die Bruchdreifachbildung im Tierreiche. *Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen* **48**. 1921.
- (2): Achsenverhältnisse und Entwicklungspotenzen der Urodelenextremitäten an Modellen zu HARRISON'S Transplantationsversuchen. *Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech.* **102**, 604—623. 1924.
- (3): Tierpfropfung. Die Transplantation der Körperabschnitte, Organe und Keime. *Die Wissenschaft* **75**. Braunschweig: Vieweg und Sohn 1926.
- (4): Deutungen spiegelbildlicher Lurcharme. (Zur Verständigung mit R. G. HARRISON u. a.) *W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen* **109**, 411—448. 1927.
- PUPPE, A.: Experimentell erzeugte Polydaktylie und Bruchdreifachbildung bei *Rana fusca*. *Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech.* **104**, 125. 1925.
- ROMEIS, B.: Histologische Untersuchungen zur Analyse der Wirkung der Schilddrüsenfütterung auf Froschlarchen. 2. Die Beeinflussung der Entwicklung der vorderen Extremität und des Brust-Schulterapparates. *Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech.* **101**, H. 1/3, 382—436. 1924.
- RÖSSLE, R.: Wachstum der Zellen und Organe, Hypertrophie und Atrophie. *Handb. d. norm. u. pathol. Physiol.* **14**, H. 1, 903—955. 1926.
- ROUX, W.: Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen **1**. Leipzig 1895.
- RUUD, GUDRUN: The symmetry relations of transplanted limbs in *Amblystoma tigrinum*. *Journ. of Exp. Zool.* **46**, 1. 1926.
- RYLKOFF, HELENE: Die Entwicklung der Schultermuskeln bei urodelen Amphibien. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* **122**, 116—171. 1924.
- SCHMALHAUSEN, I. (1): Über die Beeinflussung der Morphogenese der Extremitäten vom *Axolotl* durch verschiedene Faktoren. *W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen* **105**, 483—500. 1925.
- (2): Studien über Wachstum und Differenzierung. III. Die embryonale Wachstumskurve des Hühnchens. *Ebenda* **108**, H. 2, 322—387. 1926.
- SCHMALHAUSEN, I. und STEPANOWA, J.: Studien über Wachstum und Differenzierung. IV. Das embryonale Wachstum des Extremitätenskeletts des Hühnchens. *Ebenda* **108**, H. 4, 721—738. 1926.
- SCHMIDT, V.: Die Histogenese der quergestreiften Muskelfaser und des Muskelsehnenüberganges. *Z. f. mikroskop.-anat. Forsch.* **8**, 97—184. 1927.
- SCHOTTÉ, O.: La régénération de la queue d'Urodèles est liée à l'intégrité du territoire caudal. *Cpt. rend. soc. hist. phys. nat. Genève* **43**, H. 2, 126—128. 1926.
- SCHWIND, J. L.: Heteroplastic transplantation of halves of girdle rudiment in *Amblystoma*. *Proc. of the Soc. f. Exp. Biol. a. Med.* **25**, 290—291. 1928.
- SHOREY, M. L.: The effect of the destruction of peripheral areas on the differentiation of the neuroblasts. *Journ. of Exp. Zool.* **7**, 25—65. 1909.
- SPEMANN, H. (1): Zur Entwicklung des Wirbeltierauges. *Zool. Jahrb., Abt. f. Zool. u. Physiol.* **32**, 1—98. 1912.
- (2): Die Erzeugung tierischer Chimären durch heteroplastische embryonale Transplantation zwischen *Triton cristatus* und *taeniatus*. *Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen* **48**, H. 4, 533—570. 1921.
- (3): Über Organisatoren in der tierischen Entwicklung. *Naturwissenschaften* **12**, H. 48, 1092—1094. 1924.
- (4): Neue Arbeiten über Organisatoren in der tierischen Entwicklung. *Ebenda* **15**, H. 48/49, 946—951. 1927.

- SPEMANN, H. und FALKENBERG, H.: Über, asymmetrische Entwicklung und Situs inversus viscerum bei Zwillingen und Doppelbildungen. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **45**, H. 3, 371—422. 1919.
- SPEMANN, H. und GEINITZ, B.: Über Weckung organisatorischer Fähigkeiten durch Verpflanzung in organisatorische Umgebung. W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen **109**, H. 2, 129—175. 1927.
- SPURLING, ROY G.: The effect of extirpation of the posterior limb-bud on the development of the limb and pelvic girdle in chick embryos. Anat. Record **26**, 41—56. 1923.
- STEINER, K.: Entwicklungsmechanische Untersuchungen über die Bedeutung des ektodermalen Epithels der Extremitätenknospe von Amphibienlarven. W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen **113**, H. 1, 1—11. 1928.
- STRANGEWAYS, T. S. P. and FELL, HONOR B.: Experimental studies on the differentiation of embryonic tissues growing in vivo and in vitro. I. The development of the undifferentiated limb-bud (a) when subcutaneously grafted into the post-embryonic chick and (b) when cultivated in vitro. Proc. of the Roy. Soc. of London (B.) **99**, 340—366. 1926.
- SWETT, F. H. (1): The fate of the cells contained in the four quadrants of the primitive limb-disc. Anat. Record **23**, 40. 1922.
- (2): The prospective significance of the cells contained in the four quadrants of the primitive limb-disc of *Amblystoma*. Journ. of Exp. Zool. **37**, H. 2, 207—217. 1923.
- (3): Exceptions to BATESON's rules of mirror symmetry. Anat. Record **28**, 63—77. 1924.
- (4): Regeneration after amputation of abnormal limbs in *Amblystoma*. Ebenda **27**, H. 5, 273—287. 1925a.
- (5): On the production of double limbs in Amphibians. Journ. of Exp. Zool. **44**, 419—473. 1926.
- (6): Differentiation of the amphibian limb. Ebenda **47**, H. 3, 385—432. 1927.
- (7): Further experiments on the determination of the mediolateral axis of the fore-limb of *Amblystoma punctatum* (LINN.). Ebenda **50**, H. 1, 51—70. 1928a.
- (8): Studies on the shoulder-girdle of *Amblystoma punctatum* (LINN.). I. Determination of its dorsoventral axis. Ebenda **51**, H. 3, 389—401. 1928b.
- (9): Studies on the fore-limb girdle of *Amblystoma*. Proc. of the Americ. Assoc. Anat. 1928; Anat. Record **38**, 31. 1928c.
- TORNIER, G. (1): Hyperdaktylie, Regeneration und Vererbung mit Experimenten. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **3**. 1896.
- (2): Über experimentell erzeugte dreischwänzige Eidechsen und Doppelgliedmaßen von Molchen. Zool. Anz. **20**. 1897a.
- (3): Über Operationsmethoden, welche sicher Hyperdaktylie erzeugen, mit Bemerkungen über Hyperdaktylie und Hyperpedie. Ebenda **20**. 1897b.
- (4): Neues über das natürliche Entstehen und experimentelle Erzeugung überzähliger und Zwillingbildungen. Ebenda **24**. 1901.
- (5): Experimentelle Ergebnisse über angeborene Bauchwassersucht, Spina bifida, Wasserkopfbildung, 3—6 Hintergliedmaßen, Vererbung von Pathologischem, Pseudoschwimmhäuten usw. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin 1904. 165.
- (6): An Knoblauchskröten experimentell entstandene überzählige Hintergliedmaßen. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **20**, 76—124. 1906.

- TORNIER, G. (7): Experimentelles und Kritisches über tierische Regeneration. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin 1906.
- TSCHERNOFF, N. D.: Zur Embryonalentwicklung der hinteren Extremitäten des Frosches. Anat. Anz. **30**, 593—612. 1907.
- TWITTY, V. C. and SCHWIND, J. L.: Growth of Heteroplastically Transplanted Eyes and Limbs in *Amblystoma*. Proc. of the Soc. f. Exp. Biol. a. Med. **25**, 686—687. 1928.
- UBISCH, L. VON: Das Differenzierungsgefälle des Amphibienkörpers und seine Auswirkungen. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **52**. 1923.
- VLATKOVIĆ: Doubles Pattes produits chez les *Tritons* par régénération expérimentale. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **94**, 685. 1926.
- VOGT, W. (1): Morphologische und physiologische Fragen der Primitiventwicklung, Versuche zu ihrer Lösung mittels vitaler Farbmarkierung. Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol., München **35**, 22—32. 1923.
- (2): Über Wachstum und Gestaltungsbewegungen am hinteren Körperende der Amphibien. Verhandl. d. anat. Ges., 35. Vers. in Freiburg i. Br. Erg.-H. z. Anat. Anz. **61**, 62—75. 1926.
- WEBER, A.: Recherches sur les causes de la polymélie expérimentale chez les batraciens anoues. Cpt. rend. ass. anat., 21. réunion, Liège 1926. 565 bis 575.
- WEIDENREICH, F.: Über formbestimmende Ursachen am Skelett und die Erblichkeit der Knochenform. W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen **51**, 436. 1922.
- WEISS, P. (1): Physiologie der Formbildung (Entwicklung und Regeneration). Übersichtsreferat. Jahresber. üb. d. ges. Physiol. 1924. 77—112.
- (2): Unabhängigkeit der Extremitätenregeneration vom Skelett (bei *Triton cristatus*). Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. **104**, H. 3/4, 359—394. 1925.
- (3): Morphodynamische Feldtheorie und Genetik. Verhandl. d. internat. Kongr. f. Vererbungswiss., Berlin 1927. Zeitschr. f. induct. Abstammungs- u. Vererbungslehre, Suppl. **2**, 1567—1574. 1927/28.
- (4): Experimentelle Organisierung des Gewebewachstums in vitro. Biol. Zentralbl. **48**, H. 9, 551—566. 1928.
- WIEMAN, H. L. (1): The effect of transplanting a portion of the neural tube of *Amblystoma* to a position at right angles to the normal. Journ. of Exp. Zool. **35**, H. 2, 163—187. 1922.
- (2): Heteroplastic grafts on the anterior limb-level of the cord in *Amblystoma* embryos. Science **61**. 1925.
- (3): The effect of heteroplastic grafts of the spinal cord on the development of the limb of *Amblystoma*. Journ. of Exp. Zool. **45**, H. 1, 335—348. 1926.
- WILHELMI (1): Experimentelle Untersuchungen zur Theorie der organischen Symmetrie. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin 1920. Nr. 8 bis 10.
- (2): Experimentelle Bestätigung zur Theorie der organischen Symmetrie. Verhandl. d. zool. Ges. **26**. 1921.
- (3): Über Transplantation von Extremitätenanlagen mit Rücksicht auf das Symmetrieproblem. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **52**, 182. 1922.
- WINTREBERT: Influence du système nerveux sur l'ontogénèse des membres. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **137**. 1903.

# Die Wanderungen der Fische.

Von LUDWIG SCHEURING, München.

(„Meinen Eltern gewidmet“.)

Erster Teil.

Mit 33 Abbildungen.

## Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung . . . . .	406
I. Cyclostomata (Marsipobranchii) . . . . .	410
II. Elasmobranchii . . . . .	424
a) Plagiostomi . . . . .	424
b) Holocephali . . . . .	429
III. Proostei . . . . .	431
a) Chondrostei . . . . .	431
b) Holostei . . . . .	439
c) Crossopterygii . . . . .	441
d) Dipnoi . . . . .	442
IV. Primitive Malacopterygii . . . . .	443
V. Clupeidae . . . . .	445
a) Der Hering, <i>Clupea harengus</i> . . . . .	445
b) Der Sprott, <i>Clupea sprattus</i> . . . . .	472
c) Die Sardine, <i>Clupea pilchardus</i> . . . . .	475
d) Die Flußheringe, <i>Alosa</i> . . . . .	478
e) Die Sardelle, <i>Engraulis</i> . . . . .	485
f) Zusammenfassung . . . . .	489
VI. Salmonidae . . . . .	491
a) <i>Oncorhynchus</i> . . . . .	494
1. <i>Oncorhynchus tshawytscha</i> . . . . .	495
2. <i>Oncorhynchus nerka</i> . . . . .	506
3. <i>Oncorhynchus milktschitsch</i> = <i>O. kisutsch</i> . . . . .	516
4. <i>Oncorhynchus keta</i> . . . . .	517
5. <i>Oncorhynchus masou</i> . . . . .	522
6. <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> . . . . .	522
b) <i>Salmo salar</i> . . . . .	528
c) Physiologie und theoretische Betrachtungen . . . . .	593
d) <i>Salmo fario</i> -Gruppe . . . . .	614
1. Bachforellen . . . . .	614
2. Seeforellen . . . . .	616
3. Meerforellen . . . . .	619
e) <i>Salmo irideus</i> -Gruppe . . . . .	627
f) <i>Salmo salvelinus</i> -Gruppe, <i>Cristivomer</i> und <i>Salmo hucho</i> . . . . .	630
g) <i>Coregonidae</i> . . . . .	635
h) <i>Thymallidae</i> , <i>Osmeridae</i> . . . . .	647
1. <i>Thymallidae</i> . . . . .	647
2. <i>Osmerus</i> und <i>Mallotus villosus</i> . . . . .	647
i) <i>Galaxiidae</i> , <i>Haplochitonidae</i> , <i>Argentina</i> , <i>Plecoglossus</i> . . . . .	656
1. <i>Galaxiidae</i> und <i>Haplochitonidae</i> . . . . .	656
2. <i>Argentina</i> . . . . .	658
3. <i>Plecoglossus</i> . . . . .	660

## Einleitung.

Als ich es vor mehr als 2 Jahren übernahm, die „Wanderungen der Fische“ in ihrer Gesamtheit erschöpfend darzustellen, unterschätzte ich die Arbeitslast, die damit verbunden war, ganz beträchtlich. Nicht 6 bis 8 Monate, wie ich ursprünglich gerechnet hatte, sondern die dreifache Zeit waren nahezu meine ganze Arbeit und Denken dem Thema gewidmet.

Die Wanderungen sind bei sehr vielen Fischen ein so wesentlicher Bestandteil ihrer Biologie und drücken dem Gesamtverhalten so tief ihren Stempel auf, ja sie beherrschen den ganzen Lebenszyklus der betreffenden Art oder Gattung oder Familie so vollkommen, daß sie mit deren Biologie selber gleichgesetzt werden können, und deshalb eine Schilderung der Wanderbewegungen zu einem Abriß der Biologie der betreffenden Art werden muß. Es sollte schließlich auch aus der Betrachtung der Gesamtbilogie nach den Gründen und Ursachen gesucht werden, die den Fisch überhaupt zu Wanderungen veranlassen.

So vielseitig und so verschieden sind die Wanderungen der Fische, daß noch vor gar nicht langer Zeit manche Forscher der Ansicht waren, sie ließen überhaupt jedes Prinzip vermissen und böten ein unberechenbares, kaleidoskopisches Bild. Sicher gibt es unter den Fischen einige, die recht unabhängige Erdenbummler sind, wie z. B. manche Haie, die man mit Recht die Vagabunden der Weltmeere genannt hat. Aber auch sie streifen nicht plan- und ziellos umher.

Hunger und Liebe, die beiden großen Erhalter und Zerstörer organischen Lebens sind auch die Haupttriebkkräfte für die Wanderungen der Fische. „*Nahrungswanderungen*“, d. h. das Nachziehen hinter begehrten Beutetieren und das Aufsuchen reicher Futtergründe und „*Laichwanderungen*“, d. h. dem Trieb zu folgen, die Geschlechtsprodukte an für die Eier und für die Nachkommenschaft günstige Stellen unter für diese geeignete Bedingungen abzusetzen, sind die hauptsächlichsten Zugbewegungen, die von Fischen bald einzeln, bald in großen Scharen ausgeführt werden. Beide Wanderungstypen können durch Umweltbedingungen mitausgelöst, mitbestimmt, kontrolliert und abgeändert werden.

Umweltbedingungen — Temperatur, Strömung, Gehalt an Sauerstoff, Kohlensäure und Salzen — können noch eine dritte Art von Wanderung auslösen. Regelmäßige saisonelle Temperaturschwankungen veranlassen Fische zu einer Sommer- bzw. Winterruhe und oft wandern sie in beträchtlichem Umfange zu den Ruhequartieren. Natürliche oder künstliche Änderungen in den physikalischen und chemischen Eigenschaften des Wassers (natürliche Verlandungen oder Durchbrüche, Damm- und Schwellenbauten, natürliche oder künstliche Eutrophierung von Seen, Verschmutzung von Gewässern durch Fabrik- und Hausabwässer) können gelegentlich stärkere Abwanderungen von Fischen bedingen.

Umweltbedingungen können, ebenso wie sie Abänderungen in den morphologischen Eigenschaften der Fische verursachen, auch deren biologische Eigentümlichkeiten beeinflussen und Umstellungen im Nahrungserwerb, Verschiebungen in der Lage der Laichplätze und selbst Änderungen in den Laichgewohnheiten der Fische hervorrufen und dadurch sowohl die Nahrungs- als auch die Laichwanderungen in mehr oder weniger großem Umfang abändern.

Umweltbedingungen können Laichwanderungen kontrollieren, mitbestimmen und mitauslösen. Äußere Reize sind für gewöhnlich keine primären Faktoren für das Zustandekommen der Laichwanderungen, sondern die Beantwortung dieses oder jenes Reizes oder Reizkomplexes durch den Fisch in der einen oder anderen Richtung hängt von dessen innerem Zustand ab und ist mitbedingt durch den Ausbildungs- und Reifegrad seiner Gonaden. Der gleiche Fisch z. B., der in der Jugend positiv rheotaktisch reagiert, zeigt das entgegengesetzte Verhalten, wenn er geschlechtsreif ist; für andere Arten gilt das umgekehrte. Dieser Fisch wandert in der Jugend oder in verlaichtem Zustand weit in kalte Meere hinein, geht aber zum Laichen in tropische oder subtropische Gewässer; jener wächst im warmen Wasser der Strandzone heran, sucht zum Laichen aber das kalte Wasser der Tiefe auf. Dadurch ist bereits gerechtfertigt und bedingt, daß bei der Schilderung der Laichwanderungen dem Laichgeschäft selber und den Geschlechtsverhältnissen der Fische — Heranwachsen, Eintritt der Laichreife und den damit verbundenen Änderungen der äußeren Gestalt und des physiologischen Verhaltens — ein weiter Raum gewährt wird.

Wir kennen noch viel zu wenig die Reizphysiologie der Fische ebenso wie das komplizierte Kräftespiel der Inkretstoffe im Fischkörper und seinen Gesamtstoffwechsel, um von hier aus alle Erscheinungen in den Fischwanderungen verstehen oder erklären zu können. Ich werde im Schlußkapitel<sup>1</sup> über die in dieser Richtung gemachten Versuche berichten. Sie sind nach meiner Ansicht noch weit vom Ziel entfernt. Aber ich glaube, selbst wenn wir genau wüßten, wie der Fisch in diesem oder jenem Ernährungszustand auf die verschiedensten Reize antwortet, so hätten wir das Rätsel der Fischwanderungen noch nicht gelöst. Es kommt noch ein rein psychischer, unbekannter Faktor hinzu, der dem denkenden Menschen, je nach seiner naturwissenschaftlichen, philosophischen oder metaphysischen Einstellung unbegreiflich, schwer erklärlich oder ganz selbstverständlich erscheint — ich habe hier solche Tatsachen im Auge, wie die, daß der Lachs seine Eier dort absetzt, wo Grundwasser hochkommt, in dem seine Eier die besten Entwicklungsmöglichkeiten finden, oder daß er, wenn irgendwie möglich, seinen Geburtsfluß wiederum zum Laichen aufsucht.

<sup>1</sup> Siehe zweiter Teil, Bd. VI der Ergebnisse.

Mit dem Wort „Instinkt“ ist hier nichts — wie meist — erklärt. Höchstens könnte man dieses Wort für den auf dem Boden der Evolutionstheorie stehenden Forscher besser klingend und „verständlicher“ machen, wenn wir diesen Begriff als eine Art phylogenetisches Gedächtnis deuten wollten, womit gesagt sei, daß in Instinkthandlungen sich das „Erinnern der Art“ an vergangene Generationen bis hinab in frühere erdgeschichtliche Perioden ausdrückt. Ähnliche Gedankenwege sind auch schon beschrritten worden. — Wenigstens fußen, ob bewußt oder unbewußt, die Erklärungsversuche für die Laichwanderungen, die annehmen, daß die Laichgewohnheiten und Laichplätze der betreffenden Art beibehalten werden, selbst wenn im Laufe der erdgeschichtlichen Veränderungen letztere weitgehend geändert und in ganz andere Bedingungen gebracht werden, auf solchen Gedankengängen. Die Macht der Gewohnheit und ein konservatives Verharren auf einmal eingeschlagenen Wegen könnten tatsächlich in manchen Fällen zur Erklärung ganz merkwürdiger und unter den jetzigen Umständen unfaßbarer Laichwanderungen mancher Fischarten herangezogen werden.

Ich bringe bei der Beschreibung der Wanderungen einzelner Fischarten solche Erklärungsversuche und betone hier, daß sie bis jetzt meist doch nur Arbeitshypothesen darstellen können und noch keine stichhaltigen Beweise für oder gegen sie erbracht sind, weil in den allermeisten Fällen unsere Kenntnis der Vorgeschichte der heutigen Fischfauna noch zu lückenhaft ist. Aber selbst dann, wenn dies nicht der Fall wäre, bleibt auch hier die Annahme, daß es ein solches „Erinnern der Art“ gibt, unbewiesen.

Sicher kann ein eingehendes Studium der fossilen Fischreste uns manchen Hinweis für ihre Verwandtschaft und für ihr jetziges Verhalten liefern. Aus Vergleichen zwischen der jetzigen Verbreitung der Fische und der früherer Erdperioden können wir gelegentlich wichtige Schlüsse ziehen; im großen und ganzen aber bedarf unsere Kenntnis in dieser Richtung noch starker Erweiterung und Vertiefung, um sichere Behauptungen aufstellen zu können. Ich beschränkte mich deshalb darauf, nur kurz die wichtigsten, sicher feststehenden paläontologischen Tatsachen zu erwähnen. Für den, der weitere Angaben und Zusammenstellungen sucht, verweise ich auf die Kompendien von JORDAN, DEAN, STROMER u. a. und auf die Arbeit von ARLDT.

Im allgemeinen habe ich mich von unbewiesenen Spekulationen ferngehalten, wenn ich gleich versuchte, hin und wieder die eine oder andere Erscheinung unter einem anderen, oft neuen, theoretischen Gesichtspunkte zu betrachten.

Außer den älteren Bearbeitungen der Wanderungen der Fische, wie z. B. der von M. DE SERRES, die heute meist nur noch historischen Wert haben, besitzen wir aus den letzten beiden Jahrzehnten zwei Zusammenfassungen über dieses Gebiet. Die Arbeit von GRACIANOW (1908) ist



russisch geschrieben und deshalb nur wenigen Leuten zugänglich; auch ich konnte sie nur im Referat benutzen. Eine gute, besser bekannte Zusammenstellung lieferte МЕЕК (1916). Sie war mir für die Bearbeitung mancher Kapitel sehr wertvoll, wenn ich ihr auch durchaus nicht allzu oft oder gar dauernd folgte, denn sie enthält manche theoretisch schematische Betrachtung, und dann ist die englisch geschriebene Literatur wohl ziemlich ausführlich benutzt, die anderssprachliche aber kommt häufig zu kurz.

МЕЕК hat schon in einem kurzen Essay (1915) betont, daß die altherbekanntesten Ausdrücke „anadrom und katadrom“, die ursprünglich nur für Flußfische angewandt wurden, in noch weiterem Sinne gebraucht werden müßten, wie dies GILSON (1908) vorschlägt. Das Aufsteigen von Fischen aus dem Unterlauf gegen die Quellgebiete, aus der Tiefe eines Sees zu den Ufern oder in Bäche, ist ebenso gut eine anadrome Bewegung, als das Zuziehen von marinen Fischen von der Hochsee oder von der Tiefe zu den Strandregionen. Aber nach seiner Ansicht kann der Begriff anadrom nicht angewandt werden für Wanderungen von Fischen, die mit oder gegen Meeresströmungen gehen. Das Triften von Eiern, Larven und Fischen mit Strömungen kann anadrom oder katadrom, oder keines von beiden sein und deshalb führt МЕЕК für diese oder ähnliche Arten von Wanderbewegungen die Ausdrücke „contranatant“ = gegen den Strom gerichtet und „denatant“ = mit dem Strome gehend, ein.

Sicher haben diese Wortbildungen den Vorteil, daß man sie sowohl für Fließgewässer, als für die Strömungen im Meere gebrauchen könnte. Sie sind aber nach meiner Ansicht bis zu einem gewissen Grade überflüssig, und ich habe es strikte vermieden, neue Termini *technici* einzuführen oder zu prägen. Deshalb kann ich mich auch mit den Vorschlägen von SMIRNOW (1924), die Wanderbewegungen und die Biologie der Fische in Formeln auszudrücken, nicht befreunden.

In der Anordnung des Stoffes folge ich im wesentlichen, wenn auch nicht ohne kleine Änderungen, der Systematik von D. S. JORDAN, *Fishes* 1925. Auf systematisch strittige Fragen bin ich selbstverständlich nicht eingegangen. Je nach dem Umfang nehme ich Ordnungen oder Unterordnungen, Familien, Gattungen oder nur einzelne Arten in Kapiteln zusammen. Aus redaktionellen Gründen muß leider die Gesamtarbeit auf zwei Bände verteilt werden. Da die Gesamtregister der einzelnen Bände Namen und Stichwörter sämtlicher Beiträge enthalten, gebe ich am Ende jeder Hälfte meiner Arbeit nur ein Verzeichnis der hierfür benutzten Literatur. Dies ist, um das Nachschlagen zu erleichtern, nach einzelnen Kapiteln geordnet. Größere Kompenden und Arbeiten, die öfter gebraucht wurden, als solche über physiologische Fragen, sind in einem besonderen Verzeichnis am Ende des zweiten Teiles zusammengefaßt.

Es war mein Bestreben, möglichst alle Arbeiten im Original einzusehen, jedoch mußte ich mich auch oft mit Referaten begnügen. Damit

hängt, abgesehen davon, daß unsere Kenntnis über die Wanderung der verschiedenen Gruppen und Familien ja ganz verschieden ist, zusammen, daß die eine Gruppe intensiver, als die andere durchgearbeitet wurde. Jedoch kommt hierfür noch ein anderer Grund in Betracht. Ein Fisch, wie der *Aal*, über dessen Biologie unsere Kenntnis nach so vielen Mühen als bis zu einem gewissen Grade abgeschlossen gelten kann, oder das Wandern der *Salmoniden*, daß ich zum Teil aus eigener Anschauung kannte, interessieren selbstverständlich mehr, als eine exotische Gruppe oder als eine Familie, über die unsere Ansichten gerade zur jetzigen Zeit eine Wandlung durchmachen — ich denke an den Hering — und man das Gefühl hat, daß das, was bisher als gesichertes Wissen galt, durch die Arbeiten der nächsten Jahre umgestoßen werden kann.

Was die Auswahl des angeführten Zahlenmaterials anbelangt, so war ich bemüht, immer mir zuverlässig erscheinende und neuere Daten zu bringen. Alle Angaben sind auf deutsche Gewichts- und Maßeinheiten umgerechnet, obgleich diese nicht gerade interessanten Arbeiten oft sehr zeitraubend waren. Ich hielt sie aber im Interesse eines raschen Vergleichs für nötig.

Einen großen Teil der amerikanischen Literatur (rund 400 Arbeiten) konnte ich durch das Entgegenkommen von H. B. WARD, University of Illinois, Urbana, Illinois, teils in der Institutsbibliothek, teils in seiner Privatbibliothek ansehen und im Winter 1926/27 gemeinsam mit meiner Frau exzerpieren. A. THIENEMANN, Plön und TH. SPITSCHAKOFF, Krakau, halfen mir mit russischer, E. EHRENBAUM und E. MOHR, Hamburg und H. MILNE, Swansea, mit englischer Literatur aus, die in München nicht vorhanden war. Ihnen allen sei auch an dieser Stelle bestens gedankt. Ebenso all den zahlreichen Kollegen und Kolleginnen, die mir auf meine Bitte hin Separatabdrücke ihrer Arbeiten überließen. Frl. E. EVERSBUSCH hatte die große Freundlichkeit, mir bei der Korrektur und Überarbeitung des Manuskriptes wertvolle Hilfe zu leisten. Frl. stud. rer. nat. S. EHRHARD war so liebenswürdig, mir verschiedene russische Arbeiten zu übersetzen bzw. zu exzerpieren. Beiden Damen bin ich für ihre Mitarbeit zu Dank verpflichtet.

## I. Cyclostomata (Marsipobranchii).

Die *Cyclostomen* unterscheiden sich systematisch, als auch biologisch, in zwei Gruppen, die:

*Hyperotretia* (*Myxinoideen*) und

*Hyperoartia* (*Petromyzontiden*). Erstere sind rein marine, letztere euryhaline-anadrome Fische oder reine Süßwassertiere.

Die *Hyperotretia* zerfallen in drei Familien: *Polistotrema*, *Myxine* und *Heptatrema* (*Bdellostoma*, *Eptatretus*, *Homea*), deren Verbreitung aus Abb. 1 ersichtlich ist. Ihre Biologie ist noch nicht genügend bekannt,

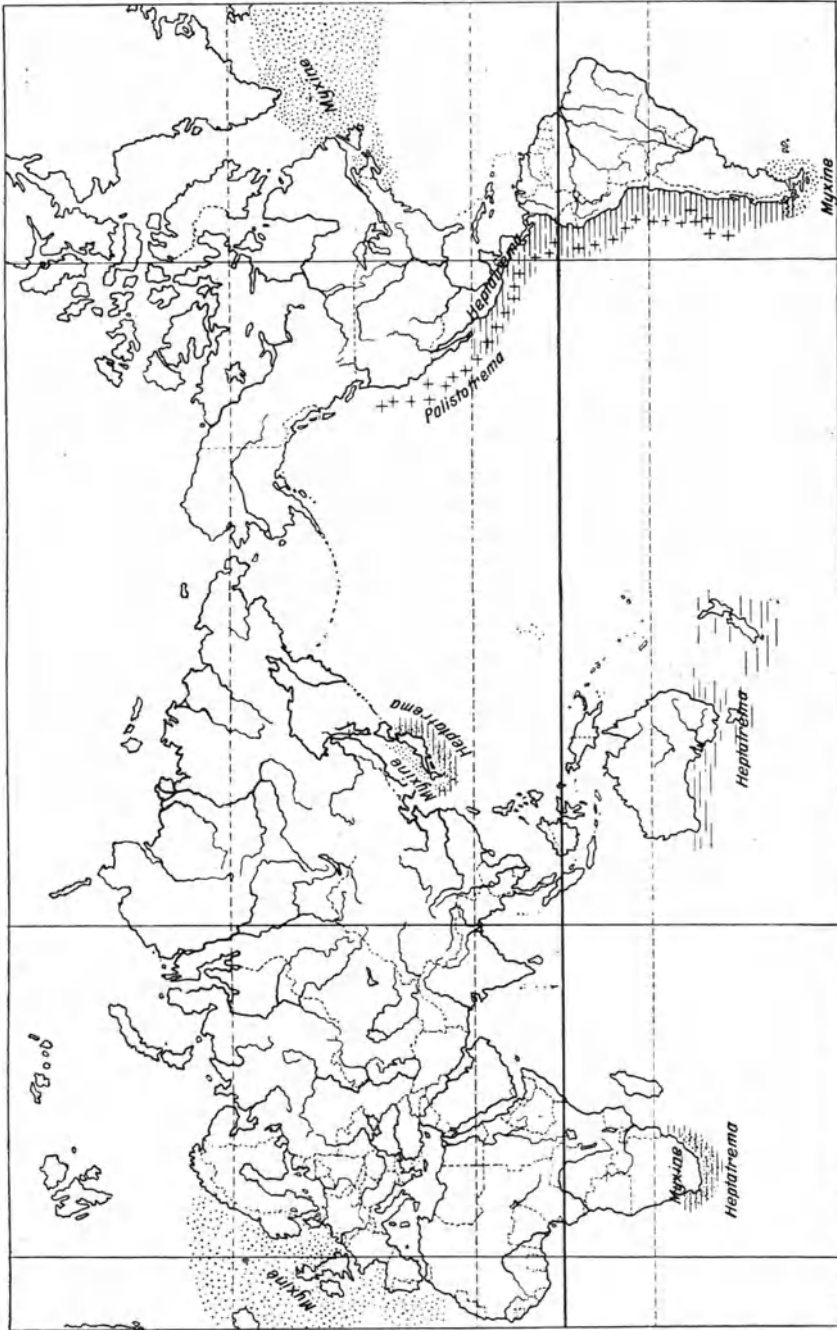


Abb. 1. Verbreitung der *Hyperotretia* (Myxinoideen) (Orig.).

auch nicht die der atlantischen Art *Myxine glutinosa* L. Diese ist in der Nordsee recht gemein, wird im östlichen Teile des Atlantiks angetroffen, wo sie im Norden häufiger vorkommt als im Süden, und findet sich an der Küste des amerikanischen Kontinents von Grönland bis zum Cape Cod. In der Nordsee ist ihr Hauptaufenthaltort in 25—100 m Tiefe auf weichem, schlammigem Boden; an der Küste von Norwegen geht sie, wo Grundströmungen vorhanden sind, bis zu 400 m hinab (RETZIUS); an der portugiesischen Küste wurde sie schon in 420 m Tiefe beobachtet (VAILLANT) und von der amerikanischen Seite wurde sie von GOODE und BEAN aus 1000 m emporgebracht. Sie zieht somit das tiefere Wasser vor.

*Myxine* stirbt unter eigentümlichen Veränderungen der Haut sehr rasch ab, wenn sie an die Wasseroberfläche emporgebracht wird, selbst dann, wenn das Hochziehen der in besonders konstruierten Fallen gefangenen Fische ganz langsam in Etappen aus 70 m Tiefe erfolgte (Experimente von PALMGREN). Der Grund dafür ist die höhere Alkaleszenz des Oberflächenwassers (von 15 m aufwärts); denn die Tiere gehen auch im Wasser aus der Tiefe ein, wenn dessen pH-Zahl von 7,4 auf 8,2 erhöht wird. Unter Berücksichtigung dieser Vorsichtsmaßregeln kann man aber *Myxine* im Aquarium halten; CUNNINGHAM konnte seine Tiere innerhalb von 6 Monaten jedoch nicht zum Fressen und Laichen bringen; die von PALMGREN nahmen tote Fische, — nach RETZIUS auch im Freien die Hauptnahrung von *Myxine* — laichten aber nicht.

Die großen ovalen Eier werden in Schnüren oder in Klumpen von je 15—20 Stück abgesetzt und wurden bisher immer nur aus etwas größeren Tiefen als solchen, die die obere Grenze für die Verbreitung von *Myxine* darstellen, gefischt. So erbeutete sie DEAN südlich von Neufundland in 180—270 m, JENSEN bei den Faröer in 220 m Tiefe. MEEK berichtet von einem dritten Fund aus dem Magen eines Heilbuttes. Aus den beiden ersten Funden, die über *Bryozoen*-Rasen (*Cellopora*) gemacht wurden, schließt MEEK, daß *Myxine* wahrscheinlich eine katadrome Laichwanderung nach größeren Tiefen ausführe und in der Nordsee nach den tieferen Stellen nordwärts wandere. Auf saisonelle Wanderungen deuten auch die Schwankungen in den Fängen von *Myxine*. Im Sommer werden die Fische z. B. an der Küste von Northumberland 2—5 km vom Lande ab, manchmal sogar noch näher gefangen, später 10—13 km weiter draußen. An anderen Stellen erbeutet man die Tiere von Mai bis August in 30—45 m, im September in 50—60 m Tiefe.

Die Laichperiode ist noch nicht sicher erkannt, scheint sich jedoch über das ganze Jahr zu erstrecken. Über die Art und Weise der Paarung<sup>1</sup> und Eiablage haben wir keine sichere Nachricht, denn die Angaben von PLATE und DOFLEIN sind aus Eifunden und anatomischen Tatsachen erschlossen und nicht beobachtet. Die Entwicklung erfolgt über ein

<sup>1</sup> CUNNINGHAM, RETZIUS, NANSEN und DEAN sehen *Myxine* als protandrisch-hermaphroditisch an. SCHREINER und auch COLE vertreten die Meinung, daß bei ihr ein Hermaphroditismus successivus verus vorliegt.

Larvenstadium, das sich bei einer Größe von 14—15 cm verwandelt (BEARD).

Von *Polistotremiden* ist am besten bekannt *P. (Bdellostoma) stouti* LOCK von der Westküste Nordamerikas, wo sie besonders häufig in der Monterey-Bai in 18—40 m Tiefe gefangen wird. Jedoch scheint sich dort ihr Aufenthaltsort bezüglich der Tiefe im Laufe des Jahres etwas zu ändern; weiter südlich hält sie sich hauptsächlich in 75, vereinzelt in 90 m auf, und WORTHINGTON verlegt ihr Hauptvorkommen in 80 m Tiefe. Tagsüber verhält sich *Polistotrema* ruhig, nachts ist sie lebhafter. Andere *Polistotrema*-Arten halten sich in flacherem Wasser, dicht unter Lande auf; so sah z. B. DEAN *P. burgeri* in Misaka (Japan) in 6—8 m Tiefe, ja selbst an den Steinstufen des Laboratoriums.

Die Eier und die Entwicklung von *Bdellostoma stouti* sind durch DOFLEIN und DEAN beschrieben worden. Erstere werden in der Montereybucht in Schleimklumpen zusammen mit dem Tier an der Angel erbeutet<sup>1</sup>. Sie bilden wie bei *Myxine* unregelmäßige Ketten und Klumpen von durchschnittlich 20 Stück und werden normalerweise in flachem Wasser von ungefähr 18—20 m Tiefe, 1,5—2 km vom Lande ab auf grobem, felsigem Boden gefunden. Es ist somit nicht ausgeschlossen, daß individuelle, nach dem Ufer gerichtete Wanderungen ausgeführt werden. Dabei kommt es, wie aus DOFLEINS Angaben geschlossen werden kann, zu einer Zusammenballung der Individuen an bestimmten Stellen. Die Laichzeit der *Polistotrema*-Arten erstreckt sich ebenfalls über das ganze Jahr (DEAN), vielleicht mit einem Ansteigen der Intensität im Frühjahr und Sommer.

Die *Hyperoartia* zerfallen heute in mehrere Gattungen, die zum Teil, wie z. B. *Bathymyzon*<sup>2</sup>, systematisch noch nicht sicher feststehen, während wir über die Biologie anderer, z. B. der drei auf der südlichen Halbkugel vorkommenden Genera noch recht wenig wissen. In der Benennung der verschiedenen Arten folge ich RAUTHER (1924), ohne damit eine Stellung für oder gegen die Richtigkeit derselben zu nehmen und habe in Abb. 2 die Verbreitung der einzelnen Gattungen eingezeichnet.

Nach ihrer Biologie können wir Süßwasserbewohner und euryhalin-anadrome Fische unterscheiden. Das Laichgeschäft findet immer im Süßwasser im Frühjahr oder Frühsommer statt und die marinen Formen beginnen bereits im Herbst und Winter mit ihrem Aufstieg zu den Laichplätzen. Alle Neunaugen entwickeln sich über eine blinde Larven-

<sup>1</sup> Daß aus diesem Umstand auf eine Brutpflege geschlossen werden darf, wie es DOFLEIN tut, scheint mir zu weit gegangen, da sowohl er als DEAN angeben, daß diese Eier häufig unbefruchtet sind und anscheinend spontan abgeben werden, wenn das Tier durch den Angelhaken oder durch das Aufziehen einen Schock bekommt. Die Fische geben auch auf andere starke Reize riesenhafte Schleimmengen und Eier ab.

<sup>2</sup> *Bathymyzon bairdii* wurde im Golfstrom in 1100 m Tiefe gefunden, nach CREASER und HUBBS syn. mit *P. marinus*.

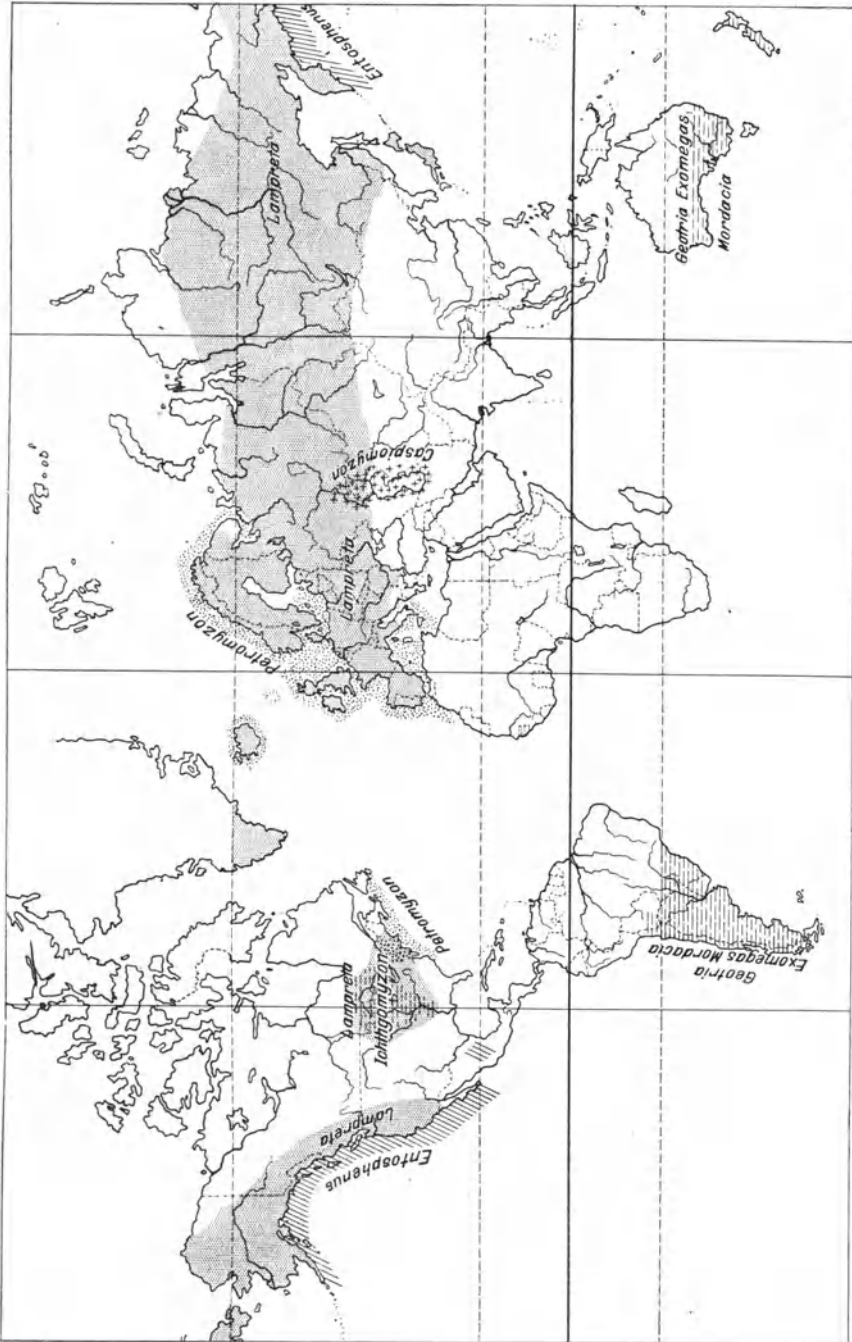


Abb. 2. Verbreitung der *Hyperoartia* (Petromyzontiden) (Orig.).

form, den *Ammocoetes*<sup>1</sup>, der in seinem Bau, als auch in seiner Lebensweise, wie von vielen Autoren betont wird, sehr viele Ähnlichkeiten mit *Branchiostoma* aufweist. Die Süßwasserneunaugen erreichen bereits im Larvenstadium ihre definitive Größe und nehmen in der Regel nach ihrer Verwandlung keine Nahrung mehr auf. Sie sindlichtscheue Schlammbewohner, Standfische, die nur kurz vor der Laichzeit kleine Wanderungen zu den Laichplätzen unternehmen. Die marinen Formen gehen während oder kurz nach der Verwandlung ins Meer, wo sie eine räuberische, halbparasitische, vagierende Lebensweise führen und nach Jahren zum Laichgeschäft wieder ins Süßwasser aufsteigen.

Die größte Art, *Petromyzon marinus* L. — bis 1 m lang — ist im Nordwestatlantik vom Weißen Meer bis nach Marokko verbreitet, einschließlich der Nordsee und der westlichen Teile der Ostsee und des Mittelmeeres und kommt auch an der amerikanischen Küste von Neufundland bis Cape Hatteras vor. In den nördlichen Teilen des Verbreitungsgebietes ist *P. marinus* häufiger als im Süden. Das Meerneunauge ist typisch euryhalin-anadrom, hat sich aber in verschiedenen Seen des Staates New York an einen dauernden Aufenthalt im Süßwasser angepaßt<sup>2</sup>.

Über das Leben des Meerneunauges sind unsere Kenntnisse noch dürftig. Es scheint im wesentlichen, genau wie alle anderen marinen *Cyclostomen*, eine räuberische Lebensweise zu führen; saugt sich an Fischen fest und frißt sich in diese ein. Besonders gern saugt es sich an Hundshaie (GUNNAR und KRÖYER), nimmt aber auch andere größere Fische, ja sogar an *Cetorhinus maximus* macht es sich heran. Außerdem findet man *Petromyzon* oft an Booten angeheftet. Ganz ähnlich lebt die Süßwasserform *P. marinus dorsatus*, sie richtet im Cayugasee z. B. besonderen Schaden unter den Cat Fish (*Siluriden*) an, und selbst der gepanzerte *Lepidosteus* wird mit Erfolg von diesem Neunauge angegriffen.

Im Meer scheint *P. marinus* weit umherzustreifen. Die jungen, eben verwandelten und ins Meer eingewanderten Exemplare begeben sich sofort in größere Tiefen; MEEK konnte ein 13 cm langes Stück am 25. November 1913 in 50 m Tiefe östlich der Tynemündung erbeuten. Die Tiefe, in der gewöhnlich *P. marinus* lebt, ist ungefähr 450 m; jedoch scheinen die Tiere im Frühjahr sich der Küste zu nähern und so werden sie gelegentlich vor der norwegischen Küste in Heringsnetzen gefangen. Ja selbst in oberflächlichen Wasserschichten wurden sie schon

<sup>1</sup> Die Metamorphose des *Ammocoetes* in das Neunauge wurde bereits im Jahre 1666 von dem Straßburger Fischer LEONHARD BALDNER beobachtet. Diese Tatsache geriet jedoch in Vergessenheit und wurde 1856 von A. MÜLLER wieder entdeckt und später von BENECKE (1880), KAHENSCHE (1890), BUJOR (1891), GAGE (1898), LOMAN (1912), WEISSENBERG (1926) u. a. näher untersucht.

<sup>2</sup> Diese Abtrennung von *P. marinus dorsatus* WILDER vollzog sich wahrscheinlich im Diluvium.

von „*Michael Sars*“ bei Neufundland festgestellt (GOODE), so daß eine pelagische Lebensweise sehr wahrscheinlich ist.

Die Tatsache, daß Neunaugen oft an anderen Fischen, Booten oder Triftmaterial festgesaugt sind, hat zu der Annahme geführt, daß sie sich wohl meist auch bei ihrer Laichwanderung durch Wanderfische passiv transportieren ließen, eine Ansicht, der auch noch JORDAN (1905) und MEEK (1916) zuneigen. Ich glaube aber, RAUTHER hat völlig Recht, wenn er sagt: „Es kann wohl kaum bezweifelt werden, daß die Wanderung stromauf von beiden Arten (gemeint ist *P. marinus* und *Lampreta fluviatilis*) im wesentlichen mit eigener Kraft ausgeführt wird, und daß der Transport durch größere Wanderfische höchstens gelegentlich vorkommt (vgl. GOODE 1883); schon die Tatsache der an vielen Orten beobachteten Masseneinwanderung der Flußneunaugen spricht in diesem Sinn“ (S. 659).

Eine ganze Reihe der Neunaugen sind sehr gute Schwimmer, auch *P. marinus*; ein von WILD (1903) im Neckar beobachtetes Exemplar „schwamm reißend schnell und gewandt“. Verschiedene Arten können auf ihren Bergwanderungen kleinere Schnellen und Fälle und Wehre überwinden, so besonders *L. fluviatilis* und *Entosphenus tridentatus*. Dabei können die Tiere sogar selbst längeren Aufenthalt außerhalb des Wassers in feuchter Umgebung ertragen, wie sie ja auch lebend in Körben auf den Markt kommen. Beim Überwinden von starken Strömungen ist das Saugmaul den Tieren von Vorteil dadurch, daß sie sich, um auszuruhen, an Steinen oder Holz festsaugen und nach einem Halt einen energischen Vorstoß machen und sich wieder festhalten.

Sehr anschaulich schildert SURFACE, wie *P. marinus dorsatus* Stromschnellen überwindet: „Nothing daunted, the Lamprey swims up just as far as possible by a tremendous effort, grasping a stone or other object so that he can not be carried downstream again, rests for a while and then, by a powerful bending and straightening of the serpentine body, a leap is made in the right direction and what is gained is saved by again fastening the mouth to a fixed object“ (S. 210). Vor größeren Fällen aber sollen die gleichen Tiere nach JORDAN (S. 495) sich mehrere Tage an Steinen festsaugen und dann, ohne den Versuch zu machen, den Aufstieg zu erzwingen, umkehren und weiter stromabwärts in geeignete Seitenbäche eindringen.

Sehr viele Angaben deuten darauf hin, daß die Neunaugen nur in der stärksten Strömung wandern, besonders ist dies bekannt vom Wolganeunauge (*Caspiomyzon wagneri*), das nach PRAWDIN nur an den Stellen stärkster Strömung in Flußmitte in die Fangreusen gerät. Ich kann mich deshalb auch nicht der Ansicht von LUBOSCH (1902) anschließen, „daß Flußneunaugen bei ihren Wanderungen nicht immer aktiv sind, und daß sie besonders in der Gezeitenzone durch Ebbe und Flut und Strömungen hin und her getragen werden“. Ich glaube vielmehr, daß sie entsprechend



ihrer stark rheotaktischen Einstellung, jeweils dem Ebb- und Flutstrom entgegenschwimmen und auf diese Weise, da ersterer durch die Strömung des ausmündenden Flusses unterstützt, der stärkere ist, nach und nach in den Fluß selber gelangen; wir werden das gleiche Verhalten noch bei anderen Fischen, z. B. bei Lachsen, kennen lernen.

Tagsüber führen alle Neunaugen ein verstecktes lichtscheues Dasein und auch während der Wanderung wird tagsüber an Steinen oder Holz festgesogen, geruht und nachts weiter gewandert. Es werden von einzelnen Arten recht bedeutende Strecken zurückgelegt. So steigen die Meerneunaugen in der Loire bis zu den Nebenflüssen Allier und Arroux auf (FERRY). Im Rhein drangen sie früher bis über Straßburg hinauf vor (BALDNER); heute sind sie oberhalb von Mainz sehr selten, und der beste Kenner des Oberrheins, LAUTERBORN, erwähnt nur drei Exemplare — je ein Stück 1902 bei Speyer, 1909 bei Rheinau im Elsaß und 1918 oberhalb von Mannheim; vereinzelt Exemplare sind noch aus der Enz, dem Neckar bis Heilbronn und dem Main bis Würzburg (früher bis Bamberg) bekannt. Im Wesergebiet werden gelegentlich Meerneunaugen in der Aller angetroffen (DOOSE). Die Elbe aufwärts gelangen sie ins Havelgebiet und selbst bis nach Böhmen (BENECKE). Im Po dringt *P. marinus* bis zum Tessin vor, und im Rhônegebiet steigen die Fische in der Isère bis nach Savoyen auf. Die Süßwasserform dringt ebenfalls weit bergwärts vor, bis ihr stärkere Wasserfälle ein unüberwindliches Hindernis entgegensetzen (GAGE, SURFACE, DEAN und SUMNER, COVENTRY).

Die Meerneunaugen scheinen sich jedoch in den verschiedenen Gegenden ihres Verbreitungsgebietes in bezug auf die Wanderstrecken verschieden zu verhalten, so geben SMITT und MEEK für Norwegen bzw. für Schottland an und HUSSAKOFF für Long Island, daß sie nie weit in den Fluß einwandern. Zwei Möglichkeiten bleiben zur Erklärung dieser Unterschiede offen. Entweder haben wir biologische Rassen vor uns oder die aus dem gebirgigen Skandinavien und aus dem hügeligen Schottland kommenden Flüsse haben eine zu starke Strömung und unüberwindliche Hindernisse, so daß die Fische nicht höher hinauf gelangen können.

Wie schon erwähnt, geschieht das Hochwandern meist aus eigener Kraft. Das gleiche dürfte für das Heranziehen aus dem Meere zu den Flußmündungen gelten. Für *P. marinus dorsatus* im Cayugasee geben MEEK, SURFACE und COVENTRY an, daß der Anmarsch teils aktiv, teils passiv durch Anheften an größere Fische und Fahrzeuge erfolge.

*Lampreta fluviatilis* und ihre nächsten Verwandten steigen anscheinend etwas höher hinauf als *P. marinus*, doch sind keine genauen Angaben über die oberste Grenze der Bergwanderung vorhanden. Im Rheingebiet gehen die Flußneunaugen sicher bis nach Basel, in den Neckar und den Main hinauf — hier bis Bamberg — und in die Mosel bis nach Merzig. Aus der mittleren Elbe, mittleren Oder und Weichsel werden gelegentlich Massenanfänge gemeldet.

*Entosphenus tridentatus* steigt in die Flüsse der nordamerikanischen Westküste von Kalifornien bis zur Beringstraße auf. Über Wanderstrecken sind mir keine Angaben bekannt.

Neben diesen euryhalin-anadromen Arten beherbergen die Flüsse und Bäche der nördlichen Halbkugeln noch eine Reihe reiner Süßwasserformen, die mehr oder weniger Standfische sind.

Leider ist in der Systematik der ganzen Gruppe noch eine ziemliche Verwirrung und deshalb sind die verwandtschaftlichen Beziehungen der verschiedenen Formen noch unklar. BERG und LOMAN z. B. sind überzeugt, daß synonym mit *Lampreia fluviatilis* folgende Formen sind: *L. omalii* (Belgien), *L. japonicus* (Japan), *L. dentex* (Jenesseimündung), *L. aurea* (Alaska, Yukon), *L. ernsti* (Amurmündung), *L. nigricans* und *L. argenteus* (Osten von Nordamerika) und wahrscheinlich auch *L. cibarius* (Westküste von Nordamerika) und *L. spadiceus* (Mexiko). Weiter werden von diesen Autoren als identisch angesehen *L. planeri* (Europa), *L. branchialis* (Europa, westliches Nordamerika), *L. wilderi* (Nordamerika), *L. mitsukurii*<sup>1</sup> (Japan), *L. reissneri* (Amurgebiet) und *L. kessleri* (Tomsk). Merkwürdigerweise aber erkennt LOMAN *L. fluviatilis* und *L. planeri* als zwei getrennte Spezies an, obgleich schon von WAJGEL und SCHNEIDER die Identität beider behauptet wurde. Diese wurde durch eingehende vergleichende Untersuchungen von WEISSENBERG, LAUTERBORN und RAUTHER festgestellt, und beide Formen als zwei verschiedene Biotypen der gleichen Art erklärt, die sich nur solange sie noch nicht völlig reif sind, durch die Form ihrer Rückenflossen, Bezahnung und sekundäre Geschlechtsmerkmale voneinander unterscheiden. CONTRONEI (1927) sieht in *L. fluviatilis* eine biologische Rasse von *L. planeri*, die im Begriffe steht, eine neue Art zu bilden, während *P. marinus* dieses Stadium schon erreicht hat.

Erschwert wird die Zuteilung der verschiedenen Formen zu bestimmten Arten durch die wechselnde Größe der gleichen Art an verschiedenen Fundplätzen. *L. planeri* mißt z. B. bald 7—14 cm (LOMAN), bald 13—19 cm (WAJGEL); *L. mitsukurii* kommt nach HATTA in zwei Formen „Mayor“ und „Minor“ (8—14 cm) nebeneinander vor. (Erstere sprechen CREASER und HUBBS 1925 als geschlechtsreife *L. japonica* an.)

Es soll hier nicht die Richtigkeit der verschiedenen Ansichten erörtert werden, sicher ist auf jeden Fall, daß die oben genannten Formen, ob Arten oder ob Rassen, recht nahe miteinander verwandt sind — wenngleich HUBBS (1925) *L. wilderi* und *L. japonica* als *Entosphenus appendix* bzw. *E. japonica* aus diesem Kreis herausnimmt — und wir können feststellen, daß die *L. fluviatilis*-Gruppe eine nördliche zirkumpolare Verbreitung hat, die sich südlich in Eurasien bis ungefähr zum 35° nördl. Br. und in Amerika bis über den Wendekreis hinaus erstreckt.

Biologisch verhalten sich alle die größeren Formen dieser Gruppe sehr ähnlich. Sie führen im Meere eine halbparasitische räuberische Lebensweise genau so wie *P. marinus*. Der Darm von *L. fluviatilis* ist dann meist von Gewebsfetzen und Fischrogen angefüllt (BENECKE, ROBERTSON, WAJGEL, WEISSENBERG); daneben wird aber auch Kleintiernahrung — Crustaceen, Würmer, Fischbrut — und gelegentlich auch Aas genommen (BLOCH, LUBOSCH). Bei der Nahrungssuche ziehen die Neunaugen an-

<sup>1</sup> Auch nach REGAN 1911 (Ann. Mag. Nat. Hist. 7) ist *L. mitsukurii* synonym mit *L. planeri*.

scheinend ziemlich umher; so streichen sie z. B. vor dem Aufsteigen in die Flüsse der Ostsee längs der pommerischen Küste entlang und fressen dabei mit Vorliebe die Heringe in den Netzen an. Genaueres ist über den Meeraufenthalt dieser Formen nicht bekannt.

Das Laichgeschäft aller *Hyperoartia* vollzieht sich im Süßwasser an sandigen oder noch öfter an mit Geröll bedeckten Stellen, wo ziemlich starke Strömung und klares Wasser vorhanden sind<sup>1</sup>.

Der Einstieg der euryhalin-anadromen Formen erfolgt immer schon eine beträchtliche Zeitspanne vor der Laichreife, jedoch ist der Reifegrad häufig recht verschieden. In gleichem Maße, wie sich die Gonaden entwickeln, wird der Darm zurückgebildet, unterliegt einer weitgehenden Atrophie und wird schließlich zu einem dünnen Strang. Zu gleicher Zeit bilden sich die sekundären Geschlechtscharaktere aus und der Gesamtkörper erfährt eine Längenreduktion. Diese beträgt nach den Untersuchungen von COTRONEI bei im Tiber aufsteigenden *L. fluviatilis* 3,8 bis 4 cm.

Der Zeitpunkt des Aufstieges ist für die verschiedenen Arten ungefähr gleich; im Süden findet er meist etwas eher statt wie im Norden. Alle Neunaugen wandern in Scharen; nur von *P. marinus* gibt NAU an, daß er paarweise oder höchstens zu vieren wandere. Sicher dringt auch das Meerneunauge bereits im Herbst in die Flüsse ein. VIEIRA sah in Portugal die Fische im Dezember und Januar im Fluß, FERRY beobachtet sie in der Loire anfangs April. Im Oberrhein werden sie im Mai oder der ersten Junihälfte gefunden (LAUTERBORN); in Hameln kommen die Tiere im Mai und Juni auf den Markt (WITTMACK), und YARRELL beobachtete sie anfangs Mai im Severn.

*P. marinus dorsatus* beginnt im Cayugasee bereits im April sich den Flußmündungen zu nähern. Auf den Laichplätzen erscheinen die ersten Fische gegen Ende Mai, und bis Ende Juni konnten welche beim Nestbau beobachtet werden. Dieser erfolgte auf einer über 1 km langen und 25 m breiten Flußstrecke, die im Durchschnitt 50 cm tief war, aber auch bis zu 1½ m tiefe Löcher aufwies und wo der Boden felsig und mit Schotter überdeckt war. Die Nester selber wurden nur an Schnellen angelegt (COVENTRY).

*L. fluviatilis* beginnt den Aufstieg sicher schon im Dezember; in Ostpreußen währt das Eindringen in die Haffe und Flußmündungen bis zum Januar (BENECKE). Weiter westlich scheint der Aufstieg sogar schon früher anzufangen, denn nach WITTMACK werden die Fische in Oldenburg bereits von August bis September gefangen. LAUTERBORN beobachtete aufsteigende Flußneunaugen im Rhein bei Ludwigshafen anfangs Oktober. Aus den Angaben von WITTMACK läßt sich z. B. für die

<sup>1</sup> Bei GROTE, VOGT und HOFER (1909) findet sich die Bemerkung, daß *P. marinus* auch an sandigen Stellen an der Meeresküste laiche; ich sehe jedoch in der ganzen Literatur keine Bestätigung dieser Angabe.

Elbe das Wandertempo ungefähr erkennen. In Hamburg werden Flußneunaugen im Herbst erbeutet, bei Magdeburg von Oktober bis März und in Torgau im Mai und Juni. In Schweden erscheinen nach LÖNNBERG die Flußneunaugen an den Flußmündungen von September bis Januar, nach SMITT von September bis Oktober.

Briefliche Mitteilungen von DERBY an EVERMANN und GOLDSBOROUGH berichten, daß *L. aurea* im Yukon in großen Scharen im April erscheint und unter dem Eis aufwärts zieht.

Das Wolganeunauge *Caspiomyzon wagneri* beginnt seine Wanderung im September. Die Tiere ziehen scharenweise an Stellen mit stärkerer Strömung, bis im November und anfangs Dezember das Eis die Wanderung stoppt (PRAWDIN). KAWRAISKY hat durch Markierungsversuche im Wolgadelta die Durchschnittswandergeschwindigkeit dieser Neunaugen mit 10 km pro Tag festgestellt. Es gelangen somit die Fische, die im September ihre Wanderung beginnen, im Februar zu ihren Laichplätzen in der mittleren Wolga.

Die verschiedenen Bachneunaugen erscheinen erst kurz vor dem Laichgeschäft an kiesigen Stellen in klaren Bächen. In diesem Zusammenhang sei auf eine auffällige Erscheinung im Auftreten von Fluß- und Bachneunaugen hingewiesen. Beide Arten treten jahrelang in bestimmten Flüssen und Bächen massenhaft auf, um dann für mehrere Jahre völlig zu verschwinden. V. D. WENGEN (1871) berichtet über ein zweimaliges massenhaftes Erscheinen in der mittleren Oder, dort wo 20 Jahre kein Flußneunauge gefangen worden war. Später machte GLOEDE (1880) an einem anderen Ort die gleiche Beobachtung und führte das massenhafte Erscheinen auf hohen Wasserstand zurück, eine Erklärung, gegen die sich LUBOSCH wendet, ohne aber eine bessere dafür zugeben.

Die Laichzeit von *P. marinus* fällt in das späte Frühjahr oder in den frühen Sommer, z. B. in der Loire in die zweite Hälfte vom Mai (FERRY), im Rhein Ende April (BALDNER), in Norditalien in den Frühling (PANIZZA), in Skandinavien von Mai bis Juni (SMITT) und auf Long Island in die zweite Maihälfte (HUSSAKOFF). *P. marinus dorsatus* laicht vom 1. bis 25. Juni (COVENTRY).

Etwas früher laichen gewöhnlich die *Flußneunaugen*, mancherorts beginnen sie bereits im Februar, z. B. im Kurischen Haff; am häufigsten findet das Laichgeschäft von März bis anfangs Mai statt, kann sich aber stellenweise auch erst im Mai und Juni abwickeln. Örtliche Temperaturverhältnisse werden wohl ausschlaggebend für seinen Beginn und Verlauf sein.

Das *Bachneunauge* laicht ebenfalls, je nach den verschiedenen Gegenden zu recht verschiedenen Zeiten. Das Laichgeschäft vollzieht sich in Deutschland von März bis Juli (WITTMACK, BENECKE, NESTLER, LAUTERBORN) im Norden meist etwas früher als im Süden; in Holland, je nach den Witterungsverhältnissen von Ende März bis Anfang Juni, in der

Hauptsache aber im April (LOMAN), in der Schweiz von Ende Mai bis Anfang Juni (FATIO) und in Nordirland im März und April (GULLIVER).

*L. wilderi* laicht im Cayuga- und Seneca-Seegebiet im Mai, im Lincoln Park Mitte April (DEAN und SUMNER).

Nach HATTA vollzieht sich das Fortpflanzungsgeschäft von *L. japonica* in der Nähe von Sapporo von Ende Mai bis Anfang Juni, von *L. mitsukurii major* im April und von *L. mitsukurii minor* etwas früher.

Die Laichzeit von *Entosphenus tridentatus* fällt in den Juni.

Über die Temperaturen, bei denen gelaicht wird, sind nur wenig Angaben bekannt. COVENTRY maß für *P. marinus dorsatus* 23° C, DEAN und SUMNER für *L. wilderi* 16—17° C.

Auf den Laichplätzen erscheinen immer die Männchen zuerst und beginnen mit dem „Nestbau“. Er scheint bei allen Neunaugen sehr ähnlich vor sich zu gehen. Die „Nester“ sind meist ovale oder runde Vertiefungen, deren Längsachse mit der Strömungsrichtung zusammenfällt; man findet sie häufig hinter einem oder umgeben von mehreren dickeren Steinen. Die Größe der Laichgruben schwankt selbstverständlich mit der Größe der Art und kann beim Meerneunauge 50—200 cm, beim Flußneunauge 30—60 cm, bei dem Bachneunauge 20—25 cm im Durchmesser erreichen.

Die Ansichten über den Bau und den Zweck dieser „Nester“ gehen stark auseinander. Einige Beobachter sehen in ihm eine planvolle überlegte Handlung, so vor allem die älteren Autoren; sie berichten immer wieder, daß die Fische mit Überlegung Steine zu einem Damm oder Wall auf türmen, wobei sie sich bei dem Transport eines größeren Steines gegenseitig unterstützen. Neuere Autoren konnten sich von einer planvollen Zusammenarbeit nicht überzeugen. Eine solche ist ja schon schwer vorstellbar, wenn sich, wie dies GAGE beobachtet hat, bis 1200 Tiere auf einem Laichplatz herumtreiben.

Aus den Beobachtungen von DEAN und SUMNER, YOUNG und COLE, COVENTRY, HOFER, HUSSAKOFF und LAUTERBORN gewinnt man den Eindruck, daß die Laichgruben mehr zufällig entstehen. Die Fische finden sich meist in kleinen Klumpen (4—12 Stück) an der gleichen Stelle — häufig, wie besonders REIGHARD betont, schon an einer natürlichen Vertiefung — zusammen und saugen sich hier an Steinen an. Sie höhlen dann, teils durch ihr „Wedeln“ mit dem Schwanze, teils dadurch, daß sie Steine und Kiesel an denen sie festgesogen sind, loslösen und mit ihnen vorübergehend bachabwärts treiben, eine Grube aus.

In der Grube erfolgt auch die Laichablage, der eine Art von Kopulation vorausgeht. Das Männchen ergreift das an einem Stein festgesaugte Weibchen beim Nacken, schlingt sein Hinterende um dasselbe, wodurch beide Genitalöffnungen genähert werden und führt 2—3 Sekunden vibrierende Bewegungen aus. Die „Kopulation“ wird öfters wiederholt (nach LEONHARDT bis zu 10mal). Zu einer inneren Befruchtung kommt es aber sicherlich nicht (MÜLLER, VEJDOVSKY, OWSJANNIKOW, GAGE, DEAN und SUMNER).

Bei den fortpflanzungsfähigen *L. planeri* und *L. fluviatilis* zeigen die beiden Geschlechter eine entgegengesetzte Krümmung der postanaln Körperabschnitte, abwärts beim Männchen, aufwärts beim Weibchen. Bei erstem zieht sich die Schwanzflosse als niedriger Saum bis zum After hin, bei letzterem dagegen erhebt sie sich hinter dem Anus als gesonderte Afterflosse.

Das vordere Ende der 2. Rückenflosse trägt, ebenso wie ein Hautbezirk vor dem After, gallertige weiche Wülste. Die Urogenitalpapille des Männchens ist zu einer Art Penis verlängert (LOMAN, RAUTHER, WEISSENBERG, LAUTERBORN). Ähnliche Laichcharaktere zeigen *L. mitsukurii* (HATTA) und *L. wilderi* und *Ichthyomyzon concolor* (REIGHARD und CUMMINS u. a.). Bei *Lampreta japonica* soll merkwürdigerweise das penisartige Spritzrohr des Männchens fehlen (HATTA). Das Männchen von *P. marinus* trägt vom Nacken bis zur ersten Rückenflosse eine dicke, 7—20 mm hohe Hautfalte, das Weibchen eine ähnliche vom After bis zur Schwanzflosse.

Die Geschlechtsziffer ist bei den einzelnen Arten wechselnd, meist überwiegen die Männchen und für *L. wilderi* geben DEAN und SUMNER Männchen : Weibchen = 5 : 1 an. Bei *Entosphenus tridentatus* sind unter den erst aufsteigenden Exemplaren  $\frac{4}{5}$  Männchen, zur Zeit des Hauptaufstieges die Hälfte. Da die erst ankommenden Tiere höher hinaufsteigen, so trifft man in den höher gelegenen Stellen mehr Männchen, während tiefer unten in manchen Nestern sogar die Weibchen überwiegen können.

Die ausgestoßenen Eier<sup>1</sup> kleben zunächst an Steinen und Sand fest, später sind sie frei. Die Larven von *P. marinus* sollen bei 18—23° C in 7—8 Tagen schlüpfen.

Nach dem Laichgeschäft sterben die Neunaugen ab. Nur für *P. marinus dorsatus* gibt COVENTRY an, daß er verlaichte Exemplare habe zum See zurückgehen sehen, und auch FERRY will Ende Juni vereinzelte *P. marinus* auf der Meerwanderung beobachtet haben. Es ist aber nicht bekannt, was dort aus den Tieren wird. Auf jeden Fall spricht auch der Zustand der Gonaden — es wird nur eine Eigeneration gebildet — für ein einmaliges Laichen.

Das Larvenleben dauert für die verschiedenen Arten und wohl auch für die gleiche Art an verschiedenen Orten ungleich lang. Wenn der Dotter aufgezehrt ist, schwimmt die Larve kurze Zeit umher und wühlt sich dann in Schlamm ein, wo sie ein lichtscheues Dasein führt. Das „Querder“ stadium dürfte für *L. planeri*  $3\frac{1}{2}$  Jahre dauern, und nach einem weiteren Jahr ist der Fisch geschlechtsreif. Die Verwandlung vollzieht sich gewöhnlich bei einer Größe von 15—18 cm, jedoch müssen auch, wie die Messungen von LOMAN zeigen, schon kleinere *Ammocoetes* sich verwandeln. Die Metamorphose dauert nach BENECKE von August bis Januar, nach NESTLER von Juni bis September und Oktober. Ungefähr die gleichen Verhältnisse findet SCHAFFNER für *L. wilderi*, während OKKELBERG für diese Art einen 5jährigen Lebenszyklus beobachtete. Bei *Ichthyomyzon* dauert das Larvenleben sogar  $6\frac{1}{2}$  Jahre und das Tier wird im 7. Jahr geschlechtsreif (OKKELBERG, HUBBS).

Die Bachneunaugen, *L. planeri*, *wilderi*, *mitsukurii* und *Ichthyomyzon*, erreichen während des Larvenlebens bereits ihre definitive Größe. Wäh-

<sup>1</sup> Angaben über Eizahl sind mir folgende bekannt: *L. planeri* 1000, *L. fluviatilis* 24 000—40 000 (WEISSENBERG), *L. wilderi* 860 (DEAN und SUMNER).

rend der Verwandlung wird sowohl die Körperlänge als das Gewicht vermindert und der Darmtraktus zu einem unwegsamen Strang zurückgebildet. Das fertige Tier nimmt keine Nahrung mehr auf. Nur KAMMERER, SCHREITMÜLLER und JÜRGENS geben an, daß sie Bachneunaugen 1—2 Jahre in Gefangenschaft gehalten haben und daß diese sich mit Regenwürmern, Schnecken, kleinen Tieren und Fröschen füttern ließen und sogar 4 cm an Körpergröße gewonnen hätten.

Über das Larvenleben der Flußneunaugen ist nur wenig bekannt. Allem Anschein nach lebt die Larve, wie der Querder des Bachneunauges, und ihre Verwandlung vollzieht sich ebenfalls noch im Süßwasser bei einer etwas kleineren Länge als die des Bachneunauges — bei 12 bis 15 cm — (BENECKE, RAUTHER, LÉGER<sup>1</sup>, WEISSENBERG). Während oder direkt nach der Metamorphose wandern die Fische zum Meer. BENECKE fand Flußneunaugen, die offenbar auf der Abwanderung waren, mit noch nicht völlig ausgebildetem Saugmund im April in den Zuflüssen des Kurischen Haffes. Weitere Funde von abwandernden Neunaugen (12 cm lang) sind aus der Unterelbe vom Mai bekannt, und 17—21 cm lange, völlig metamorphosierte Exemplare wurden in der Nordsee am Strande von Norderney im Juli erbeutet (WEISSENBERG).

Im Donauebiet ist möglicherweise *L. fluviatilis* rein fluviatil geworden. RAUTHER ist wenigstens gewillt, den Fund eines völlig verwandelten 20 cm langen Exemplares bei Munderkingen in Württemberg so zu deuten, und nach WITTMACK kommt das Flußneunauge auch in Kärnten vor.

Aus der verschiedenen Größe der aufsteigenden Flußneunaugen schließt SMITT, daß die Zeitdauer, die der Fisch im Meer zubringt, schwankt. WEISSENBERG (1926) hält es für möglich, daß *L. fluviatilis* nach einem Jahr wieder in den Fluß zurückkehrt.

Die Larve von *P. marinus* ist wahrscheinlich *Ammocoetes bicolor*. Ihre Biologie ist noch wenig bekannt. Sicher metamorphosiert sie bei geringerer Größe als die der *Lampreten*. SMITT gibt eine Größe von 7,6—15 cm an. Nach VIEIRA schlüpft die Larve im Januar oder Februar, wächst im ersten Jahr auf 12—16 cm, metamorphosiert und wandert im Sommer oder Herbst des folgenden Jahres ab. Auch MEEK nimmt eine Abwanderung im zweiten Jahre an.

Die Larven von *P. marinus dorsatus* verlassen nach 3 Wochen das Nest und graben sich 2—4 cm tief in den Schlamm ein. Wann sie abwandern, ist unbekannt.

Unbekannt ist auch die Dauer des Aufenthaltes von *P. marinus* im Meer; die Süßwasserform bleibt 3 Jahre im See.

Die Neunaugen der südlichen Halbkugel sind zum weitaus größten Teil marin-anadrom. Besonders interessant sind die *Geotria*-Arten, die

<sup>1</sup> LÉGER: Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 179. 1924.

zum Teil durch die Bildung eines großen Kehlsackes (Lymphraumes) von noch umstrittener Bedeutung charakterisiert sind. Bei einigen von ihnen schiebt sich zwischen das *Ammocoetes*-Stadium und das den Kehlsack tragende(?) geschlechtsreife Stadium, das „*Macrophthalmia*“- und „*Velasia*“-Stadium ein. Die *Velasia*-Form von *G. australis* soll nach den mir nicht ganz sicher erscheinenden Angaben von DENDY und OLLIVER — sie stützen sich zum Teil auf Aussagen der Eingeborenen — im Oktober (also im Frühjahr) schwarmweise in die Flüsse Neuseelands einwandern und im Dezember mit Kehlsack zum Meer zurückkehren.

## II. Elasmobranchii.

Die *Elasmobranchier* bilden eine sehr alte Klasse, die bis zum Devon und selbst bis zum Silur zurückreicht und früher weit artenreicher war als heute. Die mit ihnen verwandten *Ostracodermen* haben das Carbon nicht mehr erreicht, wohl aber die *Arthrodiren*; die *Acanthoden* sind im Perm ausgestorben. Den fossilen Funden nach zu urteilen haben wir unter den ausgestorbenen Ordnungen sowohl Süß- als Salzwasserfische; möglicherweise machten sogar einige anadrome Wanderungen. Jedoch muß man bedenken, daß damals die Meere wahrscheinlich geringeren Salzgehalt hatten, und ein Übertritt vom Ozean in den Fluß leichter war und sicher häufiger vorkam. Unsere heutigen *Elasmobranchier* sind mit verschwindenden Ausnahmen marine Tiere, die sich in zwei Ordnungen:

*Plagiostomi* und *Holocephali*

gliedern.

### a) Plagiostomi.

Die *Plagiostomen* zerfallen wiederum in zwei Unterordnungen:

*Selachii* = Haie,

*Batoidei* = Rochen.

Die Haie (ungefähr 170 Arten) sind zum großen Teil ausgesprochene Raubfische, wenn auch gerade die größten Formen, die die größten Fische überhaupt darstellen, Planktonfresser sind, und sich die Grundhaie im wesentlichen von Bodentieren, seltener von Fischen nähren. Die meisten von den größeren Arten haben eine sehr weite Verbreitung und viele sind Kosmopoliten der Weltmeere; andere wieder sind in einzelnen Meeren häufiger als in anderen, und einige, besonders Bodenhaie, haben nur eine lokale Verbreitung. Die Haie bevölkern alle Tiefen des Meeres von der Oberfläche bis zu mehreren tausend Metern, die Mitte des Ozeans als auch die Uferregionen. Am häufigsten sind sie in tropischen Meeren, wo wir auch die größten Arten antreffen. Aber auch typische Kaltwasserformen, wie z. B. *Laemargus borealis*, sind bekannt. Ich gehe auf die Tiergeographie der Haie und die sich daraus ergebenden Zusammenhänge und Spekulationen nicht ein und verweise auf die Zusammenstellung von ENGELHARDT.

Die meisten Haie, besonders die pelagischen, streifen weit umher; ihre Wanderungen sind abhängig von den Wanderbewegungen der Beutetiere, aber sie werden auch kontrolliert durch den Geschlechtsinstinkt. Für die meisten Arten, besonders für die tropischen, sind die Wanderungen im



einzelnen noch nicht bekannt, da sie, besonders soweit es sich um Hochseetiere handelt, schlecht kontrollierbar sind. Andererseits wird nur selten auf die eine oder andere Art von Haien und dann auch nur in gemäßigten Meeren eine kommerzielle Fischerei getätigt, da den Haien als Nutzfische wenig Interesse gewidmet wird. Ich will deshalb auch die Wanderbewegungen der Haifische mehr kursorisch besprechen, da ein genaueres Eingehen auf all die einzelnen Arten sich nicht verlohnt; denn im Prinzip sind die Laichwanderungen anadrom und von tieferen Meeresteilen nach flacheren Ufern oder von den offenen Ozeanen nach den Kontinentalsockeln gerichtet.

Sehr viele von den Haien, besonders die benthonischen, sind lebendig gebärend; andere legen große Eier, die meist mit einer hornigen Schale versehen sind und durch Haftfäden an Wasserpflanzen, Korallen und Steinen festgeheftet werden; andere setzen die Eier auf den Boden ab. Nur wenige Arten, z. B. *Laemargus borealis*, der Eishai, haben schalenlose Eier; bei diesen Formen sollen die Eier im freien Wasser befruchtet werden. Alle anderen Haie und auch die Rochen haben eine innere Befruchtung, wobei das Männchen das Weibchen umschlingt und sein Myxopterygium, das als Samenüberträger dient, in die Kloake des letzteren einführt. Die Begattung findet meist im Herbst und Winter statt, das Gebären der Jungen oder Schlüpfen der Eier fällt in den Frühjahr oder Sommer, ist jedoch bei den tropischen Arten nicht eng an eine Jahreszeit gebunden. Wie bereits erwähnt, sind die Haie im großen ganzen Salzwassertiere, nur einige dringen in Flußmündungen und in Flüsse ein (vgl. Abb. 3).

Haie, die kaum oder wenig wandern sind die reinen Küstenformen, z. B. die *Centracionidae* der chinesischen, japanischen, malayischen und australischen Küste. Alle sind typische Strandbewohner, die sich zwischen den Korallenbänken umhertreiben. Über die Lebensweise der *Tiefseehaie* wissen wir noch zu wenig, um aus diesen Angaben zu sehen, ob und in welchem Umfang Wanderungen ausgeführt werden.

Die primitivsten Haie *Hexanchus (Notidanus) cinerius* und *H. criseus* leben im Mittelmeer und im Atlantik und gehen in große Tiefen hinunter. Letztere Art dringt gelegentlich westlich bis nach Kuba und nordöstlich bis nach Großbritannien vor. *Chlamydoselache anguinea* ist ein Bewohner großer Tiefen, wird aber auch bei Japan, bei Madeira, bei den Azoren und gelegentlich an der norwegischen Küste gefunden.

Die Katzenhaie *Scylliidae* sind meist kleinere Bodenfische, sowohl des Litorals als des Abyssals; am bekanntesten sind *Scyllium (Scylliorhinus) canicula* und *S. catulus*. Sie werden bis zu 800 m Tiefe hinab gefunden und wandern im Spätsommer und Herbst gegen die Küste, wo die Paarung und Eiablage stattfindet. So ist z. B. der Katzenhai vom Sommer bis Dezember an der Küste von Cornwall sehr häufig. Die Art *S. profundorum* geht tiefer und wird im Atlantik in 1600 m gefunden.

Das nächst verwandte Genus *Crossorhinus* ist an den Küsten Australiens und Japans verbreitet, andere nah verwandte Formen, *Cephaloscyllium*-Arten, in Kalifornien, Chile, Australien und Japan. Diese „Swell-



Abb. 3. Verbreitung der Selachier in süßen Gewässern „Gestrüchelt“ (nach ENGELHARDT).

Sharks“ füllen ihren Magen mit Luft und lassen sich an der Oberfläche treiben.

*Lamna cornubica* ist sowohl in Alaska und den Kadjakinseln, als auch in Japan als Hauptfeind der Lachse gefürchtet. Er kommt auch auf beiden Seiten des Atlantiks vor, nähert sich auch der Küste und dringt gelegentlich ins Kattegat und in die Ostsee ein. Er ist einer der raschesten und räuberischsten Haie. Mit Vorliebe greift er Thunfische, größere Makrelen-Arten und große Knorpelfische (*Pristis*) an, lebt aber auch von kleineren Fischen und *Cephalopoden*.

*Alopias vulpes*, der Seefuchs oder Drescher, ist sowohl im Atlantischen- als Pazifischen- und Indischen-Ozean heimisch und dringt in Scharen jeden Sommer in die Nordsee ein. Er folgt den Schwärmen von Heringen, Sardinen und Sprotten, gelegentlich anscheinend auch denen der Delphine.

Der planktonfressende Riesenhai *Cetorhinus (Selache) maxima* vom Nordatlantik bevorzugt hier den Golfstrom; er ist selten im Mittelmeer, besucht aber auch gelegentlich die nördlichen und auch die südwestlichen Teile der Nordsee, in neuerer Zeit ist er auch bei Australien festgestellt und im Stillen Ozean südlich bis zur kalifornischen Küste beobachtet worden. Den Namen „Basking Shark“ hat er daher, daß er sich gerne an der Wasseroberfläche in der Sonne treiben läßt (to bask = sich sonnen). JORDAN sagt von ihm: „It is a dull sluggish animal . . . almost as inert as a sawlog, often floating, slowly southward in pairs in the spring.“ Die Eiablage erfolgt anscheinend innerhalb der kontinentalen Sockel. Im Frühjahr besucht er regelmäßig die irische Küste, jedoch ist nicht sicher bekannt ob er dort laicht.

Der größte Hai *Rhinodon typicus* (15—20 m lang) ist vorwiegend ein Bewohner der warmen Meere und ähnelt in seiner Lebensweise stark *Cetorhinus*. Er streift sowohl bei Ceylon, am Kap der Guten Hoffnung als bei Florida, Chile, Kalifornien und Japan umher.

Unter den *Carchariidae* (Menschenhaie) haben wir eine Reihe von Formen, die ins Süßwasser gehen. So dringt *C. zambesiensis* vom Meer aus bis 200 km den Sambesi aufwärts vor; *C. japonicus* steigt in japanische Flüsse, *Ch. gangeticus* in den Ganges ein, und *C. nicaraguensis* hat sich völlig ans Süßwasser gewöhnt; er lebt in dem Nicaraguasee und seinen Zuflüssen. *C. (Odontaspis) littoralis* an der atlantisch amerikanischen Küste und *C. (O.) taurus* im Mittelmeer sind Bewohner der Küste. Wieder andere, wie der gefürchtete Menschenhai *C. (Prionace) glaucus* sind typische Hochseetiere und im ganzen Äquatorialzirkel verbreitet. Sie dringen von da aus aber weit nördlich und südlich vor; so erscheint der Blauhai gelegentlich in vereinzelt Exemplaren an der Westküste Großbritanniens und Irlands und gelangt, wenn auch selten, in die Nordsee. Allem Anschein nach werden auf diesen Wanderungen die Jungen (alle *Carchariidae* sind lebendig gebärend) abgesetzt.

*Laemargus borealis* (*Somniosus microcephalus*), der „Grönland“- oder „Eishai“ der Deutschen oder der „Sleeper“ oder „Gurry-Shark“ der Engländer kommt sowohl auf der Hochsee als in Küstennähe vor. Von seinen nördlichen Wohngebieten stößt er auf der europäischen Seite ziemlich regelmäßig bis zur englischen Küste und in die Nordsee, vor Amerika bis nach Cape Cod vor. Im pazifischen Kanada und in Alaska wird er sehr oft in Ufernähe angetroffen und dort ist er besonders dadurch bekannt, daß er sich in Menge vor den Lachskonservenfabriken einfindet, um den Abfall aufzufressen. Auf der Hochsee wurde er schon beobachtet, wie er in Rudeln vereinigt Walfische angriff.

*Acanthias vulgaris*, der Dornhai ist im Nordatlantik und in der Nordsee recht häufig, kommt aber auch vor der amerikanischen Küste, im Südatlantik (Kap der Guten Hoffnung) und im südlichen Pazifik vor. Die Begattung erfolgt im Herbst; und im Frühjahr und Frühsommer, wenn die Jungen geboren werden, findet man die Weibchen an bestimmten Stellen der Küste oft in Scharen zusammen; an der schwedischen Küste sind z. B. solche scharenweise Ansammlungen von *Acanthias*-Weibchen aus 6—8 m Tiefe bekannt. Auch ich erinnere mich, daß man in Helgoland im Sommer vom Haifischangeln fast nur Weibchen, die entweder gerade geboren hatten oder kurz vor dem Gebären standen, an Land brachte. Die 22—25 cm großen Jungen werden im Sommer sowohl an der skandinavischen, als dänischen, als deutschen, als englischen Nordseeküste in 4—6 m Tiefe angetroffen. Sie bleiben in Küstennähe bis zum nächsten Sommer, ziehen dann im folgenden Winter, sich in Scharen zusammenhaltend, nach der Tiefe, um laichreif wieder in Küstennähe zu erscheinen. Das gleiche oder sehr ähnliche Verhalten zeigen *Musteliden* z. B. *Mustelus vulgaris* und *Galeiden* z. B. *Galeus* (*Galeorhinus*) *canis*. *Centrina salviani* gelangt vom Mittelmeer und der Biskajasee gelegentlich bis nach der Südküste Englands. Die Hammerhaie, *Zygaenidae* (*Sphyrnidae*), ziehen schlammigen Grund als Aufenthaltsort vor, kommen jedoch gelegentlich auch in oberflächliche Wasserschichten und besonders vor Häfen an die Küsten.

Die *Pristiophoriden* leiten zu den Rochen über, die durch dorsoventral abgeflachten Körper charakterisiert sind. Entsprechend ihrer Form sind sie mit Ausnahme von *Myliobatis* und *Mobula* Bodentiere und schlechte Schwimmer. An den Stellen der Küsten und Meere, wo eine intensive Fischerei auf *Gadiden* und *Plattfische* betrieben wird, geraten sie oft in die Trawls, und deshalb sind wir über einige Arten relativ gut unterrichtet.

*Rhina* (*Squatina*) *squatina*<sup>1</sup> ist Kosmopolit; den Winter verbringt diese Art im tiefen Wasser und geht im Frühjahr in flachere Meeresabschnitte, um dort zu laichen, wobei sie gelegentlich auch in Binnenmeere,

<sup>1</sup> ENGELHARDT nimmt an, daß unter diesem Namen mehrere Arten gehen.

wie in die Nordsee, eintritt und z. B. an der ostfriesischen Küste gefunden wird.

Unter den *Pristiden* haben wir eine Reihe von Vertretern, die in das Brackwasser und in das Süßwasser eindringen, so z. B. *Pristis perotteti*, der im Gambiafluß schon 200 km oberhalb der Mündung angetroffen wurde. Andere Süßwasser-*Pristiden* finden sich im Ganges und Mississippi.

Das Genus *Raja* ist kosmopolitisch, im Norden aber häufiger. Die Arten, die mehr flachere Meere bewohnen, führen ausgesprochene Laichwanderungen im Frühjahr und Sommer nach den Küsten aus. Die in der Tiefe lebenden Formen werden im Sommer ebenfalls in flacheren Meeresteilen getroffen. *R. clavata* kommt im Ostatlantik von Trondhjem bis Madeira vor und besiedelt sowohl die Nordsee, das Kattegat, den Sund und die westlichen Teile der Ostsee, als das Mittelmeer und das Schwarze Meer; sandige, schlammige Stellen werden bevorzugt. Die Jungen schlüpfen im Sommer in Küstennähe und bleiben dort besonders vor den Flußmündungen bis zum Winter, dann wandern sie zusammen mit älteren und auch jüngeren, noch nicht fortpflanzungsfähigen Tieren nach der Tiefe, um im nächsten Frühjahr wieder küstenwärts anzusteigen. *R. radiata* — von Grönland und Spitzbergen bis nach Rußland verbreitet und in der Nordsee häufig — geht im Winter bis zu Tiefen von 500 m. Noch größere Tiefen suchen *R. circularis* und *R. fullonica* (700 bis 1000 m) und *R. abyssicola* (bis 3000 m, Golf von Bengal) auf. *R. fullonica* wird im Frühjahr und Sommer gelegentlich auch in der Nordsee gefangen.

Auch die lebendig gebärenden Genera *Myliobatis*, *Trygon* und *Torpedo* setzen ihre Jungen meist in flacherem Wasser ab. *Myliobatis* und *Mobula* sind planktonische, pelagische Tiere geworden. Sie erreichen oft gewaltige Dimensionen und schwimmen und schweben mit dem flügelartig verbreiteten Körper weite Strecken. *M. aquila* ist im Atlantischen und Stillen Ozean weit verbreitet und wandert gelegentlich bis zu den britischen und norwegischen Küsten.

Regelmäßig läßt sich auch *Trygon pastinaca* im Herbst in der Nordsee und an den britischen Küsten sehen. Andere *Trygoniden* besuchen das Brack- und selbst das Süßwasser z. B. *Trygon (Dasyatis) sabina* die Flußmündungen und Flüsse von Florida und wird auch im Munroe Lake (JORDAN und EVERMANN) gefunden. Zwei weitere Vertreter von zwei verwandten Gattungen *Ellipesus* und *Paratrygon* haben sich in Venezuela, Kolumbien und Guyana an dauernden Süßwasseraufenthalt angepaßt.

#### b) Holocephali.

Die *Holocephalen* legen oft beträchtliche Wanderstrecken zurück. *Chimaera monstrosa* ist kein eigentliches Bodentier, aber auch kein guter Schwimmer; sie verbringt im Nordatlantik den Winter außerhalb der

kontinentalen Sockel und wandert dann ins Mittelmeer ein und dringt nach dem Südatlantik bis zum Kap der Guten Hoffnung vor. Im Frühjahr und Frñhsommer nähern sich die Fische dann wieder Europa und Amerika. Ihre Hauptmenge wandert gegen den Ostatlantik, und regelmäßig treten die Tiere im Sommer westlich und nördlich von Irland und Schottland und vor Norwegen, gelegentlich auch in der Nordsee, auf. Ihre Eier (Abb. 4) werden an der norwegischen und schottischen Küste angetrieben, und junge *Chimaeren* wurden schon im Faröersund in 1000 m Tiefe und bei Irland in 600 m Tiefe gefunden. Im Nordostatlantik sollen auch die Jungen bleiben bis sie die Reife erlangt haben, um sich dann bei den Wanderungen zu beteiligen. Die sommerlichen Züge nach dem Norden dürften Laichwanderungen sein, wenn auf der anderen Seite auch

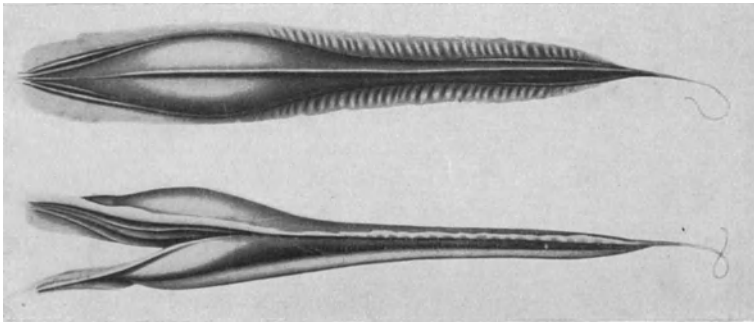


Abb. 4. Eier von *Chimaera* (nach B. DEAN: *Chimaeroid fishes and their development*. Carnegie Instit. Washington 1906).

nicht gelegnet werden kann, daß dabei *Chimaera* stark den Heringschwärmen nachzieht, und z. B. in Japan diesen bis an die Flußmündungen folgt.

Im Atlantischen Ozean treffen wir noch auf beiden Seiten *Chimaera affinis*, im Norden bis zu 400 und 2000 m Tiefe. *Ch. vaillanti* wird am Kap der Guten Hoffnung beobachtet. Von den pazifischen Arten *Ch. mitsukurii* und *Ch. phantasma* (Japan), *Ch. purpurescens* (Japan und Hawaii), *Ch. ogilbyi* (Australien) und *Ch. colliei*<sup>1</sup> (Westküste Nordamerikas) hat DEAN die Entwicklung der letzteren Art untersucht und die Eier massenhaft bei Puget Sound in 12 m Tiefe (eines in 120 m) gefunden. Die Jungen gehen mit 10 cm sofort ins tiefere Wasser, wo sie bis zu 600 m Tiefe hinabsteigen.

Die anderen Genera *Rhinochimaera* (Indischer Ozean und japanischer See), *Harriotta* (Nordatlantik) und *Callorhynchus* (südlicher Pazifik und Antarktis) sind biologisch kaum bekannt.

<sup>1</sup> Nach ENGELHARDT haben wir wahrscheinlich diese „Arten“ als Unterarten von *Ch. monstrosa* anzusehen.

Außer diesen saisonellen Wanderungen machen sehr viele *Elasmobranchier* auch kleinere tägliche Wanderungen, besonders die Formen, die eine nokturne Lebensweise führen; sie liegen tagsüber träge am Boden und steigen nachts in höhere Wasserschichten auf.

### III. Proostei.

Die *Teleostomii*, Fische mit endständigem Maul sind heute weitaus die zahlreichsten. Für unsere Zwecke genügt es, wenn wir sie in die primitiven *Proostei* und in die eigentlichen *Teleostei* gliedern. Die erste Gruppe umfaßt:

*Chondrostei*, *Holostei*, *Crossopterygii*, *Dipnoi*.

Ihr Ursprung reicht bis zum Carbon und Devon zurück, und ihre jetzige Artenzahl und Verbreitung sind beschränkt; so kommen die beiden ersteren Unterordnungen nur auf der nördlichen, die beiden letzteren nur auf der südlichen Halbkugel vor. Alle sind sicherlich, mit Ausnahme der *Chondrostei*, als Relikte aufzufassen, die sich im Süßwasser in beschränkter Artenzahl und auf beschränktem Areal durch den Wechsel erdgeschichtlicher Umwandlungen gehalten haben. Die *Chondrostei* sind artenreicher, sie kommen sowohl im Süßwasser als im Salzwasser vor und zeigen ausgesprochene anadrome Laichwanderungen.

#### a) Chondrostei.

Von den *Chondrostei* ist die Familie der *Polyodontidae* relativ wenig bekannt, obwohl *Polyodon spathula* (Spoonbill oder „shovel-nose sturgeon“) im südlichen und mittleren Mississippigebiet von Minnesota und Wisconsin bis Louisiana und Texas oft in Massen gefangen wird und seine Eier zur Kaviarbereitung dienen<sup>1</sup>. Nach FORBES und RICHARDSON ist der Fisch, der bis 70 kg schwer werden kann, ein Kleintier- und Planktonfresser; Entomostraken machen 80 vH seiner Nahrung aus.

Über die Laichablage ist nichts bekannt. Die bis jetzt beobachteten jüngsten Stadien sind 12—15 cm lang (zit. nach FORBES und RICHARDSON). KOFOID fing am 5. Mai 1899 bei Meredosia ein 13 kg schweres, frisch verlaichtes Weibchen „moving down stream“. Nach Angaben der Fischer soll das Laichgeschäft in der Tiefe stattfinden, obgleich die Gründe für diese Angaben nicht ersichtlich sind (FORBES und RICHARDSON, S. 20). MEEK gibt, wohl auf Beobachtungen KOFOIDS fußend, an, daß *Polyodon* von März bis Juni die Flüsse aufwärts wandere, um zu laichen.

Die asiatischen *Polyodontidae* z. B. *Psephurus gladius* aus dem Yang tse Kiang und Hoangko, der bis 6 m lang werden soll, sind biologisch noch fast unbekannt.

<sup>1</sup> Nach FORBES und RICHARDSON schwankt die jährliche Ausbeute im Mississippital zwischen 450 000 kg und 1 125 000 kg, wovon rund 4500 kg zu Kaviar verarbeitet werden.

Die eigentlichen Störe, *Acipenseriden*, sind alle anadrom und wandern zum Laichen, soweit es sich um marine Arten handelt zum Strand oder in die Flüsse auf, soweit sie dauernd im Süßwasser leben, von Seen und größeren Flüssen an seichtere Stellen oder in kleinere Zuflüsse. Alle Störe bewohnen die nördliche, gemäßigte oder subarktische Zone und ihr Verbreitungsgebiet, das sich weitgehend mit dem der Neunaugen deckt, reicht nördlich bis zum 70. und südlich höchstens bis zum 30.<sup>o</sup> nördl. Br. Die meisten Arten sind Bodenfische, die gefräßig kleinen Tieren (Würmern, Molusken, Krebsen, Insektenlarven) nachstellen; die größeren<sup>1</sup> gehen aber zur Fischnahrung über.

Die Systematik der Störe kann noch nicht als endgültig bezeichnet werden. Erschwert wird die Feststellung und Biologie einiger Arten dadurch, daß sie erstens stark zu Variationsbildung<sup>2</sup> neigen und zweitens, daß sich die verschiedenen Arten des gleichen Wohngebietes gar nicht selten miteinander kreuzen (GOLOWATSCHOW, GRIMM, ARNOLD, ANTIPA, KOWALEWSKY, OWSJANNIKOW und WAGNER, GÜNTHER, LÖNNBERG). Für unsere Betrachtung ist diese Tatsache um so unangenehmer, als erstens Beobachtungen, die an eine Art angestellt sind, willkürlich auf andere übertragen werden, und weil andererseits die gleiche Art sich an verschiedenen Örtlichkeiten verschieden verhalten kann.

Fast in ihrem ganzen Verbreitungsgebiet waren die Störe früher weit zahlreicher als jetzt. Ihr Zurückgehen hat seinen Grund teils in der starken Nachstellung<sup>3</sup>, teils in der Verunreinigung der Flüsse, wodurch ihre Laichplätze verschlammten und die empfindliche Brut getötet wurde.

In Abb. 5 findet sich eine Aufzählung der bekanntesten jetzt lebenden Störarten; aus ihr sind auch die Verbreitungsgebiete zu ersehen. Hinzu kommen noch die *Pseudoscaphirhynchus*-Arten aus Zentralasien.

*A. sturio* (bis 80 kg schwer) lebt meistens am Boden des Meeres, ohne jedoch direkt rein benthonisch zu sein. Im Frühjahr nähert er sich der Küste, steigt in die Flüsse auf und laicht dort je nach der geographischen Lage derselben von März bis Juli. Besonders *A. sturio* hat durch Überfischung und Flußverunreinigung sehr stark gelitten und ist in manchen Flüssen, die er früher besuchte, z. B. in der Themse voll-

<sup>1</sup> *A. huso*, *stellatus* und *gueldenstaedtii* fressen in der unteren Donau sehr viele Karpfen, im Kaspischen Meer folgen sie den Heringsschwärmen und dort werden sie auch an mit Fischen beköterten Langleinen in 150—200 m Tiefe gefangen.

<sup>2</sup> GRIMM konstatiert, daß der Sterlet, nachdem er durch Kanäle in die nördliche Düna gelangt war, dort innerhalb 40 Jahren eine kurze Schnauze und einen höheren Rücken erhalten hat, und daß sich auch der Geschmack bedeutend geändert hat, so daß er heute dem Wolgasterlet vorgezogen wird.

<sup>3</sup> Sowohl das Fleisch der meisten Arten gilt, besonders geräuchert, als Delikatesse und weiter liefern die Störe den besten Kaviar. Die Kaviarproduktion beträgt jährlich ungefähr im Kaspischen Meer und der Wolga 3 600 000, in Amerika 1 350 000 kg.



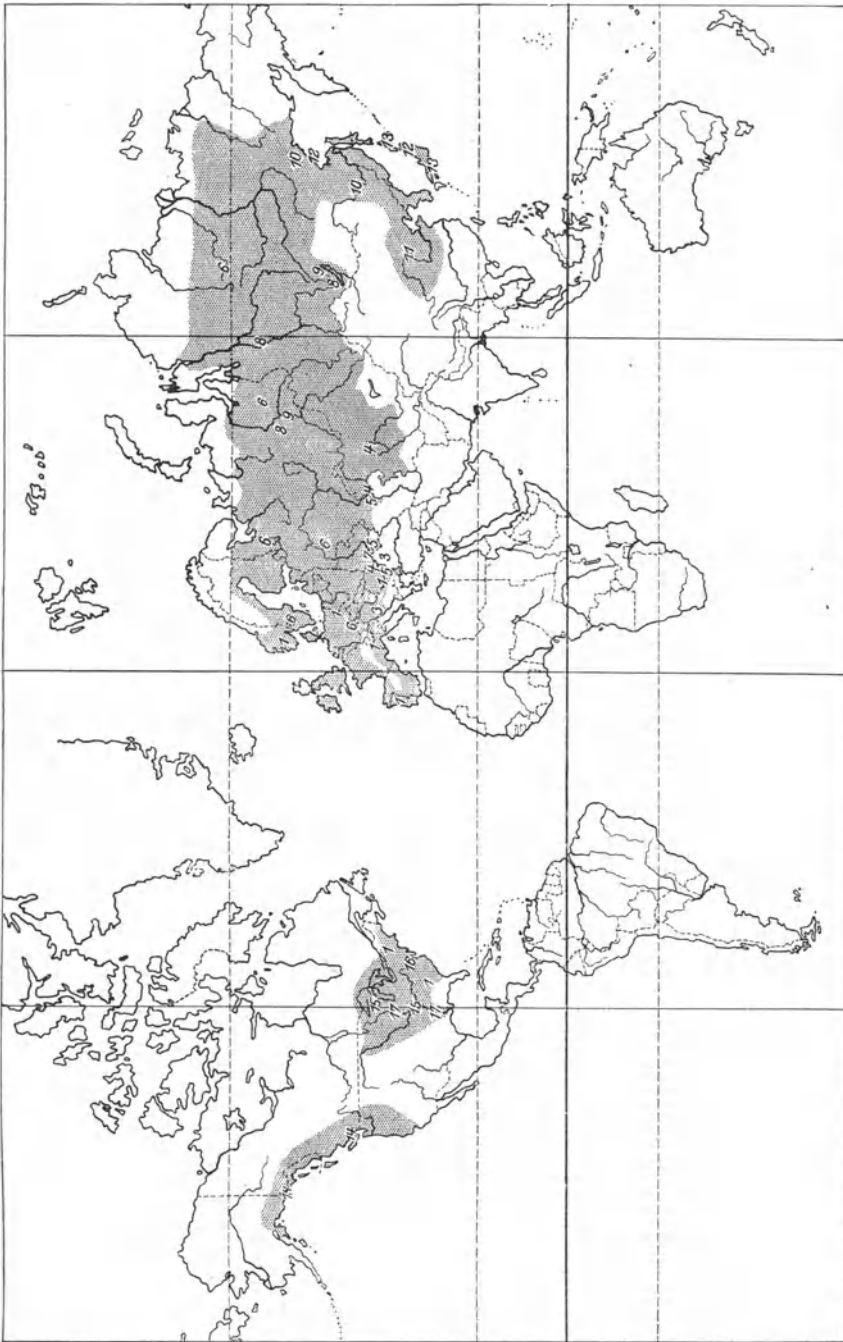


Abb. 5. Verbreitung der Gattung *Acipenser*. 1. *A. sturio*, 2. *A. naccarii*, 3. *A. stellatus*, 4. *A. gneidustaeetii*, 5. *A. huso*, 6. *A. ruthenus*, 7. *A. glaber*, 8. *A. stenorhynchus*, 9. *A. bearii*, 10. *A. schrenki*, 11. *A. sinensis*, 12. *A. micadoi*, 13. *A. kikuchii*, 14. *A. transmontanus* u. *A. medirostris*, 15. *A. rubicundus*, 16. *A. brevitrostris*, 17. *Scaphirhynchus platyrhynchus*.

kommen verschwunden. Mit der Verunreinigung der Flüsse hängt anscheinend auch zusammen, daß die Wanderstrecken, die beim Aufstieg zurückgelegt werden, verschieden sind und früher meist größer waren als jetzt; jedoch besitzen wir über diesen Punkt noch keine vergleichenden Untersuchungen. Bald geht die Wanderung hoch hinauf, bald kaum aus der Brackwasserzone heraus. Vor den deutschen, französischen, englischen und skandinavischen Flüssen z. B. in den Wattenmeeren erscheint *A. sturio* von Dezember bis Februar. Im Rhein steigt er nicht mehr regelmäßig, selten bis Mainz hoch und oberhalb davon ist er ein äußerst seltener Gast<sup>1</sup>. In der Weser geht er bis zum Zusammenfluß der Fulda und Werra, in der Elbe, Oder und Weichsel steigt er höher und erreicht manchmal die Moldau und Breslau. In Frankreich hat heute die Seine keinen regelmäßigen Störzug und auch in der Loire zeigt sich der Fisch nur vereinzelt, in der Gironde jedoch findet alljährlich noch ein verhältnismäßig zahlreicher Aufstieg statt (ROULE). Im Po ziehen Störe bis nach Turin; im Tiber gehen sie in neuerer Zeit nicht mehr über Rom hinaus, laichen aber noch in kleinen Zuflüssen des Mündungsgebietes. Im Severn werden Störe bis Shrewsbury beobachtet.

Im Schwarzen Meer hält sich *A. sturio* nach ANTIPA dauernd im Meere auf, ohne jemals in die Donau zu wandern und zu laichen. „Er wandert dort nicht, laicht im April und Mai mit anderen Störarten zugleich auf den Sandbänken in der Nähe der Küste vor den Donaumündungen<sup>2</sup>.“ An der Ostküste von Amerika haben im Delaware-River DEAN (1893) und BORODIN (1925) neuere Beobachtungen über den Störzug angestellt. In der Nähe der Mündung gehen die Fische in Schulen oder Schwärmen von 30—40 Individuen bei Tag und bei Nacht, gewöhnlich bei Beginn der Flut bergwärts (ältere Angaben berichten, daß der Zug hauptsächlich nachts erfolgt). Zuerst kommen unreife Fische (Cowfish); diese gehen am weitesten stromaufwärts. Zwei Wochen später — meist auf den gleichen Tag, kommen für ein bis zwei Tage die in der Nähe der Beobachtungsstelle (Delaware City) laichenden Fische (Runners). Später aufsteigende Fische sind meist verlaicht (Slunkers). Nach

<sup>1</sup> 1878 stellt NOLL einige ältere Daten über die Störwanderung im Rheingebiet zusammen. Danach steigt der Stör nur bei Hochwasser hoch hinauf, während er sonst mehr in der Nähe der Mündung bleibt. 1575 und 1591 wurden, wie Bilder im dortigen Rathaus zeigen, 157 bzw. 170 Pfund schwere Störe bei Schweinfurt gefangen. Von einem Fang aus dem Jahre 1862 zeugt ein ausgestopftes Stück in Karlstadt. 1856 wurde der letzte Stör bei Würzburg und 1847 bei Frankfurt gefangen. Im Rhein war der Fang noch im 19. Jahrhundert ergiebig. Die Fangzeit war Mai bis August, meist aber Juni und Juli.

<sup>2</sup> Ein Laichen von Stören (Art wird nicht genannt) im Salzwasser hatte bereits 1871 KNOCH im Asowschen Meer festgestellt, ohne daß seine Beobachtungen beachtet wurden, und auch VOLKMANN (1893) gibt an, daß nach Aussagen der Uralkosaken *A. huso* und andere Störarten im Meer laichen bezweifelt aber die Tatsache.

BORODIN erscheinen im Delaware die Fische am 23. April, die beste Fangzeit ist der Mai und im Juni hört der Fang auf.

Die Laichplätze liegen im rasch fließenden Wasser auf steinigem, sauberem Grund, am liebsten am Ufer, nur wenn dieses verschmutzt ist, in der Strommitte. Die Temperatur auf den Laichplätzen maß BORODIN mit 13,3—13,7° C.

Die Laichzeit ist recht verschieden, sie beginnt bei Delaware City am 1. Mai und dauert oft nur 3—4 Tage (DEAN); BORODIN dagegen beobachtete laichende Fische vom 10. bis 22. Mai und stellte fest, daß sie im Oberlauf etwas später als im Unterlauf laichen. In italienischen Flüssen fällt die Laichzeit von Ende März bis Anfang Juni.

Während der Laichablage wird ein Weibchen von mehreren Männchen begleitet, von diesen heftig bedrängt und zur Seite geschoben. Das Geschlechtsverhältnis auf den Laichplätzen findet BORODIN: Weibchen: Männchen = 10—20:90—80, glaubt aber selber, daß es durch selektive Fangmethoden — die kleineren Männchen gehen an den Flußmündungen durch die Netzmaschen — zugunsten der Männchen verschoben ist. Die verlaichten Fische zeigen häufig Kratzwunden und abgescheuerte Stellen am Bauche oder dieser ist blutrot gefärbt, da sich die Tiere an Steinen, als auch aneinander aufreiben.

Die 2 mm großen Eier werden an Steinen oder Holz abgesetzt und bei 16—18° C ist ihre Brütungsdauer 7 Tage. Die Brut bleibt nur einige Wochen in der Nähe des Laichplatzes und geht dann nach dem Meer (BORODIN). Nach ROULE halten sich die jungen Störe in der Litoralzone auf, um sich von da später weiter zu verbreiten. Die z. B. in der Gironde erzeugten jungen Störe bleiben zuerst im Gascognischen Golf und zerstreuen sich später bis zum englischen Kanal hin. D'ANCONA beobachtete junge Störe im ersten und Anfang ihres zweiten Lebensjahres in den Unterläufen der Flüsse und in der Nähe der Flußmündungen, wo sie sich hauptsächlich von *Gammarus* und *Palaemonetes* ernähren. Das Wachstum der Störe ist sehr langsam und die im Delaware aufsteigenden Laicher sind nach BORODIN 15—20 Jahre alt<sup>1</sup>.

Die verlaichten Tiere (Slunkers) gehen zur See zurück; wann und wie oft ein erneuter Aufstieg erfolgt, bedarf noch genauerer Feststellung, möglicherweise wird die Laichwanderung in jedem 2. Jahr ausgeführt.

*A. stellatus* (bis 2 m und 50 kg) lebt im Meer, findet sich aber das ganze Jahr über in der unteren Donau und wandert im Frühjahr gleich nach dem Eisgang in den Fluß. Dort hält er sich längere Zeit, zusammen mit *A. huso* und *A. gueldenstaedtii* in tiefen Gruben auf, wo er auch zum Teil in Schlamm eingewühlt überwintert hat. Er wandert selten über Komorn hinaus, steigt aber von der Donau in die Drau und die Theiß auf (bis Tokai) und wird in Rumänien im Unterlauf von Pruth, Sereth,

<sup>1</sup> Altersbestimmungen sind an den Knochenplättchen der Haut und an den Flossenstrahlen möglich (D'ANCONA, BORODIN und HOLZMAYER).

Olt und Jiu gefunden. Nicht alle Exemplare dringen in Süßwasser ein. Die Laichzeit fällt von April bis Ende Mai. Sowohl in der unteren Donau, „als auch im Meer in seichtem Wasser vor den Donaumündungen“ findet das Laichen statt.

Im Kaspisee hat DERJAVINE die Biologie von *A. stellatus* näher untersucht. Hier steigen 25—35 kg schwere und 11—12 Jahre alte Fische hauptsächlich in die Flüsse Ural, Terek, Sulak, Kura und Gürgenje, seltener in Wolga, Sefid-Rud und Samur auf. Im Meere schweifen die Tiere weit umher, und ihre Wanderungen scheinen hier von den Wind- und Strömungsverhältnissen abzuhängen. Der Aufstieg in die Flüsse zeigt Beziehungen zu der Temperatur des Wassers und erfolgt deshalb in den verschiedenen Flüssen zu verschiedenen Zeiten. Im Kura zeigen die Fänge zwei Maxima, eines im Frühjahr, eines im Herbst, aber auch im übrigen Jahr hört der Aufstieg nie völlig auf<sup>1</sup>. Hauptsächlich wandern die Fische an Stellen mit geringer Strömung am Boden oder am Ufer und dringen bis zum Mittellauf der Flüsse vor, wo die Laichplätze liegen; ihre tägliche Wandergeschwindigkeit beträgt 3—36 km.

Junge Brut wandert sofort ab, belebt in großen Mengen den Sandboden am Meeresufer und läßt sich auch dauernd im Süßwasser halten; jedoch werden solche Tiere, wie die Besetzung eines Süßwassersees bei Constanza beweist, nicht geschlechtsreif. Im Kaspisee werden die Männchen manchmal mit 8, gewöhnlich mit 12—15 Jahren geschlechtsreif, die Weibchen nie vor dem 8., meist erst im 14.—18. Jahre. (DERJAVINE.)

*A. gueldenstaedtii* (bis 4 m lang und 80 kg schwer) ähnelt in seiner Biologie stark der vorigen Art. Er lebt hauptsächlich im Meer und wandert im Frühjahr in die Donau. Bei der Bergwanderung zieht er langsam am Grunde des Flusses. Ein gutes Bild über die Wanderungszeit als auch über einige andere Daten — z. B. über das Wachstum der Ovarien — gewinnen wir aus der Fangstatistik, die ANTIPA angibt und die ich stark gekürzt bringe (Tabelle 1).

Sie zeigt außerdem, daß die Männchen für das Gesamtjahr um das drei- bis vierfache überwiegen; im Juni Männchen:Weibchen wie 86—89:14—11, im Herbst 52—56:48—44.

Das Laichen findet sowohl im Fluß, immer an tief liegenden Sandbänken oder auf Kies und Steingeröll statt, oder vollzieht sich im Seewasser in Küstennähe auf sandigem Grund.

Das Zurückwandern der Fische geht rasch und meist an der Oberfläche vor sich.

*A. huso* (bis 9 m lang und 1400 kg schwer) lebt gemeinsam mit *A. gueldenstaedtii* zusammen und laicht auch häufig mit diesen an denselben Plätzen. Von seinen Laichplätzen liegen jetzt noch welche an dem

<sup>1</sup> DERJAVINE will Beziehung zwischen Jahren mit maximalen Fängen zu dem Auftreten von Sonnenflecken und dem größeren Wasserreichtum dieser Jahre erkannt haben. Beide sollen in umgekehrter Proportion stehen.

Tabelle 1. Fangstatistik des Fanges von *Acipenser gueldenstaedtii* in der unteren Donau in den Jahren 1903/04 (nach ANTIPA).  
a) am Meeresufer bei Portitza, b) an der St. Georgs-Mündung.

Monat	Gesamt- fang in Stück		Verhältnis von ♂:♀ vH				Durchschnitts- gewicht in kg				Ovargew. vH des Körper- gewichts	
	a	b	a		b		a		b		a	b
			♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀		
Juni . . .	2107	3721	95,0	5,0	89,4	10,6	12,3	26,1	13,1	17,6	7,2	7,9
Juli . . .	538	7777	85,9	14,1	73,0	27,0	9,6	25,8	13,7	18,4	6,7	7,6
August . .	627	1305	82,7	17,3	69,7	30,3	11,7	24,1	13,6	17,6	7,2	9,4
September	228	556	61,8	38,2	56,1	43,9	16,9	21,6	13,6	18,4	7,7	9,9
Oktober .	164	268	64,0	36,0	53,8	46,2	14,7	21,4	14,7	19,3	12,9	10,6
November	22	208	72,7	27,3	70,7	29,3	12,6	28,0	11,7	20,2	10,4	12,4
Dezember.	—	14	—	—	57,2	42,8	—	—	12,6	16,8	—	14,7
Januar . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	21,0	—	5,2
Februar . .	281	39	91,4	8,6	74,4	25,6	10,5	25,9	9,5	25,5	11,0	12,5
März . . .	561	153	84,8	15,2	59,5	40,5	12,5	20,8	15,0	20,9	10,7	19,6
	4528	14041	79,7	20,3	76,2	32,8	12,1	23,6	13,3	18,3	8,2	9,4

Tabelle 2. Fangstatistik des Fanges von *Acipenser huso* in der unteren Donau in den Jahren 1903/04 (nach ANTIPA).  
a) am Meeresufer bei Portitza, b) an der St. Georgs-Mündung.

Monat	Gesamt- fang in Stück		Verhältnis von ♂:♀ vH				Durchschnittsgewicht in kg				Ovargew vH des Körper- gewichts	
	a	b	a		b		a		b		a	b
			♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀		
Juni . . .	1186	851	96,8	3,2	95,8	4,2	42,1	146,0	46,2	129,6	4,4	5,6
Juli . . .	241	282	96,2	3,8	89,4	10,6	46,5	154,6	58,3	118,4	4,8	7,3
August .	341	381	94,4	5,6	89,5	10,5	41,5	139,4	49,4	118,4	5,3	8,6
Septemb.	151	282	84,1	15,9	82,7	17,3	45,5	132,8	50,0	110,5	7,1	11,2
Oktober.	95	125	60,0	40,0	73,6	26,4	68,8	82,4	55,2	135,4	10,5	12,7
Novemb.	15	52	73,3	26,7	63,5	36,5	68,1	83,2	69,0	120,3	12,4	13,9
Dezemb.	—	21	—	—	42,9	57,1	—	—	62,3	135,3	—	12,8
Januar .	—	4	—	—	50,0	50,0	—	—	96,0	145,5	—	15,8
Februar .	51	52	88,2	11,8	51,9	48,1	81,0	108,0	74,8	130,4	12,2	9,6
März . .	58	66	70,7	29,3	47,0	53,0	54,0	119,4	76,5	131,3	12,9	14,7
	2138	2116	82,6	17,4	67,4	32,6	44,7	125,5	50,3	124,2	7,4	10,5

Eisernen Tor<sup>1</sup>, andere im Meer auf seichten Sandbänken. Nur laich-reife Tiere wandern die Donau hinauf, jüngere treffen wir im Brackwasser und vor den Mündungen.

Ich teile auch hier die Fangstatistik ANTIPAS mit (Tabelle 2). Aus ihr geht das Verhältnis Männchen:Weibchen hervor und zeigt wiederum

<sup>1</sup> Im 18. und 19. Jahrhundert gelangte der Hausen nach Angaben von MARSIGLI, OLAHUS (zit. nach ANTIPA) und SIEBOLD noch zu Tausenden nach Ungarn und Österreich.

das starke Überwiegen der Männchen und läßt ferner erkennen, daß die Gonaden langsam heranreifen.

Die Brut wandert sehr bald zum Meer zurück und ANTIPA traf sie schon während des Eisganges massenhaft im Sulinakanal an.

Über die asiatischen und amerikanischen marinen Störarten sind mir nur dürftige Angaben bekannt, jedoch geht aus ihnen hervor, daß sie den europäischen in ihrer Biologie weitgehend ähneln.

*A. transmontanus* steigt in den Columbia zu gleicher Zeit mit *Tha-  
leichthys* auf und stellt diesen dabei eifrigst nach.

*A. brevirostris* lebt hauptsächlich in Seen und Flüssen von Nordamerika von Cape Cod bis nach Florida, soll aber auch ins Meer hinabgehen. Aus mäßigen Tiefen wandert er zur Laichzeit an flachere Stellen oder in Zuflüsse.

Die nächsten 3 Störarten sind Süßwassertiere. *A. ruthenus* liebt tiefes Wasser und hält sich hauptsächlich am Boden auf. Er überwintert z. B. in der Donau in Gruben mit hartem Grund meist mitten im Talweg des Flusses, wenn dort Kies vorhanden ist. Nach allen mir vorliegenden Angaben ist *A. ruthenus* eine reine Süßwasserform, nur FRANZ gibt an, er wohne auch im Schwarzen Meer. Demgegenüber ist er nach ANTIPA schon im Deltagebiet weniger häufig als oberhalb von Braila. In der Donau reicht der Sterlet aufwärts bis über Wien nach Bayern (Ulm) und tritt auch in den Flüssen Drau, Theiß, Marosa, Szamos, Alt, Salzach, ja sogar in der Murr bis Graz auf. Die Wanderungen können zum Teil ziemlich beträchtlich sein, meist aber werden die Fische nur eine kurze Strecke bergaufwärts bis zur nächsten zum Laichen geeigneten Sandbank gehen.

Die Laichplätze befinden sich in schnell fließendem, klaren Wasser und werden bei Wassertrübungen sofort verlassen. In der Donau liegen sie meist in tiefem Wasser auf Sand, Kies oder Geröll (ANTIPA). Über die Laichplätze in der Wolga, die sich manchmal über einige Hektar erstrecken, macht ARNOLD folgende Angaben: Auf grobem, kiesigem Grund und in außerordentlich starkem Strom befinden sich die Laichplätze; meist sind das solche Punkte, welche nur im Frühjahr mit Wasser bedeckt sind. Sonst sind sie ganz trocken und von Schlamm absolut rein gespült.

*A. ruthenus* wird heute sowohl in Deutschland und Rußland, selbst in Skandinavien auch in Teichen gezüchtet und künstlich befruchtet.

*A. glaber* wird nur äußerst selten in den allergrößten Exemplaren im Meer gefangen. Er ähnelt in seiner Biologie weitgehendst dem Sterlet und bevölkert mit diesem häufig dieselben Laichplätze, wenn auch seine Laichzeit meist einige Tage später fällt. Er wandert von der Donau in die Theiß, Drau, Save und Waag, in dem Hauptstrom, doch selten über Komorn hinaus. Der Eintritt in die größeren Nebenflüsse vollzieht sich im Frühjahr.

*A. rubicundus*, der Lake- oder Rock-Sturgeon (1—1½ m lang) bewohnt das Mississippital und das Gebiet der Großen Seen und ist dort heute auch selten geworden. Er geht nie zum Meer und laicht früh im Anfang Juni an steinigem, flachen Ufern von Seen oder Flüssen.

Bemerkenswert in seiner Biologie ist, daß er neben Schnecken, Kruster- und Insektenlarven auch Pflanzennahrung zu sich nimmt und sich z. B. an solchen Stellen in Flüssen und Seen einfindet, wo sich Fabriken zur Verarbeitung von Getreide und Mais befinden.

Das Genus *Scaphirhynchus* (*Pseudoscaphirhynchus*) hat eine ganz ähnliche Verbreitung wie *Polyodon*. Biologisch verhalten sich die Fische wie echte Störe.

*Scaphirhynchus platyrhynchus* ist im Mississippi, besonders im südlichen Teil noch häufig (300000 kg jährliche Ausbeute). Er zieht zum Laichen von April bis Juni in kleinere Zuflüsse.

#### b) Holostei.

Die *Holostei* bilden eine in sich nicht ganz einheitliche, ziemlich isoliert stehende Gruppe, die manche Beziehungen zu den *Malacopterygii* zeigt. Heute sind sie in 2 Familien: *Amiidae* und *Lepidosteidae* auf den Mittelwest der Vereinigten Staaten, auf die Westküste Mittelamerikas und auf Kuba beschränkt.

*Amia calva*, Bow Fin, Mudfish, Dogfish, Grindle oder Lawyer ist im Mississippigebiet und von den großen Seen im Lake Huron und Lake Erie sehr häufig, kommt aber auch in anderen Seen und Flüssen von Nordamerika vor.

*Amia* wird bis über 1 m lang (das Männchen bleibt etwas kleiner) und ist ein sehr gefräßiges Tier, das Fische, Krebse und Insekten verschlingt. Gewöhnlich hält sich der Mudfish träge in der Nähe des Bodens auf, ist aber ein recht geschickter Schwimmer. Bekannt ist die große Zählebigkeit von *Amia*<sup>1</sup>. Diese ist zum Teil dadurch bedingt, daß der Schlammfisch seine zellige Schwimmblase als akzessorisches Atmungsorgan gebrauchen kann.

Über die Laichwanderungen und Laichgewohnheiten von *Amia* sind wir durch die Arbeiten von DEAN und REIGHARD<sup>2</sup> gut unterrichtet. Den Winter über zieht sich *Amia* in tieferes Wasser der Flüsse zurück, wo sie ein relativ träges Leben führt. Andere Angaben, z. B. die von AYRES besagen, daß die Fische den Winter in flachem Wasser zwischen Wasserpflanzen in dicht gedrängten Scharen verschlafen. Im Frühjahr (April und Mai) ziehen die *Amien* stromaufwärts oder zum Ufer und von April bis Mai (Zeit kann je nach Wassertemperatur und Lage etwas ändern) findet das Laichgeschäft statt. Es werden entweder sumpfige Seeufer oder überschwemmte, pflanzenreiche Stellen und nur selten fla-

<sup>1</sup> Ich habe einmal einen Fisch 8 Stunden lang fest in Packpapier verschürt lebend transportiert.

<sup>2</sup> REIGHARD beobachtete nicht weniger als 177 Nester.

cher sandiger Boden aufgesucht, jedoch muß das Wasser relativ klar sein. Das Männchen<sup>1</sup>, das sich besonders durch eine auffällig grüne Farbe der Brustflossen, blaßgrüne Töne des Bauches und durch lebhaft, messinggelbe bis orangerote Striche und Bänder an den Seiten und Wangen von dem mehr stumpf gefärbten Weibchen unterscheidet, erscheint zuerst auf dem Laichplatz und baut hier, meist bei Nacht, das Nest. Es beißt die Wasserpflanzen ab oder reißt sie aus und wühlt mit der Schnauze und der Schwanzflosse ein 30—90 cm breites und 10—20 cm tiefes rundes Loch in den sandigen Boden. Häufig werden mehrere Nester von dem gleichen Männchen angelegt und diese, auch so lange sie noch leer sind, bewacht. Erst später kommt das Weibchen. Wenn kein Weibchen eintrifft, verläßt das Männchen nach 6—13 Tagen die von ihm ausgewählten Löcher. Den Begattungsakt begleitet eine Art Liebesspiel, bei dem die Tiere um das Nest herum schwimmen und das Männchen das Weibchen in den Kopf oder in die Seiten beißt. Dieser Akt wird mehrfach wiederholt. Anscheinend werden manchmal vom gleichen Weibchen mehrere Nester mit Eiern versehen.

Die Eier kleben an feinen Würzelchen und Blättern fest; sie werden von den Männchen bewacht und gegen Fische und Schildkröten verteidigt. Jedoch verläßt das Männchen auch hin und wieder, besonders morgens, das Nest, anscheinend um auf die Nahrungssuche zu gehen. Die jungen, 5—6 mm langen Larven schlüpfen nach 4—8 Tagen und heften sich mittels eines praeoralen Saugorganes an die Wände und den Boden des Nestes fest. Wenn der Dottersack aufgezehrt ist, verlassen sie, zu Schulen vereinigt, das Nest, immer noch von dem Vater bewacht; später zerstreuen sie sich.

Die *Lepidosteiden* „gar-pikes“ zerfallen in 3 Arten. *Lepidosteus osseus* (bis 1 und 1½ m lang) und der etwas kleinere *L. platystomus*, sind häufig in Flüssen und Seen von Nordamerika, von Vermont bis zum Rio Grande. *L. viridis* (syn. *L. tristoechus*) der „Alligator-gar“ wird 2½, nach JORDAN sogar bis 5 und 6 m lang und bewohnt die südlichen Staaten, Nord-Mexiko und Kuba. Wahrscheinlich ist er auch identisch mit einer manchmal unterschiedenen 4. Art, *L. tropicus*, in den pazifischen Flüssen von Mittelamerika.

Alle *Lepidosteiden* sind räuberische Fische des tiefen ruhigen Wassers, besonders nachts aber steigen sie zur Oberfläche empor und während der heißen Jahreszeit nehmen sie dabei Luft durch das Maul auf, die sie in ihrer Schwimmblase veratmen. Jedoch ist ihre Anpassung an die akzessorische Atmung nicht sehr weitgehend und der „Gar“ stirbt in fauligem Wasser bald ab.

Im Mai wandert *Lepidosteus* scharenweise zu flachen, warmen Stellen

<sup>1</sup> REIGHARD hat auch über das Geschlechtsverhältnis der auf den Laichplätzen erscheinenden *Amien* berichtet. Die Männchen überwiegen insgesamt um das vierfache, im Anfang der Laichsaison um das achtfache.



und hier setzt das Weibchen, meist von 1—4 Männchen gefolgt, in vielen kleinen Portionen seine klebrigen Eier an Felsen, Steinen, Holz und Pflanzen ab. Die Jungen besitzen ein großes Haftorgan vor dem Mund, mittels dessen sie sich festsetzen, denn ihr großer Dottersack hindert sie zunächst an jeglicher Bewegung. Nach 14 Tagen ist er resorbiert, das Haftorgan wird rückgebildet und die Fische schwimmen umher. Zunächst stellen sie *Dipteren*larven nach, gehen aber bald, schon mit 4 cm Größe, zum Fischraub über.

### c) Crossopterygii.

Die *Crossopterygii* umfassen heute eine Familie mit 2 Genera (*Polypterus*<sup>1</sup> und *Calamichtys*<sup>2</sup> und 10 Arten und sind auf mittelafrikanische Flüsse beschränkt. BUDGETT hat diese Fische in den Jahren 1888 bis 1903 im Sambesi und Niger studiert, wo *Polypterus* stellenweise sehr häufig ist. Tagsüber liegen die Fische auf die Brustflosse gestützt, träge am Grund, obgleich sie keine eigentlichen Schlammbewohner sind, nachts sind sie sehr lebhaft<sup>3</sup> und stellen Fischen, Krebsen und Insektenlarven nach; junge Tiere sollen gelegentlich auch Sprossen von Wasserpflanzen fressen.

Die *Polypteriden* haben in ihrer Schwimmblase ein akzessorisches Atmungsorgan; von Zeit zu Zeit steigen die Fische an die Wasseroberfläche um Luft zu schöpfen. Wenn *Polypterus* an der Luftatmung gehindert wird, geht er ein, kann aber andererseits 3—4 Stunden (nach HARRINGTON) oder gar 24 Stunden (nach BUDGETT) in feuchter Umgebung außerhalb des Wassers aushalten; jedoch gräbt sich *Polypterus* nie wie die *Lepidosireniden* während der trockenen Jahreszeit in Schlamm ein, sondern zieht sich in die Hauptflüsse zurück. Zur Regenzeit geht er dann in die überschwemmten Flußgebiete und dort findet auch das Fortpflanzungsgeschäft statt. Über Befruchtung und Eiablage, die von Juni bis September fällt, ist nichts bekannt. Erstere ist möglicherweise eine innere<sup>4</sup>. Ein Nest wird nicht gemacht, sondern die Eier werden zerstreut an Wasserpflanzen festgeklebt. Die Jungen besitzen äußere Kiemen.

*Calamichtys calabarius* kommt in Westafrika vom Niger bis zum Chiloango vor. Der schlangenförmige, 40 cm lange Fisch bevorzugt

<sup>1</sup> Die bekanntesten Arten sind *P. bichir*, bis 1 m lang, im Gambia, Nil und Niger und *P. senegalus*, 40 cm lang, im Senegal.

<sup>2</sup> Auch die Schreibweise *Calamoichtys* kommt vor.

<sup>3</sup> Beobachtungen BUDGETTS im Aquarium zufolge (zit. von FRANZ im Brehm, S. 132) sind die Fische sehr gewandte Schwimmer und führen oft eigentümliche (Liebes-)Spiele auf.

<sup>4</sup> Männchen und Weibchen unterscheiden sich durch die Form der Afterflosse, die bei letzterem schmal, dünn und spitz, bei ersterem breit und fleischig ist und zwischen den Strahlen tiefe Falten aufweist. Zur Laichzeit ist die des Männchens angeschwollen, in Falten gelegt und könnte womöglich ein Begattungsorgan darstellen. BUDGETT fand in der Leibeshöhle einiger Weibchen befruchtete Eier.

kleinere, schlammige Seitenflüsse, die in den Unterlauf oder in die Estuarien münden und wird auch an der Küste im brackischen und salzigen Wasser gefunden. Zur Trockenzeit zieht sich *Calamichthys* anscheinend in tieferes Wasser zurück.

#### d) Dipnoi.

Die Lungenfische zerfallen in zwei wohlgetrennte Familien: *Ceratodontidae* und *Lepidosirenidae*. Erstere ist mit einem Genus und nur einer (oder zwei) Arten auf einen kleinen Teil Australiens (Queensland) beschränkt und wird dort nur in den beiden Flüssen Burnett und Mary gefunden. *Neoceratodus forsteri*, KREFFT (und vielleicht *N. mirolepis*) wird bis zu 1 m lang und ist ein träger Fisch, der in Kolken und Tümpeln nach Art der Molche im Schlamm lebt.

Wenn der Sommer die Flüsse auf große Strecken hin austrocknen läßt, zieht sich der Lungenfisch an die tiefen Stellen und Tümpel zurück und kann mit Hilfe seiner Lungenatmung noch in sauerstoffarmem Wasser leben.

*Ceratodus* kann sich aber nicht für längere Zeit im Schlamm eingraben und die ältere Behauptung, daß er besonders zur Regenzeit ans Land gehe, wurde von SEMON in das Reich der Fabel verwiesen.

Die Laichablage erfolgt nach SEMON gegen Ende der Trockenperiode im September. Die 3 mm großen Eier, die wie die der *Amphibien* eine gallertartige Hülle besitzen, werden zwischen Wasserpflanzen verstreut.

Die *Lepidosirenidae* kommen in zwei Gattungen, *Lepidosiren* in Südamerika und *Protopterus* in Afrika, vor. Die Vertreter beider Gattungen stimmen in ihrer Lebensweise weitgehend überein. Beide graben sich, zur Trockenzeit, in Schlamm ein und überdauern hier, in eine Schleimkapsel eingehüllt, in einer Art Sommerschlaf, bis sie die Regenzeit zu neuem Leben erweckt.

*L. paradoxus* lebt in den Sümpfen des Amazonas und seinen Nebenflüssen, wie im Ucayali, Madeira, Rio Grande und Tapajoz, sowie in Paraguay und den Sümpfen des nördlichen Gran Chaco.

Bald, nachdem er nach Beginn der Regenzeit aus seinem Sommerschlaf erwacht ist, vollzieht sich das Fortpflanzungsgeschäft. Die Eier werden in  $\frac{1}{4}$ — $1\frac{1}{2}$  m lange Gänge, die senkrecht oder zuerst senkrecht, dann wagrecht am Grunde tiefer Tümpel angelegt werden, abgesetzt. Das Männchen bewacht das Gelege und erhält zu dieser Zeit in Gestalt von büschelförmigen, blutreichen Auswüchsen an den Bauchflossen eine Art von Hilfskiemen, die ihm wohl ermöglichen sollen, längere Zeit unter dem Wasser zu bleiben. Die Larve ist kaulquappenähnlich, mit vier äußeren Kiemen und Kittdrüsen unter dem Maule.

*Protopterus* bevölkert in drei Arten: *P. annectens*<sup>1</sup>, *P. dolloi* und *P. aethiopicus* die großen afrikanischen Flüsse Senegal, Weißer Nil,

<sup>1</sup> Früher scheint *P. annectens* mit Überschwemmungen bis nach Ägypten gelangt zu sein (GEOFFROY DE ST. HILAIRE, v. HEUGLINS), heute wird er nur gelegentlich unterhalb der zweiten Nilfälle getroffen (HARRINGTON).

Kongo und Sambesi, und stellenweise sind die Fische sehr häufig. Sie sind ebenfalls Bodentiere und halten sich während der Regenzeit am liebsten in überschwemmten Niederungen auf. Nicht überall und immer baut *Protopterus* sich zur Trockenzeit seine Schlammröhre, sondern wühlt sich nur für kürzere Zeit — besonders bei Tag — in Schlamm und in feuchtes Laub ein (v. HEUGLINS, BUDGETT).

Die 3,5—4 mm großen Eier setzt *P.* in unregelmäßige, zwischen Gras und Pflanzen ausgewählte Gruben am Rande des Wassers oder in einiger Entfernung davon (bis 10 m) ab. Meist ist das Nest dann durch einen oder mehrere Gänge oder Tunnel mit dem Wasser verbunden. Die Larven ähneln denen von *Protopterus* und führen, wenn sie das Nest verlassen, ein nächtliches Leben.

#### IV. Primitive Malacopterygii.

Die primitiven *Malacopterygier* sind heute meist Reliktformen im Süßwasser, obwohl sie zur Zeit ihrer größten Entfaltung auch im Meere lebten. So weist die Familie der *Osteoglossidae* in ihrer Verbreitung fast völlige Übereinstimmung mit der *Dipnoi* auf. *Scleropages* wird in zwei Arten in Flüssen von Australien, Sumatra und Borneo gefunden; *Heterotis niloticus* lebt in wenigen Flüssen Afrikas und *Osteoglossum* und *Arapaima* in Flüssen von Brasilien und Guiana. Auch in morphologischer Hinsicht weisen die *Osteoglossiden*, besonders in ihren Larven auf nahe Verwandtschaft mit *Dipnoi* und auch mit *Amphibien* hin (Bau des Gehirns und der Schwimmblase von *Heterotis*). Über die Biologie der Fische wissen wir noch nicht sehr viel. Beobachtungen von BUDGETT zu Folge geht *Heterotis niloticus* aus dem Gambia in die Überschwemmungsgebiete und setzt seine 2,5 mm großen Eier dort im Juli auf den nackten Grund von ins Gras gewühlten Nestern ab. Die Jungen haben äußere Kiemen. Sie werden von den Alten bewacht.

Die Familien *Pantodonidae*, *Kneriidae* und *Cromeriidae* in afrikanischen Flüssen können hier übergangen werden.

Die ziemlich artenreiche Familie der *Mormyriden* ist ebenfalls auf Afrika beschränkt. Die Larven der hierhergehörenden Arten besitzen zum großen Teile noch äußere Kiemen und manche weisen ein akzessorisches Haftorgan am Maule auf. Die Laichgewohnheiten von *Gymnarchus niloticus* werden ebenfalls von BUDGETT beschrieben. Der Fisch setzt seine Eier in ein schwimmendes Grasnest in dem Überschwemmungsgebiete ab. Andere Arten laichen anscheinend in flachen selbst ausgehöhlten Mulden am Ufer.

Die Familien *Notopteridae* — *Notopterus* in Brack- und Süßwassersümpfen von Indien und dem Malayischen Archipel und *Xenomystus* im Nil und Flüssen Westafrikas — *Hiodontidae* im Gebiete der Großen Seen von Nordamerika und westlich davon — und *Gonorhynchidae* an den Küsten von Japan und Australien, gelegentlich auch schon am Kap der Guten Hoffnung beobachtet — brauchen hier ebenfalls nicht näher be-

handelt zu werden. Auch die Tiefseebewohner *Alepocephalidae* und *Stomiidae* interessieren uns hier nicht.

Die *Chirocentridae* und *Albulidae* leiten zu den Heringen über. Sie waren im Tertiär und noch früher über die ganze nördliche Halbkugel verbreitet; heute kommen die *Chirocentridae* nur noch im indischen, chinesischen und japanischen Meere vor. Die *Albulidae* sind zirkumäquatoriale, marine Formen; *Albula vulpes* z. B. ist beiderseits des tropischen Amerikas häufig. Beide Familien sind durch typisch pelagische Larven ausgezeichnet und besonders sind die von *Albula* für eine lange Trift angepaßt. Sie haben leptocephalusartige Gestalt und machen ebenso, wie die Aallarve eine Metamorphose durch, die mit einer starken Verkürzung der Körperlänge einhergeht (Abb. 6). Die Larven werden über

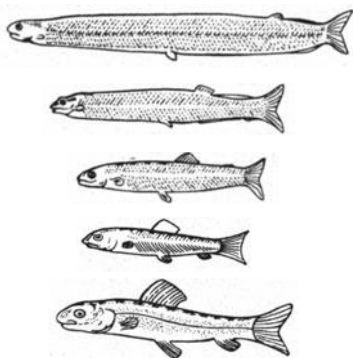


Abb. 6. Larven und Metamorphose von *Albula vulpes* (nach GILBERT aus MEEK).

große Entfernungen getriftet und sind stellenweise recht häufig, so werden sie z. B. an der kalifornischen Küste nicht selten in Mengen an den Strand geworfen.

Leptocephalusähnliche Larven besitzt auch die zu den *Albulidae* gehörige Tiefseeform *Pterothrinus* (*Bathyrissa*) *dorsalis* in 600 m Tiefe im Japanischen Meer.

Die *Elopidae* stehen den *Clupeidae* noch näher; sie umschließen große, marine Raubfische der wärmeren Meere, die auf der Nahrungssuche

nicht selten die Küsten besuchen und auch in Flüsse übertreten. So steigt *Elops lacerta* in westafrikanische und *E. saurus* in ostafrikanische Flüsse ein. *Megalops atlanticus* (Tarpon bis 2 m lang) im südlich-tropischen Atlantik und *M. cyprinoides* im indischen Ozean, sind typische Hochseefische, die aber Fischschwärme regelmäßig bis unter die Küste verfolgen und mit diesen auch gelegentlich in Flüsse einsteigen. Beide Genera haben allem Anschein nach pelagische Eier, laichen aber nicht auf der eigentlichen Hochsee, sondern in einiger, wenn auch immerhin noch beträchtlicher Entfernung von der Küste. Die pelagischen Larven triftten längere Zeit wahrscheinlich auf die Küste zu; denn die eben metamorphosierten Stadien werden in mäßig flachem Wasser gefunden. Von hier aus gehen sie wieder gegen die Tiefe, können aber, ehe sie die nektonischen Gewohnheiten der Alten definitiv annehmen, nochmals zur Küste zurückkehren.

Sehr heringsähnlich ist *Chanos chanos* im indischen und pazifischen Ozean; regelmäßig besucht er die Küste und tritt gelegentlich in die Flüsse über.

Mehr ans Süßwasser angepaßt haben sich die *Chaetoessus* (*Dorosoma*)-

Arten („*Gizzard Shads*“). Sie sind besonders häufig in den Estuarien und viele Arten sind euryhalin; andere sind in den südlichen Staaten Nordamerikas, in China und Japan zu Süßwasserfischen geworden und bewohnen die Flüsse. Die Gattung *Pellonula* an den tropisch-atlantischen Küsten Afrikas kommt nach BOULENGER auch im Tangayika vor.

## V. Clupeidae.

Die *Clupeiden* sind ebenfalls relativ primitive Fische. Sie sind mit wenigen Ausnahmen<sup>1</sup> auf die nördliche Halbkugel beschränkt und traten hier, wie fossile Funde in Europa (Schweden, Oberitalien, Kroatien, Schweiz, Frankreich, Österreich) und Algier beweisen, schon in Tertiär auf. Die fossilen Funde, als auch die jetzige Verbreitung deuten darauf hin, daß sich im Tertiär und zur Eiszeit die Heringe (*Clupea* und *Alosa*) von dem atlantischen Becken in ihre heutigen Wohngebiete verbreiteten. Die Einwanderung vollzog sich aller Wahrscheinlichkeit nach durch pelagische Larven.

Die meisten Heringsarten sind marine Fische und alle *Clupeiden* führen anadrome Wanderungen aus, die sie entweder in Küstennähe auf flachere Bänke oder vor die Flußmündungen, in Buchten, ins Brackwasser und selbst ins Süßwasser führen. Einige Arten sind Süßwasserbewohner geworden.

### a) Der Hering, *Clupea harengus*.

Wenn ein Fisch die industrielle und kommerzielle Bedeutung<sup>2</sup> hat, wie der Hering und noch in seinen Verbreitungsgebieten nicht gleichmäßig das ganze Jahr über angetroffen wird, sondern bald anscheinend regellos, bald zu relativ genau bestimmten Zeiten mit der Regelmäßigkeit gewisser Naturerscheinungen, bald hier, bald dort in fast unübersehbarer Menge auftritt, so ist es klar, daß er sowohl Volk, als Gelehrte stark be-

<sup>1</sup> Ein sprottartiger Hering *Clupea bassensis* kommt z. B. an der australischen Küste vor.

<sup>2</sup> Nach der Zusammenstellung von HJORT (1914) wurden in den Jahren 1903 und 1909 folgende Mengen an Heringen gefangen:

	1903	1909
Schottland . . .	181 193 288 kg	192 228 114 kg
England . . . .	148 014 487 „	217 970 456 „
Holland . . . .	100 675 413 „	88 466 920 „
Norwegen . . . .	49 136 154 „	90 207 820 „
Deutschland . . .	19 989 447 „	39 250 257 „
Dänemark . . . .	101 737 „	143 776 „
Belgien . . . . .	—	1 255 600 „
	499 110 526 kg	629 528 943 kg

Der Wert dieser Fänge für 1909 betrug 86 Millionen Mark. Dabei ist zu bemerken, daß die amerikanische und kanadische Ausbeute bei dieser Statistik völlig fehlt.

schäftigt und sowohl Gegenstand der Sage — denn anders kann man die primitiven Versuche des Mittelalters, sein saisonelles Erscheinen zu erklären, nicht nennen — als intensiver wissenschaftlicher Arbeit wird<sup>1</sup>. Die Fülle von Literatur über den Hering reicht deshalb auch an die über den Aal oder an die über die *Salmoniden* heran. Da vieles an für mich unzugänglicher Stelle publiziert ist, mußte ich mich oft mit Referaten begnügen. Dieser Mißstand ist jedoch nicht so schwerwiegend, da trotz der vielen Arbeiten, wir über den Hering heute noch nicht genug wissen, um uns bereits ein richtiges Bild von seiner Biologie und seinen Wanderungen zu machen, wenn auch HEINCKE (1898) begeistert schreibt: „das geheimnisvolle Problem der Wanderungen des Herings, das seit mehr als 100 Jahren die Gelehrten nicht minder als die praktischen Fischer beschäftigt hat, ist im Prinzip gelöst“ (Einleitung zur Naturgeschichte des Herings IV). Aus all diesen Gründen werde ich mich bei der Beschreibung der Wanderungen des Herings etwas kürzer fassen wie z. B. bei den *Salmoniden* oder *Anguilliden* und muß es der berufenen Feder eines marinen Biologen, der mit der Frage durch eigene Arbeiten enger verbunden ist, überlassen, in einigen Jahren, wenn der Widerstreit der Meinungen und Ansichten geklärt ist, meine Darstellung zu ergänzen und zu verbessern.

Im Mittelalter und in der Neuzeit, als nur Küstenfischerei getrieben wurde, schrieb man dem Hering große, ausgedehnte Wanderungen zu. Da beobachtet wurde, daß an den Küsten von Norwegen und von Schottland die Fische früher erschienen, als an den deutschen und englischen, wurde daraus geschlossen, daß der Hering, ebenso wie die Makrele, seine Heimat im Nordmeer habe, dort in der Tiefe überwintere und jedes Frühjahr in großen Heersäulen nach Süden zöge. Der hamburgische Bürgermeister JOHANN ANDERSON (1746) gab dieser Theorie Fassung und sie wurde von PENNANT (1776, *British Zoology* 3) weiter ausgebaut. Danach sollten die Heerscharen der Heringe jedes Jahr von ihren Ruhequartieren im Eismeer geschlossen nach Süden wandern, sich in 2 große Kolonnen nach beiden Seiten des Atlantiks aufteilen, von denen die östliche durch die britischen Inseln zu weiteren Detachierungen veranlaßt würde, die teils nach Osten zur norwegischen Küste und zur Nordsee und der Deutschen Bucht zögen, teils ihren Weg beiderseits längs Schottlands, Englands und Irlands nähmen und teils durch den Kanal, teils direkt in den Atlantik und von da zurück ins Eismeer wanderten, um sich dort wieder zu sammeln und sich von den Anstrengungen ihrer Laichzeit zu erholen. Alle Gelehrten des 18. und der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts waren mehr oder weniger strikte Anhänger dieser Theorie. LACÉPÈDE und LINNÉ sahen die Heimat der Heringe in den Tiefen der großen Meere; OKEN, BLUMENBACH, CUVIER und VALENCIENNES beschäftigten sich eingehend mit der ANDERSON-PENNANTSchen An-

<sup>1</sup> Einen guten Überblick über die Geschichte der Heringsforschung gibt F. HEINCKE (1898) und dann ausführlichst JENKINS (1927).

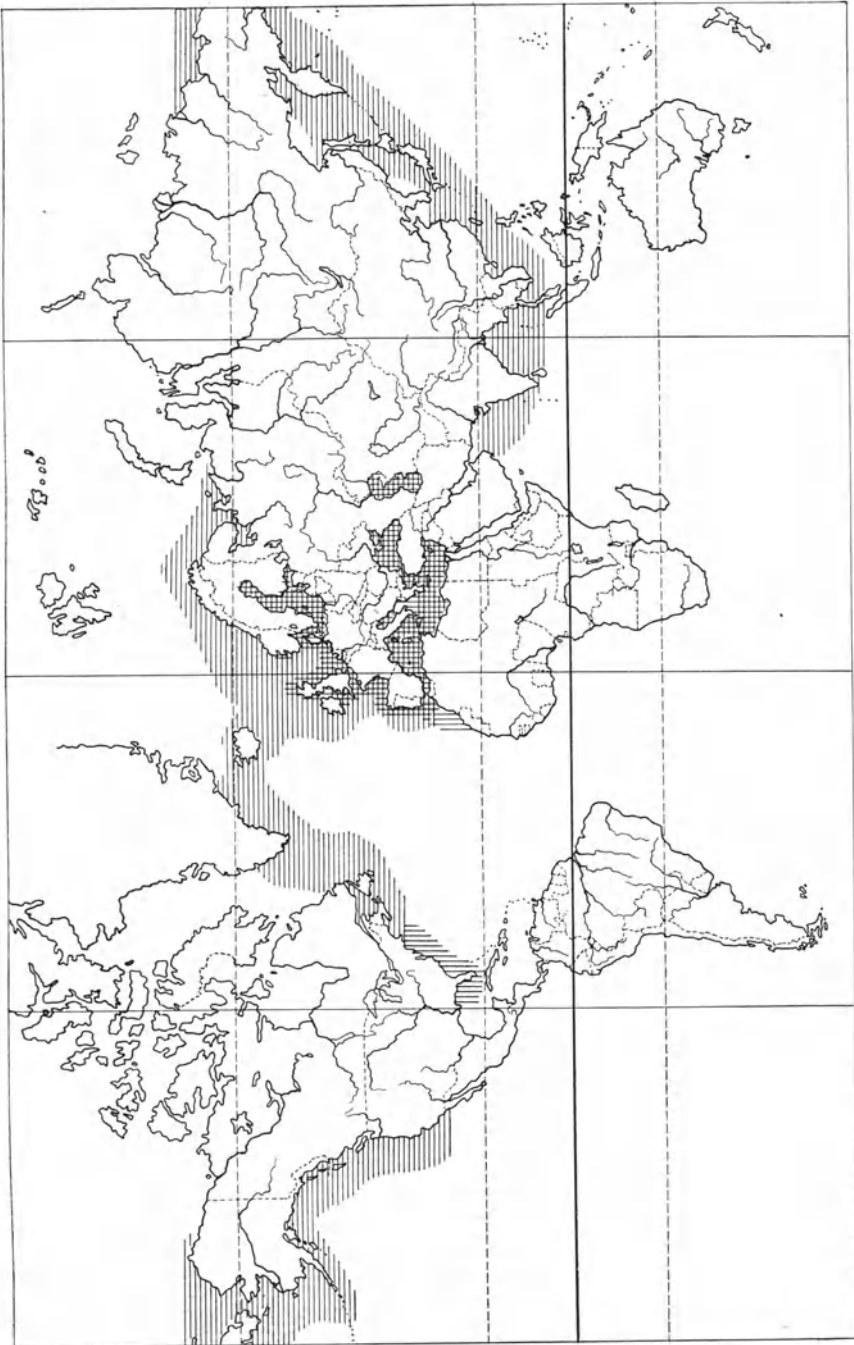


Abb. 7. Hauptverbreitung der Genera *Clupea* (wagrechte Striche) und *Alosa* (senkrechte Striche).

sicht. BLOCH ist nicht ihr unbedingter Anhänger und bringt gewichtige Gegenargumente. MARCEL DE SERRES huldigte ihr aber; nach ihm vermehren sich die Heringe im Nordmeer so stark, daß kein Platz mehr für sie da ist und sie auswandern. Wegen der großen Anzahl der Feinde teilt sich die Marschkolonie in 2 große Abteilungen, eine schiebt sich gegen Norwegen und in die Belte, eine andere dringt gegen Schottland vor; in der Nordsee erfolgt dann wieder die Vereinigung. Ganz der Wandertheorie folgt auch noch A. ZIEGLER im Jahre 1857.

KARL VOGT wendet sich gegen die Ansicht, daß sich der Hering im Nordmeer fortpflanze und von da aus Wanderzüge unternehme. Er betont, der Hering lebe in der Tiefe, nahe bei den Küsten, an denen er laiche. Großbritannien liegt auf einem Plateau, das bis in die Nähe von Norwegen reicht aber dort von einem tiefen Kanal (Norwegische Rinne) begrenzt ist. Hier soll der Hering leben und deshalb auch die Ausbeute in Norwegen und Nordschottland am größten sein und dort der Hering eher erscheinen als im Süden.

MITCHELL (1861) finden wir bereits auf ähnlichen Gedankengängen wie später HEINCKE. Ausgehend von körperlichen Verschiedenheiten der an verschiedenen Orten und Zeiten gefangenen Heringe und der Zusammensetzung der Schwärme, schließt MITCHELL, daß die Heringe keine großen Wanderungen unternehmen und von der Tiefe aus zu den nächsten Küsten ziehen.

Daß auch zum Teil völlig unbewiesene Betrachtungen über die Heringswanderungen aufgestellt wurden und z. B. ihr Erscheinen mit dem Auftreten von Sonnenflecken erklärt oder mit der Deklination der Sonne in Beziehung gebracht wurde, will ich hier nur erwähnen. Bemerkenswert ist, daß aber um die Mitte des 19. Jahrhunderts sich immer mehr Stimmen hören ließen, die das Auftreten und Verschwinden der Heringsschwärme mit hydrographischen und thermischen<sup>1</sup> Tatsachen in Zusammenhang brachten.

*Clupea harengus* ist ein Bewohner des Nordatlantiks<sup>2</sup>, der im Westen bis in die Höhe von Cape Cod und im Osten bis zur Nordwestküste Frankreichs und zum Golf von Biskaya nach Süden geht, sich nach Norden bis Grönland, Island und zum Weißen Meer hin verbreitet und auch in die Ostsee weit hineindringt. Auch längs der Nordküste Asiens gibt es Heringe, ebenso wie in dem nördlichen Teil des Stillen Ozeans von der japanischen Küste bis hinauf nach der Behring-Straße und längs der amerikanischen Küste südlich bis nach Kalifornien. Der hier vorkommende Fisch, *Cl. pallasii*, steht dem atlantischen Hering sehr nahe und

<sup>1</sup> GILPIN war der erste, der schon 1786 die Heringswanderungen durch die Temperaturverschiedenheiten des Wassers zu erklären versuchte.

<sup>2</sup> Versuche, den Hering auf die südliche Halbkugel, nach Neu-Seeland und nach Südafrika zu verpflanzen, scheinen bis jetzt gescheitert zu sein (WILLIAMSON).



wird mit diesem durch eine intermediäre Form nördlich von Asien verbunden. Eine Trennung beider erfolgte wahrscheinlich erst durch postglaziale Einwanderung längs der asiatischen Nordküste in den Pazifik.

In seinem ganzen Verbreitungsgebiet wird der Hering nicht regelmäßig das ganze Jahr über angetroffen, sondern er erscheint in ziemlich regelmäßiger Folge zu bestimmten Zeiten meist um zu laichen an bestimmten Stellen und verschwindet wieder.

Das wissenschaftliche Studium der Biologie und der Wanderungen des Herings setzte intensiv mit der Bildung der internationalen Kommission zur Erforschung der Meere ein, und die ersten grundlegenden Arbeiten knüpfen sich an den Namen HEINCKE und die seiner Mitarbeiter. In mühseligen, großartig und großzügig durchgeführten Untersuchungen legten sie den Grundstock zur Untersuchung der Heringsbiologie und auf ihnen bauten und bauen auch heute noch alle weiteren Forscher auf. Trotz der außerordentlich vielen und großen Arbeiten die der „Naturgeschichte des Herings“ von F. HEINCKE (1898) folgten und an denen sich hauptsächlich deutsche, dänische, norwegische, englische, schottische und irische Forscher beteiligten, ist unsere Kenntnis über den Hering noch lange nicht abgeschlossen. Gerade die Arbeiten der letzten Jahre (JOHANSEN, SCHNAKENBECK, LISSNER, STORROW, SMITH, WOOD, HODGSEN, ALTNÖDER u. a.) brachten uns in dem Bild, das HEINCKE von der Naturgeschichte des Herings entwarf, manche Übermalungen und Korrekturen, und Anschauungen, die um die Jahrhundertwende als begraben galten, stehen zum Teil, wenn auch mit etwas verändertem Gesicht, wieder auf. Hatte z. B. CUNNINGHAM die Tatsache, daß so relativ selten Heringe außerhalb der Laichzeit gefangen werden, damit erklärt, daß sie weit wanderten, und daß z. B. der Sommerhering, der von Juli bis November in der Nordsee gefischt wird, die übrige Zeit des Jahres im Ozean zubringe, so schien durch die Feststellungen von HEINCKE diese Ansicht widerlegt; aber in den letzten Jahren kommen besonders von englischer Seite, wie wir noch sehen werden, ganz die gleichen oder sehr ähnliche Behauptungen.

Schon lange ehe sich die Wissenschaft systematisch mit dem Hering beschäftigte, wußten die Fischer und Händler, daß die Heringe von verschiedenen Fangplätzen und Fangzeiten sowohl äußerlich, als in ihrem Marktwert, d. h. Qualität, verschieden waren und sie unterschieden z. B. Frühjahrshering, Große Heringe, Fettheringe<sup>1</sup>, den Norwegischen Hering, den Nordseehering, den Doggerbankhering, den Skagerrakhering, den Shetlandhering usw. HEINCKE ging, auf diesen Unterscheidungen fußend, von folgender Überlegung aus: Gibt es in dem ganzen Verbreitungsgebiet, das der Hering bewohnt, nur eine morphologisch und physiologisch gleiche Heringsart oder Rasse, so liegt kein Grund vor, große und ausgedehnte

<sup>1</sup> Fetthering, ebenso wie Matjeshering, sind immer unreife Tiere.

Wanderungen in Zweifel zu ziehen. Gibt es aber innerhalb des weiten Gebietes mit seiner Verschiedenartigkeit der physikalischen und chemischen Bedingungen eventuell räumlich eng begrenzte Heringsrassen oder Stämme, die das Produkt der Anpassung an bestimmte Milieukomplexe sind, so können diese sich nur in dauernder Wechselwirkung von Fisch und Umwelt herausgebildet haben, und die betreffenden Heringsrassen müssen für diese Gebiete mehr oder weniger stationär sein. Eine Ansicht, gegen die HENSEN und besonders PETERSEN folgendermaßen argumentierten: Das Vorkommen von lokalen Rassen schließt Wanderungen nicht aus, da sich auch Rassencharaktere herausbilden könnten, wenn die gleichen Heringsschwärme immer wieder an den gleichen Ort ihrer Geburt zurückgehen<sup>1</sup>, um dort zu laichen, einerlei unter welchen Bedingungen sie als ausgebildete Tiere gelebt hätten.

Die Rassenuntersuchungen HEINCKES wurden durch Auszählen und Messen einer großen Anzahl von Charakteren nach der variationsstatistischen Methode durchgeführt. HEINCKE kam zu folgenden Schlüssen: In dem Gebiet der Nordsee sind zahlreiche Heringsschwärme vorhanden, von denen jeder seinen eigenen Ausgangspunkt von einem der zahlreichen über das Gebiet verstreuten Laichplätze nimmt. Die Schwärme mischen sich nicht planlos zu einer unterschiedslosen Masse, sondern die Schicksale eines jeden Schwarmes werden durch eine strenge Gesetzmäßigkeit geregelt, und die Angehörigen eines Schwarmes bilden in einem engen Heimatgebiet eine körperlich wohl charakterisierte und unterscheidbare Rasse, deren Lebensvorgänge jahraus jahrein mit immer wiederkehrender Regelmäßigkeit verlaufen. Jedes Individuum trägt den Stempel seiner Rasse in allen Eigenschaften und auf allen Stadien der Entwicklung. Die einzelnen Schwärme laichen in ganz verschiedenen Gebieten und zu verschiedenen Zeiten, haben sogar verschiedene Hauptfraßzeiten und sind an verschiedene Nahrungstiere angepaßt. Es wurden 2 in Gestalt und Lebensgewohnheiten deutlich getrennte Rassengruppen unterschieden:

1. die Herbst- und Winter- oder Seeheringe.
2. die Frühjahrs- und Sommer- oder Küstenheringe.

Erstere werden durchwegs mehr draußen auf offener See angetroffen und kommen nur selten in Küstennähe oder ins Brackwasser; sie laichen im Salzwasser; und ihre Laichzeit fällt in den Herbst oder Winter. Letztere bevorzugen als Aufenthaltsort mehr die Küstennähe und laichen im Frühjahr und Sommer an der Küste oder im Brackwasser der Buchten und Flußmündungen<sup>2</sup>. Innerhalb dieser Rassengruppen wurde eine große Anzahl von Rassen mit mehr oder weniger starken Populationen

<sup>1</sup> Wofür HEINCKE selber einige Belege erbrachte, z. B. für den Schleyhering.

<sup>2</sup> Auch diese Unterscheidung trifft nicht mehr strikte das Richtige, vgl. S. 454 ff. und 459 ff.

und mehr oder weniger großen Verbreitungsgebieten unterschieden. Sie alle aufzuzählen erübrigt sich, da nach den neuesten bereits erwähnten Arbeiten sowohl der HEINCKESche Begriff der Rasse<sup>1</sup> als auch die Zusammengehörigkeit der einzelnen Rassenkreise modifiziert und vereinfacht werden muß.

Die neueren Ansichten gehen dahin, daß der ganze Heringsbestand der Nordsee einem einzigen großen Formenkreis, dem des *Bankherings* angehört, dessen Verbreitungsgebiet von der Breite der Shetlandinsel bis zur Höhe von Yarmouth reicht (siehe Abb. 8). In der inneren Nordsee kommen vielleicht noch eng begrenzte Lokalrassen mit relativ geringer Individuenzahl vor, wie z. B. der *Doggerbankhering* und vielleicht der *Herbsthering der Deutschen Bucht*, und an manchen Stellen erscheint der Bankhering mit solchen Populationen gemischt. Mischungen treten auch an den Rändern des Verbreitungsgebietes auf, so im östlichen Teil des Kanals mit dem *Kanalhering*. Weiter westlich kommt dort wahrscheinlich noch eine andere Rasse, der *Winterhering des westlichen Kanals* vor, der wieder gut unterschieden werden kann von den Populationen des östlichen Atlantiks, den sogenannten *Smalls*. Eigene Rassen dürfte auch die Irische See haben. Vielleicht tritt dann im Osten der Nordsee noch ein *Jütlandbankhering* auf und im Norden, nördlich von den Shetland weisen Untersuchungen von BROCH und JOHANSEN auf einen *Tiefseehering der nördlichen Nordsee* hin, dessen Existenz nach SCHNAKENBECK aber noch nicht gesichert ist. Weiter kommen sicherlich nördlich und westlich von Schottland und Shetland, (Klondyke, Loch-Fyne und Stornoway) und in den Fjords von Norwegen eine Reihe von Herings-

<sup>1</sup> JOHANSEN (1921) sagt hierzu: „The conception ‚race‘ in HEINCKES meaning of the word must be modified since it appears that real differences in the individually constant characters may occur between various age-groups of specimens spawning on the same spot and at the same time.

It is probable that such real differences occur for all the characters investigated, but some characters are obviously more constant than others“ (S. 37).

1924 unterscheidet JOHANSEN auf Grund eines umfangreichen Materials zwei große Gruppen der wichtigsten Heringsrassen. Bei der einen Gruppe nähert sich die Durchschnittszahl für die Wirbel einer ganzen, bei der anderen einer halben Zahl. Zwischen dieser Erscheinung und dem Aufenthaltsort beider Gruppen besteht vermutlich ein Zusammenhang — Temperatur und Salzgehalt sind in großen, offenen Gewässern relativ einheitlich, und nur die Hochseeheringe haben diese Verhältnisse. Die minder wichtigen Heringsrassen, deren Wirbeldurchschnittszahlen sich nicht ganzen oder halben Zahlen nähern, leben in Fjorden und Küstengewässern, wo die hydrographischen und physikalischen Bedingungen stark schwanken.

Die Gründe, die zu verschiedener Ausbildung individuell konstanter Charaktere führen können, werden von SCHNAKENBECK unter Berücksichtigung der vorhandenen Literaturangaben zusammengestellt und auch die bis jetzt zu dieser Frage vorliegenden experimentellen Arbeiten besprochen (vgl. auch HUBBS 1925).

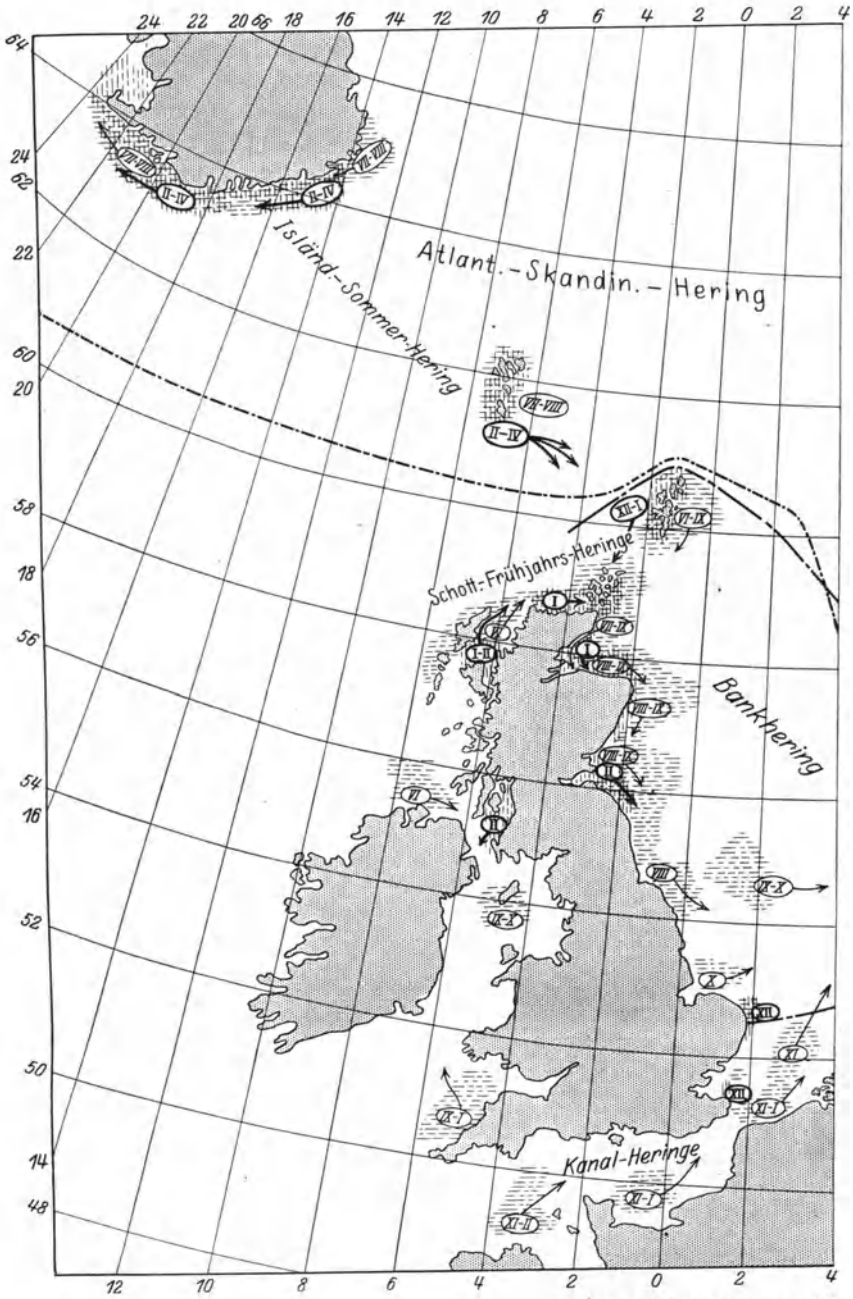
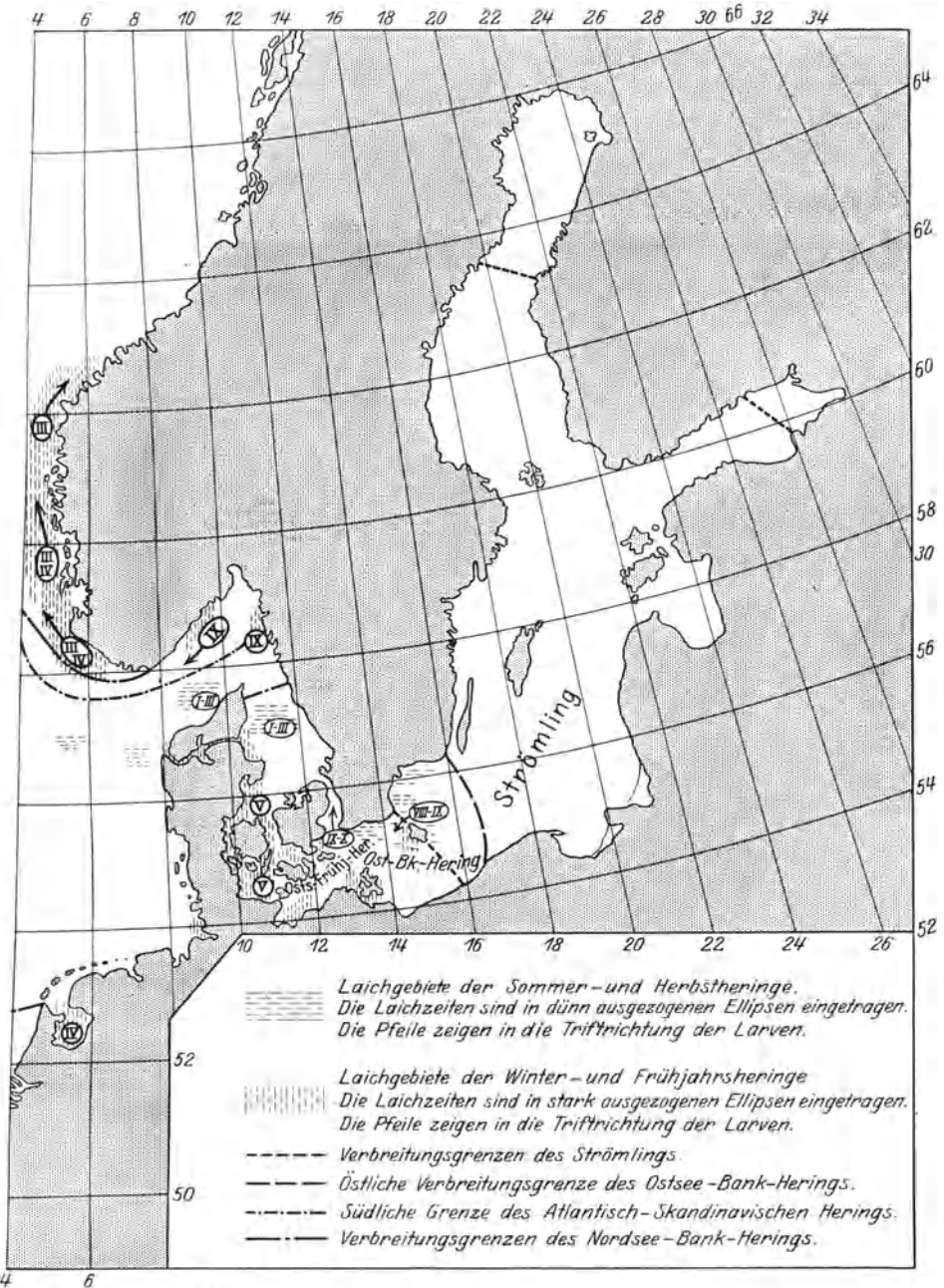


Abb. 8. Laichplätze der verschie-



denen Heringrassen, (Orig.)

rassen oder Stämmen, meist Winter- oder Frühjahrslaichern vor, die noch ungenügend bekannt sind.

Die nordwestliche und nördliche Nordsee beherbergt außerdem nach JOHANSEN den *atlantisch-skandinavischen Frühjahrshering*, dem sowohl die Schwärme des norwegischen Frühjahrsherings, als der Form, die bei den Farör und bei Island von März bis April laicht, angehören (vgl. Abb. 8). Bei Island hat JOHANSEN noch einen dem eben genannten Hering sehr ähnlichen festgestellt, der aber im Sommer laicht; und auch bei den Farör kommt wiederum ein diesem nah verwandter Sommerlaicher vor.

Im Skagerrak und vor Bohuslän tritt eine so starke Durchmischung verschiedener Rassen ein, daß die bisherigen Untersuchungen noch zu keinem abschließenden Urteil gelangen konnten. Sicher ist, daß dort verlaichte Bankheringe auftreten; aber wahrscheinlich haben wir daneben noch eine Reihe von Lokalformen, außerdem zieht der sogenannte *schwedische Winterhering* (Bohuslänhering), der im Herbst an der Jütlandbank und Kleinen Fischerbank laicht, ebenfalls ins Skagerrak ein, von wo er bis zur schwedischen Küste vordringt.

Im Kattegat kennen wir neben winterlaichenden Rassen „*Herbstheringe des Kattegats*“ als auch Bankheringe. Die „*Winterheringe des Kattegats*“ (JOHANSEN 1923), wahrscheinlich mehrere nah verwandte Rassen, zeigen mehr „ozeanisches Gepräge“ als die dortigen Herbstheringe. Über die Rassezugehörigkeit eines Winterherings des östlichen und südöstlichen Kattegats ist noch nichts Genaues bekannt; er laicht im Januar und Februar in der nördlichen Beltsee. In der Ostsee kennen wir Frühjahrsheringe<sup>1</sup>, die im Frühjahr im Brack- oder im Salzwasser in Küstennähe laichen, und daneben noch einen Sommer- oder Herbsthering, den sogenannten „*Bankhering der Ostsee*“, der zum Laichen im September und Oktober hohen Salzgehalt aufsucht, besonders die Ränder der Becken, so z. B. die Bänke bei Fehmarn. Das Verbreitungsgebiet des letzteren, der verwandtschaftliche Beziehungen zum Nordseebankhering zeigt, geht nicht über die Höhe von Gotland hinaus.

Dem *Frühjahrshering der Ostsee* steht östlich von Bornholm der *Strömling* nahe, der bis in den Finnischen und Bottnischen Meerbusen hineingeht und je nach seinem Aufenthaltsort ein Frühjahrs- oder Sommerlaicher ist. Er weist verwandtschaftliche Beziehungen zu dem Hering des Weißen Meeres auf.

In neuerer Zeit wird aber sogar gegen das Vorhandensein der größeren Rassengruppen Sturm gelaufen. In mehreren Arbeiten sucht besonders STORROW nachzuweisen, daß bei dem Vorhandensein der vielen Laichplätze vom Atlantik bis zur südlichen Nordsee, bei der Eigenart der hydrographischen Bedingungen und Stromverhältnisse und infolge der

<sup>1</sup> Einzelheiten über die Gliederungen der Heringsstämme der westlichen Ostsee siehe ALTNÖDER.

langen pelagischen Trift der Heringslarven das Vorhandensein verschiedener Heringsrassen eine Unmöglichkeit sei, und daß das verschiedene Wachstum der Heringe, die in den verschiedenen Schwärmen zusammenhalten (vgl. S. 464 und 465 und Abb. 12 und 13), nicht von Erbfaktoren bedingt, sondern von der Umgebung abhängig sei. Von früheren Autoren wurde schon darauf hingewiesen, daß die Küstenheringe selbst bei weiter räumlicher Trennung sich morphologisch stark nähern, z. B. die des Zuidersees, der unteren Elbe, des Limfjordes, des Kattegats, des Belts, der westlichen Ostsee und der Umgebung von Rügen.

Der Hering ist ein gesellig lebender Fisch, der in Scharen von nahezu gleich großen und gleichalterigen Fischen zusammenhält, wenn auch gar nicht selten verschieden große Individuen in einem Schwarm vorkommen (besonders in solchen älterer Jahrgänge), und wenn auch die Heringschwärme, besonders jüngere Jahrgänge häufig mit Sprotten durchmischt sein können. Jedoch scheint diese Mischung meist nur vorübergehend zu sein und wird bedingt durch das gleichzeitige Verfolgen der gleichen Nahrungstiere.

Die Schwärme können Züge von mehreren Metern Breite und mehreren hundert Metern Länge bei mehreren Metern Tiefe bilden und stehen bald tiefer, bald mehr an der Oberfläche, wo sich die Fische häufig gegenseitig aus dem Wasser herausdrängen. Dies geschieht besonders häufig in der Nähe der Küste, vor Flußmündungen und Fjorden. Dort erscheinen die Fische gelegentlich in solchen Mengen, daß, nachdem der Zugang eines Fjordes durch große Netze abgesperrt ist, 100000 Tonnen und mehr gefangen werden können. Besonders dicht stehen die Heringe dann, wenn sie von ihren Feinden — Kabeljau, Pollack, Köhler, Leng, Makrele, Thunfisch, Lachs, Dornhai, Grönlandhai, Heringshai, Möven, Tauchern, Alken, Lummen, Tölpel, von Seehunden, Walen und Delphinen — umkreist und zusammengedrängt werden, in den sogenannten „Aater“- und „Heringsbergen“. Ein Schwarm löst sich häufig in kleine Teilschwärme auf und schließt sich bald wieder zu dichten Heersäulen zusammen.

Sowohl die Brut als auch die laichreifen Fische halten in Schwärmen zusammen, jedoch werden diese anscheinend nachts gelockert — wie bereits DAY feststellte — und die Heringe suchen dann die oberflächlicheren Schichten auf. Dies geht aus der Tatsache hervor, daß die Treibnetzfischerei nachts ergiebiger ist, als bei Tag, während nach den Beobachtungen von PETERS im Fladengrund mit dem Trawl nachts schlechtere Fänge gemacht werden als in den hellsten Tagesstunden von 12—4. Grelles Licht wird von den Heringen gemieden; ebenso entzieht sich der Fisch dem unruhigen und aufgeregtem Wasser durch Tiefergehen und weicht auch einem plötzlichen Temperaturwechsel des Oberflächenwassers nach der Tiefe zu aus.

Sicher lebt der Hering für den größeren Teil seines Lebens nektonisch im freien Wasser und verfolgt hier seine Beutetiere, die sich hauptsächlich aus Vertretern des Planktons rekrutieren: kleine Medusen (*Tiara*), Würmer und Wurmlarven (*Polychaeten*, *Sagitten*), hauptsächlich *Copepoden* (*Calanus finmarchicus*, *Temora*, *Centropages*), vereinzelt *Decapoden*-Larven, *Mysideen*, *Schizopoden* (mancherorts Hauptnahrung), *Amphipoden* (*Parathemisto*) *Hyperoche*, *Isopoden* (*Idotea*), *Heteropoden*, *Pteropoden* und planktonische Fischeier und Fischlarven (*Clupea*, *Ammodytes*, *Gadus*, *Onos*, *Pleuronectes*, *Trigla* und *Scomber*). Selbstverständlich ändert entsprechend dem Vorkommen der Planktonorganismen<sup>1</sup> die Nahrung an verschiedenen Orten und zu verschiedenen Zeiten, so z. B. kann sie in der Nordsee nur aus *Calanus* bestehen, im Skagerrak nur aus *Meganyctiphanus*. Vom Boden werden aufgenommen: *Gammarus locusta*, *Idotea tricuspidata*, *Nereis*, *Polynoe*, *Gobius* und *Ammodytes*.

Die Untersuchungen von LISSNER haben gezeigt, daß die Hauptfreizeit des Herings von Nachmittag bis nach Mitternacht bzw. bis morgens dauert und daß besonders oft Organismen mit Leuchtorganen gefressen werden. Nur die in der Restitutionsperiode sich befindlichen verlaichten Heringe fressen anscheinend dauernd. Durch die Tatsache, daß die Heringe hauptsächlich nachts fressen, findet die oben bereits erwähnte Beobachtung, daß sich die Heringsschwärme während der Nacht lockern und die oberflächlichen Wasserschichten aufsuchen, ihre Erklärung; die Heringe folgen ihren nachts höher stehenden Beuteorganismen.

Gelegentlich, vielleicht sogar öfter wie man früher annahm, geht der Hering in die Nähe des Bodens. Diese Tatsache wird sowohl durch Nahrungsuntersuchungen, als auch durch die Trawlfischerei auf Heringe, die in manchen Zeiten und manchen Orten große Bedeutung hat, z. B. östlich von Großbritannien (besonders Fladengrund, Brucyes-Garden und Gat), an der Doggerbank, im Skagerrak und im Kanal (FULTON, HOLT, CLIGNY, EHRENBAUM, HENKING, LISSNER, EICHELBAUM u. a.). Ob sich aber der Hering zu gewissen Zeiten direkt auf den Boden zurückzieht, wie Sardinen und Sardellen, ist noch nicht sicher, wenn auch CLIGNY (1905 und 1907) den Beweis dafür schon in den Ergebnissen der Kurenfänge erbracht sieht. Die größten Tiefen, in denen Heringe bei den Farör in den Mägen von *Kabeljau*, *Macrurus*, *Molva byrkelange* und *Heilbutt* festgestellt wurden, sind 360 m. Welche Gründe für das Aufsuchen des Bodens maßgebend sind, ist ebenfalls noch nicht sicher erkannt (EHRENBAUM 1923), da in der westlichen Nordsee die Hauptfangzeit des Trawlherings vor die Laichzeit fällt und diese Fische häufig leeren Magen haben (PETERS), im Skagerrak dagegen aber stark angefressene verlaichte Heringe mit dem Trawl gefangen werden.

Auf Grund der durch die Trawlfänge bewiesenen Tatsache, daß die

<sup>1</sup> Vergleiche zwischen Gesamtplankton und dem Mageninhalt beweisen, daß der Hering trotz seines wohl ausgebildeten Kiemen-Reusen-Filters ein Wahlfresser ist und nicht durch Abseihen des Wassers, wie die HOFER-ZANDERSche Theorie annimmt, seine Nahrung gewinnt.



Heringe zu gewissen Zeiten am Boden stehen, lehnt CLIGNY (1905/1912) größere Wanderungen des Herings völlig ab und ist der Meinung, daß der Fisch für einen großen Teil des Jahres in der Nähe des Bodens — auch dort in Schwärmen — stehe und nur von den Fanggeräten in nicht genügendem Maße erfaßt werde. Für die O-I-Gruppe ist nach seiner Ansicht der Aufenthalt in Bodennähe bereits sicher erwiesen, ebenso sollen die verlaichten Heringe wieder sofort größere Tiefen bevorzugen, die ihnen reiche Nahrung liefern und nur zur Laichzeit oder kurz vorher würden oberflächlichere Wasserschichten aufgesucht.

Wenden wir uns nun dem Laichgeschäft des Herings zu, so können wir feststellen, daß seine Laichzeit sich für das Gesamtverbreitungsgebiet eigentlich über das ganze Jahr erstreckt, wenn auch im Sommer für den Seehering, im Winter für den Winterhering eine Massierung in bestimmten Monaten erfolgt. Gewöhnlich wird der Hering mit 20 cm und etwas darüber laichreif (je nach der Rassenzugehörigkeit schwankt diese Länge etwas)<sup>1</sup> und vollzieht sein Laichgeschäft in Schwärmen an bestimmten Stellen, immer in der Nähe des Bodens. Die hydrographischen Bedingungen, unter denen sich das Laichgeschäft vollzieht, sind, was Temperatur und Salzgehalt anbelangt, sehr verschieden; gewöhnlich laichen die Herbstheringe in salzreichem, die Frühjahrsheringe in schwach salzigem oder gar brackigem Wasser.

Über den Laichakt<sup>2</sup> selber gehen die Beobachtungen auseinander. Während EWART nach Aquariumsbeobachtungen und solchen an der schottischen Küste angibt, daß Männchen und Weibchen ihre Geschlechtsprodukte ruhig nebeneinanderstehend ins Wasser abließen, berichteten HENSEN und KUPFFER von der Schley, und andere Beobachter von der norwegischen Küste, daß die laichenden Heringe wie toll umeinander schossen. Das Weibchen entleert seine rund 30 000 Eier nicht auf einmal, sondern im Verlauf von mehreren Tagen bis zu 2 Wochen. Die 1,2—1,5 mm großen Eier werden an Sand oder an Steinen angeklebt und können kuchenartig den Boden bedecken (БОЕК). Die Inkubationsdauer beträgt:

6—8 Tage	bei	14—19° C
12 „	„	9—10° „
15 „	„	3—4° „
47—50 „	„	0—1° „

Die Länge der ausschlüpfenden Larve schwankt zwischen 5,3—7 mm; meist mit 8 mm, selten erst mit 9—10 mm ist der Dottersack verschwunden, und der Körper ist dann sehr langgestreckt (24mal so lang als hoch) (Abb. 9) Mit 25 mm (bei Sommerlarven) oder mit 28 mm (bei Herbst- und Winterlarven) erfolgt die Anlage der Brustflossen und das Metamorphosenstadium ist bei den Frühjahrs- und Sommerlarven 31—34 mm, bei Herbst- und Winterlarven 44—60 mm lang. Herbstheringe sind gegenüber gleich langen Frühjahrsheringen immer in der Anlage ihrer Organe zurück, wie auch das Gesamtwachstum bei ihnen langsamer verläuft und z. B. in der Ostsee nach MÖBIUS und HEINCKE der im Frühjahr geschlüpfte Hering eine Länge von

<sup>1</sup> Das Alter des zum erstenmal geschlechtsreifen Herings kann schwanken. Sommerheringe sind dann meist 3½ Winterheringe 4 Jahre alt.

<sup>2</sup> Das Geschlechtsverhältnis ist ungefähr ♀ : ♂ = 50 : 50.

3,6 cm in 2—3 Monaten erreicht, wozu der junge Herbsthering 7—9 Monate braucht, und nach JOHANSEN (1923) im Kattegat die Larven des Herbstherings im Februar und März bereits 20—40 mm lang sind, wenn die der Winterheringe erst 6—12 mm messen.

Die Larven (Abb. 9) sind pelagisch und triftten von ihren Laichstätten weit ab. An manchen Stellen können sie so massenhaft auftreten, daß sie durch eine spezielle Fischerei ausgebeutet und als Delikatesse („Whitebait“)<sup>1</sup> verkauft werden, so z. B. in der Themsemündung, in der Morecambe-Bay, des öfteren an der Northumberlandküste und gelegentlich auch an der Rheinmündung.

Die Heringslarven vollführen ausgesprochene tägliche Vertikalwanderungen und werden normalerweise während der Nacht mehr in den oberen Wasserschichten als bei Tag angetroffen.

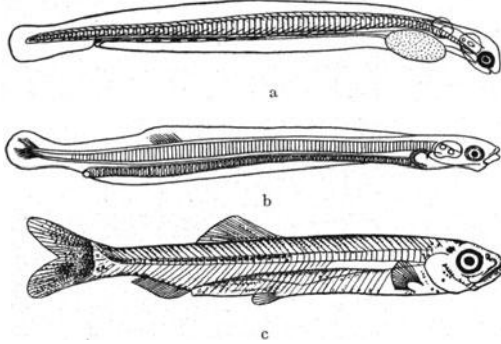


Abb. 9 a—c. Heringslarven (nach EHRENBaum). a Larve von 7 mm (15. V. 1906). b Larve von 10,5 mm (29. V. 1906). c Übergangsstadium 41 mm (2. VI. 1896).

Die völlig metamorphosierten, jungen Heringe der O-Gruppe ziehen sich allem Anschein nach in etwas tieferes Wasser zurück, können aber zu gewissen Zeiten in großen Zügen in Küstennähe auftreten. So beobachtete ich selber im Herbst 1913 Schwärme bei Helgoland und oft

treten, wie auch HEINCKE bereits angibt, große Züge der O- und I-Gruppe, meist gemischt mit Sprotten, vor den Flußmündungen auf. Je älter der Hering aber wird, desto mehr hält er sich, besonders winters über, in tieferem Wasser auf, besucht jedoch regelmäßig im Sommer als „Matjes-“ und als „Fetthering“ küstennahe Gewässer.

An der Küste von Northumberland wurden bestimmte Bewegungsrichtungen dieser Heringsschwärme zu den Gezeitenströmungen beobachtet, derart, daß Springtiden die Schwärme veranlassen südlich zu ziehen, während Niptiden eine nördlich gerichtete Bewegung zur Folge haben. Auch die Windrichtung kann Einfluß auf die Bewegungsrichtung der Schwärme haben und sie stehen an der Britischen Küste näher unter Land bei Westwind, als bei Ostwind.

<sup>1</sup> Neben Heringslarven besteht Whitebait noch aus Larven anderer Fische, besonders Sprotten, kann aber auch *Gadiden*, *Gobiiden*, Plattfische und Stichlinge enthalten; zu gewissen Zeiten können aber *Clupeiden* allein vorhanden sein.

Meist ist aber das Verhalten der Heringsschwärme zu Strömungen kein direktes Einstellen zu diesen, sondern es richtet sich nach dem Verhalten der Nahrungstiere gegenüber diesen. (SARS, LJUNGMAN, HEINCKE, SCHNEIDER, STRODTMANN, SCOTT u. a.). Außerdem erscheint bis jetzt das Reagieren der Heringe gegenüber Strömungen zu verschiedenen Jahreszeiten und je nach dem körperlichen Zustande der Fische (Alter, Laichreife usw.) wechselnd, und wir wissen noch nicht, weshalb der Hering bald positiv, bald negativ rheotaktisch reagiert.

Die Laichplätze des Herings liegen immer auf sandigem, festem Boden; ihre Lage und Erstreckung sind noch nicht genau genug bekannt. Wir kennen welche aus Küstennähe in 1,5—5 m Tiefe, als auch in 55 bis 90 km vom Lande entfernt in 25—40 m Tiefe. Erstere werden von Küstenheringen, letztere von ozeanischen Rassen besucht.

Die Feststellung der Laichplätze<sup>1</sup> geschieht entweder durch Fang von laichreifen Fischen mit fließendem Laich (WOOD) oder durch den Nachweis der Eier und jungen Larven in Dredgefängen (BJERKAN) oder in den Mägen der sogenannten „Spawny Haddocks“<sup>2</sup> (BOWMAN). Mit Hilfe der letzteren wurde Heringslaich in der nordwestlichen Nordsee von Februar bis März, seltener bis Mai und an den gleichen Stellen im September und Oktober festgestellt, obgleich HEINCKE betont hatte, daß am gleichen Laichplatz im gleichen Jahre nie zweimal gelaicht werde. Die Laichareale liegen vor den Küsten von Shetland, Orkney, Schottland, der Hebriden und längs der Ostseite von England südlich bis in die Höhe von Longstone. Die Feststellungen WOODS decken sich ungefähr mit denen von BOWMAN, beide weichen aber etwas von denen von BJERKAN ab, so daß wohl angenommen werden darf, daß auch noch an anderen Stellen gelaicht wird. Sicher liegen diese aber nicht weit von Land, denn MIELCK konnte im Oktober in Entfernungen von 200 km von der Küste auf dem Fladengrund und auf der Doggerbank keine Eier und jungen Larven feststellen, wohl aber ältere, die aller Wahrscheinlichkeit nach von den schottischen Laichplätzen stammten.

Andere, ebenfalls bedeutende Laichplätze liegen nach JOHANSEN auf der kleinen Fischerbank, der Jütlandbank und im benachbarten Skagerak. Sie alle werden anscheinend von dem Bankhering besucht. Der Ostseebankhering laicht an den Rändern des Bornholmer Beckens und an der Südküste Schwedens. Die Laichplätze des atlantisch-skandinavischen Herings liegen bei der Romsdalbank, bei den Farör und bei Is-

<sup>1</sup> Die Verteilung der verschiedenen Laichplätze habe ich teils nach der Figur von MEEK, teils nach den anderen mir vorliegenden Angaben zusammengestellt.

<sup>2</sup> Diese „Spawny Haddocks“ sind mit Heringslaich vollgestopft und haben ein eigentümliches, von normal genährten Schellfischen abweichendes Aussehen. Vor BOWMAN haben bereits RUSSEL und DUGE auf diese mit Heringseiern angefüllten Schellfische aufmerksam gemacht.

land. Die verschiedenen Winter- und Frühjahrsheringe laichen sowohl an den schottischen und irischen Küsten, als im Kanal, im Zuidersee, in der Elbemündung, im Limfjord, im Skagerrak, im Kattegat, im Belt und in den Sunden, in der westlichen Ostsee, bei der Dassower Schwelle und bei Rügen. Der Strömring laicht nahezu an allen Küsten seines Verbreitungsgebietes.

Innerhalb der einzelnen Laichareale scheint die Verteilung des Laiches nicht gleichmäßig, sondern bald dichter bald dünner zu sein.

Auf den Laichplätzen selber bleibt der betreffende Heringsschwarm meist nur kurze Zeit, wenige Wochen bis zu 2 Monaten. Er erscheint dort in der Regel ziemlich plötzlich, was seinen Grund wohl darin hat, daß er in der Nähe des Bodens zu ihm heranzieht. Die Weibchen kommen etwas später als die Männchen und verschwinden auch zuerst. Nach dem Laichen scheinen sich die Schwärme zu lockern und größere Wanderungen auszuführen, wie das Vorkommen verlaichter Bankheringe in der südwestlichen Nordsee und im Skagerrak beweist. Jedoch verhalten sich die einzelnen Rassen etwas verschieden. Der Frühjahrshering der Schley z. B. erscheint bereits Ende März in der Kieler Bucht und verschwindet erst wieder im Juni.

Die Laichzeiten der Heringe sind, wie wir bereits hörten, sehr verschieden, so laicht der Winterhering des Kattegats von Januar bis März, der atlantisch-skandinavische Hering von März bis April, der Strömring der Ostsee von Mai bis in den Herbst. Der Bankhering der nördlichen Nordsee laicht von August bis September, die Bestände der Doggerbank und der englischen Ostküste zwischen dem 53<sup>o</sup> und 55<sup>o</sup> nördl. Br. finden sich aber erst später auf ihren Laichplätzen — September bis Oktober und November — ein, wenn im Süden die Abkühlung des Wassers eingesetzt hat. Durch diese zeitliche Aufeinanderfolge des Laichens von Nord nach Süd wird erreicht, daß die Eiablage nahezu überall für den Bankhering bei der gleichen Temperatur erfolgt (vgl. Abb. 8).

Da die Laichplätze die Hauptfangplätze und die Laichzeiten die Hauptfangzeiten für den Hering sind, geht das Aufeinanderfolgen der Laichzeiten von Nord nach Süd längs der englischen Küste sehr schön aus den Anlandungen in den verschiedenen englischen Häfen hervor und in Tabelle 3 sind die betreffenden Mengen nach den Angaben von МЕЕК — umgerechnet in Kilogramm — zusammengestellt.

Ich will noch die Temperaturdaten und die über Salzgehalt für das Laichgeschäft einiger Heringsschwärme geben. Der atlantisch-skandinavische Hering laicht bei 4—7<sup>o</sup> C und 33—35 vT Salzgehalt, der Tiefseehering der nördlichen Nordsee bei 6—9<sup>o</sup> C und 35,2 vT Salzgehalt, der Nordseebankhering bei 9—13<sup>o</sup> C und 34,5—35,2 vT Salzgehalt, der Herbsthering der Deutschen Bucht bei 12—14<sup>o</sup> C und 32—34 vH Salzgehalt, der Herbsthering der Ostsee bei 11—14<sup>o</sup> C und der Frühjahrszuiderseehering bei 12—15<sup>o</sup> C und bei einem Salzgehalt von 7,5—10,08 vT.

Von den in Abb. 8 eingezeichneten Laicharealen trafen die jungen Heringe mit den Strömungen (vgl. Abb. 10) hauptsächlich in die auf der Karte mit Pfeilen angedeuteten Richtungen. Wir ersehen daraus, daß z. B. die Nordsee sowohl Zuzug erhält von den östlich Englands und Schott-

Tabelle 3. Anlandungen von Heringen in England und Schottland im Jahre 1913<sup>1</sup> nach МБЕК, umgerechnet in kg.

Gegend	Januar	Februar	März	April	Mai	Juni
Firth of Clyde-Gebiet. . . . .	239400	1556280	412965	902295	462330	681885
Nordwestküste von Stornoway . . . . .	8548560	9146205	2835540	51840	3401955	4416165
Shetland und Wick-Gebiet . . . . .	1331955	1377540	518175	111060	10857018	19346490
Moray-Firth und Aberdeen . . . . .	87105	86760	114660	15345	3091005	19363230
Firth of Forth . . . . .	519570	858240	545355	20295	304695	1280550
Northumberland einschl. North Shields	—	450	2655	—	126855	1527525
Yorkshire . . . . .	—	—	—	—	—	11655
Norfolk . . . . .	—	—	1440	194625	36360	44820
Kanal-Ost . . . . .	—	—	—	—	—	1665
Kanal-West . . . . .	445950	39285	360	—	—	1395
Nordküste von Cornwall . . . . .	—	—	—	—	180	315
Westküste von England . . . . .	90	1620	225	2880	—	855
Isle of Man . . . . .	—	—	—	—	13860	53820

Gegend	Juli	August	September	Oktober	November	Dezember
Firth of Clyde-Gebiet. . . . .	731250	1093455	2088000	1019295	257040	653625
Nordwestküste von Stornoway . . . . .	2731005	1301175	1231380	579960	1027395	1638270
Shetland und Wick-Gebiet . . . . .	12179565	17143515	2592090	15435	225	1530
Moray-Firth und Aberdeen . . . . .	25163280	28358325	2144025	179730	42525	9075
Firth of Forth . . . . .	2606130	1053180	489690	5670	5580	49395
Northumberland einschl. North Shields	5460075	3946725	366120	—	540	—
Yorkshire . . . . .	669330	3113325	2129625	74970	8325	—
Norfolk . . . . .	195750	459990	4781970	146246355	79319340	60378875
Kanal-Ost . . . . .	—	—	—	—	742770	1982835
Kanal-West . . . . .	—	60615	4500	51255	177660	906615
Nordküste von Cornwall . . . . .	—	—	—	1710	302175	130455
Westküste von England . . . . .	163710	1869750	2024415	616995	6840	315
Isle of Man . . . . .	1326275	4524525	1204425	13950	—	—

<sup>1</sup> In diesen Zahlen ist nur die Treibnetzfisherei, nicht die Kurrentfisherei berücksichtigt.

lands gelegenen Gebiete, als eventuell auch von denen, die weiter südlich liegen. Für den Nordseebankhering stellt somit die östliche und südöstliche Nordsee die Aufwachsgründe und die Reservoirs der jungen Fische dar (Abb. 11), wenn wir auch über den Verbleib der einzelnen Schwärme noch nicht immer genügend Kenntnis haben und sie oft erst

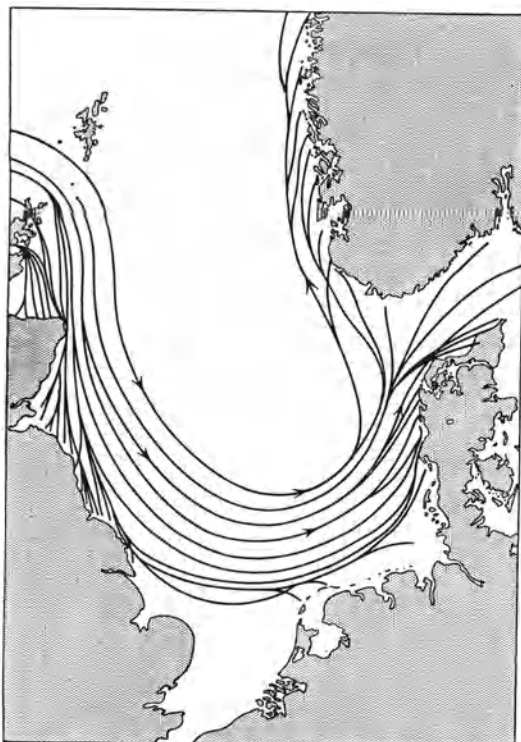


Abb. 10. Strömungen in der Nordsee nach den Treibflaschen-triftexperimenten von FULTON (aus HJORT).

wieder auf den Laichplätzen weiter westlich und nördlich in Erscheinung treten.

Die Larven der Kanalheringe gelangen sicher zum Teil ebenfalls in die südwestliche Nordsee; die irische See erhält Zuzug aus der Bristolbucht und von den Laichgründen nördlich Irlands. Vom Skagerrak und Kattegat werden Larven in die Beltsee eingeschwemmt. Die Laichplätze des isländischen Frühjahrsherings liegen südlich der Insel und die larvalen und postlarvalen Stadien verbreiten sich längs der Süd- und Westküste um die Insel herum.

Die Schwärme, sowohl die Laichschwärme, als diejenigen unreifer Tiere, können, wie ebenfalls bereits erwähnt, aus nahezu gleichaltrigen, als auch aus Individuen verschiedener Größe und verschiedenen Alters zusammengesetzt sein. Ihre Analyse erfolgt am raschesten durch Altersbestimmungen an den Schuppen<sup>1</sup>, die, besonders wenn sie mit Reifegradbestimmungen vereinigt sind, schon weitgehende Schlüsse auf die

<sup>1</sup> Es besteht eine sehr ausgedehnte Literatur über Altersbestimmungen an Heringen aus den verschiedenen Gegenden seines Vorkommens. Zweifel, die von manchen Seiten, besonders von englischen Forschern, gegen die Zuverlässigkeit der Bestimmung geäußert waren, wurden durch die letzten Arbeiten von LISSNER, der auch Otolithen, wie früher bereits JENKINS untersuchte, behoben. Ich verweise auf diese Arbeit, wo sich auch die wichtigsten Literaturangaben über frühere Untersuchungen finden.

Rassenzugehörigkeit zulassen. Man ersieht aus den verschiedenen Zuwachszonen sofort, ob man es mit einem Winter- oder Sommerhering zu tun hat — die Abb. 12 und 13 sprechen für sich selber und es ist nicht nötig, sie näher zu erläutern. Außerdem zeigt sich häufig, daß ein Jahrgang in einem Schwarm vorherrscht und daß diese Verhältnisse über mehrere Jahre gleich bleiben können. Diese Tatsache beweist, daß die Nachkommenschaft in einem Jahr um vieles größer als im nächsten sein kann,

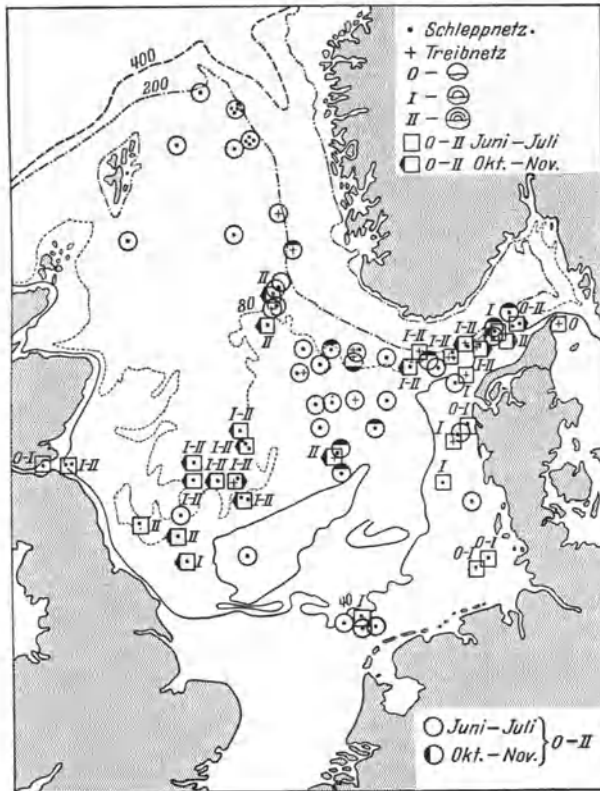


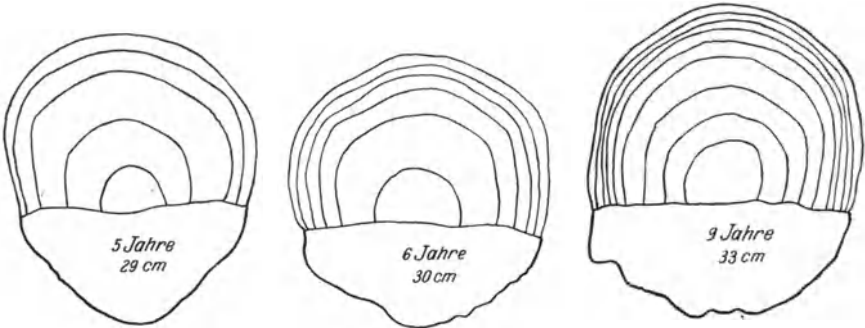
Abb. 11. Verteilung der jüngeren Jahresklassen des Hering in der Nordsee (nach HJORT).

daß wir also gute und schlechte Laichjahre haben können. Darauf beruhen zum Teil die starken Fluktuationen in dem Ertrag der Heringsfischerei, über die schon sehr viel, z. B. von HJORT, STORROW<sup>1</sup> gearbeitet wurde. Manchmal lassen sich solche Schlüsse auch ziehen, wenn meh-

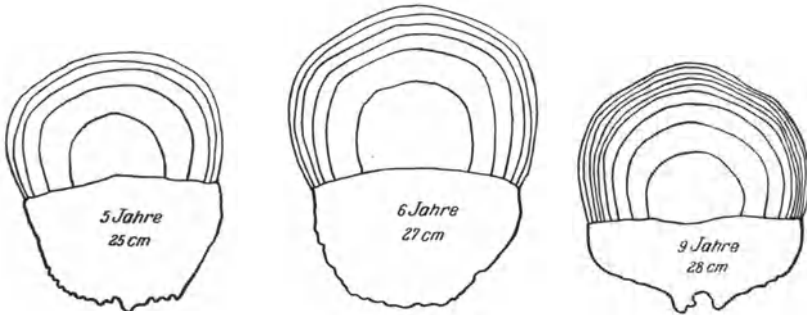
<sup>1</sup> Hydrographische Bedingungen sind sicher die Ursache für gute und schlechte Brutjahre. Diese sind nicht lokaler Art, sondern „ozeanischer“ Natur, d. h. sie erstrecken sich über ein großes Wirkungsgebiet. Golfstrom und Tidenströmungen spielen als solche hydrographische Bedingungskomplexe sicher eine bedeutende Rolle, wenn auch im einzelnen noch nicht er-



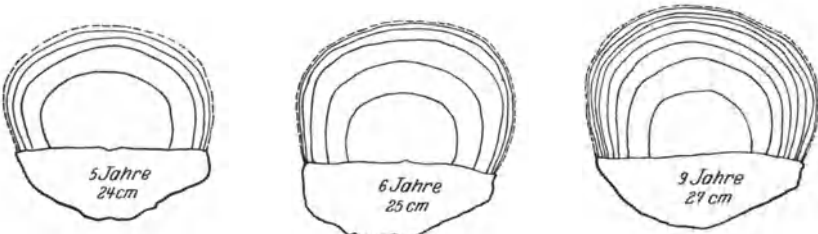
a Norwegischer Fjord-Hering.



b Norwegischer Frühjahrs-Hering.



c Skagerrak-Hering.



d Shetland-Hering.

Abb. 12 a—d. Schemata von Schuppen gleichaltriger Heringe verschiedener Heringrassen (nach HJØRT).



rere Jahre durch in den Heringschwärmen Individuen auftreten, die in einem bestimmten Jahr sehr starken oder sehr geringen Zuwachs auf den Schuppen erkennen lassen.

Das Vorherrschen einer Jahresklasse über mehrere Jahre hat nun gerade recht interessante und mit die sichersten Schlüsse über die Wanderung des Heringes zugelassen. Es geht aus den betreffenden Untersuchungen hervor, daß allem Anschein nach Schwärme gleicher Herkunft sich für einen großen Teil ihres Lebens eng zusammenschließen, besonders die noch nicht laichreifen Exemplare. Es gelang ferner, fußend auf den Altersuntersuchungen, die Wanderungen des norwegischen Heringes zu verfolgen.

Durch die Untersuchungen von HJORT, DAHL, LEA, JOHANSEN u. a. wurde festgestellt, daß durch viele Jahre in den norwegischen Heringsschwärmen der Jahrgang 1904 vorherrschte. Dieser Hering hat, wie aus dem Dia-

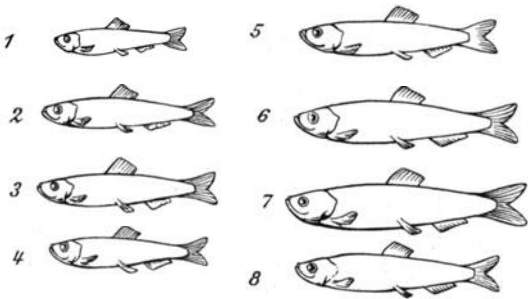


Abb. 13. Wachstumsvergleich verschiedener Heringssrassen (nach HJORT). Vierjährige Heringe von: 1 Weißes Meer, 2 Lysefjord (West-Norwegen), 3 Zuidersee, 4 Ostküste Schwedens, 5 Westl. Teil der Nordsee, 6 Atlantik, 7 Island, 8 Westküste Norwegens (Frühjahrshering).

gramm und der Skizze, Abb. 14 und 15, die ich MEEK entnehme, sein Hauptlaichgebiet an der Westküste von Norwegen zwischen dem 58° und 63° nördl. Br. und ein kleinerer Teil Laichgebiet an der Südküste zwischen Aalesund und der Sklinna-Bank (vgl. auch Abb. 8). Die Brut wird mit dem atlantischen Strom längs der Küste nach Norden bis Finmarken und weiter verbreitet, wo die I-Gruppe angetroffen wird. In den Fängen kleiner Heringe der O- und I-Gruppe längs der ganzen norwegischen Küste traten nun in den Jahren 1904 und 1905 sehr stark der Jahrgang 1904 auf. 1906 war ein schlechtes Heringsjahr und die Untersuchungen

kannt ist, welche Einzelfaktoren ausschlaggebend sind — Temperatur, Salzgehalt, O<sub>2</sub>-Gehalt. Die Entwicklung der Brut ist aber auch abhängig von der Zeit der Eiablage. Diese aber wiederum hängt mit der Größe und dem Tempo des Heranwachsens der Fische und ihrer Gonaden im Vorjahre zusammen, so daß auch dieses für das Zustandekommen eines guten Laichjahres mit verantwortlich ist. Neben den Schwankungen in der Erzeugung der Nachkommenschaft innerhalb verschiedener Jahre, können auch Wanderungen oder Änderung der Wanderungsrichtung, die eventuell ebenfalls wieder verursacht sind durch hydrographische und meteorologische Änderungen, die Fluktuationen im Fischereiertrag veranlassen. Ich erinnere z. B. daran, daß sich im Skagerrak und vor Bohuslän eine ungefähr 100jährige Periodizität in den Höchsterträgen der Heringsfischerei feststellen läßt. PETERSON u. a. haben diese Erscheinung auf Grund hydrographischer Tatsachen zu erklären versucht, die ich später noch kurz erwähnen will.

der folgenden Jahre zeigten (LEA), daß dieses Jahr für die Heringe auch ein schlechtes Freß- und Zuwachsjahr war. Dieser Umstand, der sich

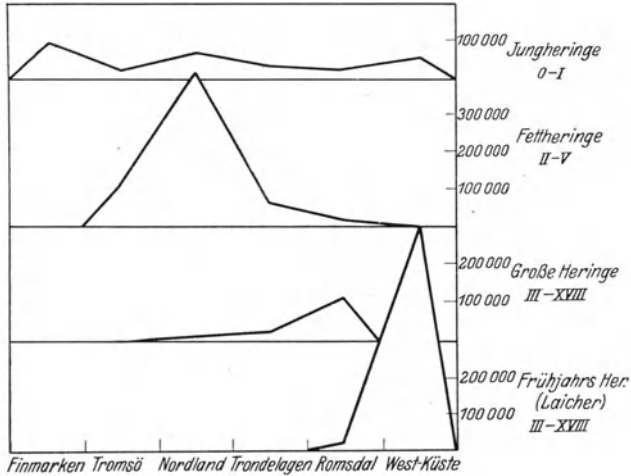


Abb. 14. Verteilung der norwegischen Heringsschwärme nach Jahresklassen. Die Zahlen in der Senkrechten geben die Fänge in Hektoliter an. Die Distrikte von Norden nach Süden von links nach rechts geordnet (nach МЭЕК).

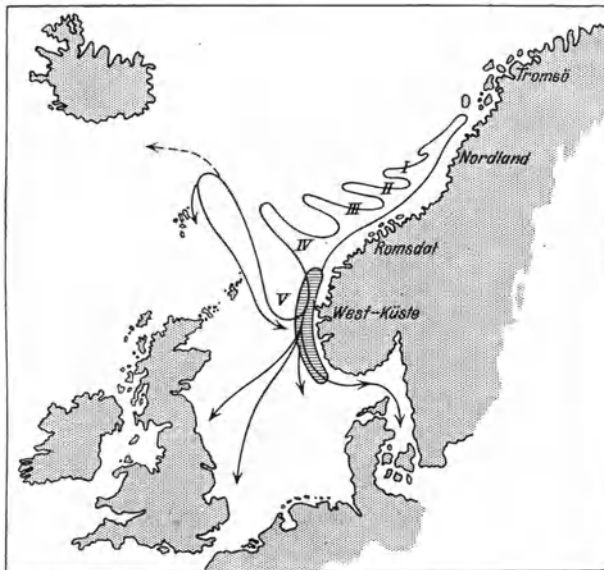


Abb. 15. Laichplatz und Wanderungen der verschiedenen Altersgruppen des „norwegischen“ Heringsschwarmes, kenntlich durch das Geburtsjahr 1904 und durch die „Marke“ (vgl. Abb. 16) des Hungerjahres 1906 (nach МЭЕК).

in einer schmalen Zuwachzone auf den Schuppen ausdrückte, begünstigte die Feststellungen der nächsten Jahre, weil dadurch die Heringe

in einer natürlichen Weise markiert waren<sup>1</sup> (Abb. 16). 1907—1909 trat der Jahrgang 1904 sehr stark in den vor Nordland gefangenen Fett-heringen auf und erschien von 1907 bis 1917 auch in beträchtlicher Menge in den Fängen von großen Heringen vor der Romsdalbank bzw. von den etwas weiter südlich gelegenen Laichgründen. Schließlich wurden Angehörige dieses Jahrganges im Alter von 5 Jahren und älter sowohl in der nördlichen Nordsee, im Skagerrak bis zu den Beltten hin und auch in der westlichen Nordsee bis hinab zur Höhe von Cullercoat und Loweshoft<sup>2</sup> (1914) gefunden, während andere sich nach den Shetland und Farör und sogar darüber hinaus in Richtung auf Island gewendet hatten; außerdem hat HJORT (1905) sowohl Fett-heringe, als verlaichte Exemplare ungefähr in der Mitte der Entfernung Norwegen—Jan Mayen (69°37' nördl. Br. und 2°58' östl. Länge) festgestellt.

Im einzelnen vollzieht sich somit die Wanderung der Schwärme des vor Norwegen geborenen Herings folgendermaßen: Auf die passive Ver-

breitung längs der ganzen norwegischen Küste bis zum Nordkap folgt ein Zusammenziehen und Verkleinern des Areals im zweiten und dritten Jahr. Vom vierten bis sechsten Jahr schließen sich dann die Fische den Laichschwärmen an und allem Anschein nach ziehen sie nach dem Laichen weit umher. Einzelne Teilschwärme wandern südlich gegen die nörd-

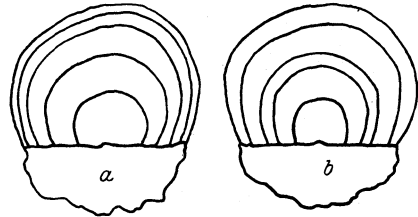


Abb. 16. Natürliche Markierungen an Heringsschuppen durch verschiedenes Wachstum. Zwei Schuppen fünfjähriger Heringe: a normal, b markiert durch ein schlechtes Freßjahr (hier 1906) (nach LEA aus HJORT).

liche Nordsee, größtenteils nur eine kurze Strecke über die norwegische Rinne hinaus, andere aber gehen in das Skagerrak und zum Belt. Diese nach Süden wandernden Fische sind immer verlaichte Exemplare und sie werden in der nördlichen Nordsee im Vorsommer häufiger angetroffen als im August und September, woraus wohl geschlossen werden kann, daß sie sich später wieder gegen die norwegische See hin zurückziehen, um von dort im nächsten Frühjahr den Laichplatz wieder aufzusuchen. Der größere Teil der verlaichten Fische geht aber sicher nach Norden; die Hauptheringsfischerei zwischen dem 62° und 65° nördl. Br. in den Monaten November bis Januar erfaßt diesen Großhering. Das Zuwandern zum Laichplatz erfolgt allem Anschein nach bei den nördlichen Wanderern gegen, bei den südlichen mit dem Strom. Nicht alle scheinen

<sup>1</sup> Künstliche Markierungen sind beim Hering kaum durchzuführen, da die Fische sehr anfällig sind, leicht Verletzungen (Schuppen- und Hautdefekte) beim Fang bekommen und außer Wasser sehr rasch sterben.

<sup>2</sup> Entgegen diesen Angaben von MEEK findet sich bei JOHANSEN (1927) in der Abb. 2 als südlichstes Vorkommen des norwegischen Frühjahrs-herings das Skagerrak eingetragen und eine Fußnote S. 161 (Mitt. d. D. S.F.V.) sagt, daß südlich des 57° nördl. Br. dieser Hering nicht bekannt sei.

sich strikte an ihren Geburtsplatz gehalten zu haben, denn Fische, die auf den Schuppen in der gleichen Weise markiert waren, wurden auch von LEA unter den Laichschwärmen bei den Faröinseln angetroffen. Jedoch ist hier nicht absolut sicher, ob vielleicht dort auch das Jahr 1906 ein schlechtes Wachstumsjahr war, und ob nicht die dort mit der „Schuppenmarke“ gefangenen Fische den Farörschwärmen angehörten.

Die Hauptmenge der Jungheringe des isländischen Frühjahrsherings wächst in den westisländischen Gewässern heran. Die verlaichten Fische wandern von den Laichplätzen im Süden der Insel mit der Strömung um die Insel herum. Von Juli bis September wird eine ausgedehnte Heringsfischerei auf „Großheringe“ an der Nordküste ausgeübt, die sich im Laufe des Sommers immer weiter nach der Ostküste und an diese selber verschiebt. Die mit der Strömung gleichgerichtete Wanderung der verlaichten Heringe wird hier wahrscheinlich bedingt durch die passive Trift großer Schwärme von *Calanus finmarchicus*, der die Hauptnahrung der Fische in der „Restitutionsperiode“ darstellt. Die gleichen Wanderungen führt nach JOHANSEN (1926) der isländische Sommerhering, der von Juli bis August laicht, aus.

Der Bankhering der Nordsee hält sicherlich in mehreren Schwärmen zusammen, die aus den Jahresklassen 2—15 bestehen. Ganz allgemein kann gesagt werden, daß jüngere Jahrgänge hauptsächlich sich in den westlichen und südlichen bis südöstlichen Teilen der Nordsee finden (vgl. Abb. 11), und es der Versuchsfischerei nicht gelang, in der nördlichen Nordsee diese jungen „Spitzheringe“ zu finden. Wie weit diese noch unreifen Heringe umherwandern, ist noch nicht sicher bekannt; doch ist es nicht ausgeschlossen, daß auch sie weite Streifen ausführen. So kommen z. B. unter den Laichschwärmen des Bankherings im September und Oktober nördlich von Yarmouth jugendliche Exemplare vor, von denen noch nicht sicher ist, ob sie einer frühjahrslaichenden Rasse angehören oder junge Bankheringe sind. WOOD (1923) konnte nachweisen, daß von Norden nach Süden in der östlichen Nordsee die Zahl der nicht laichreifen Exemplare in den Laichschwärmen zunimmt, woraus man schließen könnte, daß diese Fische Bankheringe sind. Sicher scheint nach den neueren Beobachtungen (LISSNER, SCHNAKENBECK) zu sein, daß die Heringe der Nordsee mit der Geschlechtsreife westwärts und nordwestwärts wandern, und so die großen Heringsfangplätze (Laichplätze) des Bankherings in der nordwestlichen Nordsee dauernd Zuzug von den jugendlichen Beständen der östlichen und südöstlichen Teile erhalten. Dabei scheint die Regel, daß die älteren Jahrgänge die mehr nördlichen Laichplätze besuchen und früher im Jahre laichen als die jüngeren<sup>1</sup>, so daß sich der Heringsbestand des Bankherings mit zunehmen-

<sup>1</sup> Schon HEINCKE hatte festgestellt, daß die großen und alten Exemplare eines Schwarmes eher laichen als die jüngeren, und viele späteren Forscher, so auch WOOD und HODGSON, haben diese Beobachtung bestätigt.

dem Alter immer mehr nach Norden verschiebt, und es dadurch wahrscheinlich wird, daß ein Heringsschwarm nicht dauernd den gleichen Laichplatz aufsucht<sup>1</sup>.

Nach dem Laichgeschäft zieht sicherlich ein großer Teil des Bankherings wieder südlich und östlich, und der Bohuslän-Winterhering ist ein Bankhering. Ob andere Schwärme oder Teile derselben sich nach Norden wenden und eventuell sogar von dort in den Atlantik übertreten, ist noch nicht erwiesen. In neuerer Zeit mehren sich die Stimmen, daß besonders die nördlichen Schwärme, z. B. diejenigen, die an der Norfolkküste im Sommer zum Laichen erscheinen, aus dem Atlantik kämen.

Der Hering des westlichen Kanals erscheint nach GIARD in der Nähe von Boulogne im Herbst, und die Hauptfischerei dauert dort bis in den November und Dezember hinein, weiter westlich sogar bis zum Januar und Februar. Es liegen im westlichen Kanal sicher eine Reihe von Laichplätzen, und von ihnen aus wandern die verlaichten Fische gar nicht selten wieder in den Kanal ein. So wurden schon bei Boulogne im Januar riesenhafte Scharen verlaichter Fische beobachtet. Später ziehen sich die Fische wieder in tieferes Wasser zurück. Vielleicht treten vor Boulogne noch Sommerheringe auf, denn im Mai und Juni werden auch laichreife Exemplare beobachtet. Die Brut der Winterheringe, die als „Whitebait“ vor Boulogne im Juni erscheint, dürfte auch zum großen Teil die bereits erwähnte Whitebait der Themsemündung stellen.

Nach Ansicht von GIARD und MEEK halten sich die ersten Jahrgänge dieser Heringe ziemlich stationär im Kanal selber auf. Die älteren, reifen Jahrgänge bzw. verlaichten Fische, die im Kanal und in der Bristolbai im Winter laichen, sollen weiter umherschwärmen und offenbar bis zum Atlantik wandern.

In der Irischen See erscheinen jährlich im Mai an der Küste der Insel Man Schwärme von jungen Heringen (23—24 cm lang); im Juni und Juli werden sie häufiger und ziehen sich an die tieferen Stellen zurück, wo sie Zuzug von älteren Fischen bekommen, mit denen sie im September und Oktober laichen.

STORROW, der, wie wir hörten, das Vorkommen getrennter Rassen in der Nordsee überhaupt leugnet und die morphologischen Verschiedenheiten durch die Herkunft verschiedener Schwärme von verschiedenen Laichplätzen erklärt, sucht in einer Reihe von Arbeiten darzutun, daß die Heringe von der Nordsee und der Irischen See zum oder gegen den Ozean hin wandern und von da in die genannten Meeresgebiete zum Laichen zurückkehren, und daß auch innerhalb der Nordsee Wanderungen

<sup>1</sup> 1855 hat SVEN NILSSON den Satz aufgestellt, daß der Hering nach erlangter Reife an den Ort seiner Geburt zurückkehre, eine Ansicht, die HEINCKE (1898, S. 47) teilt und die nach JOHANSEN (1924) immer wahrscheinlicher wird. Trotzdem wird man gut tun, weitere Untersuchungen abzuwarten, ehe man zu dieser Theorie Stellung nimmt.

von den Shetland und der ostenglischen Küste bis zum anderen Ende der Nordsee gemacht werden.

Wie sich die kleineren Populationen der Nordsee verhalten, z. B. der Doggerbankhering, ist noch nicht genügend erkannt.

Die typischen Winter- und Frühjahrsheringe haben, soweit bis jetzt bekannt, durchweg mehr lokale Verbreitung als die Sommerheringe. Wir kennen solche im Kanal, in der Irischen See, nördlich von Irland, bei Schottland, bei den Orkneys und Shetlands und vor den norwegischen Fjorden, in der südlichen Nordsee und in der Ostsee vor der Schley.

Der Hering des Zuidersees wird laichreif anfangs April im Zuidersee beobachtet, jedoch kann die Zeit je nach der Wetterlage sich bis Ende des Monats hinausziehen. Das Laichen dauert von Anfang Mai bis Ende Juni. Die Metamorphose ist mit 35—36 mm vollendet und die jungen Heringe bleiben 1 Jahr bis zu einer Größe von 110—120 mm in dem Brackmeer, ehe sie in die Nordsee auswandern. Häufig sind sie gemischt mit Larven eines Winterherings der Nordsee, die in den Zuidersee eingeschwemmt werden.

Die anderen Gruppen von Winterlaichern im Norden von Schottland scheinen nur beschränktere Wanderungen auszuführen, eine „Rasse“ laicht z. B. im Firth of Forth (KYLE), doch sind die Verhältnisse noch zu ungeklärt.

Der Winterhering des Kattegat, von dem bereits die Rede war, wird in Jugendstadien vom Sund bis zur Vingabucht im Februar bis zum April häufig gefunden. Junge und erwachsene Exemplare werden im Herbst und im Winter auch in den östlichen Teilen des Skagerraks, ebenso vor Bohuslän und auch außerhalb der Laichzeit im Kattegat selber gefangen.

Die Herbstheringe der Ostsee laichen an der schwedischen Südküste außerhalb der Schären und auf den Bornholmer Bänken auf Stein- oder Kiesgrund in 5—20 m Tiefe im August oder September; dann wandern sie längs der Küste hin und her und ziehen sich im Herbst in tieferes Wasser von 30—50 m zurück.

Im Sund laicht ein Herbsthering am südlichen Ausgang von September bis Oktober. Seine Larven werden mit dem oberflächlichen, baltischen Strom in den Sund und in das Kattegat, mit dem Tiefenstrom gegen Süden und Osten getragen. Die verlaichten Fische werden im Sund gefangen.

Die Frühjahrsheringe der Ostsee östlich von Bornholm werden von HEINCKE bereits als Strömlinge bezeichnet. Diese Rasse, *Cl. h. membras*, bevölkert die ganze östliche Ostsee bis zum Finnischen und Bottnischen Meerbusen (siehe Abb. 8), und die Fische treten gelegentlich in Binnenseen über (TRYBOM). Der Strömling wird mit dem dritten Jahr geschlechtsreif, und nach SANDMANN kann man in jedem Monat des Jahres laichreife Fische antreffen, jedoch werden zwei Höhepunkte in dem Laich-

geschäft beobachtet. An der Ostküste von Kalmarlän laicht der Ström-ling in 7—12 m Tiefe in der zweiten Maihälfte, vor Ostergotland soll das Laichgeschäft in 3—9 m Tiefe von April bis Mai und nochmals im Herbst in der Tiefe von 12—14 m stattfinden. Bei Stockholm werden laichreife Strömlinge von Ende Mai bis anfangs Juni und von August bis September getroffen. Die Hauptlaichzeit an der schwedischen Ostküste ist im Juni. Vor Kurland wird in Küstennähe im April und Mai, weiter draußen im August und September gelaicht, vor Helsingfors von Mai bis Juni und nochmals von Juli bis September und im Finnischen Meerbusen den ganzen Sommer über.

Die Fische wandern im Frühjahr oder Sommer zum Laichen an die Küsten und ziehen sich im Winter wieder in tieferes Wasser zurück. Die Laichplätze liegen immer in relativ sehr flachem Wasser innerhalb der Fjorde und Schären, häufig sogar in Flußmündungen. Auch die Larven und die O-Gruppe finden sich immer dicht unter Ufer. Die häufig beobachtete Zweiteilung der Laichzeit beruht nach SANDMANN darauf, daß der Ström-ling in Schwärmen zusammenhält und aufeinander folgende Scharen an der gleichen Stelle laichen.

Die Heringe des Weißen Meeres bilden gut abgegrenzte Rassen und den Übergang zu dem pazifischen Hering, *Clupea pallasii*. Nach HEINCKE — sein Material stammte von den Solovetzky-Inseln — könnte der Weiße Meerhering als eigene Spezies geführt werden, der die nächsten verwandtschaftlichen Beziehungen zu dem Ström-ling der Ostsee sowohl, als zu dem Hering der japanischen Küste zeigt. DANILEWSKY und später RABINERSON unterscheiden zwei Rassen, eine große und eine kleine, AWERINZEW sogar mehrere, die beschränkte Verbreitungsgebiete haben und zu drei Rassengruppen gehören. Es sind teils kleine Heringe, die sich *C. pallasii* nähern, teils größere, die Beziehungen zu dem Ström-ling aufweisen. Häufig treten die Rassen in gemischten Schwärmen auf, und es ist nichts über die Wanderbewegungen derselben bekannt. Alle Rassen laichen anscheinend im Frühjahr in Ufernähe. Es finden sich aber keine Laichplätze an der Murmanküste, obgleich dort, wenn auch unregelmäßig, das ganze Jahr über Heringsschwärme vorkommen, die aber, wie z. B. im Kolafjord aus unreifen Exemplaren bestehen. Überhaupt zeigen sich besonders die kleinen Rassen auch außerhalb der Laichzeit öfter am Ufer, so z. B. im Kandalakschagolf im September, im Onegagolf im November und Dezember und zur gleichen Zeit vor Archangelsk. Häufig steigen sie hier mit der Flut in die Dwinamün-dung ein und gehen mit der Ebbe wieder in tieferes Wasser zurück.

Der pazifische Hering *Clupea pallasii* ist mit dem atlantischen, wie bereits erwähnt, nahe verwandt. Er erscheint in großen Zügen an den Küsten Japans, in der Beringstraße und an der Westküste Nordamerikas, südlich bis nach Kalifornien und kommt auch im alaskischen Eismeer vor. Seine Laichzeit fällt in den südlichen Gegenden in das Frühjahr,

im Norden in den Sommer. Im einzelnen sind seine Züge und Wanderungen noch nicht so bekannt, als daß näher auf diesen Fisch hier eingegangen zu werden brauchte, daß der pazifische Hering ebenfalls Rassen bildet, ist durch die Untersuchungen von HUBBS (1925) und AWERINZEW (1928) erwiesen.

b) Der Sprott, *Clupea sprattus*.

Der *Sprott* steht morphologisch und biologisch dem Hering sehr nahe. Er ist an den nordatlantischen Küsten von den Lofoten bis zur Garonne-mündung<sup>1</sup> einschließlich der Nord- und Ostsee verbreitet. In letzterer geht er bis zum Finnischen und Bottnischen Meerbusen. Seine Laichplätze liegen meist in Küstennähe, z. B. in der südlichen Nordsee, in 20—40 m Tiefe und erstrecken sich längs der ganzen Küste von Norwegen bis zu den Lofoten; besonders reiche Laichareale finden sich im Kanal, in der südlichen Nordsee, im Skagerrak und Kattegat und in der Ostsee an den Rändern der verschiedenen Becken.

Je nach der Gegend beginnt die Laichzeit im Januar oder erst im Mai, so z. B. im Kanal im Januar, und vor Plymouth können Eier von Mitte Januar bis Mitte Juni, selten bis anfangs Juli gefunden werden (HEFFORD). In der südlichen Nordsee beginnt das Laichgeschäft im März, erreicht meist im Juni seinen Höhepunkt, kann sich aber bis zum August hinziehen. Bei Helgoland treten Sprotteier regelmäßig von Anfang April bis Ende Juli auf (EHRENBAUM). Ähnlich liegen die Verhältnisse in der Irischen See und an der norwegischen und nordschottischen Küste; an beiden letzteren Orten setzt das Laichen meist im April oder selbst erst im Mai ein und hat im Juni und Juli seinen Höhepunkt. In der westlichen Ostsee dauert die Hauptlaichzeit von Juni bis August (APSTEIN und KRAMP), beginnt häufig aber schon im Mai, ja selbst Ende April (HENSEN), bei Bornholm im Juni, in der östlichen Ostsee etwas später, von Ende Juli bis Anfangs August (STRODTMANN, SCHNEIDER und LEVANDER).

Die Eier<sup>2</sup> sind kleiner als die des Herings (in der Nordsee 0,82 bis 1,23 mm) und ihr Durchmesser nimmt gegen Ende der Laichzeit ab. Er beträgt in der Nordsee z. B. im März im Durchschnitt 1,07, im Mai 0,97 und im Juni 0,93 mm. Ähnliches gilt für die Ostsee; dort schwankt die Größe der Eier entsprechend dem Salzgehalt und wird weiter nach Osten immer größer. In der westlichen Ostsee messen die Sprotteneier im Durchschnitt 0,94—1,54 mm (im Mai 1,20, im August 1,06, bei Danzig im Mai 1,38 mm).

<sup>1</sup> RAMALHO (1921) gibt an, daß *Clupea sprattus* auch an der portugiesischen Küste vorkommt.

<sup>2</sup> Der Sprott wird am Ende des zweiten, spätestens am Ende des dritten Jahres geschlechtsreif. FULTON gibt die Eizahl des Weibchens mit 4000—6000 an, HEIDRICH findet für den Kieler Sprott weit höhere Zahlen, für zweijährige Tiere 11 000, für dreijährige 27 000 und für vierjährige 36 000. Das Gonadengewicht reifer Tiere beträgt für Männchen 13 vH, für Weibchen 23 vH des Körpergewichtes.



Gelegentlich kommen die Eier, häufiger die Larven und Jungfische des Sprotts im Brackwasser vor Flußmündungen und Haffen vor. Ihre Gewöhnung an den verminderten Salzgehalt ist regional, ähnlich wie bei der Flunder, recht verschieden. Wenn in der Ostsee 5—7 vT die untere Grenze des Salzgehaltes, bei dem die Eier schwimmen und sich entwickeln können, ist, so wies EHRENBAUM dagegen für die Elbemündung und das Wattenmeer nach, daß hier 20 vT die untere Grenze für das Fortkommen der Brut darstellt.

Die Sprottenlarve ist glashell und ähnelt sowohl in ihrer Körperform, als in ihrer Entwicklung und in ihrer Trift weitgehend den Heringslarven. Sie mißt beim Ausschlüpfen 3—3,7 mm und ihre Metamorphose ist gewöhnlich mit 25 mm beendet. Da die Laichplätze nahe unter Land sind, werden die Eier sowohl, als auch die Larven mit den Gezeitenströmungen hin- und hergetragen und weit mit den vorherrschenden Strömungen längs den Küsten verbreitet. An manchen Orten bilden Sprottlarven einen Bestandteil der „Whitebait“, so z. B. im Juni in der Menaistraße und vor der Themsemündung. Die Sprottlarve lebt 3—4 Monate pelagisch und sie gelangt, z. B. von den großen Laichplätzen zwischen Norfolk und Holland längs der Küste von Holland und Deutschland, und von Helgoland bis zur dänischen Küste.

Die jungen Sprotten der O- und I-Gruppe halten sich noch in nächster Nähe der Küste auf und überwintern hier. Allmählich rücken die Tiere etwas weiter vom Ufer ab, um sich in den Laichschwärmen zu vereinigen. Diese enthalten vereinzelte zweijährige Exemplare, die Mehrzahl aber wird erst im dritten Jahr geschlechtsreif; die ältesten, 6jährigen Fische sind selten. Der Sprott ist ein Planktonfresser<sup>1</sup> und hält sich im allgemeinen dichter in Küstennähe wie der Hering, jedoch meist in den höheren Wasserschichten. Er erscheint auch hier außerhalb der Laichzeit, nicht selten in dichten Schwärmen, so z. B. vor der norwegischen Küste im Oktober und November, wo die Sprotten dann bis zum März bleiben können. Vor der englischen Küste und der deutschen Küste sind solche Scharen ebenfalls nicht selten, meist bestehen sie nicht rein aus Sprotten, sondern sind mit jungen Heringen ungefähr gleicher Größe gemischt. Das Verhältnis Sprott zu Hering kann stark wechseln, und an der englischen Küste wurden solche Mischschwärme beobachtet, die im März 95 vH Sprott, im Juni nur noch 13 vH enthielten.

Der Sprott der Ostsee ist eine Varietät oder Rasse des atlantischen oder Nordseesprott. Er wird mit Ausnahme der äußersten Zipfel des Bottnischen und Finnischen Busens überall getroffen. Von Herbst bis Frühjahr — September bis April — nähert er sich der Küste und dringt in Flußmündungen, ja sogar in Strandseen, die nur zeitweise mit dem Meere in Verbindung stehen, ein.

<sup>1</sup> Auch während der Laichzeit wird die Nahrungsaufnahme nicht völlig eingestellt.

Die Biologie des Sprotts in der Kieler Förhde wurde in neuerer Zeit von HEIDRICH studiert. Hier finden sich im Herbst und Winter die geschlechtsreifen Fische. Die Weibchen überwiegen etwas an Zahl. Die Laichzeit dauert ungefähr  $2\frac{1}{2}$  Monate und die Eier werden nicht auf einmal, sondern je nach der Altersgruppe bis zu 8 und 9 Portionen alle 8 bis 10 Tage entleert. Während der Laichzeit verlassen die reifen Tiere nach und nach die Kieler Förhde, jedoch nicht gleichmäßig und kommen häufig in unregelmäßigen Intervallen wieder zurück. Die älteren Tiere ziehen zuerst fort. Wenn die Laichzeit vorüber ist, nähern sich die Schwärme im Laufe des Sommers wieder der Küste. Zuerst kommen im April zahlreiche Tiere der I-Gruppe, aller Wahrscheinlichkeit von der Beltsee her, später die verlaichten Fische und von diesen zuletzt die ältesten.

Im einzelnen bedarf die Biologie des Sprotts noch des genaueren Studiums und wir sind über seine Wanderungen weit weniger unterrichtet wie über die des Herings.

Dem nordeuropäischen Sprott stehen nahe der Mittelmeersprott *Clupea phalerica* und der Schwarze Meer-Sprott *Clupea sulinae*, deren Biologie wahrscheinlich sehr der der atlantischen Art ähnelt.

Eine Reihe kleinerer Verwandte des Herings, z. B. *Clupea cultriventris*<sup>1</sup>, *Cl. delicatula*, kommen im Schwarzen Meer, letztere auch im Kaspischen Meergebiet, vor.

*Cl. cultriventris* ist in den Brackwasserseen und Lagunen an den Flußmündungen der Donau, des Dnjestr, Bug und Dnjepr, so z. B. in dem Razimsee, häufig. Sie steigt in das Mündungsgebiet und in die Flüsse selbst auf, gelangt in der Donau bis nach Braila und im Bug bis nach Voznessensk. Das Laichen vollzieht sich anscheinend nur im Mündungsgebiet und wurde von ANTIPA im Mai beobachtet.

Sehr ähnlich verhält sich *Clupea delicatula*. Sie lebt in der Uferregion in großen Mengen und ist in den Mündungen der Donau und der anderen Flüsse des Schwarzen, als auch denen des Kaspischen Meeres, in Massen anzutreffen<sup>2</sup>. Sie bevölkert im Frühjahr und im Sommer die Flußmündungen, die Litoralseen und Altwässer der Deltagebiete und steigt weit in die Flüsse hinauf, in der Donau über Braila hinaus bis zum Calarasee, und in der Wolga legt sie Entfernungen bis 150 km von der Mündung aufwärts zurück.

Das Laichgeschäft vollzieht sich sowohl im Süß- als im Brackwasser, meist in der Nähe des Strandes, in der Donau im April, in der nördlichen Kaspisee von April bis Juli und an der persischen Küste dieses Meeres bis zum Oktober. Die Eier können sich, wie Experimente zeigen, sowohl im Salz-, Brack-, als Süßwasser entwickeln und werden im Kaspi-

<sup>1</sup> Ob *Cl. cultriventris* eine echte Art ist, sei dahingestellt.

<sup>2</sup> Nach MEEK soll der Fisch auch im Polistom-See in der Mündung des Rion vorkommen.

schen Meer sowohl in der Wolgamündung als überall in der ganzen See, sowohl in Nähe des Ufers (Golf von Astrabat und Astura), als auch weit draußen gefunden. Die Eier sind pelagisch und enthalten Öltropfen.

### c) Die Sardine, *Clupea pilchardus*.

Der *Pilchard* oder die *Sardine* hat eine mehr westliche und südliche Verbreitung als der Sprott. Er ist deshalb in der Nordsee und im skandinavischen Meer äußerst selten<sup>1</sup>. Seine Hauptverbreitungsgebiete sind der westliche Kanal, die Gewässer südlich von Irland, längs der französischen und der spanischen Nord- und Westküste bis zur Höhe von Madeira und das Mittelmeer. Die atlantischen Sardinen unterscheiden sich in einzelnen Punkten von den Mittelmeersardinen; sie sind größer als diese und wahrscheinlich gibt es in beiden Meeren verschiedene Rassen<sup>2</sup>. Die Sardine, wenigstens die des atlantischen Gebietes, meidet Brackwasser völlig, während die des Mittelmeeres nach GOURRET gelegentlich in dieses eindringt.

Das Laichgeschäft vollzieht sich immer in stark salzhaltigem Wasser in beträchtlicher Entfernung (40—80 km) von der Küste. Nur dort, wo der Abfall des Ufers ziemlich steil ist, liegen die Laichplätze etwas mehr in Landnähe. Über die Lage der einzelnen Laichgründe sind wir noch nicht genügend unterrichtet. Möglicherweise findet sich nach den Untersuchungen von DANTAN, MADER u. a. ein größeres Laichareal quer ab von der Westspitze der Bretagne in einiger Entfernung vor dem Kap Hagne. Die kleinsten, an der französischen Küste selten beobachteten Exemplare sind 2—4, häufiger 6—9 und meist schon 10 cm lang.

Die Laichzeit ist in den verschiedenen Gebieten des Verbreitungsareals schwankend und richtet sich nach einer Wassertemperatur von 12—15° C. Im Mittelmeer fällt sie von Oktober bis März und hat wahrscheinlich ihren Höhepunkt im Februar (MARION, BUEN). Ein reiches Laichgebiet scheint von Januar bis April bei den Balearen zu liegen (NAVARRO). An der Küste Westspaniens (Galiziens) laicht der Pilchard von Januar bis März (DE BUEN), vor Nordwestspanien im Dezember (PRINZ VON MONACO) und in dem Golf von Gascogne im März und April (MADER). Weiter nördlich fällt die Laichzeit später; so fand CUNNINGHAM im westlichen Kanal Eier von Juni bis Oktober, die Hauptmenge im Juli und August, HEFFORD beobachtete Eier im April und August und September bei Eddystone und im September welche in der Plymouthbucht.

Die Eier sind 1,5—1,8 mm groß und besonders durch einen geräumigen, perivitellinen Raum ausgezeichnet. Sie besitzen eine Ölkugel,

<sup>1</sup> HOEK (1914) gibt sogar an, daß „la mer du Nord en est absolument dépourvue“.

<sup>2</sup> Häufig werden die atlantischen Sardinen als *Clupea (Sardina) pilchardus* f. *pilchardus* der mediterranen *C. (S.) p. f. sardina* gegenübergestellt, und nach DE BUEN spalten diese Unterarten in mindestens fünf Rassen auf.

sind freischwimmend und werden, ebenso wie die jungen Larven, in mittleren Wasserschichten gefunden. Die Larven sind beim Ausschlüpfen 3,8 mm lang, der Dotter ist in 5 Tagen resorbiert und die Larven werden im Mittelmeer in diesem Zustande bis zu einer Länge von 2,5—3,5 cm und einem Alter von 3 Monaten „Poutines nues“ genannt. Sie fangen bei dieser Länge an, Schuppen zu bilden und werden 4—4,5 cm lang zu den silberglänzenden „Poutines vetues“. Beide Stadien werden im Frühjahr beobachtet. Im Juli sind die Jungen auf 6—7 cm herangewachsen, kommen immer mehr in oberflächliche und küstennahe Gewässer und heißen nun „Palailles“. Fünf cm lang erscheinen die jungen Sardinen an der spanischen Südküste, wo sie von April bis September angetroffen werden und bis zu 30 cm heranwachsen. Im Oktober verschwinden sie und gehen wahrscheinlich in die Tiefe, obgleich die Wassertemperatur noch 19—20° C beträgt.

Die Palailles halten, wie auch die älteren Tiere, in mehr oder weniger dichten Schwärmen zusammen. Nach DE BUEN hängt diese Schwarmbildung von der Gesamtmasse des Planktons ab, das den Fischen als Nahrung dient<sup>1</sup>. Im Mittelmeer, an der atlantisch spanischen und an der portugiesischen Küste, ebenso im Golf von Gascogne, werden das ganze Jahr über Sardinen gefangen, während weiter nördlich an der französischen Küste der Fang nur während der 3—4 Sommermonate ergiebig ist.

An der Küste der Gascogne verläßt die Sardine die Küste nur, wenn im Winter die Oberflächentemperatur unter 10° C sinkt, oder im Sommer über 20° C steigt. Im Winter ziehen sich die Fische auf Sandgrund zurück, im Sommer werden sie einige Kilometer weiter draußen im freien Wasser angetroffen. Vorübergehend können auch Stürme die Sardinen veranlassen, sich auf 70—140 m Tiefe hinabzufflüchten, wobei die Jungen tiefer gehen als die Alten. Vor Vigo enthalten die Schwärme hauptsächlich 1<sup>1</sup>/<sub>2</sub>—2jährige, selten 4—4<sup>1</sup>/<sub>2</sub>jährige Tiere<sup>2</sup>. Verfolgung durch Feinde (Fische, Vögel, Cetaceen), und besonders meteorologische Einflüsse bestimmen die Bewegungsrichtung der Wanderungszüge. Diese sind nach DE BUEN vor der spanischen Westküste nur von geringem Umfang. Im Winter, Dezember und Januar, zerstreuen sich die Schwärme und die Tiere leben am Boden, die jüngeren Jahrgänge länger als die älteren, um sich dann wieder auf den Laichplätzen zu sammeln. Über ausgedehnte Wanderungen der Sardinen im Mittelmeer ist nichts bekannt. Die Fische scheinen hier nur wenig ausgedehnte Streifen auszuführen.

<sup>1</sup> Nach DE BUEN ist der Pilchard kein Wahlfresser, sondern soll unterschiedslos Zoo- und Phytoplankton mittels seiner Kiemenfilter ausseihen. Anderen Angaben zufolge soll die Hauptnahrung des Pilchards eine Zwerggarnele sein und NAVARRO findet als Hauptnahrung planktonische Copepoden und andere Crustaceen.

<sup>2</sup> Betreffs Altersbestimmungen siehe DE BUEN (1925).

Die nördlichen Sardinenbestände vor der Westküste Frankreichs und im westlichen Kanal sind agiler und ziehen stärker umher. Dies geht schon daraus hervor, daß an der nördlichen Grenze des Verbreitungsgebietes ausschließlich große Exemplare (20—26 cm lang) von Februar bis zum Oktober, hauptsächlich von August bis September gefangen werden. Diese Tiere sind alle verlaicht und gehören den gleichen Altersgruppen an, welche oft in die Nordsee, ja wie Fänge aus dem Jahre 1876 beweisen, gelegentlich bis zur norwegischen Küste vorstoßen können. An der französischen Küste werden die größten Fänge von 12,5—16 cm langen Sardinen von Mai bis Juli gemacht; 10—20 cm lange Fische werden im August angelandet. Erstere gehören der O- und I-Gruppe an, zu denen sich dann später 2jährige Exemplare gesellen. Diese Fische, als „Sardines de rogue“ bezeichnet, sind noch alle unreif.

Woher diese „Sardines de rogue“ kommen, ist noch nicht klar erkannt. Ihr Erscheinen ist etwas unregelmäßig und hängt offenbar mit der Temperatur des Wassers zusammen, denn im Süden kommen die Fische eher als weiter nördlich. Ob sich die Sardinen entsprechend der Zunahme der Ufertemperatur von draußen gegen die Küste wenden, wie HOEK annimmt, oder ob sie von Süden längs des Ufers nach Norden wandern, wie POUCHET angibt, ist noch nicht klargestellt.

Die „Sardines de rogue“ verlassen die Küste im Oktober. An ihrer Stelle erscheinen, besonders an der Nord- und Westküste Spaniens und an den südlichen Teilen der Westküste Frankreichs regelmäßig, weiter nördlich unregelmäßig und sporadisch, Schwärme 20—25 cm großer reifer Fische, die „Sardines de derive“, die stellenweise von November bis Juni, massenhaft im Februar bis März vorkommen.

Die unreifen Fische halten sich sommers über in Küstennähe, die älteren, laichreifen winters über dort auf. Im Sommer streifen die älteren, verlaichten Exemplare, wenigstens die der nördlichen, atlantischen Bestände, weit umher, im einzelnen aber sind die Wanderbewegungen noch nicht bekannt. Ich verzichte deshalb darauf, auf die mehr spekulativen Betrachtungen von MEEK einzugehen. Er nimmt an, daß von einem Laichplatz westlich der Bretagne ein geschlossener Schwarm sich rekrutiere und versucht aus den Fangergebnissen der englischen und französischen Fischerei im einzelnen die Bewegungen dieser Fische zu rekonstruieren.

*Cl. (Sardina) dobrogica*, eine *Clupea pilchardus* sehr nahe verwandte Form, vielleicht nur eine Rasse derselben, kommt nach ANTIPA (1905) im südwestlichen Teil des Schwarzen Meeres vor und macht von hier aus alljährlich im Juli Wanderungen zur rumänischen Küste, wobei sich ihre Schwärme durchwegs in 20—30 m Tiefe halten. Im Oktober wandern die Fische zurück. Im übrigen sind unsere Kenntnisse von dieser Form was Laichplätze und Überwinterung usw. anbelangt, noch sehr unvollkommen.

Auf der Westseite des Atlantiks sind die Sardinen durch *C. pseudo-hispanica* im Golf von Mexiko, im Pazifik und im Indischen Ozean durch *Clupea caerulea* und *C. sagax* und in der Australischen See durch *C. neopilchardus* vertreten.

Von den indischen Sardinen ist wirtschaftlich sehr wichtig *Clupea* (*Sardina*) *longiceps*<sup>1</sup>. Dieser Fisch (HORNELL und NAYUDU) erreicht mit 1 Jahr bei 15 cm Länge die Geschlechtsreife. Er laicht in offener See von Juli bis August. Die Jungen wandern an das Ufer und werden im August und September (4,4—7,5 cm lang) dort gefunden. Hier nähren sie sich hauptsächlich von *Protophyten* und *Protozoen*, die von September bis Dezember durch die Südwestmonsune in den Küstengewässern zusammengetrieben werden. Von Januar bis April leiden die Sardinen häufig Nahrungsmangel und zerstreuen sich. Später sammeln sie sich wieder und kurz vor der Laichzeit verlassen sie die Uferregion. Viele Fische, besonders Weibchen, sterben nach dem Laichen. Die Überlebenden verhalten sich ähnlich wie die Jungen. Das Höchstalter der indischen Sardine beträgt  $2\frac{1}{2}$  Jahre.

#### d) Die Flußheringe, *Alosa*.

Eine ganze Reihe von Heringen, die sich biologisch dadurch auszeichnen, daß sie in die Nähe der Flußmündungen oder in die Flüsse selbst zum Laichen aufsteigen und die auch morphologisch viele gemeinsame Züge (z. B. schon in ihrer Größe) zeigen, werden jetzt in das Genus *Alosa* zusammengefaßt, von dem wieder in neuerer Zeit das Subgenus *Caspialosa* (BERG) abgespalten wurde. Wir finden diese Gattung wahrscheinlich über die ganze nördliche Halbkugel verbreitet (vgl. Abb. 7). Die Kenntnis der hierher gehörigen Arten ist aber in systematischer, als auch in biologischer Hinsicht noch nicht abgeschlossen.

Die beiden west- und nordeuropäischen Formen *Alosa vulgaris*, der *Maifisch*, und *Alosa finta*, die *Finte*, sind am besten bekannt<sup>2</sup>. *A. vulgaris* wird bis 60 cm lang und gewöhnlich bis 2,5, ausnahmsweise bis 6 kg schwer; *A. finta* bleibt kleiner, bis 45 cm lang und 1 kg schwer. Beide Formen kommen an den Küsten sämtlicher europäischer Meere mit Ausnahme des Schwarzen Meeres vor, wobei die Form *Finta* im Osten, *Vulgaris* im Westen überwiegt. Letztere erreicht in der Nähe von Kiel ihre Ost-, erstere bei England und an der nordwestfranzösischen Küste ihre Westgrenze. Ich bespreche im folgenden beide Formen zusammen.

Den größeren Teil ihres Lebens verbringen die maifischartigen Fische im Meere, wahrscheinlich nicht allzu weit von der Küste entfernt; zu bestimmten Zeiten, meist direkt nach Ablauf des Frühjahrshochwassers,

<sup>1</sup> Jahresertrag 1922/23 = 3 600 000 Rs. = 5 500 000 Mark.

<sup>2</sup> Ob beide Formen echte Arten oder nur Varietäten einer Art sind, soll hier nicht untersucht werden.

steigen sie in die Flüsse ein. Die Zeiten des Aufstieges sind etwas verschieden, je nach der geographischen Lage; so beginnt z. B. der Einstieg in die Seine nach VINCENT gewöhnlich Anfang März und kann ohne Unterbrechung bis Juni dauern, in der Elbe fällt er meist von April bis Juni (EHRENBAUM), im Tiber von April bis Juli (D'ANCONA). Gewöhnlich beginnt der Aufstieg, wenn das Flußwasser Temperaturen von 12—13° C hat. Die Finte steigt meist, z. B. im Rhein, 3—4 Wochen später auf als die Alse.

ROULE (1924) hat in einer Reihe französischer Flüsse den Aufstieg der Alsen zu der Temperatur des Wassers in Beziehung bringen können und festgestellt, daß immer die wärmsten Teile des Flusses aufgesucht werden und z. B. die Fische in der Rhône bei Valence nur auf der rechten Stromseite wandern, da die linke durch die kurz oberhalb einmündende Isère stark abgekühlt ist.

Der zurückgelegte Weg kann sehr beträchtlich sein; wenn auch heute die Fische durchwegs nicht mehr so weit aufsteigen wie früher. Im Rhein gelangten sie in früherer Zeit bis in den Oberrhein und gingen auch in die Nebenflüsse Neckar und Main, in der Elbe bis nach Böhmen und in der Seine bis zur Oise. Heute steigt die Finte in der Memel nur bis zur Stadt Memel, in der Elbe die Finte und die Alse nicht über Magdeburg und im Rhein nicht über Mainz hinaus auf; im Tiber gehen die Fische höchstens bis nach Orvieto. Das Wandern erfolgt meist in Strommitte und hauptsächlich während der Nachtzeit.

Die aufsteigenden Laicher<sup>1</sup> nehmen nach den Untersuchungen von HOEK in der Brackwasserzone noch reichlich Nahrung auf (*Copepoden*, *Temora*, *Corophium*, *Mysis*), unterlassen jedoch später die Nahrungsaufnahme und bei Koblenz gefangene Fische haben einen leeren Darmtraktus. Im Meer besteht die Nahrung der Finte und Alse hauptsächlich aus kleinen Fischen und weichschaligen Krebstieren.

Früher nahm man an, daß die Finten und Alsen am Ende ihrer Wanderung im Oberlauf der Flüsse laichten. Dies scheint jedoch nicht immer richtig zu sein, denn nach EHRENBAUM, POUCHET und BIÉTRIX, HOEK, D'ANCONA u. a. findet das Laichen gewöhnlich nicht allzu weit oberhalb der Brackwasserzone statt, im Rhein z. B. wahrscheinlich noch innerhalb der holländischen Grenze. Die höher hinaufsteigenden Tiere sind allem Anschein nach in der Hauptsache unreife Tiere, deren Erscheinen vor den Flußmündungen D'ANCONA ausdrücklich feststellt. Auf der anderen Seite geben VINCENT und ROULE an, daß alle aufsteigenden Fische im Fluß laichten, die zuerst ankommenden weiter bergwärts als die Nachzügler, und auch HOEK konnte bei Bonn und Koblenz laichreife Exem-

<sup>1</sup> Nach D'ANCONA und ROULE sind Männchen vereinzelt im zweiten Jahre (30 cm lang) geschlechtsreif, weitaus die meisten aufsteigenden Männchen sind 3—5jährig; die kleinsten Weibchen sind 3—4, die Mehrzahl 5 bis 6jährig.

plare feststellen. Möglicherweise liegen die Verhältnisse in verschiedenen Flüssen nicht gleich. Die Männchen beginnen häufig mit dem Einstieg und sie erscheinen auch zuerst auf den Laichplätzen. Häufig benutzen Finte und Maifisch die gleichen Laichplätze, so z. B. im Rhein und in der Elbe.

Das Laichen vollzieht sich nachts an der Oberfläche unter weithin hörbarem Geräusch. Die Laichzeiten sind etwas verschieden, so laicht die Finte in der Gegend von Memel im Juni. Im Unterlauf der Elbe beginnt die Finte, obgleich sie später als der Maifisch aufstieg, bereits im Mai mit dem Laichgeschäft. In der Seine wird zwischen Rouen und Elbeuf im Mai und im Tiber, entsprechend der südlichen Lage, bereits im April gelaicht.

Nach dem Laichen geht ein großer Teil der Fische ein, andere erreichen das Meer und steigen im nächsten Jahr noch einmal auf.

Die Eier sind bei der Ablage 1,6 mm groß, quellen aber nach der Befruchtung auf 4,25—4,6 mm. Sie sinken zu Boden und flottieren über dem Grund. Die Jungen schlüpfen nach 3—4 Tagen und sind 4,5—6 mm (nach VINCENT 7—8 mm) lang. Sie sind glashell und wachsen ziemlich rasch heran. Im Oktober messen sie in der Elbe bereits 5 cm, im November 12—12,5 cm (im Maximum). Der Zeitpunkt, zu dem sie in die See gehen, scheint ebenso wie die Körperlänge der Abwandernden in den verschiedenen Flüssen stark zu wechseln. WALTER gibt an, daß die Brut im gleichen Herbst ihres Geburtsjahres, 5—20 cm lang, abwandert, VINCENT konstatiert in der Seine das Abwandern im September und Oktober bei einer Länge von 8—11 cm. Im Rhein und in der Elbe bleibt sicherlich ein Großteil der Larven den Winter über und zieht erst im nächsten Frühjahr, Sommer oder gar im Herbst zum Meer. HOEK findet in der Flußmündung des Rheines Larven von Alsen und Finten miteinander gemischt von März bis einschließlich November. Die Längenmaße der Fische sind folgende:

Tabelle 4. Größen der Larven von Finte und Alse in der Rheinmündung (nach HOEK).

Monat	Finte	Alse
IV	70—150 mm	90—160 mm
V	82—149 "	93—160 "
VI	77—169 "	96—194 "
VII	103—151 " und 30—69 mm	100—187 " und 30—69 mm
VIII	30—89 "	30—97 "
IX	30—119 "	50—120 "
X	50—150 "	40—140 "
XI	58—104 "	71—100 "

Wir ersehen aus diesen Zahlen, erstens, daß die Laichperiode recht ausgedehnt sein muß, zweitens, daß da im Oktober die durchschnittliche Länge größer ist als die im November, frühzeitig geborene Fische bereits



abwandern und außerdem, daß ein anderer Teil den Winter über im Fluß zubringt.

Von den Alsen oder Finten haben sich in verschiedenen alpinen Seen Süßwasserreliktformen erhalten, so z. B. die „*Agoni*“ des Comersees. Sie laichen im Juni und Juli am Ufer bei Temperaturen von 20° C.

Im Schwarzen Meer werden die Alsen durch die *Alosa pontica* vertreten, die nach ANTIPA in folgende Rassen und Variationen aufspaltet:

- Alosa pontica danubii*,
- Alosa pontica nigrescens*,
- Alosa pontica russac*,

die sich sowohl in ihrer äußeren Form, ihrer Farbe, als in ihrem biologischen Verhalten voneinander unterscheiden.

*Alosa pontica danubii* lebt hauptsächlich im westlichen Teil des Schwarzen Meeres und scheint mehr eine Küstenform zu sein. Je nach der Temperatur nähert sie sich im Januar oder Februar langsam der Donaumündung, wo sie Ende des Monats gewöhnlich in Massen versammelt ist, um, wenn das Donauwasser sich genügend erwärmt hat, gewöhnlich Anfang März, in die Donau einzuwandern. Kommen jedoch Kälterückschläge, so ziehen sich die Fische zurück und können sogar im April bei kaltem, trübem Wasser die Donau verlassen. *A. pontica danubii* wandert im Fluß selten in geschlossenen Schwärmen, sondern mehr in lockeren Beständen immer an der Oberfläche. Wenn sie, wahrscheinlich aus ihren Winterquartieren kommend, an der Küste erscheinen, sind die Fische mager und nehmen im Mündungsgebiet sehr viel Nahrung zu sich. Sie wachsen rasch heran und schreiten Ende April oder Anfang Mai bereits zum Laichgeschäft, das aller Wahrscheinlichkeit nach in Etappen verrichtet wird und sich bis Ende des Monats, ja sogar bis zum Juni hinziehen kann.

Die Laichplätze liegen immer im Deltagebiet, nicht oberhalb Giurgiu.

Nach dem Laichen verlassen die Fische allmählich bis Mitte Juli die Donau wieder und wenden sich längs der Küste südlich, wo sie noch in der Gegend von Baltschick und Varna im November gefangen werden, sich dann aber anscheinend weiter in die offene See zurückziehen.

*Alosa pontica nigrescens* erscheint immer später als die vorige Form in geschlossenen Schwärmen vor der Donaumündung. Sie wandert nicht sehr weit hinauf, d. h. nicht durch das ganze Deltagebiet hindurch und zieht sich schon nach 1—1½ Monaten ins Meer zurück. Das Laichen findet im April und Mai ganz in der Nähe der Flußmündung statt.

*Alosa pontica russac* kommt hauptsächlich im Asowschen und östlichen Teil des Schwarzen Meeres vor, wird aber auch noch in der Donaumündung angetroffen und soll dort im Frühjahr im Razimsee laichen.

Außer den „großen Donauheringen“ haben wir im Schwarzen Meergebiet noch zwei kleinere Arten: *Alosa tanaica* und *A. nordmanni*. Letztere lebt hauptsächlich im nordwestlichen Teil des Beckens und erscheint

gewöhnlich Mitte März vor den Flußmündungen, besonders vor der Donau. Hier steigt sie weit über das Deltagebiet hinauf und wird, wenn auch in kleineren Mengen, noch am Eisernen Tor beobachtet. Sie tritt auch in Altwässer und auf das Überschwemmungsgebiet über, wo sie hauptsächlich im April und in der ersten Maihälfte laicht. Die Jungen gehen gewöhnlich im September und Oktober ins Meer, das die Alten bereits 1—2 Monate eher aufgesucht haben. Manche Jungen überwintern, ähnlich wie die der Alse und Finte, in geringer Anzahl im Fluß, besonders in Altwässern.

Auch im Caspimeer kommen eine Reihe von „Alsen“ vor, deren Systematik mir nach den vorliegenden Literaturangaben noch nicht völlig geklärt erscheint. Besonders ist noch nicht sicher, ob die verschiedenen Formen echte Arten oder nur Varietäten sind. Ich nenne mit KNIPOWITSCH und BORODIN *A. caspia*, *A. kessleri*, *A. caspia-pontica*, *A. braschnikowi*, *A. volgensis*, *A. grimmii*, *A. saposchnikowi* und *A. kurensis*.

*A. caspia*, *A. kessleri* und *A. saposchnikowi* sind die bekanntesten Arten, sie stellen drei verschiedene biologische Typen dar. *Caspia* ist hauptsächlich Planktonfresser, *Kessleri* sucht gelegentlich schon größere Bissen (*Mysideen*, *Cumaceen*, *Amphipoden* und Fische) und *Saposchnikowi* ist ein Raubfisch, der sich hauptsächlich von *Atherina*, *Gobiiden* und kleinen *Heringen* nährt<sup>1</sup>. *A. kessleri* kommt nur im nordwestlichen Teil des Meeres vor, auch *A. caspia* hat hier ihr Hauptvorkommen, dringt aber über Baku bis zum Golf von Astrabad vor, und *A. saposchnikowi* bewohnt den ganzen See.

Beim Aufstieg erscheinen bei allen drei Formen zuerst die Männchen. *A. kessleri* steigt zur Zeit der Fortpflanzung die Wolga bis nach Nischnij-Nowgorod auf, *A. caspia* erreicht Astrachan und Sarratow und *A. saposchnikowi* laicht direkt im Mündungsgebiet, vielleicht sogar im Salzwasser<sup>2</sup>. Nach ARNOLD soll aber auch *A. caspia* direkt oberhalb des Mündungsgebietes oder im Meere selber laichen, während sie nach GRIMM 350—500 km im Fluß zurücklegt. Der Widerspruch beider Angaben löst sich vielleicht dadurch, daß wir hier ein ähnliches oder gleiches Verhalten wie bei *Alosa vulgaris* und *A. finta* vor uns haben; eine Annahme, die noch

<sup>1</sup> Nach DERJAVINE setzt sich die Nahrung dieser Alsen wie folgt zusammen:

	<i>caspia</i>		<i>kessleri</i>		<i>braschnikowi und saposchnikowi</i>	
	im Fluß vH	im Meer vH	im Fluß vH	im Meer vH.	im Fluß vH.	im Meer vH
Krebsart. Tiere	76,2	98,4	54,4	84,1	22,7	22,7
Copepoden . . .	4,6	62,5	19,2	15,9	4,5	4,5
Fische . . . . .	16,2	—	26,4	2,3	90,9	90,9

<sup>2</sup> Das „Salzwasser“ des Kaspi-Sees hat nur einen Salzgehalt von 12 vT gegenüber 34 vT des Nordseewassers.

an Wahrscheinlichkeit gewinnt, nachdem DERJAVINE festgestellt hat, daß *A. caspia* und *kessleri* im Fluß nicht mit der Nahrungssuche aufhören. Daß *A. caspia* im Meerwasser, besser gesagt Brackwasser, laichen kann, ist durch ARNOLD experimentell festgestellt worden und wird auch durch KNIPOWITSCH bestätigt. *A. braschnikowi* und *A. grimmi* laichen im Meer, erstere auch an schwach ausgesüßten Stellen (z. B. im Golf von Astrabad), *A. kurensis* laicht wahrscheinlich im Brackwasser.

Die Laichzeit aller caspischen Alsen fällt in das Frühjahr — April bis Mai — seltener bis in den Juni. Die Eier sinken auf den Boden und werden nicht festgeklebt; auch sie quellen nach der Befruchtung von 1 mm auf 1,7—2 mm.

Auf der amerikanischen Seite des Atlantiks spielt die gleiche Rolle wie die Alse und Finte auf der europäischen der „Shad“, *Alosa sapidissima*. Ursprünglich nur im Westatlantik vom Golf von Mexiko bis zum St. Lawrence verbreitet, wurde dieser Fisch in den Jahren 1871—1880 mit Erfolg nach den pazifischen Küsten der Staaten überführt und heute wird er dort massenhaft von Los Angeles bis nach Alaska angetroffen. Eine Zeitlang hatte der Shad in den ostamerikanischen Flüssen stark abgenommen; dank großzügig durchgeführter, künstlicher Zucht, sind seine Bestände dort wieder sehr reich.

Der Shad lebt den größten Teil seines Lebens im Meere, wo er anscheinend in Küstennähe ziemlich weit und rastlos umherstreift, und sich mit Vorliebe in Wasser von 15—21° C aufhält. Das Wärmebedürfnis reguliert überhaupt sehr stark die Biologie und besonders die Wanderungen dieses Fisches, so auch den Laichaufstieg in die Flüsse. Mc DONALD und STEVENSON<sup>1</sup> beobachteten, daß warme Regen die Schwarmbildung des Shad in Ufernähe veranlassen.

Der Shad laicht nur im Süßwasser, wenn auch häufig nicht weit oberhalb der Brackwasserzone. Die Laichwanderung erfolgt entsprechend der geographischen Lage des Flusses im Herbst oder im Frühjahr, wenn das Flußwasser Temperaturen von 12° C und mehr aufweist und wärmer als das Meerwasser ist (Mc DONALD). Von Süden nach Norden folgen deshalb die Aufstiegzeiten in den verschiedenen Flüssen zeitlich aufeinander:

St. Johns River (Florida) . . . . .	Beginn 15. XI., Hauptzug II.—III.
Savannah (Georgia) . . . . .	I.—III.
Edisto (South Carolina) . . . . .	I.—III.
North Carolina . . . . .	etwas später
Potomac . . . . .	Beginn Ende II., Hauptzug IV.
Delaware . . . . .	„ im III., Hauptzug IV.—V.
Hudson . . . . .	„ Ende III., Hauptzug IV.—V.
Connecticut . . . . .	„ Ende IV., Hauptzug Ende V.
Kennebec und Androscoggin (Maine)	„ Ende IV., bis VI.
John River (New Brunswick) . . . . .	„ Mitte V.
Miramiki . . . . .	„ Ende V.

<sup>1</sup> Zit. nach CHIDESTER.

Auf dieses sukzessive Erscheinen von Süden nach Norden hatte man früher die Meinung gegründet, daß der Shad längs der Küste von Süden nach Norden wandere und sich vor jeder Flußmündung von dem Hauptzug eine Teilschar abspalte. AGASSIZ und LYMAN aber haben bereits mit Nachdruck betont, daß die Fische entsprechend der Erwärmung des Wassers in den Küstengebieten vom Ozean her nach den Ufern ziehen und in ihren Heimatfluß aufsteigen. Die Hauptmasse der Fische kommt immer erst dann, wenn die Wassertemperatur 18—20° C ist. Vor der Flußmündung halten sich die Fische je nach dem Reifegrad ihrer Gonade längere oder kürzere Zeit im Brackwasser auf, ehe der eigentliche „Run“ beginnt, und im Unterlauf des Flusses werden nicht selten rückläufige Bewegungen beobachtet. Auch vollzieht sich der Aufstieg nicht in einem gleichmäßigen Zuge, sondern er erfolgt in mehreren Wellen. Zuerst erscheinen immer die Männchen. So enthielt z. B. im Potomac River am 19.—24. März 1897 ein Schwarm 90 vH Männchen; gegen Ende der Laichzeit sind aber Männchen sehr selten.

Die aufsteigenden Shads stellen ihre Nahrungsaufnahme im Fluß nicht völlig ein; sie nehmen gelegentlich kleine Insekten und Krebse. Ihre Laichplätze suchen sie dort, wo warmes Wasser aus einem seitlichen Zulauf (Creek) in den Hauptfluß strömt und setzen hier ihre Eier in die Strömung in möglichst warmem Wasser ab. Die Laichablage erfolgt bei Tag, wenn die Wassertemperaturen am höchsten sind, also zwischen 4 und 10<sup>h</sup> p. m. Männchen und Weibchen schwimmen unter lebhaftem Plätschern nebeneinander und entleeren in mehreren Portionen ihre Gonaden. Die Eier werden auf den Boden verstreut; sie sind bernsteinfarben oder rosa und zunächst 1,3—1,5 mm groß, quellen aber nach der Befruchtung auf das Doppelte<sup>1</sup>.

Nach dem Laichen gehen die Fische („Downrunners, Ravers“) bald wieder stromabwärts — im Connecticut z. B. schon im Juni —; sie sind sehr mager und äußerst gefräßig und nehmen sogar die Fliege. Viele von ihnen steigen bereits im nächsten Jahre wieder auf. Vereinzelte Exemplare („Stragglers“) zögern mit der Abwanderung bis zum Herbst, und ganz alte Exemplare bleiben gelegentlich im Fluß.

Die Jungen halten sich den Sommer über im Süßwasser auf und wandern gewöhnlich im Herbst mit den Herbsthochfluten, wenn die Wassertemperatur auf 5—4° C gesunken ist, dem Meere zu. In warmen Wintern bleiben aber häufig Exemplare im Fluß, besonders in dessen Unterlauf und Mündungsgebiet. Später ziehen sie sich weiter hinaus in die See, kommen aber bereits als 2jährige, unreife Fische vorübergehend im Sommer wieder in das Estuarium oder in den Unterlauf. Mit 3 und 4 Jahren sind die Shads laichreif<sup>2</sup>.

Dem Genus *Alosa* ähnelt in seiner Biologie *Pomolus* (die Gaspareaux).

<sup>1</sup> Ein Weibchen liefert je nach Größe 30000—150000 Eier.

<sup>2</sup> Betreffs Altersbestimmungen siehe BORODIN (1924).

*P. pseudoharengus* wird an der ostamerikanischen Küste angetroffen und hat sich im Ontariosee und einigen Seen des Staates New York völlig, ähnlich wie die „Agoni“, ans Süßwasser angepaßt. *P. chrysochloris*, der „Skipjack“ lebt im Golfe von Mexiko.

Die „Gaspareaux“ steigen ebenfalls im Frühjahr (April und Mai) in die Flüsse auf und setzen oberhalb der Gezeitenzone in ruhiges Wasser ihre 1,8 mm großen Eier ab. Diese werden in zusammenhängenden Massen an Steinen angeklebt. Die Jungen sind sehr hochrückig und haben ein Aussehen, das an das von *Leptocephalus* erinnert. Nach Beobachtungen von PRINCE sind die frischgeschlüpften Larven 4,8 mm lang und bleiben bis zum nächsten Sommer, wann sie bis 14 cm messen, im Fluß.

Über die pazifischen und indischen Küstenheringe ist noch wenig bekannt.

Auch über den „Menhaden“ *Brevoortia tyrannus* der atlantisch-amerikanischen Küste ist unsere Kenntnis noch dürftig, obgleich er dort oft in sehr großen Massen auftritt. Im Frühjahr wandert der Fisch in großen Scharen von Florida aus nördlich, und eine rückläufige Bewegung wird im Herbst beobachtet. Die Wanderungen werden nach B. GOODE und McDONALD durch das Temperaturoptimum 15—21°C kontrolliert. Über die Laichverhältnisse des Menhaden besitzen wir noch keine Klarheit; während man früher annahm, daß das Laichen gegen Jahresende weiter draußen im Meere über größerer Tiefe erfolge, glaubt GREER (1915), daß die Eier im Frühjahr im brackigen Wasser abgesetzt werden. Auf jeden Fall werden erwachsene, als auch ein- und zweijährige Fische im Frühjahr und Sommer im Brackwasser angetroffen.

#### e) Die Sardelle, *Engraulis*.

Die Unterfamilie oder das Genus *Engraulis* (die „Anchovis“ oder *Sardellen*) ist ziemlich artenreich — ungefähr 80 Spezies — und hat ihr Hauptverbreitungsgebiet in den tropischen und subtropischen Meeren. Am bekanntesten sind: die kalifornische *Sardelle*, *E. mordax*, an den pazifischen Küsten Amerikas und die europäische *Sardelle*, *E. engrassicholus*, im Mittelmeer und im Ostatlantik von den Kanarischen Inseln bis zur Nordsee. Das Verbreitungsgebiet der letzteren ähnelt somit stark dem der Sardine. Auffällig ist, daß wir neben den starken Populationen im Mittelmeer und den zahlreichen Schwärmen bei den Kanaren, vor den spanischen und portugiesischen Westküsten, im Golfe von Biskaya und speziell an der Gascognischen Küste<sup>1</sup>, weiter nördlich längs der französischen Küste und im Kanal nur geringe Mengen antreffen und dann wieder einen starken Bestand in der südwestlichen Nordsee, nämlich im Zuidersee, feststellen. Nach Norden dringt die Sardelle bis nach Bergen, nach

<sup>1</sup> Im Gascognergolf war sie jahrelang verschwunden, wird aber dort seit 1875 durch eine ziemlich bedeutende Fischerei wieder regelmäßig ausgebeutet.

Osten gelegentlich in die Ostsee bis nach Kiel vor; an der deutschen Nordseeküste werden gelegentlich beträchtliche Mengen im Dollart gefangen. Trotz dieses großen, nach Norden und Osten reichenden Verbreitungsgebietes ist die Sardelle eine mehr subtropische Form.

Bei der Auswahl ihrer Laichplätze scheint die Sardelle sowohl von warmem, als auch von etwas schwächer salzhaltigem Wasser angezogen zu werden. MARION stellt fest, daß z. B. das Rhônedelta eine starke Anziehungskraft auf die Laichschwärme ausübt; und die nördlichen Bestände laichen in dem stark ausgesüßten Zuidersee. Die Sardelle ist sicher in mehrere Rassen aufgespalten und die holländische Population stellt wahrscheinlich eine separate Rasse dar, die größer als die Mittelmeerform ist (Länge 13—16: 10—15 cm); letztere ist im Verhältnis jedoch rund 10 vH schwerer. Auch verhalten sich die Mittelmeersardellen und die des Südostatlantiks in ihrer Biologie in vieler Hinsicht anders als die holländische; deshalb wollen wir die verschiedenen Bestände getrennt besprechen<sup>1</sup>.

Im Mittelmeer laicht die Sardelle in Küstennähe von Mai bis September und zwar im Osten hauptsächlich von Juni bis Juli, im Westen im August in Wasser von 13° C aufwärts. Reiche Laichplätze finden sich an verschiedenen Stellen des Mittelmeeres, besonders bei Neapel und im Golfe von Marseille. Hier laicht die Sardelle von Mai bis September, jedoch ist der Umfang des Laichgeschäftes im Herbst von geringem Ausmaß (MARION). Im Golfe von Neapel fand LO BIANCO vereinzelt noch Eier<sup>2</sup> im September, die Hauptmasse der Larven aber im Juni.

Das Verhalten der Sardellen, auch der Laichschwärme, ist im ganzen Mittelmeer etwas unberechenbar und kapriziös<sup>3</sup>; die Fischereierträge

<sup>1</sup> Nach LO GIUDICE bildet die Sardelle in italienischen Gewässern zahlreiche Rassen, die je nach der gegenseitigen Entfernung ihres Wohngebietes mehr oder weniger stark voneinander unterschieden sind. Sie sollen innerhalb ihres Verbreitungsareals ziemlich stationär sein und nach Ansicht dieses Autors hat man früher die horizontalen Wanderungen der Sardellen stark überschätzt. Im großen ganzen lassen sich zwei Rassengruppen unterscheiden, die Hochseerassen und die Küstenrassen. Jene laichen von (März) April bis Mai, diese von Juli bis September.

<sup>2</sup> Die Eier der Sardelle sind nicht rund, sondern haben mehr wurstförmige Gestalt. Im Mittelmeer messen sie im Durchschnitt 1,2 : 0,5 mm.

<sup>3</sup> MARION schildert das Verhalten folgendermaßen: „Les passages de grandes bandes d'anchois se font plus loin au large, le long de nos côtes, que ceux de la sardine; certaines années, à la fin de l'hiver et au commencement du printemps, ces bandes se rapprochent de notre golfe et peuvent occasioner des pêches très fructueuses. D'autres fois ils gagnent plus directement les régions sises au large embouchures où on les trouve toujours, même par les plus grands froids de la fin de l'hiver. Lorsque les gros temps ont persisté en cette saison, il n'est pas rare que le grand chalut, dit des tartanes ou boeufs, s'en emplisse en traînant dans la vase par des profondeurs de 100 m. au large du Cap Couronne et du Golfe de Fos. Les coups de la mer ont alors chassé les anchois de la surface.“

wechseln sehr stark in den einzelnen Monaten und haben gewöhnlich im Frühjahr und Herbst je ein Maximum. An der etruschischen Küste werden die meisten Sardellen Ende August und in der Adria im Mai und nochmals im September gelandet. Zur Laichzeit sammeln sich die Sardellen in Schwärmen und nähern sich der Küste. Nach dem Laichen zerstreuen sie sich zum Teil wieder und machen größere Streifen, manchmal aber bleiben sie auch in der Nähe des Laichplatzes. Die älteren Fische schweifen weiter umher als die jüngeren, sammeln sich aber eher und beginnen zuerst mit dem Laichen.

Entsprechend der langen Laichzeit verhalten sich nach FAGE die im Frühjahr geborenen Fische anders als die im Herbst geschlüpften. Die Jungen vom Frühjahr und Frühsommer entwickeln sich und leben bis zum Anfang des nächsten Jahres an der Oberfläche und ziehen sich dann, wenn sie geschlechtsreif werden, in Tiefen von 100—150 m auf den Boden zurück, wo Wassertemperaturen von 13° C herrschen. Im Juni steigen sie wieder, durchschnittlich 12 cm groß und laichreif, zur Oberfläche empor. Bis zum Herbst bleiben sie an der Oberfläche, fressen sehr stark<sup>1</sup>, ihre Geschlechtsdrüsen regenerieren und im Herbst gehen die Fische wieder auf den Grund, wo sie anscheinend ein ziemlich träges Leben führen. Im April des nächsten Jahres kommen sie wieder, 15 bis 17 cm lang, zur Oberfläche, um zu laichen und sterben wahrscheinlich dann ab.

Die Jungen, die im Herbst geboren wurden, bleiben winters über an der Oberfläche, wo sie während des Frühjahrs die Geschlechtsreife erlangen und in einem Alter von rund 10—11 Monaten und einer Länge von 10—13 cm von Juli bis September laichen. Diejenigen, die im Juli laichen, verhalten sich im übrigen dann wie die Frühjahrssardellen und werden mit diesen im nächsten April wieder laichreif. Die spät im September zum Laichgeschäft kommenden Tiere bleiben zunächst an der Oberfläche und gehen erst mit Beginn des Winters während Januar und Februar auf den Grund in 100—150 m Tiefe. Ihre zweite Laichreife erlangen sie, 15—17 cm lang, im nächsten Sommer.

Die holländische Sardelle laicht im Mai und August anscheinend nur im Zuidersee<sup>2</sup> und zwar hauptsächlich in den nördlichen äußeren Teilen desselben, in geringerem Umfang in den mittleren und südlichen Ge-

<sup>1</sup> Die junge Brut bis zu 8 cm nährt sich hauptsächlich von kleinen Krebschen, vorwiegend *Copepoden*; größere Tiere nehmen *Mysis*, *Crangon*, *Corophorum*, *Gammarus*, *Cuma*, *Fischlarven* und *Jungfische*. Während des Bodenlebens werden hauptsächlich Schlammbewohner gefressen.

<sup>2</sup> Ob sich auch noch Laichplätze in der Nordsee finden — im Dollart und in der Unterems — ist noch nicht sicher. EHRENBAUM schließt aus Eifunden in der Nähe von Helgoland auf in der Nordsee gelegene Laichplätze. HOEK und REDEKE haben das Laichen nur im Zuidersee und in geringerem Umfang an der holländischen Küste beobachtet. Gelegentlich scheint aber noch die Irische See als Teillaichgebiet in Frage zu kommen.

bieten, wenn die Wassertemperatur  $15,5^{\circ}\text{C}$  erreicht<sup>1</sup>. Die Eier sind im Brackwasser etwas größer als im Salzwasser und schwimmen noch bei einem Salzgehalt von 2,9—1 vT. Im Zuidersee sind die Larven im Juni 3—17 mm, im Juli 1,6—3 cm, Mitte August 4—6 cm, Ende August 6 bis 11 cm (Mehrzahl 5—7 cm), Ende September 8—11 cm und Mitte November 4,5—10,5 cm lang. Diese Zahlen zeigen sowohl das rasche Wachstum der Sardellenlarven im Zuidersee, als auch die durch die lange Laichzeit bedingte Streuung in deren Größen. Die Schuppen werden bei einer Länge von 4—5 cm angelegt, und nach den Altersuntersuchungen REDEKES wird der Fisch im ersten Jahr 12—15 cm, im zweiten Jahr 15—20 cm groß.

Die Jungen bleiben in dem Zuidersee oder in nächster Nähe der holländischen Küste während des Sommers und Herbstes bis zum Jahresende, möglicherweise mischen sich die Larvenbestände, die innerhalb des Zuidersees geboren werden, mit solchen der holländischen Küste. Wo die Tiere dann hingehen, ist nicht sicher, aller Wahrscheinlichkeit nach machen sie als O- bzw. I-Gruppe jedoch keine weiten Wanderungen. Sie kehren im April oder Mai in den Zuidersee zurück, und einige von ihnen sind bereits reif und beteiligen sich am Laichgeschäft. Mitte Juli bereits verlassen sie das holländische Gebiet, einerlei ob sie gelaicht haben oder nicht und machen große Streifen. So werden besonders verlaichte Sardellen jeden Sommer an der Südwestküste Norwegens gefangen, und auch ins Kattegat dringen welche vor. Größere Schwärme zeigen sich im Oktober und November an der englischen Kanalküste und im Bristolkanal. Möglicherweise ziehen sie noch weiter zum Atlantik, und MEEK z. B. deutet die Tatsache, daß einmal ein größeres Laichen in der Irischen See beobachtet wurde, so, daß ein Schwarm holländischer Sardellen aus irgendwelchen Gründen nicht zum normalen Laichplatz zurückgegangen sei und hier ein neues Laichgebiet gesucht habe.

Im April und im Mai erscheinen die Laicher wieder, 15—20 cm lang, im Zuidersee, laichen zum zweiten Mal und sterben (REDEKE). Auf das Zuströmen zum Laichplatz in den Zuidersee darf wohl auch das ziemlich regelmäßige Auftreten von großen Sardellenschwärmen im Mai im Dollart zurückgeführt werden. Die Hauptschwärme der Sardellen kommen aber von Süden her im April oder anfangs Mai je nachdem, wenn Temperaturen von  $8,4$ — $12,5^{\circ}$  (Beobachtungen aus den Jahren 1894—1910) erreicht sind. Offenbar ziehen sie im Kanal gegen die holländische Küste zu, wie die Fänge an der englischen, belgischen und westholländischen Küste beweisen. Sie benutzen dabei anscheinend den Kanalstrom. Die ankommenden Fische sind noch nicht laichreif, wie aus dem Gonadengewichte von bei Texel im Mai gefangenen Exemplaren hervorgeht. Die Gonadengewichte betragen:

<sup>1</sup> HOFFMANN konnte direkte Beziehungen zwischen dem Fischereiertrag und der Temperatur feststellen.



Tabelle 5. Die Gonadengewichte von Zuidersee-Sardellen.

18. Mai . . .	Mittelgewicht der Gonade (50 Individuen)	= 0,6 g
19. „ . . .	„ „ „ (25 „ )	= 0,6 g
22. „ . . .	„ „ „ (25 „ )	= 1,1 g
23. „ . . .	„ „ „ (25 „ )	= 0,7 g
31. „ . . .	„ „ „ (75 „ )	= 0,9 g
Mitte Juni . .	„ „ „ (reife Individuen)	= 2,7 g.

Auch im Zuidersee zeigt sich dieselbe Tatsache wie im Mittelmeer, daß nämlich die Fänge der einzelnen Jahre sehr stark variieren und zwischen 195 000 Faß<sup>1</sup> (1890) zu 700 Faß (1908) oder zu 0 (1841/42) schwanken.

Auf der amerikanischen Seite des Atlantiks vertritt die Stelle von *E. engrassicholus* *E. mitchilli*. Sie laicht im Sommer, wird nur 7 cm lang und bereits mit 1 Jahr geschlechtsreif. Auf sie, wie auf die kalifornische Sardelle will ich nicht eingehen.

#### f) Zusammenfassung.

Wenn wir nochmals kurz die Wanderbewegungen der *Clupeiden* überblicken, so stellen wir fest, daß alle Arten an bestimmten Stellen nach einer mehr oder weniger ausgedehnten, anadromen Laichwanderung ihre entweder demersalen, festsitzenden oder ihre freischwimmenden, pelagischen Eier absetzen. Die Larven werden während eines mehr oder weniger langen larvalen und postlarvalen Zustandes über bald größere, bald kleinere Entfernungen passiv verfrachtet. Die marinen Formen werden sowohl nach den Küsten, als in die offene See abgetrieben; die Larven im Süßwasser sind mehr stationär. Sie verlassen entweder bald oder längere Zeit nach der Metamorphose das Süß- oder Brackwasser und suchen die See auf. Die marinen Formen zeigen in der Jugend ebenfalls katadrome Wandertendenz und suchen mit zunehmender Größe vom Strande weg größere Tiefen und das freie Wasser auf. Hier unternehmen die jüngeren Jahresklassen, als auch später die verlaichten Tiere, weite Nahrungstreifen, die hauptsächlich bedingt sind durch die Trift ihrer Nahrungstiere und so indirekt von hydrographischen Bedingungen abhängen. Welchen direkten Einfluß Strömungen, Salzgehalt und Wassertemperatur auf die Wanderungen der *Clupeiden* haben, ist noch nicht genügend bekannt, doch sind solche anzunehmen.

Nach einer längeren Freß- und Jugendperiode streben die geschlechtsreif gewordenen *Clupeiden* den Laichplätzen zu. Welche Reize und welche Faktoren diese Wanderungen — die durch den Zustand der Gonade induziert werden — auslösen, leiten und kontrollieren, ist ebenfalls noch nicht genügend bekannt; ebensowenig wissen wir, durch welche Sinne die Heringe ihren Laichplatz finden. Bald wird mit, bald gegen die Strömung gewandert. Sicher spielen bei der Auswahl des Laichplatzes Tem-

<sup>1</sup> 1 Faß = 40 l = 2800 mittelgroße Sardellen.

peraturempfindungen eine wichtige Rolle. HEINCKE konnte für den Frühjahrshering der Schley nachweisen, daß er die wärmsten und spezifisch leichtesten Wassermassen aufsucht. Für den Winterhering der Kieler Bucht gilt das gleiche. Für den Bankhering der Nordsee steht fest, daß er, soweit auch seine Laichgründe räumlich auseinander liegen, immer Wasser von 9—13°, am liebsten solches von 10—12° C aufsucht und das Laichen dort stattfindet, wo die Temperaturen, verglichen mit denen des umgebenden Wassers, etwas höher sind. Wir haben gesehen, daß mit Temperaturdifferenzen auch die Aufeinanderfolge des Laichgeschäftes von Norden nach Süden zusammenhängt. Der atlantisch-skandinavische Hering laicht dort, wo mit 3—6° C das Wasser etwas wärmer als das der nächsten Umgebung ist. Der Zuiderseehering schreitet zur Laichablage, wenn das Wasser 12—13° C mißt. Daß aber nicht immer die relativ höhere Temperatur bei dem Aufsuchen der Laichplätze ausschlaggebend ist, sondern, daß manchmal bestimmte Temperaturgrade strikte aufgesucht werden, geht aus Beobachtungen von MÜNTER (1863, zit. nach HEINCKE) hervor, wonach an der pommerischen Küste während des Laichgeschäftes die Heringe desto tiefer stehen, je größer die Oberflächentemperatur ist. Die niedrigen Temperaturgrade verhindern auch aller Wahrscheinlichkeit nach die Verbreitung der Sardine in der Nordsee. Ganz deutlich wird die Abhängigkeit der Wanderbewegungen der *Clupeiden* von der Wassertemperatur bei den Arten, die in die Flüsse einsteigen, so haben wir gesehen, daß die Alse in der Rhône auf der wärmsten Seite des Flusses bergwärts zieht, und der Shad erst dann von Süden nach Norden in bestimmter zeitlicher Reihenfolge in die Flüsse der amerikanischen Küste einsteigt, wenn deren Wasser warm genug ist.

Ferner üben auch die Meeresströmungen, die sich nicht nur durch ihren Salzgehalt, sondern auch durch ihre Temperatur von dem umgebenden Wasser unterscheiden und außerdem in ihrer Stärke beträchtlich schwanken können, einen bedeutenden Einfluß auf die Wanderbewegungen der Heringe aus.

MC INTOSH bringt die Ertragsschwankungen in der Heringsfischerei in Beziehungen zu den Niveauschwankungen des atlantischen Wassers und der Stärke seines Einstromens in die Nordsee. LE DANOIS führt den geringen Heringsfang im Winter 1921 in der Nordsee auf das starke Einstromen kalten, arktischen Wassers zurück. In der Nordsee ist der Heringsfang immer am ergiebigsten, wenn der Golfstrom stark und weit in die Nordsee transgrediert, und dieser Autor hält es sogar für möglich, durch Beobachtungen über die Stärke des Golfstromes in der Gascogner Bucht Fangprognosen für die Nordsee zu stellen. CLEVE, HJORT, EKMAN und PETERSON konnten das Ausbleiben des „Bohuslänbankherings“ im Winter 1896 eindeutig auf ein starkes Überfließen von Ostseewasser (des baltischen Stromes) in die Sunde und Belte und ins Kattegat und Ska-

gerrak zurückführen. Das schwachsalzhaltige Ostseewasser ( $S = 30$  vT) verwehrte dem „Bankwasser“ der Nordsee ( $S = 32-34$  vT), in dem sich der Bankhering aufhält, den Zutritt zu dem Skagerrak und Kattegat.

PETTERSON hat ozeanographische Beobachtungen und Feststellungen dazu benutzt, die säkularen Schwankungen in der Heringsfischerei vor Bohuslän zu erklären. „Sie ist verursacht durch Veränderungen in der Stärke der Kräfte, die Ebbe und Flut bewirken. Sie haben eine Periode von 1800 Jahren und Maxima von geringerem Grad von 111 Jahren. In den Zeiten, wenn diese Kräfte relativ stark sind, verursachen sie im Herbst und Winter eine Zunahme des Einstromes von nördlichem Wasser in das Skagerrak“ (JOHANSEN 1927, S. 172). Diese Zunahme des nördlichen Wassers soll nach PETTERSON die Laichplätze des norwegischen Herings nach Süden verlegen (und sogar die Rassenmerkmale des Herings ändern) und dadurch eine Zunahme der Heringe im Skagerrak bewirken. JOHANSEN dagegen nimmt, wahrscheinlich mit mehr Recht an, daß die Schwankungen in der Bohuslän-Heringsfischerei in „den wechselnden Mengen ozeanischen Wassers zu suchen sind, die in die Nordsee und in das Skagerrak einströmen“. Es deuten z. B. viele Tatsachen darauf hin, daß sich dadurch Veränderungen in der Lage der Laichplätze des Bankherings ergeben.

„Mehrere Jahre lang haben die wichtigsten Laichgründe des Bankherings im westlichsten Teil der Nordsee und der Doggerbank gelegen, während die Laichplätze auf der Jütlandbank, wo der Salzgehalt etwa 0,5 vT niedriger war wie auf der Doggerbank und den westlicheren Laichplätzen, geringere Bedeutung hatten. Während Perioden mit kraftvollem Einstrom von 35 vT Wasser zum Skagerrak wird der Salzgehalt auf der Jütlandbank steigen, und nach den angestellten Untersuchungen ist es wahrscheinlich, daß dann die ausgedehnten Steingründe in der Nähe dieser Bank zum Ablachen in weit größerem Umfange benutzt werden, als in Zeiten mit geringem Einstrom.

Wenn sich auf der Jütlandbank gute Laichgelegenheit für den Bankhering der Nordsee bietet, liegt es nahe, anzunehmen, daß große Mengen des Herings nach dem Ablachen ins Skagerrak auf der Suche nach Nahrung einwandern, oder dorthin durch den Jütlandstrom getrieben werden. Auch wird in den folgenden Jahren eine Zunahme an jungen Bankheringen im Skagerrak zu erwarten sein“ (JOHANSEN 1927, S. 173).

## VI. Salmonidae.

Die Familie der *Salmonidae* bietet die großartigsten Beispiele für anadrome Wanderfische. Fossil ist diese relativ junge Familie sicher nur aus pliocänen Schichten von Idaho bekannt (*Rhabdofario lacustris*) bekannt, wenn wir die Funde aus den Genera *Osmerus*, *Thaumaturus* und *Prothymallus* mit heranziehen, reicht sie bis ins Miocän zurück. Die Familie im engeren Sinn zerfällt heute in sieben Gattungen:

*Coregonus (Argyrosomus),*  
*Brachymystax,*  
*Stenodus,*  
*Oncorhynchus,*

*Salmo (Hucho),*  
*Cristivomer (Salvelinus),*  
*Plecoglossus.*

In letzter Zeit wurde auch diese Einteilung weiter gegliedert.

Vom biologischen Standpunkte aus umfaßt die Familie Fische von recht verschiedenen Lebensgewohnheiten. Wir finden starke, gefräßige Raubfische neben harmlosen, kleinen, schwachen Planktonfressern. Bei allen können wir anadrome Wanderungen feststellen, die aber in ihrem Umfange und Ausmaß sehr verschieden sind. Von den seenbewohnenden Arten suchen dabei einige oberflächliche Wasserschichten, andere die Uferbänke auf, wieder andere wandern mehr oder weniger weit in die Zuflüsse hinauf; Fluß- und Bachfische gehen kleinere und größere Strecken bergwärts. Andere, die größten Arten unter den *Salmoniden*, dringen nachdem sie eine Zeitlang im Meer gelebt und gefressen haben und dort herangewachsen sind, zu bestimmten Zeiten in großen Scharen in die Mündungen der Zuflüsse ein, und manche wandern hunderte Kilometer aufwärts, um in kleineren Fließchen und Bächen der Mittelgebirge oder der Vorberge des Hochgebirges ihre Eier abzulegen, die jungen Fische wandern in einem bestimmten Alter zum Meere ab.

Alle *Salmoniden* sind geschätzte Speisefische, und sehr viele haben einen außerordentlich hohen, wirtschaftlichen Wert. Dies ist der Grund dafür, daß ihrer Biologie und vor allem ihren Wanderungen schon früh Aufmerksamkeit zugewendet wurde, und wir über sie relativ gut unterrichtet sind. Auf der anderen Seite wird das Studium der *Salmoniden* dadurch erschwert, daß fast alle Arten zur Bildung von morphologisch und physiologisch oft weitgehend unterschiedenen Stämmen und Rassen neigen, und es darf nicht wundern, daß deshalb in dem System teilweise noch ein rechtes Durcheinander besteht, und daß die Biologie der gleichen Art an verschiedenen Orten recht verschieden sein kann. Diese letztere Tatsache erschwert auch die Forschung und die Schilderung der Wanderbewegung beträchtlich. Hinzu kommt ferner noch der Umstand, daß sich alle *Salmoniden* künstlich fortpflanzen und züchten lassen, und daß einzelne Arten infolge ihrer großen wirtschaftlichen Bedeutung oft in Gebiete überführt wurden und werden, in denen sie ursprünglich nicht heimisch waren. In der neuen Umgebung akklimatisiert, zeigen die Fische nun nicht selten beträchtliche biologische (und manchmal auch morphologische) Veränderungen.

Die Familie der *Salmoniden* im engeren Sinn ist ursprünglich auf die nördliche Halbkugel beschränkt und bewohnt hier nahezu den ganzen gemäßigten Gürtel, reicht sogar an einigen Stellen bis zur arktischen Zone heran. — Die Verbreitungsgebiete der wichtigsten Vertreter sind in Abb. 17 eingezeichnet.

Mit wenigen Ausnahmen sind die *Salmoniden* Winterlaicher. Allge-

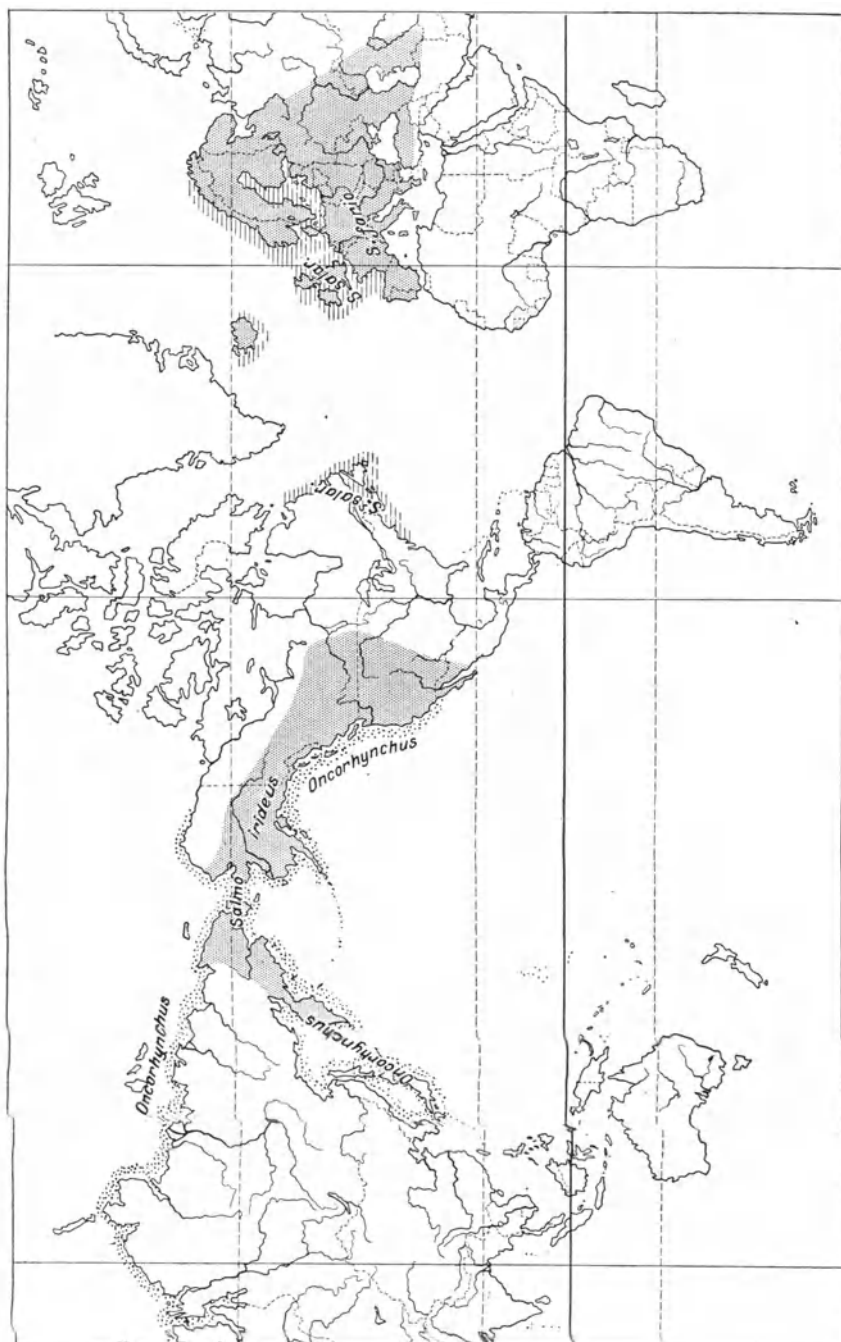


Abb. 17. Verbreitung von *S. salar*, *S. fario*, *S. irideus* und *Oncorhynchus*.

mein kann gesagt werden, daß zum Laichen immer kühles, möglichst gleichmäßig temperiertes Wasser aufgesucht wird. Bei weitaus der größten Mehrzahl der Arten vollzieht sich das Laichgeschäft von Herbst bis Frühjahr an dem mit Geröll, Kies oder Sand bedeckten Grund kleinerer Gewässer, wo die Eier in primitiven Laichgruben abgesetzt werden; bei anderen Spezies findet das Laichen in den oberflächlichen Schichten von Seen statt, und die Eier sinken zu Boden.

a) *Oncorhynchus*.

Die, biologisch betrachtet, einheitlichsten, wenn auch nicht einfachsten Verhältnisse, zeigt das Genus *Oncorhynchus*, und weil wir bei seinen Vertretern auch die ausgedehntesten Wanderungen finden, will ich mit dieser Gattung beginnen. Das Geschlecht der amerikanischen oder besser pazifischen Salme oder Lachse umfaßt sechs Arten, von denen fünf:

<i>O. tshawytscha</i> ,	<i>O. keta</i> ,
<i>O. nerka</i> ,	<i>O. gorbuscha</i> ,
<i>O. milktschitsch</i> = <i>O. kisutsch</i> ,	

auf beiden Seiten des Stillen Ozeans vorkommen, und die sechste Art, *O. masou*, nur aus Japan bekannt ist.

Die ersten guten, recht verlässlichen Beschreibungen dieser Fische unter ihrem russischen Namen verdanken wir STELLER und fast gleichzeitig KRASCHENINNIKOW. 1792 wurden dann die russischen Namen von WALBAUM als Speziesnamen in die wissenschaftliche Literatur übernommen. Über die Biologie der Fische, besonders über den Umfang und die Ausdehnung der Wanderungen, die dabei sich zeigenden körperlichen Veränderungen und über ihr Laichgeschäft wurden wir in den letzten 50 Jahren hauptsächlich unterrichtet durch die Untersuchungen der „U. S. fish-commission“ und durch die Arbeiten der kanadischen „Commissioners for fisheries“. In der Mitte des vorigen Jahrhunderts begann man nämlich an der Westküste von Amerika und Kalifornien immer mehr nach Norden fortschreitend, den unglaublichen Reichtum an Lachs, die dort alljährlich, großen aufeinanderfolgenden Heeressäulen vergleichbar, in mehreren Schwärmen (runs) an den Flußmündungen erscheinen und mannigfaltigen Hindernissen zum Trotz im Süßwasser tief in die Gebirgländer, z. B. bis nach Idaho aufsteigen, auszubeuten. Die „Salmon canning factories“ schossen überall bis weit hinauf nach dem Norden aus dem Boden und waren jahrzehntelang eines der einträglichsten Unternehmen<sup>1</sup>. Ganz natürlich, daß sich auch die amerikanischen Fischerei-Biologen auf das Studium der „silver horde“ — die eine Zeitlang in keinem west-

<sup>1</sup> Welche Massen von Fischen in den Konservenfabriken verarbeitet wurden, mag folgendes Beispiel zeigen: Im Jahre 1905 wurden in British Columbia allein im Fraser Gebiet 877 136 „Cases“ (Kisten) mit je 84 Pfund (37,8 kg) zu Büchsenkonserven verarbeitet, dazu kommen noch aus dem Staate Washington 1 057 295 Kisten, so daß die Gesamtproduktion aus dem Fraser Flußgebiet in diesem Jahre 96 000 000 Pfund = 43 200 000 kg Büchsen-salm betrug. Die anderen kleineren Flüsse dieses Gebietes mit eingerechnet wurden in den beiden Staaten an Büchsenkonserven produziert 47 560 000 kg Lachs. Dazu kommen noch die Mengen von Fischen, die geräuchert oder gesalzen verschickt wurden, so daß sich die Gesamtlachsernte auf 131 185 896 Pfund = 59 034 113 kg erhöht, und einen Wert von \$ 9 330 173 hatte.

lichen Roman ganz fehlen durfte — warfen. Sie fanden hier ein so dankbares Objekt mit so vielen Eigentümlichkeiten in morphologischer, biologischer und physiologischer Richtung vor, daß heute noch nicht alle mit ihm in Zusammenhang stehenden Einzelfragen gelöst sind, obgleich die biologischen Studien besonders intensiv betrieben wurden, als sich zur Jahrhundertwende infolge eines unsinnigen Raubbaues und einer unglaublichen Materialvergeudung ein Rückgang zeigte, und man nach Mitteln und Wegen suchte, die Bestände künstlich zu vermehren<sup>1</sup>. Sowohl von kanadischer als amerikanischer Seite wurden ganze Reihen von Arbeiten über die pazifischen Lachse veröffentlicht. Leider sind in den ersten und ältesten dieser Untersuchungen die einzelnen Arten nicht immer scharf voneinandergehalten.

Ich will zunächst auf Grund sämtlicher erreichbarer Literaturangaben die Biologie der sechs pazifischen Lachsarten und später die von *Salmo salar* schildern und dann das Gemeinsame sowohl in den morphologischen und physiologischen Veränderungen während der Wanderung, als diese selbst, als auch die möglichen Ursachen für diese zusammenfassen.

**1. *Oncorhynchus tshawytscha*.** Der geschätzteste, wertvollste und größte der pazifischen Salme oder Lachse, der auch die weitesten Strecken durchwandert, ist *Oncorhynchus tshawytscha* (auch hin und wieder anglisiert in *O. couicha* oder *chowicha*), der unter dem englischen Namen Quinnet Salmon, Spring Salmon, Chinook Salmon, Tye Salmon und besonders als King Salmon bekannt ist. Er ist auf beiden Seiten des Pazifik weit verbreitet und kommt von der Montereybai und von China bis zum Eismeer und in den sibirischen Flüssen vor. Sein südlichster Fundort auf der amerikanischen Seite liegt 580 km südlich von San Franzisko. Er besucht nur die größeren Flüsse, sofern sie Schmelzwasser führen und die bekanntesten King Salmon-Flüsse sind: Sacramento, Columbia River und Fraser, weiter ist er häufig im Newshagak und im Yukon, kommt aber auch im Karluk, Sinlaw und in kleinen Flüssen, die in den westlichen Teil des Cook Inlet münden, vor<sup>2</sup>. In Alaska werden die nach Westen mündenden Flüsse bevorzugt; ob dort der King Salmon auch in die arktischen Ströme Amerikas eindringt, scheint noch nicht sicher, obwohl er an der Nordküste von Alaska häufig ist. Sein Fehlen in Nordjapan ist darauf zurückzuführen, daß es hier keine Ströme gibt, die Schmelzwasser führen.

Der King Salmon ist ein sehr stattlicher Fisch. Bei einem Durchschnittsgewicht von 8—10 kg kann er bis 45 kg erreichen. Allgemein gilt die Regel, daß er weiter nach Norden größer wird; sein Höchstgewicht ist im Sacramento: 23—30 kg, im Columbia River: 36 kg, im Yukon: 45 kg. Die Männchen zeigen im gleichen Flußgebiet häufige

<sup>1</sup> In welchem Umfange durch die künstliche Zucht die Lachsfischerei gefördert werden kann, ist aus der Zusammenstellung von W. MURRAY zu ersehen.

<sup>2</sup> 1909 wurden an der pazifischen Küste 5 688 000 kg dieses Fisches zu Konserven verarbeitet.

Schwankungen im Gewicht, die, wie wir noch sehen werden, auf Altersunterschieden beruhen.

Die Farbe des erwachsenen King Salmon ist im Frühjahr die aller Lachsarten: silbrig an den Seiten, der Rücken und die Rückenflosse tragen mehr oder weniger dunkle schwarze Flecken, die Wangen und Seiten des Kopfes zeigen zinnfarbenen Metallglanz. Während der Laichwanderung wird die Farbe schwarz und dunkel schmutzig rot.

Neben den großen, erwachsenen Individuen werden häufig kleinere und jüngere, frühreife Exemplare angetroffen, die in Analogie mit einem ähnlichen Stadium des atlantischen Lachses als „Grilse“ bezeichnet werden, obwohl beträchtliche Unterschiede im biologischen Verhalten zwischen den Grilse-Stadien von *Oncorhynchus* und denen von *Salmo* bestehen. Die Anzahl der frühreifen Exemplare wechselt in verschiedenen Flüssen, als auch im gleichen Fluß in verschiedenen Jahren. Ihre Größe schwankt von 22—90 cm, ihr Gewicht von 0,25—8 kg. Was ihr Geschlecht anbetrifft, so können die Grilse sowohl Weibchen als auch Männchen sein (GILBERT, CHAMBERLAIN), doch scheinen in manchen Flüssen, z. B. im Sacramento, die Männchen weitaus zu überwiegen (RUTTER). Die Faktoren, die die Ausbildung des Grilse-Stadiums bedingen, sind noch nicht bekannt.

Über das Verhalten des King Salmon im Meer wissen wir nicht allzu viel. Wahrscheinlich ist, daß er nicht weit in die offene See hinausgeht, sondern sich anscheinend mehr in der Nähe der Flußmündungen aufhält und manchmal sogar vorübergehend in die Flußmündungen eindringt (GILBERT). Bei Puget Sound und in der Montereybay kann der Fisch von 20 cm Länge aufwärts das ganze Jahr über in der Nähe der Flußmündungen mit der Angel oder im Stellnetz innerhalb 9—22 km von der Küste gefangen werden.

Heringe bilden hier neben dem Capelin (*Mallotus villosus*, eine den Stinten nahestehende Fischart), Seenadeln (*Syngnathus*) und verschiedenen *Crustaceen* die Hauptnahrung der meisten Lachsarten im Meer. Diese variiert selbstverständlich nach der Jahreszeit und nach der Gegend. So bevorzugt der King Salmon in den Gewässern von Südostalaska, wo er das ganze Jahr über in den futterreichen Salz- und Brackwasserbuchten der reich gegliederten Küste vorkommt, neben dem Hering den Stint (*Osmerus mordax*) und den Eulachion (*Thaleichthys pacificus*). Im Frühjahr folgt der King Salmon dort den Heringschwärmen in den oberflächlichen Wasserschichten, im Winter geht er tiefer und wird gelegentlich mit dem Heilbuttnetz in 60—80 m Tiefe gefangen. Diese Exemplare haben Heilbutt und Dorsch im Magen.

Im Frühjahr bis in den Herbst hinein sammeln sich die Lachse in der Nähe der Flußmündungen und kommen allmählich in das Estuarium und schließlich in den Fluß selber, wobei sie meist die tiefste Stelle wählen. Gewöhnlich fällt ihr Erscheinen hier mit dem Auftreten der



großen Frühjahrslaichschwärme der amerikanischen Sardine (*Clupea caerulea*) zusammen (EVERMANN, COBB). Die Zeiten, zu denen die Ansammlungen auftreten, sind für das ganze Verbreitungsgebiet recht verschieden und liegen für den Süden früher als für den Norden. Außer dem King Salmon erscheinen noch die anderen *Oncorhynchus*-Arten, jedoch kommt *O. tshawytscha*, wie auch der dafür gebräuchliche Name „Spring Salmon“ sagt, zuerst im Frühjahr.

Der Aufstieg in den Fluß fällt gewöhnlich in eine Hochwasserperiode oder folgt dieser. Er beginnt in der Montereybay in der zweiten Woche des Januar, im Sacramento im Februar, im Columbia River im März, in den Flüssen Alaskas im Mai und Juni, so z. B. nach EVERMANN in Südalaska am 1. Mai, und am 6. Juni in Norton Sound. In die Flüsse, die im Winter mit Eis bedeckt sind, steigt der King Salmon meist sofort nach Beendigung, manchmal sogar schon während des Eisganges ein. COBB gibt an, daß im Strikine River King Salmon an tiefen Stellen durch Löcher im Eis mit dem Speer gefangen werden können. Diese Tatsache weist darauf hin, daß einzelne Lachse schon im Herbst vor dem Eis oder während des Winters unter diesem in die Flußmündungen einwandern. Südlich vom Sacramento werden in Flüssen ohne Eisführung „Winterruns“ im Dezember beobachtet.

Der Aufstieg in die Flüsse ist somit im Verbreitungsgebiet von der geographischen Lage abhängig. Weiter aber auch ist er bei dem gleichen Fluß nicht an eng begrenzte Zeiten gebunden, sondern erstreckt sich über mehrere Monate. In fast allen Lachsflüssen folgen auf den Frühjahrsrun weitere Schwärme von wechselnder Stärke, die meist im Herbst, besonders zur Zeit der späten Hochwasserperiode, nochmals ein deutliches Maximum erkennen lassen. So kann im Columbia ein deutlicher Frühjahrs- und Herbstrun unterschieden werden, im Karluk fällt ein Massenaufstieg in den Juni, ein anderer in den August, doch scheint diese Trennung nicht regelmäßig jedes Jahr vorzukommen. Im Sacramento hat nach MC MURRICH nur der Herbstrun größere Bedeutung, ebenso ist nach EVERMANN und MEEK im Sinlaw nur ein Herbstrun (im September und Oktober) bekannt. Die ersten und die späteren Züge stehen insofern in Abhängigkeit voneinander, als bei einem starken Frühjahrsrun ein schwächerer Herbstzug und umgekehrt beobachtet wird. Gewöhnlich werden verschiedene, zeitlich voneinander getrennte Runs auch nur in Flüssen mit längerem Lauf beobachtet, wo der Aufstieg immer früher beginnt, als in solchen mit kurzem Lauf; in letzteren setzt er später ein und die verschiedenen Schwärme sind nicht so scharf voneinander getrennt.

Die Tatsache, daß die Stärke der verschiedenen Schwärme in Beziehung zueinander stehen, deutet darauf hin, daß äußere Faktoren — gewisse körperliche Dispositionen vorausgesetzt — die Zeit des Aufstieges bestimmen. Möglich wäre auch, daß die Zeit des Aufstieges erb-

lich fixiert ist, und „physiologische Rassemerkmale“ dafür ausschlaggebend sind, ob nur ein Frühjahrs- und ein Herbstrun oder ob beide stattfinden. So soll z. B. nach CHAMBERLAIN im Columbia der Frühjahrsrun immer schwächer werden, weil dort meist nur Fische vom Herbstrun zur künstlichen Nachzucht der Lachsbestände verwendet und deren Brut ausgesetzt wird. In den Jahren 1900—1905 wurden große Eiersendungen, alle von Fischen aus Herbstruns stammend, nach Neuseeland eingeführt und auf diese Weise der King Salmon dort heimisch gemacht; nach AYSON wird nun in den Flüssen von Neuseeland nur ein Herbstrun beobachtet.

Die Zusammensetzung der Schwärme ist nicht einheitlich; sie wechselt mit dem Fluß und mit der Jahreszeit. Durchweg scheint zu gelten, daß der erste Run im Frühjahr ausschließlich oder fast ausschließlich aus größeren Individuen besteht und daß später kleinere Fische auftreten. So gibt McMURRICH (1913) an, daß bei einem Frühjahrszug die Größe der Individuen stark variierte (65—112 cm) und später die Fische gleichmäßiger wurden (67—68 cm). Die bereits erwähnten „Grilse-Stadien“ treten meist erst in den späteren Runs auf. Nicht nur Fische, die im Begriff sind, geschlechtsreif zu werden, wandern in die Flüsse ein, so berichtet COBB von 3—9 kg schweren King Salmon aus Alaska, worunter bei den größeren sterile Exemplare gefunden wurden.

Zwischen den verschiedenen „Runs“ bestehen auch auffällige Unterschiede im Ernährungszustand der Fische. Durchweg gilt, daß die Tiere, die im Frühjahr in die Flüsse aufsteigen, fetter sind, als solche aus einem Herbstrun, so sind z. B. die King Salmon aus dem Sinlaw durchweg als mager bekannt. Bei der Mehrzahl der Lachse zeigt die Muskulatur eine rote Farbe, die bei dem King Salmon meist etwas weniger intensiv, mehr ein Rosa ist und beim Kochen bestehen bleibt. Aber auch Individuen mit weißem Fleisch werden angetroffen, die sich äußerlich von den rotfleischigen Tieren durchaus nicht unterscheiden. Die größten und fettesten Tiere besitzen merkwürdigerweise häufig sogar weiße Muskulatur. Das Verhältnis von rotfleischigen zu weißfleischigen Fischen ist in den verschiedenen Flüssen verschieden, z. B. im Südosten Alaskas werden  $\frac{2}{3}$  rotfleischige,  $\frac{1}{3}$  weißfleischige King Salmon gefangen; in der Beringsee und im Cook-Inlet sind alle rotfleischig; im Sacramento haben die meisten rotes, im Puget Sound zahlreiche weißes Fleisch. Fische aus einem „Herbstrun“ haben meist hellere Muskulatur.

Das Eindringen der King Salmon in den Fluß geht nur langsam vor sich. Dem Sammeln vor der Mündung folgt eine Periode des zeitweiligen Vordringens in Richtung auf den Fluß und ein Zurückfluten nach dem Meer, das mit den Gezeitenströmungen wechselt und diesen jeweils entgegengerichtet ist (RUTTER und SUMNER). So dringen die Fische nach und nach in die Brackwasserzone ein, wo sie sich wiederum eine Zeitlang aufhalten, bis sie schließlich in das Süßwasser übertreten.

Dieses Vor- und Zurückwandern an der Flußmündung finden wir bei

allen Lachsarten; es hat den Zweck, den osmotischen Druck des Blutes allmählich herabzusetzen. GREENE (1904) bestimmte für Blut von *Oncorhynchus* die Gefrierpunktserniedrigung und erhielt folgende Werte:

im Meer . . . . .	$\Delta = -0,762^0 \text{ C,}$
im Brackwasser . . . . .	$\Delta = -0,737^0 \text{ C, Abnahme } 3,3 \text{ vH,}$
an den Laichplätzen . . . . .	$\Delta = -0,628^0 \text{ C, Abnahme } 17,6 \text{ vH.}$

Das Tempo und die Zeit, die der King Salmon braucht, um die Gezeitenzone zu überwinden, wurde von RUTTER im Sacramento auf 8 Tage geschätzt und von GREENE (1908) an der Mündung des Columbia durch Markierungsversuche<sup>1</sup> bestimmt. Markierte King Salmon waren 6,9 bzw. 29 Tage in der Brackwasserregion gewesen. Im großen und ganzen wurde beobachtet, daß sich der Frühjahrsrun länger vor der Flußmündung herumtreibt als der Sommer- und der Herbst-run.

Im Estuarium sowohl, als auch im Brackwasser wird noch viel Nahrung aufgenommen, im Süßwasser wird das Fressen aber völlig eingestellt, nur von Kings aus dem Sinlaw wird berichtet, daß sie auch noch im Unterlauf die Angel nehmen<sup>2</sup>.

Im Fluß vollziehen sich durchgreifende Änderungen im Aussehen und in der Organisation der Fische. Der Schlund, der Magen und der Darmtraktus schrumpfen (vgl. Abb. 18). Die Gonaden entwickeln sich bis zur

<sup>1</sup> Auf Einzelheiten der Markierungsversuche, die beginnend in den fünfziger Jahren am atlantischen Lachs in Schottland, England und Irland und dann später in Skandinavien und im Ostseegebiet in großem Umfange durchgeführt wurden, kann ich hier nicht eingehen. Zuerst wurde den Fischen die Fettflosse oder bestimmte Teile anderer Flossen abgeschnitten. Die Flossen regenerierten und diese Methode gab wenig verlässliche Resultate; deshalb ging man dazu über, Silberdraht in bestimmter Weise an den Rückenflossen zu befestigen, und schließlich wurde durch Anbringen bestimmter numerierter Marken aus Silber oder Aluminium — teils an die Kiemendeckeln, teils an die Rückenflosse ermöglicht, einzelne Individuen zu verfolgen. Gerade dieser letzten Methode verdanken wir mit die wichtigsten und besonders die genauesten Erkenntnisse über die Biologie der Lachse. In neuerer Zeit wurden von dem U. S. Fishery Board sehr zahlreiche Markierungen an pazifischen Lachsen durchgeführt, dadurch, daß bestimmte Flossen dicht an ihrer Wurzel, oder sogar unter der Haut abgeschnitten wurden. Es soll dann nach den Flugblättern des Bureaus und nach mir mündlich von dem Leiter dieses Institutes, Herrn Dr. G. O. SNYDER, gemachten Mitteilungen keine Regeneration eintreten. Die Markierung mittels angehängten nummerierten Blättchens scheint mir jedoch in jedem Fall einwandfreier, da sie gestattet, das Lebensschicksal eines einzelnen Fisches zu verfolgen. Betreffs weiterer Einzelheiten der Markierungsmethoden verweise ich auf die Originalarbeiten und besonders auf die Zusammensetzungen von CALDERWOOD (1910) „The Life of the Salmon“ und MENZIES (1926) „The Salmon, its life story“ und auf die letzten Arbeiten von GILBERT (1924) und GILBERT und WILLIS (1926), vgl. S. 507 ff.

<sup>2</sup> Wir werden auch bei *Salmo salar* noch feststellen, daß er in manchen Flüssen an die Angel geht, nicht dem Nahrungsbedürfnis, sondern optischen Reizen folgend (CALDERWOOD, GREENE, MENZIES, NORDQUIST u. a.).

Reife und zu gleicher Zeit legt der Lachs sein Hochzeitskleid an, dessen besonderes Charakteristikum für das Männchen die Bildung des eigentümlichen Laichhakens ist. Diese Umwandlungen sowohl, als auch die körperlichen Anstrengungen während der Reise werden völlig durch die im Körper aufgespeicherten Reservestoffe, hauptsächlich durch Fett gedeckt. Es ist somit ganz natürlich, daß alle aufsteigenden Lachse 15 bis

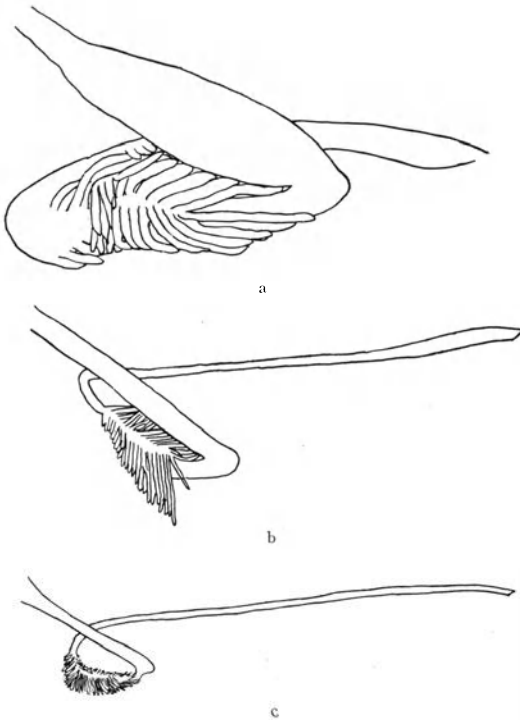


Abb. 18 a—c. Darm von King Salmon (gleichgroße Weibchen); a aus dem Estuarium noch Nahrung enthaltend; b nach ein- bis zweiwöchentlichem Aufenthalt im Fluß; c verläicht vom Laichplatz. (Nach RUTTER.)

20 vH an Gewicht verlieren. Das Fett und damit die rote Farbe schwindet aus der Muskulatur immer mehr, und das Fleisch wird hell, weich und schwammig. Bei den im Herbst einsteigenden Lachsen sind die sekundären Geschlechtsmerkmale und das Hochzeitskleid schon stärker ausgebildet und auch die Geschlechtsorgane weiter entwickelt, wenn sie in den Flußmündungen erscheinen.

Die Wandergeschwindigkeit des King Salmon im Fluß bestimmte GREENE auf Grund seiner oben erwähnten Markierungsexperimente mit 13,7 km pro Tag<sup>1</sup>. Ältere Autoren, wie STONE und ATKINS, rechneten mit

einer täglichen Wanderung von 1,8—5,4 km. Nach anderen Angaben soll der King Salmon zuerst langsamer wandern als später. So gibt MC MURRICH für den Columbia River an, daß in den ersten 3 Wochen 36 km, in den nächsten 2 Monaten 360 km zurückgelegt werden. Sicher ist, daß die zuerst aufsteigenden Schwärme am weitesten bergauf gehen<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> 11,5—13,7 km wurden als durchschnittliche Geschwindigkeit für alle Lachsarten festgestellt; bei diesen Versuchen waren Markierungsstelle und Wiederfangstelle 5,5—395 km voneinander entfernt.

<sup>2</sup> ATKINS (1884) behauptete, daß die zuerst in den Fluß eindringenden Lachse die nächstliegenden Laichplätze besetzten, und die folgenden zum Weiterwandern gezwungen sind. Alle anderen Autoren berichten das Gegenteil.

Diese Tatsache scheint in Beziehung zu der Temperatur des Wassers zu stehen. Alle Lachse sind kalt stenotherme Tiere, höhere Temperaturen setzen ihre Aktivität rasch herab. So wandern sie bei warmer Umgebung auch weniger rasch als bei mäßig kalter. Nach CHAMBERLAIN soll im Frühjahr bei 12,5° C die tägliche Wanderstrecke bis zu 18 km, im Sommer bei 22° C aber nur 9 km betragen.

Die dabei zurückgelegten Entfernungen sind zum Teil sehr groß. Am Yukon passieren nach COBB die King Salmon hauptsächlich im Mai und Juni die Flußmündung; 3600 km oberhalb trifft man aufsteigende Schwärme im August und September; diese Entfernung ist noch nicht die größte, da auch noch weiter aufwärts am Yukon bis zum Bennett-See und bei Caribou Crossing 4000 km von der Mündung laichende King Salmon beobachtet wurden. An den Seen des oberen Columbia River-Systems kommen die ersten King Salmon am 24. Juni, in größeren Mengen erst am 10. Juli an; in den südlichen Quellflüssen etwas eher als in den nördlichen (EVERMANN). Es ist wohl auch kein Zufall, daß die zuerst aufsteigenden Tiere, wie wir gehört haben, die fettesten sind, und sie die weitesten Wanderungen machen; sie besitzen einen größeren Betrag von Reservestoffen, der sie zu den größeren, körperlichen Anstrengungen befähigt.

In Strömen mit langem Lauf sind die Laichplätze der verschiedenen Schwärme getrennt, weil die Fische des Frühjahrsruns weiter hinaufgehen. In kürzeren Flüssen besetzen die Spätankommenden die gleichen Stellen, die die zuerst erschienenen gewählt hatten, und oft zerstören sie deren Laich.

Der Aufstieg erfolgt meistens in dichten Scharen. Hindernisse, wie Stromschnellen und kleinere Fälle, werden mit großer Ausdauer überwunden. Auf die Schilderung der dabei ausgeführten Sprünge werde ich bei *Oncorhynchus nerka* näher eingehen. Häufig ziehen sich die Fische bei ihrer anstrengenden Wanderung Wunden und Prellungen zu und manche der Wanderer kommen schon zerschunden und abgemagert auf den Laichplätzen an; doch betonen fast alle Autoren, daß die Mehrzahl der dort erscheinenden Fische „Clean fishes“, d. h., daß sie unverletzt sind.

Über das Verhältnis der Geschlechter auf den Laichplätzen machen EVERMANN und MEEK einige Angaben, aus denen ein leichtes Überwiegen des weiblichen Geschlechtes hervorgeht. Im Altura-See waren von 1402 King Salmon 683 Männchen und 719 Weibchen, im Sinlaw River von 129 Tieren 53 Männchen und 76 Weibchen, 119 Lachse, von 95—62,5 cm Länge zeigten das Verhältnis Männchen zu Weibchen = 57:62; im Columbia River war das Verhältnis 11:14. Ein starkes Überwiegen der Männchen dagegen fand RUTTER im Battle Creek (Sacramento), wo 88 vH Männchen, 12 vH Weibchen gegenüber standen. Da an anderer Stelle der gleiche Autor betont, daß in manchen Flüssen fast nur kleinere

Männchen, die dem Grilse-Stadium entsprechen, auf den Laichplätzen angetroffen werden, so ist wohl hier anzunehmen, daß eine künstliche Auslese derart stattgefunden hatte, daß die kleineren Grilsemännchen durch die Netzmaschinen der Fangstationen hindurchgegangen waren, während die größeren Männchen und Weibchen stärker weggefangen wurden.

Die Grilsemännchen zeigen nicht so stark, manchmal sogar kaum Hakenbildung der Kiefer, und auch ihre Farben sind nicht die typischen Laichfarben der erwachsenen Männchen.

In den an den Flußmündungen ankommenden Laichschwärmen scheinen die Weibchen ebenfalls schwach zu überwiegen: Männchen zu Weibchen wie 41:59. Daß beim King Salmon Männchen und Weibchen, wie wir dies später beim atlantischen Lachs sehen werden, getrennt und zu verschiedenen Zeiten wandern, und erstere zuerst auf den Laichplätzen ankommen, scheint nach der mir vorliegenden Literatur nicht der Fall zu sein.

Wenn die Fische auf ihren Laichplätzen angelangt sind, verstreicht meist noch eine geraume Zeit, bis zu der Laichablage geschritten wird. Dieser Zeitraum kann bis zu 4 Wochen betragen und währt bei den Fischen des Frühjahrsrun länger als bei denen des Herbstrun, da die Geschlechtsorgane der letzteren bereits weiter ausgebildet waren, als sie den Aufstieg begannen.

Als Laichplätze wählt der King Salmon mit Vorliebe 2—3 Fuß tiefe, rasch fließende Flußstellen und Stromschnellen mit klarem, kühlem Wasser und mit grob sandigem oder kleinsteinigem Boden, aber auch Bäche mit oft so niedrigem Wasserstand, daß nur der halbe Körper des Fisches bedeckt ist. Hier wird mit wenig Sorgfalt von beiden Geschlechtern — meist werden nur zwei Tiere, Männchen und Weibchen, manchmal aber auch drei, zwei Männchen und ein Weibchen, beieinander beobachtet — eine kreisförmige oder ovale Laichgrube ausgeworfen, in die die Eier — 700 bis 900 Stück pro ein Kilogramm Körpergewicht — zwischen Geröll und Steine abgesetzt und eingewühlt werden.

MCMURRICH und RUTTER machen eingehende Angaben über das Laichgeschäft. Nach ihnen werden die „Laichgruben“ nicht speziell zur Aufnahme der Eier hergerichtet, sondern entstehen während des Laichaktes. Das Weibchen läßt seine Eier in mehreren Portionen ab, die von dem dicht hinter ihm stehenden Männchen besamt werden. Von Zeit zu Zeit wirft sich das Weibchen auf die Seite und wühlt mit dem Schwanz den Boden auf. Diese Bewegungen sollen nach RUTTER nur gemacht werden, um die Eier auszupressen, wenn auch dabei ein 50 cm breites und 15—20 cm tiefes Loch entsteht, und die Eier in ihm mit Geröll und Sand bedeckt werden. Häufig werden aber auch Eier neben der Grube gefunden.

Die Weibchen ziehen sich bei diesem Treiben oft beträchtliche Auf-

scheuerungen und Verletzungen zu; die Männchen verletzen sich häufig bei ihren erbitterten Kämpfen um das Weibchen<sup>1</sup>.

Die Laichzeit erstreckt sich für das ganze Verbreitungsgebiet über mehrere Monate. Fische des Sommerrun laichen in den Quellbächen des McCloud und des Sacramento im Juli, weiter flußabwärts im August und September. Das Laichgeschäft der Lachse des Herbstrun beginnt sowohl im McCloud, als weiter unterhalb im Oktober und zieht sich bis zum Dezember hin. Im Columbia River findet in den Quellflüssen das erste Laichen im Juni statt, im Salmon River (Idaho) — über 1000 m über dem Meeresspiegel — im August und September, unterhalb davon im Snake River (südliches Idaho) im Oktober und November; im oberen Columbia River wurde das erste verlaichte Weibchen am 20. August, ein starkes Laichen am 24. August beobachtet, bei Clachamas (233 km von der Mündung) beginnt die Laichzeit Mitte September und dauert bis November. Allgemein scheint zu gelten, daß nicht eher gelaicht wird, bis die Temperatur des Wassers unter 10° C gesunken ist.

Die im Freien abgesetzten Eier sind bis zu 85 vH befruchtet (RUTTER); sie brauchen je nach der Wassertemperatur 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub>—4 Monate zu ihrer Entwicklung.

Das Schicksal der Brut ist in den verschiedenen Flüssen verschieden. Im Sacramento treibt weitaus die größte Mehrzahl der Jungfische, sobald der Dottersack aufgezehrt ist — dies geschieht in ungefähr 6 Wochen — mit dem Schwanz voran stromabwärts. Beim Zurücklegen einer täglichen Wanderstrecke von 18—20 km erreichen die Jungfische spätestens in 4—5 Monaten das Meer und treffen von Januar bis April, 4,5—7 cm lang, im Mündungsgebiet ein (RUTTER). Nach RICH tritt im Dezember bereits die erste Brut im Columbia auf und ist in dessen Unterlauf von März bis April häufig, findet sich aber hier, ebenso wie im Sacramento, auch noch im Juni. Im ersten Jahre abwandernde Brut des King Salmon wurde auch in allen anderen Flüssen, die von ihm besucht werden, festgestellt (EVERMANN, MEEK, GILBERT, CHAMBERLAIN, MOSER). In Flüssen mit klarem Wasser wird hauptsächlich nachts gewandert, in trüben Strömen auch bei Tag. Mäßiges Hochwasser scheint die Abwanderung zu begünstigen.

Schon die Tatsache, daß in sehr vielen Flüssen zwei verschiedene Größenklassen auf der Abwanderung angetroffen werden, deutet darauf hin, daß nicht alle Exemplare im ersten Jahre abwandern. Ein gewisser Prozentsatz, der in jedem Fluß ein anderer ist, bleibt zurück. Im Sacramento sollen auf 1 km Flußstrecke 5000 Stück zurückbleibende Brut kommen (RUTTER). In anderen Flüssen, z. B. im Karluk, bleiben mehr zurück (CHAMBERLAIN) und treten erst nach dem ersten oder zuweilen erst nach dem zweiten Jahre ihre Reise nach dem Meere an (BABCOCK).

<sup>1</sup> Während der Laichzeit verliert der Lachs weitere 10—15 vH seines ursprünglichen Körpergewichtes.

Von den länger im Fluß bleibenden Individuen werden häufig Wanderungen vom Geburtsort weiter bergauf ausgeführt. Die im Süßwasser bleibenden jungen Männchen können im Herbst bei einer Größe von 10—14 cm schon geschlechtsreif werden und befruchtungsfähige Milch liefern (RUTTER). Sie gehen dann aber wahrscheinlich ein. Die zurückbleibenden Weibchen sind an Zahl immer gering; sie werden auch im Süßwasser anscheinend für gewöhnlich nicht geschlechtsreif und wandern später ab.

Die abgewanderten Junglachse bleiben einige Zeit in und vor der Flußmündung, um sich an den höheren Salzgehalt zu gewöhnen, denn rasch in Salzwasser, wenn auch nur in 50 vT überführt, sterben sie ab, wie Versuche von RUTTER, SUMNER, FAGE u. a. beweisen. Ihre Widerstandsfähigkeit gegen höheren osmotischen Druck nimmt aber mit dem Alter und der Größe zu.

Beim Abwandern legen die Junglachse ihr Parrkleid<sup>1</sup> an, d. h., sie zeigen an den Seiten dunkle Querbinden. Bald nach der Ankunft im Meere werden die Jungfische silberig, wenn auch für einige Zeit noch eine Fleckung sichtbar ist.

Bei den großen Gewichtsschwankungen aufsteigender King Salmon (2,25—45 kg) war es von vornherein interessant festzustellen, ob verschiedene Altersklassen aufwandern. Außerdem war es bei der großen wirtschaftlichen Bedeutung des King Salmon wichtig, zu wissen, wie lang sein Aufenthalt im Meer währt. Zunächst suchte man diese Frage dadurch zu lösen, daß man künstlich erbrütete oder an den Laichplätzen gefangene Jungfische durch Abschneiden der Flossen markierte, oder ihnen nummerierte Metallmarken anhing und sie wieder frei ließ. Die Ergebnisse deuteten darauf hin, daß der King Salmon einen 4—5jährigen Lebenszyklus hat. Genauerem Aufschluß brachten die Altersuntersuchungen an Schuppen und Otolithen von McMURRICH und besonders die von GREENE. Letzterer stellte fest, daß der King Salmon in einem Alter von 4, 5, 6 oder ganz selten 7 Jahren wieder ins Süßwasser zurückkehrt. Die Schwankungen betreffen nur Männchen, da die Weibchen durchweg im vierten Jahre aufwandern. Weiter bestätigt das Schuppenbild, daß die Kings sowohl als Brut, wie als Jährlinge abwandern, daß aber die Vernichtungsziffer für erstere außerordentlich hoch ist, und unter den aufsteigenden Fischen nur wenige sind, die als Brut das Meer erreichten. Auf der anderen Seite ist das Wachstum dieser Individuen rascher und sie liefern die größten Exemplare<sup>2</sup>. Die

<sup>1</sup> Das Parrkleid vom King Salmon ähnelt weitgehend dem vom jungen „Cut Throat Trout“ (*Salmo mykiss*).

<sup>2</sup> Diese Erscheinung findet eine schöne Parallele in Aufzuchtsergebnissen von Lachsen (leider ist die Art nicht angegeben) in Kanada in Brack- und Salzwasser, wo die Brut im ersten Jahre schon auf 20,3 cm heranwuchs (Pacif. Fisherman 1925; Ref. in Fischereizeitg. 1925).



als Jährlinge im zweiten Frühjahr abgewanderten jungen King Salmon sind anscheinend weniger Gefahren im Meere ausgesetzt und aus ihnen rekrutiert sich die Hauptmasse der aufsteigenden Fische.

Frühreife Grilse-Exemplare, beim King Salmon auch „Jack Salmon“ oder „Sachems“ genannt, kommen im Columbia River von 21,5—65 cm

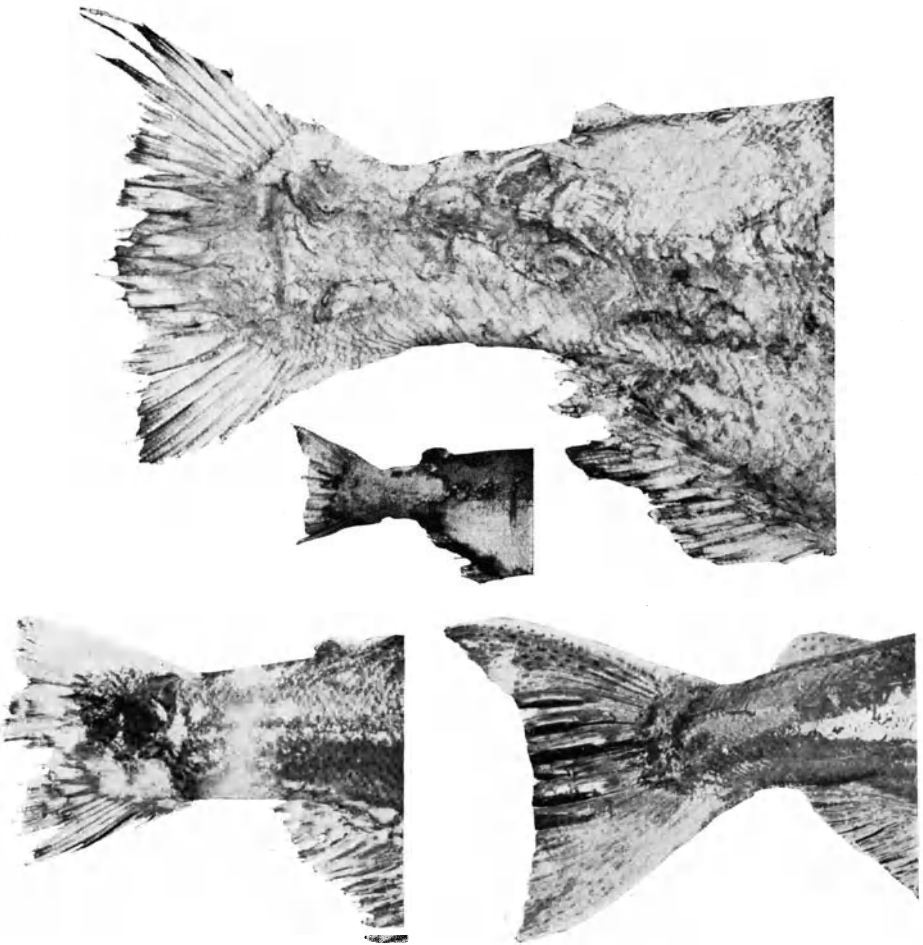


Abb. 19. Wunden und Verpflanzungen bei verlaichten weiblichen King Salmon (nach RUTTER).

Länge vor. Die von 22—47 cm waren zweijährig und alle Männchen. Die kleineren Exemplare bis zu 30 cm waren solche, die als Jährlinge abgewandert waren; die größeren von 32—47 cm solche, die als Brut in das Meer eingetreten waren. Die größeren Grilse, von 47—65 waren 3jährige Tiere, und wiederum waren die größeren solche, die als Brut abgewandert waren, wenn auch beide hinsichtlich ihrer Größe nicht

deutlich geschieden waren. Laichreife, weibliche Grilse wurden nicht beobachtet.

Nach den übereinstimmenden Angaben aller Autoren ist das Schicksal der verlaichten King Salmon, bald nach dem Laichgeschäft zu sterben. Nur MILNE hat eine Schuppe abgebildet, die nach seiner Ansicht eine Laichmarke trägt. Aber dies Material ist zu gering, um beweiskräftig zu sein und einen Zufallsbefund auszuschließen. Die Wunden, die sich die Tiere beim Laichen und bei den Kämpfen zugezogen haben, ebenso wie die stark ausgefaserten Flossen, werden von Pilzen (*Saprolegnien*) überwuchert, die Farben verblassen rasch, die Haut wird schlaff, das Fleisch blaß, weich und faulig (Abb. 19), und unter den Anzeichen einer allgemeinen Erschöpfung gehen die Tiere ein. Es gehen auch die Fische ein, die wenig oder gar nicht verletzt waren, ebenso wie diejenigen, die nur eine kurze Strecke hochgewandert waren. So wurden im Sinlaw sterbende und verletzte, abgelaichte King Salmon nur 15 km oberhalb der Brackwasserregion angetroffen. Das gleiche Schicksal trifft auch die Grilse, die hochgewandert waren. Nach JORDAN und CHAMBERLAIN kehrt auch keines dieser jüngeren Tiere ins Meer zurück.

Da die Wunden häufig nicht genügen würden, einen normalen Fisch so weit zu schwächen, daß er, von Pilzen überwuchert, stirbt, muß der Tod in der Organisation des Tieres selber begründet sein. Anscheinend sind die mit der Reifung der Geschlechtsorgane verbundenen Veränderungen im Körper derart groß, daß sie irreparabel sind. Begreiflich erscheint z. B. ohne weiteres, daß die Rückbildung des Darmes (vgl. Abb. 18) nicht mehr wieder gut gemacht werden kann, und daß eine solch monströse Bildung, wie die Laichhaken der *Oncorhynchus*-Arten, der das Maul zur Nahrungsaufnahme unfähig macht, nicht mehr rückgebildet werden kann.

*O. tshawytscha* ist nach verschiedenen Ländern eingeführt worden, so z. B. nach Ostamerika, Frankreich und nach Neuseeland. Nur an letzterem Ort hat er sich gut akklimatisiert und scheint sich dort in biologischer Hinsicht kaum geändert zu haben.

**2. *Oncorhynchus nerka*.** Der bekannteste der pazifischen Lachse ist *O. nerka*, der Blueback Salmon, Red Salmon oder Red Fisch, Sukkegh oder Sockeye Salmon. Er erreicht ein Durchschnittsgewicht von  $2\frac{1}{2}$  bis  $3\frac{1}{2}$  kg, im Maximum bis zu 9 kg; die Männchen sind häufig etwas schwerer und variieren stärker im Gewicht. Wie der Name Blueback sagt, zeigt der Fisch auf dem Rücken ein klares, glänzendes Blau, das nur bei jungen Tieren von einigen rundlichen, schwarzen Flecken unterbrochen sein kann; die Flanken und der Bauch sind silberig. Die Umfärbung während der Laichzeit ist sehr durchgreifend, besonders beim Männchen, dessen Körper dann ein leuchtendes Rot zeigt (red fish), und dessen Kopf hell olivgrün gefärbt ist. Auch die Körperform wird während der Wanderung stark geändert; der rundliche Lachs wird seitlich flacher und

im Rücken höher, etwas buckelig; die Kiefer werden etwas verlängert und stark hakenförmig (EVERMANN und GOLDSBOROUGH 1907, S. 253).

Das Fleisch des Blueback Salmon ist durchweg schön rot und nur selten bei ganz großen Tieren hellfarben. In den nördlichen Flüssen seines Verbreitungsgebietes ist das Fleisch gewöhnlich heller; eine besondere Lokalrasse in einem Creek in der Nähe der Skeena-River-Mündung hat tief dunkelrotes Fleisch, von der Farbe des Rindfleisches.

Der Sockeye Salmon kommt an der amerikanischen Seite des Stillen Ozeans von der Humbolt Bucht (Kalifornien) bis hinauf nach dem Norden zum Beringsmeer vor und ist besonders häufig in der Gegend von Puget-Sound. Auf der asiatischen Seite ist er ebenfalls häufig bes. in Kamtschatka<sup>1</sup> und Sibirien. Zum Aufsteigen wählt der Sockeye Salmon nur Flüsse, die in ihrem Oberlauf durch mit Schneewasser gespeiste Seen fließen<sup>2</sup>. Gute Blueback Salmon-Flüsse sind der Columbia und Fraser, dann weiter im Norden Skeena, Karluk, Strikine, Taku, Copper und Yukon<sup>3</sup>. In Nordjapan kommt *O. nerka* aus denselben Gründen, aus denen dort auch der King Salmon fehlt, nicht vor.

Über den Aufenthalt von *Oncorhynchus nerka* im Meere wußten wir bis vor kurzem nur wenig. Doch stand schon fest, daß er große Wanderungen ausführt und sich nicht dauernd wie der King- und der Silver-Salmon in der Nähe der Flußmündungen aufhält. Im Juni wird er von der See herkommend in der Straße von Fuka beobachtet. Andererseits zeigen seine Schuppen häufig Unregelmäßigkeiten in den Zuwachsstreifen, was nach McMURRICH dafür spricht, daß der Fisch in Küstennähe gelebt hat, wo er noch von den saisonellen Temperaturschwankungen erreicht wurde.

In den letzten Jahren wurden wir durch das Aufblühen einer großen Seefischerei auf Lachse an den südlichen und westlichen Küsten von Alaska — Ikatán und Morzhovoi Bucht, Unga- und Shumagin-Inseln und bei Port Moller — und durch groß angelegte Markierungsversuche von GILBERT und GILBERT und WILLIS über das Verhalten und die Wanderung im Meere dieser nördlichen Bestände von *O. nerka* unterrichtet.

<sup>1</sup> BERGMANN (Vulkane, Bären und Nomaden 1926) gibt an: „In Kamtschatka und Alaska wird mancherorts die menschliche Besiedlung erst durch den Lachs ermöglicht. Sicher ist z. B., daß die öden Tundren entlang der Westküste Kamtschatkas von Kamtschadalen und russischen Ansiedlern nicht bewohnt werden könnten, wären sie nicht von Flüssen durchschnitten, die vom Lachs wimmeln und die ganzen Hundeschlittenkulturen im Nordosten werden durch diesen Wanderfisch erst ermöglicht; auf der Westseite von Kamtschatka findet sich jetzt auf jeden zweiten Kilometer eine japanische Lachssalzerei.

<sup>2</sup> Nach EVERMANN und GOLDSBOROUGH werden gelegentlich auch Sockeye Salmon im Unterlauf von Flüssen ohne solche Seen angetroffen; diese Tiere aber scheinen bald ihren Irrtum einzusehen und ihn zu korrigieren.

<sup>3</sup> 1909 wurden in Alaska rund 50 000 000 Sockeye Salmon = 100 000 t zu Konserven verarbeitet.

Dort kommen weit mehr Lachse<sup>1</sup> vor, als in die benachbarten Flüsse einsteigen; es muß deshalb ein Zuzug aus fernerer Gegenden in diese Gebiete erfolgen.

Von 861 bei den Unga- und Shumagin-Inseln markierten Fischen wurde nur einer nach 3 Tagen am gleichen Ort wieder gefangen und nicht ein einziger in den benachbarten Red Salmon Flüssen. Fünf wanderten nach Osten und wurden im Ozonoi River bzw. im Cook Inlet erbeutet. Die größte Mehrzahl wandte sich nach Westen gegen die Morzhovoi- und Ikatan-Bucht, die sie nach 10 Tagen bis 3 Wochen erreichten; von dort wanderten sie weiter gegen die Bristol-Bucht. Von diesen wurden Exemplare in Nakuk, Krichak und Nushagak wiedergefangen. Ihre Wandergeschwindigkeit bis zu den Flüssen beträgt durchschnittlich 60 Kilometer pro Tag.

In der Morzhovoi-Bucht markierte Lachse trieben sich dort längere Zeit umher, einige wanderten gegen die Ikatan-Bucht, andere durch die Beringstraße nach Port Moller. Von der Ikatan-Bucht gingen Fische zur Morzhovoi-Bucht; zwischen beiden Stellen scheint also ein ausgedehntes Hin- und Herwandern stattzufinden. Von hier aus wandten sich die Lachse wieder weiter nach Osten und Norden durch die Beringstraße; und bei Port Moller markierte Fische wurden in den benachbarten Flüssen Bear- und Sandy-River wieder gefangen.

Die Wanderung der Red Salmon aus dem nördlichen Pazifik geht aber durch den False-Paß = Isanontski-Straße (Meeres-Straße an der südlichen Küste von Alaska) in die Bristol Bai, wo sich die Scharen in einzelne Schwärme aufteilen, die den verschiedenen Flußmündungen bis hinauf zum Yukon zuströmen. Fische aus dem gleichen Netzfang, markiert und wieder frei gelassen, wurden in 20 verschiedenen Flüssen wieder gemeldet und hatten bis zu 350 Meilen<sup>2</sup> = 563 km zurückgelegt.

Auch der umgekehrte Versuch wurde gemacht und abwandernde Junglachse markiert. Er zeigte, daß sich die Fische von allen Flüssen, die in die Bristol-Bucht münden im Süden von Alaska zusammenfinden.

O'MALLEY und RICH stellten durch Makierungen den Weg fest, den die Sockeye Salmon im Puget Sound nach dem Fraser River zu nehmen; die Route wird ziemlich strikte eingehalten.

Die vom Meere nach den Küsten ziehenden verschiedenen Lachs Schwärme scheinen somit zielstrebig bestimmte Flüsse anzusteuern. Das Zuwandern vollzieht sich ziemlich rasch, in Küstennähe jedoch mäßigen die Fische — besonders die der Frühjahrsruns — ihre Geschwindigkeit.

<sup>1</sup> 1922 wurden allein entlang der Shumaginseln 3311911 Stück = 5 000 000 kg Red Salmon, die noch in ihrer Freßperiode standen, gefangen.

<sup>2</sup> Leider ist nicht angegeben, ob es sich um Seemeilen oder englische Meilen handelt. Ich nehme an, daß letztere gemeint sind, im anderen Fall wäre die Entfernung 1900 km.

Schon im Frühsommer finden wir den erwachsenen Sockeye Salmon in geschlossenen Schwärmen an den Küsten und vor den Flußmündungen, wo er gefräßig kleinere Fische jagt. Nur CHAMBERLAIN gibt an, daß die von der Straße von Yuka herkommenden Tiere bereits nichts mehr fressen und ihr Darmkanal leer ist. Vor den Flußmündungen schwimmt der Sockeye Salmon längere Zeit gegen die Ebbe und die Strömung des Flusses landwärts und geht gegen die Flut sich kehrend wieder ein Stück in die See hinaus. Da aber der Ebbstrom, unterstützt von dem Flußwasser, stärker ist, gelangt der Lachs immer mehr gegen die Flußmündung zu, wo er schließlich ins Brackwasser übertritt. Hier verweilt er längere Zeit, um dann schließlich ins Süßwasser, besonders gern während Hochwassers einzudringen und den Fluß aufwärts zu wandern.

*O. nerka* hält sich vor der Flußmündung nicht ganz so lange wie *O. tshawytscha* auf, und O'MALLEY und RICH schließen sich der Ansicht von RUTTER an, wonach die Durchwanderung der Brackwasserzone — wenigstens von den Fischen der ersten Runs — mit einer täglichen Geschwindigkeit von 12—15 km vollzogen werde. Der Herbstrun durchwandert das Brackwasser etwas langsamer.

Die Zeit des eigentlichen Aufstieges in die Flußmündung schwankt wiederum und ist von der geographischen Breite abhängig. Ganz allgemein kann gesagt werden, daß der Sockeye Salmon dicht hinter dem King Salmon aufsteigt und allgemein seinen Hauptrun im Juli und August hat. Im Columbia River erscheinen die ersten Blueback Salmon im März und hier, sowie im Sacramento können in den ersten Sommermonaten die „Sockeyes“ häufig gemischt mit „Kings“ „zahllos“<sup>1</sup> auftreten. Einen eigentlichen Herbstrun kennen wir aber bei den Blueback Salmon nicht, es sei denn bei besonderen meteorologischen Bedingungen und späten Hochwässern; für gewöhnlich steigen nach August diese Fische nicht mehr im Columbia und Sacramento auf. Im Norden erfolgt der erste Run entsprechend später, so im südlichen Alaska und auf den Kadiak-Inseln im Juni und Juli; in Süd-Ost-Alaska etwa 3 Wochen später und dauert bis in den September hinein; in Central-Alaska beginnt der „Run“ im Mai oder Juni.

Die Zusammensetzung der Laichschwärme nach Geschlechtern scheint zu schwanken. CHAMBERLAIN findet ein annäherndes Geschlechtsverhältnis von 50:50, häufig mit einem kleinen Plus für die Männchen;

<sup>1</sup> Von den Massen von Lachsen, die manchmal in den Flüssen aufsteigen, gibt BABCOCK (1908) in Rep. of the Commiss. Fisher. Brit. Columbia for 1907. Victoria B. C. 1908, folgende Schilderung: „In the rest of the watershed the streams were crowded with countless thousands. The Nicola River was a wriggling mass of fish from the point about half a mile from Nicola-Lake to the rivers mouth and they literally filled all the other tributaries of the Thompson and the Fraser below the point named. . . . There were days when the fish were two or three feet deep going through the ladder. It ran red with them.“

doch wechseln die Zahlen an verschiedenen Laichplätzen und manchmal können auch wenig mehr Weibchen auftreten. EVERMANN hatte Beobachtungen auf Laichplätzen im Columbia angestellt und dort ein sehr starkes Überwiegen des männlichen Geschlechts gefunden. Von 112 Lachsen waren 79 Männchen, 33 Weibchen; letztere nahmen besonders gegen Ende der Laichzeit stark ab, so daß schließlich nur noch Männchen angetroffen wurden. (Es will mir scheinen, als ob diese Zahlen vielleicht auf eine künstliche Auslese durch die Fangstationen hindeuten.) Möglicherweise aber schwanken die Verhältnisse sehr stark. Ob die zeitlich getrennten Schwärme in ihrer Zusammensetzung schwanken ist nicht sicher; im Fraser sollen nur bei den ersten Runs die Männchen überwiegen.

Über die Bergwanderung des Sockeye Salmon macht WARD (1920) eingehende Angaben. Nach ihm ist die Wanderung im Fluß „uniform and precise“, d. h. einmal im Fluß wandert der Lachs unbeirrt immer stromaufwärts<sup>1</sup>. Dabei werden durchaus nicht alle Plätze, die als Laichplätze geeignet wären aufgesucht, häufig aber solche gewählt, die anscheinend gar nicht die besten sind. Welche Faktoren leiten den Fisch dabei? Der Wassercharakter scheint ohne Einfluß zu sein. Manchmal gehen die Fische von dem trüben mit Sand beladenen Hauptstrom in einen klaren Nebenfluß, dann wieder suchen sie einen solchen auf, der der trübste und dreckigste des ganzen Flußsystems ist. In Alaska gibt es weitverzweigte Flußsysteme mit völlig gleichem geologischen Untergrund, gleichen Sedimenten, gleichem Salzgehalt und gleichem Pflanzenwuchs und dennoch werden nur bestimmte Regionen aufgesucht.

Nahrungsfürsorge für die Brut kann auch kein bestimmender Faktor sein, denn wie sollte der erwachsene Fisch, der nichts frißt, den Nahrungsreichtum der Flüsse für seine Brut erkennen können; außerdem sind alle die rasch fließenden Lachsflüsse sehr nahrungsarm.

Daß die Wasserströmung einen gewissen, richtenden Einfluß auf die Wanderung ausübt scheint sicher, es sei nur auf das Verhalten der Lachse an den Flußmündungen hingewiesen. Andererseits kann die Stärke des Wasserstroms für das Verhalten der Fische im Fluß nicht ausschlaggebend sein, denn diese passieren bald langsam fließende Stellen, bald Schnellen und Fälle. Die Wassermenge übt auch keinen Einfluß auf den Lachs aus, denn bald wird ein kleiner Nebenfluß aufgesucht, bald der Hauptstrom beibehalten. Auffällig aber ist, daß bei breiten und großen Strömen der Weg des Lachses immer am Ufer oder oft gar nur an einem Ufer gewählt wird. Manchmal wird zwar dieser Uferweg dem Fisch durch Strömungsverhältnisse aufgezwungen, so z. B. an den Abercombiefällen des Copper River. Hier stürzt der Fluß in der Mitte über verschiedene

<sup>1</sup> Die Wandergeschwindigkeit soll im Fluß für Frühjahrsfische 30—40 km pro Tag betragen; Herbstfische wandern langsamer (RUTTER, O'MALLEY und RICH).

Schnellen und nur zu beiden Seiten am Ufer finden sich einige ruhigere Kolke und Tümpel. In diesen sammeln sich die Fische, ruhen sich aus und machen von hier aus den Versuch die Schnellen an der Seite zu überwinden. Geraten sie an eine Stelle, die sie nicht nehmen können, so kämpfen sie eine Zeitlang gegen den Strom, ermatten, treiben abwärts und sammeln sich nach einiger Zeit wieder in einem Kolk. Aber auch dort, wo in der Strommitte keine unüberwindlichen Stellen sind, hat WARD die Wanderung immer nur in Ufernähe beobachtet, z. B. im Klutina River, einem Nebenfluß des Copper River. Die Strömung war über die ganze Breite des Flusses stark, wies aber keine Wirbel auf, und trotzdem zogen die Lachse nur am Ufer, ja sie bevorzugten ziemlich ausgesprochen nur das eine. Selbst im Klutina Lake (45 km lang und 7 km breit) tummelten sich die Fische fast ausschließlich in Ufernähe.

Neben der Stärke der Strömung kommt nach WARD als Wegweiser bei seinem Aufstieg für den Lachs hauptsächlich die Temperatur in Betracht. Ob und wie stark sie wirksam wird, hängt aber von mehreren noch nicht erkannten Umständen ab. Nicht die absoluten Temperaturen scheinen maßgebend, sondern die Temperaturunterschiede bestimmen, in welchen von zwei zusammenfließenden Flüssen der Lachs eindringt. Für gewöhnlich folgt er dem Wasserlauf mit der niederen Temperatur. Dieser Behauptung steht die Feststellung von CHAMBERLAIN gegenüber, wonach in Alaska die Temperatur des Flußwassers in den Buchten höher ist, als die des Meerwassers.

Die Ausdauer mit der die Lachse ihren Weg stromaufwärts suchen macht auch vor kleineren Fällen und Stromschnellen nicht Halt. Durch Überspringen derselben sucht er sie zu überwinden. Diese Sprünge nun sind aber nicht von einer solchen Zielstrebigkeit und Exaktheit wie gewöhnlich angenommen wird. Schon EVERMANN und GOLDSBOROUGH (1907) betonen, daß dabei der Lachs durchaus nicht mit Überlegung vorgeht, sich nicht eine geeignete Stelle aussucht, und daß das Springen ziellos und zufällig („aimless and at random“), manchmal sogar in der verkehrten Richtung erfolgt. WARD (1910) bestätigt diese Beobachtungen am Sockeye- und am Humpback Salmon. Die Sprünge lassen Zielstrebigkeit, Abschätzung von Entfernungen und Genauigkeit völlig vermissen.

WARD machte seine Beobachtungen an den Dorr-Fällen des Nahafusses. Wenn der Lachszug in dem tiefen Wasser vor den  $\frac{3}{4}$ —1 m hohen Fällen angekommen ist, ruht er erst einen Tag, ehe er den Aufstieg ansetzt, dann sieht man oft mehrere Tiere in der Luft. An einer Stelle ist der Fall nur 1 Fuß hoch, diese wurde aber nicht vorgezogen; im Gegenteil, die meisten Fische sprangen dort, wo der Fall am höchsten war. Der Grund dafür scheint der zu sein, daß die Lachse vom tiefen Wasser aus zum Sprunge ansetzen, wenn diese Regel auch nicht immer eingehalten wird. Vor dem Sprunge rastet der Fisch in einem Tümpel oder Kolk und schießt dann rasch vorwärtsschwimmend aus dem Wasser empor. Beim Sprung wird der Körper vollkommen steif gehalten, meist etwas nach oben gewölbt, selten nach unten. (WARD glaubt, daß erstere Stellung „is the more effective“). Alle Flossen

sind bis auf die Analflossen, die ausgebreitet sind, fest angelegt. Wenn der Fisch auf das Wasser oder auf einen Felsen aufschlägt, folgen einige kräftige Schläge mit der Schwanzflosse. Die Weite und Höhe der Sprünge selber ist völlig verschieden und machen den Eindruck, daß „there was a clear lack of definitiveness as well as accuracy in the efforts made for the attainment of its purpose“. Oft ist die Höhe des Sprunges zu gering und die Fische stoßen mit dem Kopf gegen die Felsen des Falles an, werden anscheinend betäubt und treiben eine Strecke flußabwärts. Ein andermal landen sie auf den Steinen vor dem Fall, der Sprung war zu kurz. Auch sehr oft ist der Sprung schlecht gerichtet und gezielt, häufig werden schiefe Sprünge oder parallel zum Fall, oder gar entgegengesetzt zu diesem beobachtet. WARD glaubt den Grund hierfür in Wirbelströmungen, die in den Kolken herrschen, sehen zu dürfen, weil die Sprünge am exaktesten dort sind, wo ein konstanter Strom setzt.

Außer diesen Sprüngen vor Fällen, die doch immerhin in der Absicht ausgeführt werden, das Hindernis zu überwinden, vollführt der Lachs, besonders der Red Salmon, im Meer, in Seen und in ruhigem Wasser noch Sprünge, die mehr spielenden Charakter haben. Dabei schnellt er sich seitlich über das Wasser empor. Da dieses Springen im Süßwasser nur kurz vor der Laichzeit beobachtet wird, ist anzunehmen, daß es sich dabei um eine Art von Laichspielen handelt.

Die Entfernungen, die der Sockeye Salmon auf seinen Bergwanderungen zurücklegt, sind nicht ganz so groß, wie die, welche der King Salmon hinter sich bringt, jedoch noch sehr beträchtlich. Nach BEAN liegen die Laichplätze im Columbiaflußgebiet bis zu 1800 km, nach McMURRICH im Fraser 500—900 km<sup>1</sup> und nach JORDAN im Yukon bis zu 3600 km vom Meere entfernt.

Bei der Auswahl der Laichplätze spielen die Temperaturen die ausschlaggebende Rolle. Es werden nur solche Seen besucht, deren Höchsttemperatur im Sommer nicht über 13° C hinausgeht. Hier warten die Red Salmon noch bis zu 6 Wochen, ehe sie, nachdem die ihnen genehmen Temperaturen erreicht sind, die Laichplätze — seichte Stellen mit Geröllschotter im See selber oder Zuflüsse (selbst seichte Bäche) mit grobkiesigem Untergrund — aufsuchen. CHAMBERLAIN gibt an, daß dieser Lachs bei Temperaturen von 6—10° C laicht, aber solche von 6—8° bevorzugt. Sie finden sich meist an Stellen, wo Grundwasser hochkommt. WARD beobachtete, daß im Klutinassee die Lachse nur solange massenhaft in einem kleinen Creek laichten, als dort die Temperatur mit 6,7° geringer war als im See (7,8°), dann aber weiter zu einem größeren kälteren Zufluß mit Gletscherwasser zogen und hier an Stellen, an denen Grundwasser hochstieg, bei 2,2—3,6° ihre Laichruben machten.

Wenn in einem Bach oder Fluß genügende Mengen von Grundwasser austreten, so kann dieser auch als Laichfluß gewählt werden, selbst wenn er kein Schmelzwasser führt. WARD brachte auch hierfür einige Beispiele. Der Clear Creek kommt aus Moorland und fließt erst kurz vor seiner Mündung in den Copper River über Geröll. Nur an diesen Stellen,

<sup>1</sup> Diese Entfernung wird in 30—40 Tagen zurückgelegt (RUTTER, O'MALLEY und RICH).



manchmal sogar nur auf einer Seite des Creeks laichten die Lachse, wenn dort durch Grundwasser die Temperaturen auf 3,3—4° gegenüber 7,3° im Copper und 5,3° in den übrigen Teilen des Clear Creeks herabgedrückt waren.

Die Vorteile, die ein Absetzen der Eier an Stellen, an denen Grundwasser hochkommt, hat, liegen klar zutage. Hier finden die Eier die für ihre normale Entwicklung nötigen, gleichmäßigen Temperaturen und hier sind sie gegen ein Ausfrieren im Winter am besten geschützt. Welcher Sinn oder besser welcher Instinkt den Fisch bei seinem Tun leitet, bleibt aber vorerst ein Rätsel.

Das Laichen erfolgt nicht sofort, wenn die Fische die eigentlichen Laichplätze aufgesucht haben, sondern meist einen oder mehrere Tage später. Der Sockeye Salmon verwendet auf den Bau seiner Laichgrube mehr Sorgfalt wie der King Salmon. EVERMANN machte darüber folgende Beobachtungen:

In einem kleinen Tümpel erscheint ein Pärchen, zuerst das Weibchen, das Männchen dicht hinterher. Nach einer Ruhepause wirft sich das Weibchen etwas auf die Seite, macht einige kurze kräftige Bewegungen (wiggles her body vigorously) und wühlt dabei mit den Analflossen und dem unteren Lappen der Schwanzflosse den Sand und die Steine auf, das Männchen ist immer dicht hinter oder neben dem Weibchen und arbeitet ebenfalls im Sande. Dann wird ein Bogen flußabwärts geschlagen und das Spiel wiederholt. Kommen andere Männchen hinzu, so werden diese sofort gejagt und es finden heftige Kämpfe statt.

Die Laichzeit des Sockeye Salmon zeigt ebenfalls in den verschiedenen Flüssen starke Schwankungen, sie erstreckt sich von Juni bis zum November und selbst bis in den Winter hinein. In den Seen des oberen Columbia erscheinen die ersten Sockeye Salmon schon Mitte Juni. EVERMANN hat das Laichen dort anfangs September beobachtet. Im Fraser zieht sich das Laichen von Mitte Juli bis Mitte November hin (MCMURRICH); WARD machte seine bereits erwähnten Beobachtungen im Copper River im August; im Chilcoot River werden die ersten Laichpaare am 15. Juli festgestellt.

Alle Autoren betonen, besonders EVERMANN und WARD, daß die auf den Laichplätzen erscheinenden Fische unverletzt sind und sich erst die Wunden beim Nestbau und den dabei und während des Laichens stattfindenden Kämpfen zuziehen. Alle Beobachter sind sich auch darüber einig, daß alle verlaichten Fische kurz nach dem Laichakt sterben.

Wenige Tage nach dem Ablaiichen wird das Fleisch der Sockeye Salmon weich und blaß, Pilze überwuchern die bei dem Laichgeschäft erhaltenen Wunden, die Farbe der Fische wird unansehnlich und alle Tiere sterben. Sehr oft sterben auch Tiere, die noch nicht ihre Laichprodukte abgesetzt haben, besonders Weibchen<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Die Eier derselben sind, sofort nach ihrem Tode gestreift, noch befruchtungsfähig.

EVERMANN hat den Ausgang des Alturasees mit Netzen abgesperrt, um festzustellen ob verlaichte Fische wieder abwärts wandern. Nicht ein einziger wurde gefangen, obwohl sehr viele Sockeye Salmon in dem See laichten, und einige beobachtet wurden, wie sie auf kleinere Fische Jagd machten; auch diese gingen nach einigen Tagen ein. Nach WARD sterben auch die Red Salmon, die nicht weit gewandert waren, und selbst die frühreifen „little redfish“ kehren anscheinend nicht wieder zum Meere zurück.

Die Inkubationszeit der Eier von *O. nerka* schwankt, je nach der Wassertemperatur, zwischen 2—4 Monaten. Nach CHAMBERLAIN sind auf den Brutstellen normalerweise  $\frac{2}{3}$  der abgesetzten Eier befruchtet.

Die Zeiten zu denen die jungen Sockeye Salmon ihre Reise zum Meer antreten, sind in den verschiedenen Flußsystemen, als auch in einem und demselben in verschiedenen Jahren nicht gleich, ebensowohlschwankt die Größe und das Alter der abwandernden Tiere. Allgemein gilt, daß der „Sockeye“ nicht wie der „King“ schon im Brutstadium sich passiv abtreiben läßt, sondern etwas länger in den Seen bleibt. Die Jungen scheinen hier den täglichen Planktonwanderungen folgend zwischen Ufer und größeren Tiefen hin- und herzuziehen. Eine gewisse Anzahl der Jungfische geht sicher im ersten Lebensjahr in das Meer; ihre Größe scheint dabei in verschiedenen Flüssen zu schwanken und sich zwischen 45 und 98 mm zu bewegen (EVERMANN, CHAMBERLAIN, RUTTER, MOSER, BABCOCK, ROBERTSON). Der größere Teil — bis zu 90 vH — bleibt in den Seen und wandert erst im nächsten Frühjahr ab, wenn die Temperaturen der Flüsse wieder auf 4° C und darüber gestiegen sind (McMURRICH, BABCOCK, EVERMANN, CHAMBERLAIN). Experimentelle Untersuchungen teilt ROBERTSON mit:

Im April 1920 wurde in den Grace Lake 100000 Stück Brut eingesetzt, sie verließen bereits im Juli und August mit einer Länge von 7,6 cm den See, trotzdem Nahrung in Hülle und Fülle vorhanden war, ebenso verhielten sie sich im Cultus Lake. Die gleiche Erscheinung wurde im Otter Lake beobachtet, dort waren die Jungfische sogar infolge des kälteren Wassers noch etwas kleiner. Im Hirk Lake dagegen wanderten die Fische erst im nächsten Jahre 12,5—20 cm lang ab, zuerst die größeren, zuletzt die kleinen. Künstlich gefütterte Brut erreichte in 6 Monaten 10 cm.

ROBERTSON sieht den Zeitpunkt des Abwanderns als „matter of choice“ an, ist jedoch auf der anderen Seite gewillt, als einen Hauptfaktor dafür die Größe des Fisches anzunehmen; wie er gerade nach seinen Beobachtungen zu der ersten Annahme kommt, ist nicht recht zu begreifen. Bis zu einem gewissen Grade hat es den Anschein, als ob die jungen Sockeye Salmon in den kälteren, nordischen Gewässern später abwanderten, als in den südlicheren — wie wir dies auch noch später für *Salmo salar* feststellen können. CHAMBERLAIN sah in Südalaska von April bis

zum September nur Jährlinge abwandern; im Mai und Anfang Juli wurde Brut beobachtet. Im Fraser gehen nach BABCOCK die Jungen sowohl als Brut, als auch als Jährlinge ins Meer.

Überall wo *O. nerka* als „Big Red Fish“ vorkommt, finden wir auch kleinere 0,33—1 kg schwere Exemplare, die „Little Red Fish“, die auch unter dem indianischen Namen „Coco“ bekannt sind und eine Zeitlang als Unterart *O. n. hennerly* angesehen wurden. Es ist noch nicht sicher, ob alle diese „Little Red Fish“ wandern, oder ob welche von ihnen „Landlocked“ sind. EVERMANN und GOLDSBOROUGH beschreiben eine landlocked nicht wandernde Rasse in Seen von Oregon, Idaho, Washington und British Columbia. In Japan gibt es eine mehr stationäre Süßwasserform von *Oncorhynchus nerka* den *O. n. cabatscheppo*, japanisch *Himemasu*. Diese Zwergrasse kam früher nur im Akan-ko auf Hokkaido vor, ist aber jetzt in viele andere Seen — auch nach Hondo — überführt. Sie bleibt klein und ist ein Planktonfresser.

Andere, wandernde Tiere sind sicher frühreife Tiere — Grilsestadien —, die nach kürzerem Meeraufenthalt in die Flüsse aufsteigen (JORDAN und GILBERT, EVERMANN und GOLDSBOROUGH, McMURRICH, WARD u. a.). Wie bei anderen Lachsarten sind diese Fische meist in der Überzahl Männchen (MOSER, McMURRICH 100 vH, JORDAN 95 vH, GILBERT 50 vH), deren sekundäre Geschlechtsmerkmale aber nicht so stark ausgebildet sind, als die der älteren Tiere. Die Anzahl der Grilsestadien wechselt von Fluß zu Fluß und von Jahr zu Jahr. Bemerkenswert ist, daß ihre Zahl bei starken Runs relativ höher ist als bei schwachen.

Schließlich sind unter den „Little Red Fish“ noch frühreife im Süßwasser zurückgebliebene — häufig nur 15 cm lange geschlechtsreife Männchen.

Die jungen Sockeye Salmon im Süßwasser haben ein typisches den jungen Forellen ähnliches Parrkleid. Sobald sie ins Salzwasser — 4—16,5 cm lang — kommen werden sie silberig. Sie halten sich im Frühjahr in Ufernähe und machen hier tägliche, vertikale Wanderungen, später im Juli gehen sie tiefer — bis zu 140 m.

Der Meeraufenthalt der Sockeye Salmon scheint 3 Jahre zu dauern. Dafür sprachen schon die Statistiken der Lachsfänge, die in manchen Flüssen Amerikas und in Neuseeland, wohin *O. nerka* überführt wurde, ein deutliches Ansteigen in vierjährigen Perioden erkennen ließen, als auch verschiedene Markierungsversuche an abwandernden Jährlingen.

Altersbestimmungen wurden von McMURRICH und von GILBERT ausgeführt. Ersterer gab an, daß Fische von 63—89 cm vierjährig sind und 90 vH davon 3 Jahre im Meer gelebt haben, und daß die „small red fishes“ (Grilse) von 45—49 cm zum Teil zweijährige, in ihrer Mehrzahl aber dreijährige Fische sind, die alle ein Jahr im Süßwasser zugebracht haben. Nach GILBERT hat McMURRICH seine Schuppenbilder

nicht richtig interpretiert und in Wirklichkeit sind die meisten aufsteigenden Sockeye Salmon, besonders die Weibchen vierjährig, ein anderer immer noch beträchtlicher Teil aber ist fünfjährig. Weit aus die meisten Tiere sind als Jährlinge in das Meer gekommen. Die als Brut abgewanderten Exemplare sind wiederum rascher gewachsen, aus ihnen rekrutiert sich aber eine größere Anzahl von Grilse, als aus den anderen; sie sind 3 Jahre alt. Alle die Individuen, die mit 5 Jahren aufsteigen sind solche, die als Jährlinge abgewandert sind; unter ihnen überwiegen die Männchen deutlich an Zahl, während bei den vierjährigen die Weibchen ein geringes Plus aufweisen.

**3. *Oncorhynchus milktschitsch* = *O. kisutsch*.** Über *O. kisutsch*, den Silver oder Coho Salmon, japanisch Ginmasu, haben wir spärlichere Angaben, wahrscheinlich deshalb, weil ihm wegen seines blassen Fleisches wenig Aufmerksamkeit von Seiten der Konservenfabrikanten gewidmet wurde. Er kommt von Puget Sound bis hinauf nach Alaska nördlich bis zum Karluk, und ungefähr in denselben Breiten auch auf der asiatischen Seite des Stillen Ozeans vor.

Die Farbe des Silver Salmon ist im Frühling auf dem Rücken ein liches Grün mit einigen dunklen verwaschenen Flecken, im Herbst wird das Männchen schmutzig rot. Das Durchschnittsgewicht des Silberlachs ist 1,35—3,6 kg, wenn auch gelegentlich Exemplare bis 13,5 kg gefangen wurden.

Im Meere verhält sich der Silver Salmon ähnlich wie der King Salmon und wird wie dieser in Ufernähe mit der Angel und in Stellnetzen gefangen. Jüngere Tiere dringen manchmal auch ins Brackwasser oder in den Unterlauf der Flüsse ein. Die später aufsteigenden Laichschwärme werden ab Juli in Ufernähe angetroffen. Anscheinend bleibt der Coho nicht lange vor den Flußmündungen, denn nach den Markierungsversuchen von GREENE währt sein Aufenthalt im Estuarium nur 1—5 Tage.

Der Silver Salmon hat nur einen späten „Sommerrun“ oder einen „Herbstrun“. Er geht meist nicht sehr hoch in den Fluß hinauf und steigt häufig auch in kleinere Flüsse und Creeks ein. Die weiteste beobachtete Entfernung vom Meer, die im Columbia River vom Silver Salmon zurückgelegt wird, beträgt 380 km. Die Wanderungsgeschwindigkeit (im Columbia) hat GREENE mit 11—13 km pro Tag festgestellt.

Die Laichgewohnheiten des Silver Salmon sind denen der anderen *Oncorhynchus*-Arten sehr ähnlich. Das Laichgeschäft beginnt im Oktober, wenn die Wassertemperatur unter 6° C gefallen ist und kann sich durch den Winter bis zum März hinziehen.

Die Abwanderung der jungen Silberlachs erfolgt zu einem großen Teil schon sofort, nachdem sie ihre Beweglichkeit erlangt haben (36 mm lang), in Alaska hauptsächlich im Mai und Juni (CHAMBERLAIN). Andere, der Prozentsatz ist nicht bekannt, bleiben den Sommer und Winter über im Süßwasser bis zum nächsten Frühling, und die Fische 10 cm und mehr

lang sind. Ob junge Silver Salmon das ganze erste Jahr über abwandern, steht noch nicht fest. Ebenfalls ist noch zweifelhaft, ob die starke Brutabwanderung, wie sie besonders CHAMBERLAIN in Flüssen von Alaska beobachtet hat, auch anderswo stattfindet. GILBERT findet bei seinen Altersbestimmungen von Cohos aus der Nähe von Puget Sound nur ganz wenige Exemplare, die als Brut ins Meer gekommen waren. Alle aufsteigenden Cohos von 43—75 cm waren dreijährige Tiere, laichreife männliche „Grilse“ in ihrem zweiten Jahr. Auch MILNE hat unter seinem Material — 18 Stück aus Puget Sound, Shuswap und Fraser River — nur Exemplare gefunden, die 18—24 Monate im Süßwasser zugebracht hatten. Ihre Jährlingsgröße berechnet er nach den Schuppen auf 6,5 bis 7,5 cm. Die aufsteigenden Silver Salmon sind nach seiner Ansicht vierjährig.

**4. *Oncorhynchus keta*.** Der Dog Salmon, Calico Salmon oder Chum, in Japan Sake, ist im Frühjahr silberig, ungefleckt oder mit kleinen schwarzen Punkten gesprenkelt; an den Seiten sind verwaschene Querländer sichtbar, die Flossen sind dunkler. Das Laichkleid ist backsteinrot oder schwärzlich und die Kiefer des Männchens sind stark umgebildet, der Haken ist monströs gekrümmt (Abb. 20 u. 21).

Das Durchschnittsgewicht des Hundslachses ist 3—8 kg, jedoch kommen auch Exemplare bis zu 9 kg vor. In Alaska wird eine etwas größerer Durchschnitt erreicht als in Schalin, und im Amur finden wir die kleinsten Tiere. Das Fleisch zeigt einen rötlichen bis rosafarbenen Ton, wird aber beim Kochen und Konservern blaß.

Das Verbreitungsgebiet des Dog Salmon deckt sich mit dem des Silberlachses und reicht von Kalifornien bis zum Beringmeer, wenn er auch im Süden nicht so zahlreich ist wie in Süd- oder Ostalaska.

In Japan ist er der häufigste und wichtigste Lachs und ist auch zahlreich in den sibirischen Flüssen und in Kamtschatka. So betrug die Ausbeute im Jahre 1909 auf der amerikanischen Seite 14 000 000 kg Lachskonserven. Im Jahre 1925 wurden im Amur allein 18630 Tonnen Ketalachse gefangen.

Im Meer scheint sich der Hundslachs nach den von SOLDATOW angestellten Magenuntersuchungen aufsteigender Tiere, hauptsächlich von kleinen Fischen zu ernähren, wobei Heringe die Hauptmenge stellen. An mit Heringen beköderten Angeln werden Keta auch an den japanischen Küsten gefangen. Neben Fischen werden von dem Hundslachs gelegentlich Crustaceen und auch Quallen genommen.

Im Meere scheint der Hundslachs recht beträchtliche Wanderungen zu machen; wie der Blueback Salmon wird er nicht in Küstennähe in Stellnetzen oder Trawls gefangen oder nur dann, wenn er sich kurz vor seinem Aufstieg vor den Flußmündungen sammelt. Für größere Wanderungen spricht auch die Tatsache, daß im Amurgebiet des öfteren sowohl *O. keta* (als auch *O. gorbuscha*) gefangen werden, die Angelhaken im Magen haben,

wie sie in Hokkoido bei der Kabeljaufischerei benutzt werden. Die Hauptweidegründe für die asiatischen Lachse scheinen im Ochotskyschen Meer zu liegen<sup>1</sup>. Ein großer Teil der Lachse, die in den Amur aufsteigen, kann auf ihrem von Norden her kommenden Anmarschweg beobachtet werden. Andere kommen anscheinend von Süden, sie sind wahrscheinlich westlich von Sachalin herumgewandert.

In die Flüsse steigt der Dog Salmon erst spät ein, nicht vor Juni,

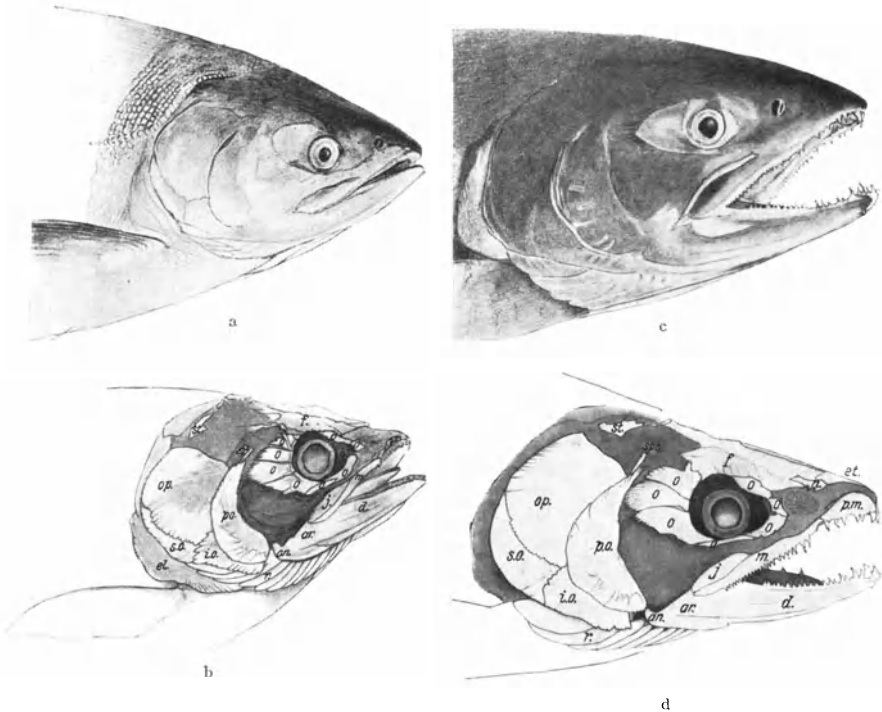


Abb. 20a—d. Köpfe von *Oncorhynchus keta* ♀ (nach TSCHERNAWIN). a Erwachsen, aus dem Meere; b Kopfskelett von a; c erwachsen, vom Laichplatz; d Kopfskelett von c.

zuletzt von allen pazifischen Lachsen. So findet sein Haupttrun im Yukon (BEAN, EVERMANN und GOLDSBOROUGH) von Ende Juni bis Ende Juli statt. Eine deutliche Scheidung in einen Sommer- und einen Herbsttrun wird in Alaska nicht beobachtet. Im Amurgebiet erscheinen die ersten Züge von „Sommer-Keta“ Anfang Juni, zuerst in einzelnen Exemplaren, später massenhafter und diese Sommerfische werden bis Ende Juli oder bis Anfang August gefangen. Dann — meist nach zweiwöchentlicher Unterbrechung — kommt in Massen der „Herbst-Keta“, dazwischen werden von Anfang August, bisweilen schon um Ende Juni sogenannte „Vorläufer der Herbst-Keta“, ausschließlich große Männchen gefangen.

<sup>1</sup> Das Ochotskysche Meer scheint überhaupt äußerst lachsreich zu sein; vgl. BERGMANN, S. 507.

Das Erscheinen der Hauptzüge schwankt etwas in den einzelnen Jahren und der Zug ist im Amurgebiet nicht gleichmäßig, sondern verläuft in einzelnen Wellen. Die ersten größeren Mengen von *O. keta* werden hier um den 20. Juni herum gefangen, etwas früher auf den Inseln Langra, Usd und Nordsachalin. Die Fische ziehen so dicht an der Oberfläche, daß die Rückenflossen zu sehen sind und springen gelegentlich auch aus dem Wasser. Von Norden her kommend, geht der größere Zug

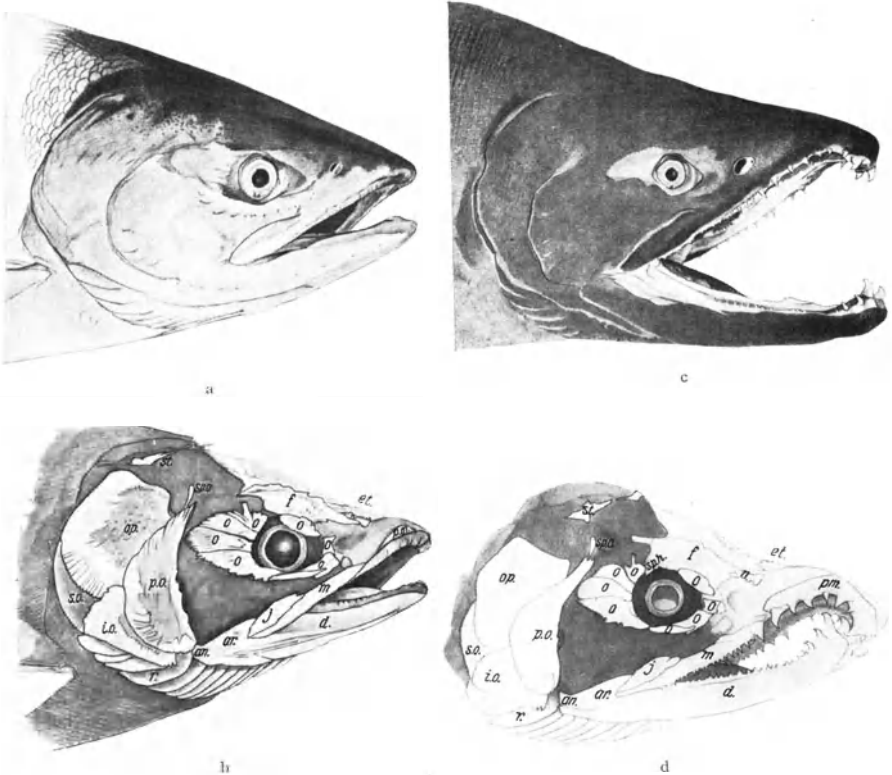


Abb. 21 a—d. Köpfe von *Oncorhynchus keta* ♂ (nach TSCHERNAWIN). a Erwachsen, aus dem Meere; b Skelett von a; c erwachsen, vom Laichplatz; d Skelett von c.

der Fische längs der Festlandsküste, zu den linken Uferbänken des Amurs, ein anderer Teil zieht durch den Kanal von Sachalin nach Süden und diese stellen wohl die Hauptmenge der *O. keta*, die in die transussurischen Flüsse eindringen. Darauf weist besonders die Tatsache hin, daß, je weiter südlich die Flüsse münden, die Hundslachse in mehr laichreifem Zustand (Hochzeitskleid stärker ausgebildet) eintreten. Darunter finden sich aber immer einige „helle Exemplare“, die vielleicht — woher ist unbekannt — aus dem Süden kommen. Daß die Fische am linken Amurufer ziehen, wird durch große, am rechten Ufer vorgelagerte Sandbänke bedingt. An Stellen, wo diese nicht vorhanden, wandern die Keta

auch beiderseits und in der Flußmitte, immer dort, wo genügend Strömung vorhanden ist. Im Amur wird in aufeinanderfolgenden Schwärmen gewandert, die selten 1 oder 2 Tage ohne Unterbrechung dauern und Tag und nachts vorwärts streben; nachts aber rascher wandern. Die einzelnen Schwärme sind nicht gleichmäßig zusammengesetzt. In den kleineren Flüssen Ostsibiriens geht der Zug mehr in einer Masse. ARSENIOW sah im Tjutiche außerordentlich große Züge: „Die Fische waren so zahlreich, daß sie das ganze Flußbett buchstäblich ausfüllten und wie eine geschlossene Masse vorwärts rückten“. In stärkerer Strömung bewegte sich der Zug zickzack, wobei sich häufig die Fische aus dem Wasser springend überschlugen.

Der Einstieg in den Fluß weist, wie besonders amerikanische Autoren betonen, Beziehungen zur Temperatur auf und erfolgt in den südlichen Flüssen später im Jahr, wenn das Wasser bereits abgekühlt ist, als weiter nördlich, wo es nie so warm wird, und wo zuweilen die Wanderung schon im Frühjahr beginnt. Diese Regel erweist sich auch als richtig für die asiatische Seite, wo besonders in den japanischen Flüssen der Aufstieg sehr spät erfolgt. Auch in Transsussurien z. B. im Kulumbe erscheinen die Lachse erst Ende September. Nach den amerikanischen Autoren entfernt sich der Hundslachs bei seinem Aufstieg meist nicht sehr weit vom Meer und nimmt mit kleinen Bächen und Creeks mit kurzem Lauf und wenigen Zentimetern Wasserstand vorlieb. Wenn er in größere Flüsse aufsteigt wie in den Yukon, Copper und Columbia, so geht er dort nicht weit bergwärts, sondern zweigt bald in die kleinen Nebenflüsse ab. Im Amur steigen die Sommerlachse 550 km weit auf, die Herbstlachse dagegen wandern bedeutend höher hinauf und dringen auch noch in die Nebenflüsse des Ussuri wie in den Bikin und Iman ein; aber es liegen auch Laichplätze nur 20—30 km von der Mündung entfernt.

Das Wandertempo der aufsteigenden *O. keta* im Amur ist recht verschieden; manche wandern schnell zum Oberlauf und verweilen da in kleinen Gruben und Kolken bis sie dann zur Laichzeit in die Nebenbäche ziehen, andere bleiben lange im Unterlauf und gehen nur langsam bergan. Die Wandergeschwindigkeit wird sehr verschieden angegeben: von BRASCHNIKOW mit 46 km, von SOLDATOW mit 48 und von JORDAN mit 5,4 bis 7,2 km pro Tag.

Das Geschlechtsverhältnis der aufsteigenden Keta wurde besonders von SOLDATOW an einem großen Material von 9057 Stück mit Männchen zu Weibchen = 46,5:53,5 bestimmt. Im einzelnen kann es örtlich und zeitlich schwanken. GILBERT fand bei amerikanischen Dog Salmon unter seinen dreijährigen Fischen 21 Männchen und 10 Weibchen, unter den vierjährigen 17 Männchen und 9 Weibchen und das einzige fünfjährige Exemplar war ein Männchen.

Ein getrenntes Wandern von Männchen und Weibchen wird von den meisten amerikanischen Autoren nicht erwähnt. SOLDATOW stellt es



direkt in Abrede und erklärt die Beobachtung von ARSENIOW, der angibt, daß zuerst die Männchen an den Flußmündungen erscheinen, mit der Annahme, daß dieser zufällig gerade die „Vorläufer der Herbst-Keta“ gesehen habe.

Die Reifung der Gonaden und Ausbildung des Laichkleides vollzieht sich bei den meisten Fischen erst im Fluß, wengleich der Zustand der Gonade recht verschieden sein kann. Fische mit fast reifen Geschlechtsorganen sind im Mündungsgebiet eine Seltenheit. In der Nähe der Laichplätze beträgt das Ovarialgewicht 19—21 vH, das Hodengewicht 8—10 vH des Körpergewichtes. Ich möchte aus der Tatsache, daß, wenn auch nur selten, Männchen vorkommen, bei denen die Hoden nur 0,6—1,2 vH des Körpergewichtes betragen, annehmen, daß auch unreife Exemplare mit aufsteigen, oder daß einige Fische sehr lange Zeit im Süßwasser bleiben, wie dies für die großen Exemplare des atlantischen Lachs die Regel ist. Gibt doch auch ARSENIOW an, daß im Bikin die Fischerei auf Ketalachse unter dem Eis betrieben wird.

Interessant ist die Tatsache, daß die Sommer-Keta, insbesondere die spät ankommenden, weiter ausgebildete Geschlechtsorgane haben, als die zuerst ankommenden Herbst-Keta. Daraus geht schon hervor, daß zuerst die Sommer-Keta laichen und daß die Laichzeit für das gesamte Verbreitungsgebiet sich lang hinauszieht. Sie erstreckt sich von August bis Ende September, weiter südlich fällt sie sogar noch später. Das Laichgeschäft beginnt, wenn das Wasser auf 7° C abgekühlt ist, dauert aber auch noch bei Wassertemperatur von 3° und 2° an. Wie schon erwähnt, zieht der Hundslachs mit Vorliebe in die Seitenbäche und in der Hauptsache findet das Laichen hier statt. Es wird bei einer Wassertiefe von 20—150 cm gelaicht und wo irgend angängig, wird eine breite nicht sehr tiefe Grube ausgewühlt und die Eier werden mit Sand bedeckt; nur bei grobem Gerölluntergrund unterbleibt dies. Möglicherweise werden (SOLDATOW) die Eier eines Weibchens im Laufe von 3—4 Tagen abgesetzt und von mehreren Männchen befruchtet, wenn auch in der Regel ein Männchen dabei die Hauptrolle spielt, und die anderen zu vertreiben sucht, und man die Fische oft paarweise antrifft. Nach MOSER werden die Nester gemeinsam, nach SOLDATOW nur vom Weibchen bewacht, bis die Tiere erschöpft sind und eingehen oder stromabwärts treiben.

Das Massensterben der verlaichten Fische wird von allen amerikanischen Autoren und auch von einem Teil der russischen erwähnt. ARSENIOW berichtet für Mitte Oktober vom Sjaoja „Der Fluß war buchstäblich von Ketalachsen angefüllt. Zu Tausenden drängten sie sich in die Nebenflüsse und Wasserarme. Sie hatten jetzt ein widerwärtiges Aussehen, ihre Flossen waren abgenutzt, der ganze Körper verwundet und zerschunden. Ein großer Teil der Fische war tot, viele lagen noch zappelnd auf dem Land, aber andere konnten sich noch bewegen. Stellen-

weise lagen ganze Haufen toter Fische am Ufer.“ SOLDATOW sah die verlaichten Fische mit dem Kopf gegen die Strömung gerichtet abtreiben und ins Meer gelangen. Wahrscheinlich aber gehen sie dort alle ein, denn die Altersbestimmungen von GILBERT zeigten kein Exemplar, das zum zweiten Male gelaicht hatte.

Die ausschlüpfende Brut ist 40 mm lang und treibt, sobald sie Beweglichkeit erlangt hat, abwärts. (CHAMBERLAIN). MEEK glaubt sogar, daß „the downward migration may begin before the yolk is completely absorbed“. Die jungen Dog Salmon bleiben anscheinend den Sommer über an den Küsten, im April sind sie, 4 cm lang, bei Seattle in Massen beobachtet worden. Fingerlange Stadien und 10 cm große sind im Hochsommer aus der Mündung des Karluk und vom Puget Sound bekannt; im August erreichen sie 15 cm. Dann gehen anscheinend die Fische in tieferes Wasser und entziehen sich der Beobachtung. Ein Parrkleid ist bei den am Ufer lebenden Jungfischen deutlich und charakteristisch ausgebildet.

Die aufsteigenden Lachse sind 3—5 jährig. GILBERT untersuchte 58 Hundslachse, von denen 31 dreijährig, 26 vierjährig und einer fünfjährig waren. (Die älteren Altersuntersuchungen von McMURRICH sind nicht verlässlich.) Ein Grilsestadium kommt auch bei dem Dog Salmon vor, obgleich ein solches von CHAMBERLAIN in Abrede gestellt wird. GILBERT fand ein 52 cm langes geschlechtsreifes Männchen, das 2 Jahre alt war. Ob es auch weibliche Grilse gibt ist noch nicht bewiesen.

5. *Oncorhynchus masou*. Über den *Oncorhynchus masou* waren mir nur dürftige Literaturangaben zugänglich, obgleich der Fisch für Japan sehr wichtig ist. Er laicht dort von Oktober bis Februar, im Norden von Hondo von Dezember bis Februar. Die 6—8 kg schweren Laicher sollen 4—6 Jahre alt sein.

6. *Oncorhynchus gorbuscha*, Humpback- oder Pink-Salmon (japanisch Karafutomasu), ist die häufigste<sup>1</sup> und kleinste der pazifischen Lachsarten. Bei einem Durchschnittsgewicht von 1,5—2,25 kg erreicht er selten mehr als 3 kg, wenn auch geringe Schwankungen im Durchschnittsgewicht bei Fischen aus verschiedenen Strömen beobachtet werden. Die mittleren Gewichte und Längen von Fischen aus Alaska, Sachalin und dem Amur sind:

Tabelle 6. Mittlere Längen und Gewichte von *O. gorbuscha*.

Herkunft	Anzahl d. unters. Fische	Mittl. Länge cm			Mittl. Gewicht kg			
		♂	♀	Ges.	♂	♀	Ges.	
Amur . .	2221	50,4	46,6	48,5	1,72	1,18	1,45	SOLDATOW
Sachalin .	897	51,69	48,3	50,01	2,04	1,64	1,84	SCHMIDT
Alaska . .	782	58,9	57,38	57,51	1,95	1,81	1,56	EVERMANN und GOLDSBOROUGH

<sup>1</sup> 1909 wurden an der pazifischen Küste 45 145 764 kg zu Konserven und 1 350 000 kg anderweitig verarbeitet.

Die größten Exemplare findet man somit wieder in Alaska. Die Männchen sind überall etwas größer und länger als die Weibchen. In Alaska ist das Maximalgewicht für Weibchen 3,4 kg, für Männchen 5,2 kg, und für das Amurgebiet gibt SOLDATOW folgende Tabelle:

Tabelle 7. Längen und Gewichte von *O. gorbuscha* aus dem Amur.

	Anzahl d. unters. Fische	Größte Länge	Kleinste Länge	Mittlere Länge	Maximal-Gewicht	Minimal-Gewicht	Durchschnitt Gewicht
♂	1165	64	35	50,4	3,2	0,65	1,72
♀	1056	55	32	46,6	1,88	0,45	1,18

Seine wichtigsten Vulgärnamen: Humpback, Buckellachs, Gorbuscha hat der Fisch von seinem eigentümlichen Aussehen während der Laichzeit, zu der das Männchen einen hohen Buckel bekommt, und die Farbe ein schmutziges Rot ist. Im Frühjahr dagegen ist seine Körperform die gewöhnliche Salmonidengestalt und die Färbung zeigt einen bläulichen Ton auf dem Rücken, Silberglanz an den Seiten und am Bauch, und an Rücken- und Schwanzflosse außerdem dunklere Flecken. Die Umgestaltung der Kiefer während der Laichzeit ist bei dieser *Oncorhynchus*-Art bei weitem am stärksten. Der Haken wird so stark und groß und die Bezahnung so stark, daß häufig der Unterkiefer ausgekugelt wird (Abb. 22 und 23).

Der Humpback Salmon ist auf der amerikanischen Seite von Kalifornien bis zum Mackenzie verbreitet, wenn auch südlich vom Puget Sound selten und bevölkert in Ostasien bei seinem Aufstieg noch in unglaublichen Mengen die Flußmündungen und Flüsse der Nordostküste von Hokkaido, von Sachalin, von Kamtschatka und den Küsten des Ochotskyschen Busens, von Transsibirien bis südlich Wladiwostok und der nordöstlichen Teile von Sibirien.

Über den Aufenthalt von *O. gorbuscha* im Meer wissen wir noch nicht endgültig Bescheid; möglicherweise ändert hierin sein Verhalten in den verschiedenen Gegenden seines Verbreitungsgebietes. Nach Angaben von EVERMANN und GOLDSBOROUGH kommt er z. B. in Alaska in Flüssen, Seen und Sümpfen und brackigen Lagunen noch zu Millionen vor. Danach wäre also anzunehmen, daß sich der Buckellachs nicht sehr weit ins Meer hinaus entfernt; nur scheint mir diese Angabe sich auf den Sommer zu beziehen und schließt somit die Möglichkeit ein, daß es sich um Laichschwärme handelt. Nach SOLDATOW verschwinden die jungen *O. gorbuscha* sehr rasch von der Küste Ostsibiriens, und er nimmt für diese Form ähnliche oder die gleichen Aufenthaltsorte wie für *O. keta* an.

Zum Aufstieg wählt der Humpback meist nur kleine Flüsse mit kurzem Lauf und vermeidet z. B. den Sacramento, den Columbia und den Fraser. Er dringt in Bäche, Seen und Tümpeln ein, überwindet Stromschnellen und überspringt Wasserfälle. Die bereits mitgeteilten Beob-

achtungen von EVERMANN und GOLDSBOROUGH und WARD betreffend *O. nerka* beziehen sich genau so auf *O. gorbuscha*. Vor Wasserfällen und Schnellen kann er manchmal in den Tümpeln und Kolken so dicht stehen, daß diese gepackt voll sind und die Fische mit der Hand herausgefangen werden können. In der Amurniederung, ebenso in Transsursurien sahen SOLDATOW und ARSENIIEW den Buckellachs so massenhaft, daß alle Flüsse und Fließchen direkt mit den Tieren vollgestopft

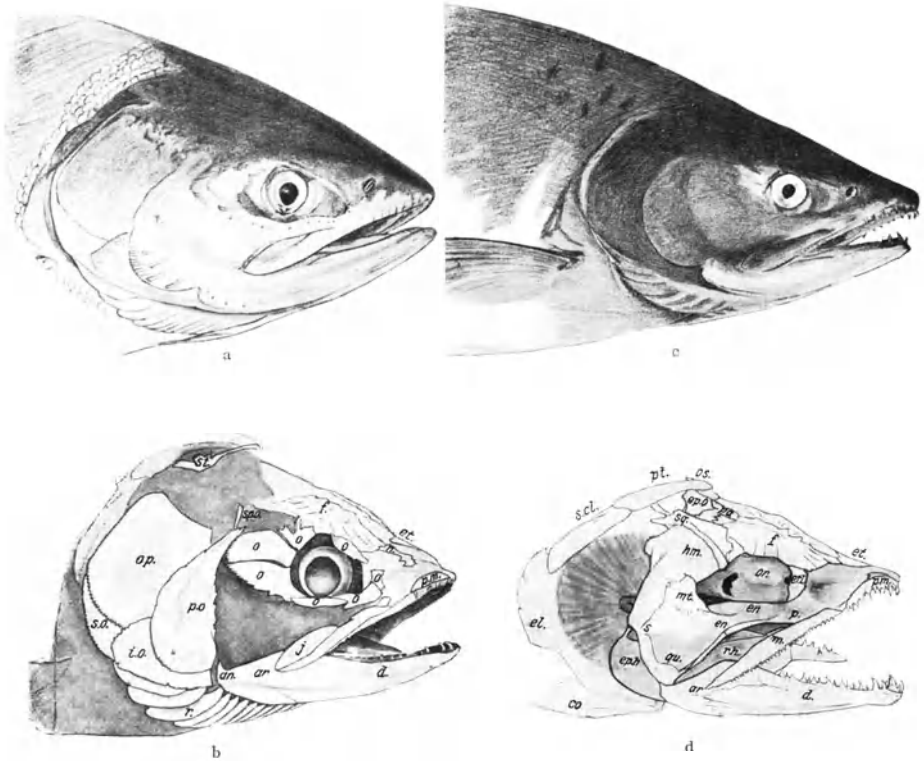


Abb. 22 a—d. Köpfe von *Oncorhynchus gorbuscha* ♀ (nach TSCHERNAWIN). a Erwachsen, aus dem Meere; b Skelett von a. c Erwachsen, von dem Laichplatz. d Skelett von c.

waren. Die Aufwanderung, die bei Tag und Nacht vor sich geht, führt bis in so seichtes Wasser, daß sich die Tiere, um vom Wasser bedeckt zu bleiben, auf die Seite legen müssen.

Der Aufstieg des Humpback Salmon erfolgt an der amerikanischen Küste nicht vor Juni, im Süden später als im Norden, in Alaska von Juni bis September; im Karluk z. B. dauert er 5 Wochen — Juni und Anfang Juli. Im Amurgebiet und in Ostsibirien erscheint der Buckellachs bald nach dem Eisgang in den Flußmündungen, zuerst einzeln, meist in den ersten Tagen des Juni, manchmal aber schon Ende Mai. Mitte Juni beginnt dann die Massenwanderung, die bis Ende Juli an-

halten kann, vereinzelt Exemplare finden sich sogar noch im August. Die Dauer der Wanderzeit ist Schwankungen unterworfen, ebenso die Menge der aufsteigenden Fische. Sowohl auf der asiatischen, als auf der amerikanischen Seite vollzieht sich die Wanderung in einzelnen Wellen, zwischen denen Zeiten mit geringeren Mengen aufsteigender Buckellachse liegen. Jedoch reißt der Zug selten ganz ab und man kann keine

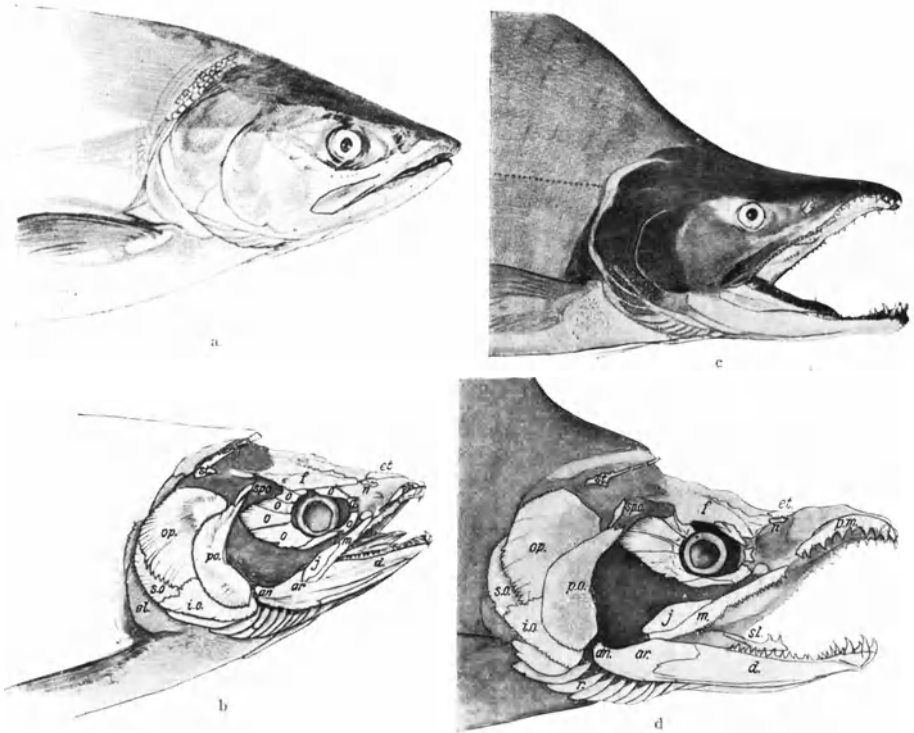


Abb. 23 a—d. Köpfe von *Oncorhynchus gorbuscha* ♂ (nach TSCHERNAWIN). a Erwachsen, aus dem Meere; b Skelett von a; c erwachsen, von den Laichplätzen; d Skelett von c.

getrennten verschiedenen „runs“ unterscheiden. Häufig sind besonders im Juli *O. gorbuscha*- und *keta*-Lachse gemischt, jedoch überwiegen immer die ersteren, so z. B. im Amurgebiet um das 6—7fache.

Ein längeres Verweilen der Schwärme in dem Mündungsgebiet findet anscheinend nicht statt. Ist der Zug stärker, so wird an beiden Ufern und in der Mitte gewandert; ist er schwach, so wird die eine oder andere Seite bevorzugt. Nie steigt der Buckellachs weit in die Flüsse ein und besonders amerikanische Autoren betonen, daß er manchmal schon knapp hinter der Gezeitenzone laiche. Im Amurgebiet gehen, wenn auch ganz selten und vereinzelt, Buckellachse höchstens 400 km aufwärts.

Die Zusammensetzung der Schwärme nach Geschlechtern wurde von EVERMANN und GOLDSBOROUGH und von SOLDATOW untersucht. Erstere fanden: Männchen zu Weibchen = 43,6:65,4; letztere in 2 verschiedenen Jahren = 53,4:46,6 bzw. = 50,8:49,2. SOLDATOW untersuchte auch zeitlich und örtlich aufeinanderfolgende Schwärme. Das Geschlechtsverhältnis schwankte stark, ließ aber keinen Schluß zu, daß Männchen und Weibchen zu verschiedenen Zeiten aufwandern.

Äußerlich in Farbe und Hochzeitskleid und innerlich in dem Reifegrad ihrer Gonaden sind die einzelnen Fische der verschiedenen Schwärme an den Flußmündungen nicht einheitlich, besonders unter den Männchen sind nach SOLDATOW welche, die völlig ausgebildeten Laichschmuck tragen, während andere noch ganz weibchenähnlich sind. Er glaubt, daß letztere direkt vom Meere kommen, und erstere sich schon längere Zeit in der Flußmündung herumgetrieben haben. Mir scheint in den Angaben von SOLDATOW einiges, besonders das minimale Gewicht der Hoden darauf hinzuweisen, daß wir es hier wahrscheinlich mit sterilen Exemplaren zu tun haben.

Die Entwicklung der Gonade vollzieht sich im Fluß relativ rasch. Bei Fischen in der Mündung beträgt das Gonadengewicht bei Weibchen bezogen auf das Körpergewicht 7,9—15 vH, bei Männchen: 4,6—6,4, jedoch geben die von SOLDATOW angeführten Zahlen kein ganz klares Bild. Von dem ersten Eintreffen der Lachse an der Mündung bis zum Erscheinen der ersten laichreifen Exemplare an den Laichplätzen verstreichen für die Weibchen gewöhnlich (im Amur) 4—6 Wochen, für die Männchen etwas kürzere Zeit. Jedoch ist diese Zeitspanne abhängig von der Wassertemperatur und deshalb in verschiedenen Flüssen oder Flußabschnitten verschieden. Beim laichreifen Weibchen macht das Ovar 20—22 vH des Gesamtkörpergewichtes aus.

Die Hauptlaichzeit fällt in den August, kann sich aber bis in den September hinein erstrecken. SOLDATOW beobachtete im Amur 1907 daß Lachse von Juli bis Ende August, 1908 noch Anfang September laichten.

In der Wahl seiner Laichplätze ist *O. gorbuscha* nicht wählerisch. Es werden sandige, kiesige Stellen in Flüssen, Seen und Bächen benutzt und hier eine Laichgrube angelegt. Anscheinend werden wiederum Orte mit Grundwasser bevorzugt. Auch so flache Stellen werden benutzt, daß die Rücken der laichenden Fische aus dem Wasser ragen. Ist kein Kies oder Sand vorhanden, so wird der Laich auch auf festen Grund, ohne daß eine Laichgrube gemacht werden kann, abgesetzt (CHAMBERLAIN, SOLDATOW). Häufig werden die Eier auch in Geröll und Sand einfach auf den Boden verstreut. Möglicherweise entsteht aber dieser Eindruck dadurch, daß die gleichen Laichplätze von mehreren Tieren nacheinander benutzt werden und die nachfolgenden die Eier der ersten wieder auswählen. Das Laichgeschäft selber, bei dem eine Paarung nicht stattzufinden

scheint, vollzieht sich vorzüglich nachts. Wahrscheinlich erstreckt es sich für ein Weibchen auf mehrere Tage; nach MOSER sollen diese das Nest bewachen. SOLDATOW betont die starke Erregung sowohl von Männchen wie Weibchen während der Laichzeit, die bedingt, daß sowohl zwischen Tieren getrennten, als auch gleichen Geschlechtes häufig Kämpfe stattfinden.

In bezug auf die Temperatur ist *Oncorhynchus gorbuscha* nicht sehr empfindlich und nimmt schon mit Wasser von 12—13° C vorlieb. SOLDATOW maß an verschiedenen Laichplätzen 7,6—11° C.

Nach dem Laichen stirbt ein großer Teil der Lachse auf dem Laichplatz. Die Tiere werden schlapp, sind abgemagert, zerschunden und verpilzt und treiben teils mit, teils gegen den Strom gerichtet, abwärts. Einige erreichen zwar in leidlichem Zustand das Salzwasser, aber es ist noch nicht bekannt, ob sie sich dort wieder erholen (SOLDATOW). Auch BRASCHNIKOW glaubt, daß der größte Teil der Fische am Laichplatz stirbt, der andere dann, wenn er ins Meer eintritt, will aber dies nicht als „festes Gesetz“ angesehen wissen und hält es für möglich, daß solche Fische, die in der Nähe des Meeres gelaicht haben, die Laichzeit überdauern. SCHMIDT kommt auf Grund seiner morphologischen Studien über die Veränderung des Schädels zu dem Schluß, daß mindestens alle Männchen sterben müssen, eine Ansicht, der auch alle amerikanischen Forscher huldigen, die aber TSCHERNAWIN noch nicht für bewiesen erachtet. CHAMBERLAIN hat einmal ein Männchen von 5,2 kg beobachtet und hält dies für ein Exemplar, das die erste Laichzeit überlebt hat.

Die Brut von *O. gorbuscha* schlüpft je nach der Wassertemperatur im Laufe des Winters oder im Frühjahr. SOLDATOW hat sowohl im März 3—3,4 cm, als im April, Mai und Juni 3,2—3,6 cm große Brut beobachtet. Sie geht, sobald sie ihre Beweglichkeit erlangt hat, teils passiv, teils aktiv mit der Strömung nach dem Meer und CHAMBERLAIN sah z. B. im Nahe River die abwandernde Brut von April bis September. Im Amur scheint die Hauptabwanderungszeit der Mai zu sein, selbst wenn der Fluß noch mit Eis bedeckt ist. Nahrung wird während der Talfahrt keine oder nur gelegentlich genommen. Die Jungen, die zunächst kein deutliches Parrkleid zeigen, bleiben nach CHAMBERLAIN dicht unter der Küste, wachsen hier rasch heran und sind nach 3 Monaten schon 4—12 cm groß. Werden sie im Süßwasser zurückgehalten, so erreichen sie diese Länge erst nach 12 Monaten. Nach SOLDATOW verschwinden die Jungfische bald von der Küste. Der Humpback Salmon hat einen zweijährigen Lebenszyklus. Nach Angabe der Konservenfabrikanten findet im gleichen Fluß jedes 2. Jahr ein starker „run“ statt. Die Altersbestimmungen von McMURRICH und GILBERT an Schuppen und Otolithen bestätigen dies. Alle aufsteigenden Buckellachse sind zweijährig und als Brut ins Meer eingewandert.

b) *Salmo salar*.

Der interessanteste Vertreter der großen Wandersalmoniden ist der atlantische Lachs, *Salmo salar*. Er ist auf beiden Seiten des Atlantik heimisch. Im Norden reicht sein Verbreitungsgebiet bis zum Polarkreis, im Süden ist es auf der europäischen Seite durch den 43° nördl. Br., auf dem amerikanischen Kontinent durch den 41° nördl. Br. begrenzt.

*Salmo salar* ist ein typisch euryhaliner, aber kalt stenothermer Fisch und wohl aus diesem Grunde fehlt er in den Zuflüssen des Mittelmeeres und in diesem Becken selber<sup>1</sup>, wo ihm die hohen Temperaturen — in der Tiefe 13—14° C — nicht zusagen (ROULE 1912). In Europa kommt der Lachs westlich vom Ural in den Flüssen, die ins Weiße Meer strömen vor, ist gemein in Skandinavien und Island, bevölkert das ganze Ostseebecken, tritt häufig in den schottischen Flüssen auf, wenn er auch in England und Irland nicht mehr so zahlreich gefangen wird wie früher; er ist in der Elbe, der Weser, der Ems und dem Rhein der wertvollste, wenn auch im Zurückgehen begriffene Fisch; in Frankreich steigt er noch in einige Flüsse der Nord- und Westküste ein, wird aber nach Nordspanien zu immer seltener und südlich des Kaps Finisterre fehlt er völlig. An der amerikanischen Ostküste kannte man früher (ATKINS) 28 gute Lachsflüsse, deren Zahl und Lachsreichtum jedoch stark zurückgegangen ist; immerhin ist der Fisch doch noch in Kanada bis hinauf nach Grönland häufig.

Allgemein muß ein mehr oder weniger starker Rückgang der Lachsbestände in den verschiedenen Flüssen des ganzen Verbreitungsgebietes festgestellt werden, der seinen Hauptgrund in den verschiedenen Verbauungen der Ufer und Flüsse hat, die die Fische hindern, zu ihren Laichplätzen zu gelangen oder diese selber zerstören; andererseits machen Abwässer von Industrien und Ansiedelungen das Wasser für den Aufenthalt von Lachsen ungeeignet. Wenn man auch seit mehr denn 70 Jahren durch Gesetze und internationale Verträge und durch großzügige künstliche Nachzucht diesen Schädigungen entgegenarbeitet, so dürften doch die Zeiten für immer vergangen sein, zu denen sich am Rhein, z. B. in Mainz oder Basel, die Dienstmädchen in ihrem Mietkontrakt ausbaten, daß sie nicht mehr wie zweimal wöchentlich Lachs vorgesetzt bekämen.

Die Größe des Lachses schwankt in den verschiedenen Teilen seines weiten Verbreitungsgebietes beträchtlich und bewegt sich für den zum ersten Male geschlechtsreif aufsteigenden Lachs zwischen 1—25 kg. Ältere Angaben wissen von 35—50 kg schweren alten Riesen aus russischen, skandinavischen und schottischen<sup>2</sup> Flüssen zu erzählen; heute werden diese Gewichte aber in Zentraleuropa nicht mehr erreicht. Die

<sup>1</sup> Im schwarzen Meer kommt eine Varietät von *S. salar*, *S. s. labrax* PALLAS vor (KISSELEWITSCH), die in die Donau (ANTIPA) und in den Krabsch (BERG) aufsteigt. Leider ist über die Biologie dieser Unterart wenig bekannt, wenn auch bei Sewastopol im Februar und März größere Mengen des Fisches gefangen werden. Für unsere Betrachtungen fällt er weg.

<sup>2</sup> Im Tay wurde 1870 ein 31,5 kg schwerer Lachs gefangen.



größten Exemplare werden noch in Norwegen getroffen; die Ostseelachse sind meist kleiner wie die Rheinlachse und die schottischen übertreffen meist die irischen etwas an Gewicht.

Bei der Schilderung der Wanderungen des Lachses, die in den verschiedenen Flüssen recht merkwürdige und komplizierte, häufig auch noch nicht genau erkannte Besonderheiten aufweisen können, will ich vom Ei bzw. von der Brut ausgehen.

Vom September bis März — in den verschiedenen Gegenden seines großen Verbreitungsgebietes zu verschiedenen Zeiten — setzt der Lachs an sandigen, kiesigen oder steinigen, gut überströmten Stellen im Oberlauf von Flüssen oder auch in Bächen seine Eier (10000—40000 Stück) ab. Je nach der Wassertemperatur schlüpfen im Frühjahr — Februar bis Mai — die 2,5—3 cm großen, mit Dottersack versehenen jungen Lachse aus<sup>1</sup>. Sie liegen unbeholfen, durch den schweren Dottersack an der Bewegung gehindert 6—7 Wochen lang zwischen Steinen und Geröll, bis der Dottersack aufgezehrt ist.

Gegen Ende der Dottersackperiode beginnt das Fischchen mit der Nahrungsaufnahme, die charakteristische Pigmentierung erscheint, und bald tummelt sich die Lachsbrut in den Tümpeln unterhalb von kleinen Stromschnellen und Fällen; sie bevorzugt die Strommitte<sup>2</sup> von größeren Bächen oder Fließchen, geht aber auch in kleine Bäche, in denen sie gelegentlich sogar eine Strecke bergwärts wandern kann.

Die jungen Lachse ähneln sehr stark den Forellen; das Farbkleid, das sie zu dieser Zeit tragen, wird als „Forellen“- oder „Parrkostüm“ bezeichnet. Wie junge Bachforellen zeigen sie an den Seiten die charakteristischen, dunklen Querbinden, zu denen später zuerst braune, dann

<sup>1</sup> Die Angaben über die Inkubationszeit der Lachseier bewegen sich von 45 bis zu 160 Tagen. Nur selten werden die Wassertemperaturen angeführt; wo dies der Fall ist, habe ich die Anzahl der Tagesgrade errechnet. Diese sind aber ebenfalls so stark voneinander verschieden, daß sie zum Teil sicher auf ungenauer oder gar falscher Beobachtung beruhen müssen. Denn die Unterschiede sind, selbst wenn man gelten läßt, daß je nach der Eigröße (ältere Fische haben meist größere Eier) die Erbrütungszeiten schwanken, und daß der Entwicklungsablauf der VAN 'THOFFSchen Regel folgt, doch zu groß. Es ergeben sich:

Nach FRITSCH . . . . .	270—450	Tagesgrade
„ LEONHARDT . . . . .	60—405	„
„ LINSTOW . . . . .	604	„
„ CALDERWOOD . . . . .	148—600	„
„ MENZIES . . . . .	475	„ (5 × 95)
„ MENZIES . . . . .	648	„ (7,2 × 90)
„ MENZIES . . . . .	160	„ (1 × 160)
im Mittel . . . . .	440	Tagesgrade

<sup>2</sup> In den größeren Flüssen, z. B. im Oberrhein, halten sich die jungen Lachse weniger im Hauptlauf auf, sondern mit Vorliebe in den kleinen, bachartigen, durch die Geröllmassen fließenden, hauptsächlich von Grundwasser gespeisten Seitenarmen, im Rhein „Gießen“ genannt (LAUTERBORN).

rote Flecken kommen; der Rücken ist dunkel. Die Schwanzflosse ist deutlich eingeschnitten. Das Aussehen der Junglachse auf diesem Stadium ist dem der erwachsenen so unähnlich, daß die Jungfische früher als eigene Art *Salmo salmulus* beschrieben wurden, bis 1836 SHAW durch das Züchtungsexperiment ihre Identität feststellte<sup>1</sup>, die dann durch weitere Versuche mit markierten Fischen durch englische und schottische Forscher (MARSHALL, BROWN, WILLIS-BUND) in den fünfziger Jahren bestätigt wurde, wenngleich noch KUNSTLER (1889) leugnete, daß der „Tacon“ die Jugendform des Lachses sei.

Die kleinen Junglachse ernähren sich (FRITSCH, RASCH, HOEK, BIELER, ZSCHOKKE, MCINTOSH, LUNDBERG, DAHL, CALDERWOOD, EICHELBAUM, NORDQUIST u. a.) vorzüglich von Insekten und deren Larven: *Chironomus*, *Simulium*, verschiedenen anderen *Dipteren*, *Baëtis*, *Cloë*, *Ephemerella*, *Potamanthus*, *Perla*, *Phryganiden*, *Hydropsyche*, *Glossosoma*, *Seriocostoma*, *Oligoplectrum*, *Rhyzotrogus*, seltener von *Ameisen* und deren Puppen, *Asellus*, *Spinnen*, weiter von *Ancylus* und wenn größer, von kleinen *Fischen* und *Fischeiern*.

Je nach der Gegend und der Jahreszeit ändert sich die Zusammensetzung der Nahrung etwas. Am besten sind wir über den Speisezettel nordischer Junglachse durch ALM, ARWIDSSON und LUNDBERG unterrichtet, deren Untersuchungen zeigen, daß Junglachse in ihrer Nahrungssuche recht wählerisch sind. Ich gebe aus der großen Auswahl von Tabellen eine von ALM (1919).

Tabelle 8. Prozentuale Zusammensetzung der Nahrung junger Lachse aus schwedischen Flüssen (nach ALM).

Nahrungstiere	April 1917/18	Mai 1916/17	Juli-August 1916/18	Oktober- November 1916
<i>Trichopteren</i> ( <i>Hydropsyche</i> , <i>Philopotamus</i> , <i>Rhyacophila</i> ) . . . . .	24,2	23,2	24,2	26
<i>Ecdyurus</i> . . . . .	6,3	6,4	1,6	9,5
<i>Baëtis</i> , <i>Caenis</i> . . . . .	23,1	22,3	17,6	32,4
<i>Plecopteren</i> . . . . .	9,5	10,4	—	23,4
<i>Chironomiden</i> . . . . .	12,6	17,2	17	4,1
<i>Simulium</i> . . . . .	—	0,6	16,5	—
<i>Insekten-Imagines</i> . . . . .	6,3	7,4	17,5	2,8
<i>Asellus</i> . . . . .	16,8	9,9	3,6	1,3
<i>Mollusken</i> . . . . .	1,2	2,5	2	—

An anderen Orten, so z. B. in Nordschweden, stehen während des Sommers die Insektenimagines an erster Stelle. Entomostraken werden anscheinend verschmäht.

<sup>1</sup> Zit. nach RUSSEL. Dort wird ferner angegeben, daß in der Mitte des 16. Jahrhunderts bereits von RICHARD FRANK („a Cronwellian trouper“) die Zugehörigkeit des „parr“ zum Lachs behauptet wurde; daß ferner J. WALTON (1593—1683) nach Hörensagen von Experimenten berichtet, durch Anbinden von Fäden an Parrs zu beweisen, daß diese nach 6 Monaten als Salme wieder aus dem Meer in die Flüsse kämen. 100 Jahre später soll dann Captain BURT und MR. SCROBE die Einheit beider Formen behauptet und J. HUGG den experimentellen Beweis dafür erbracht haben.

Ob die Junglachse im Winter sich der Nahrung völlig enthalten, wie dies die älteren Autoren, besonders FRITSCH und HOEK, annehmen, scheint nach den Ergebnissen von ARWIDSSON zweifelhaft. Anscheinend frißt der Junglachs, wie schon CALDERWOOD, RASCH und MALLOCH berichten, im Winter nur weniger.

Je nach dem Charakter, der Temperatur und dem Nahrungsreichtum ihres Wohngewässers ist das Wachstum der jungen Sälmlinge oder Lächslinge — englisch „Parr“ und norwegisch „Stirr“, französisch „Tacon“ — verschieden. Im Rhein ist ein Lachsjährling 7—10 cm lang und ein Jahr später 15—20 cm (ZSCHOKKE); nach HOEK erreicht er in Bächen des oberen Moselgebietes und des Schwarzwaldes im Mai 3,7, im August 5,5—6,4, im September 6,4—9,7 und im November bis 12,5 cm. LEONHARDT stützt seine Angaben auf COSTE, danach erreicht ein Lachs:

nach 3 Monaten 3,5 cm, nach 12 Monaten 14 cm,  
 „ 6 „ 7 „ „ 28 „ 30 „

ROULE nimmt für französische Flüsse einen jährlichen Zuwachs der Junglachse von 20—25 g an. Für schottische Flüsse beträgt das Längenwachstum 8,5—10 cm in einem Jahr, so daß nach CALDERWOOD unter natürlichen Bedingungen ein zweijähriger „Parr“ nie mehr als 20 cm mißt. MENZIES 1925 gibt für verschiedene schottische Flüsse folgende Durchschnittslängen für einjährige Junglachse:

Dee. . . . 4,4 cm, Forth . . . 4,7 cm,  
 Spey . . . 4,5 „ Don . . . 5,3 „  
 Findhorn . 4,5 „ Tweed . . 5,8 „

Wir sehen also eine deutliche Zunahme der Länge in den südlicheren Flüssen.

In skandinavischen Gewässern liegen die Verhältnisse ähnlich. DAHL gibt das jährliche Längenwachstum mit 8 cm an; ALM stellt folgende Tabelle 9a auf:

Tabelle 9a u. b. Größen skandinavischer Junglachse.  
 Tabelle 9a (nach ALM).

Jahresgruppe	Länge in cm	Gewicht in g
I	8 —8,5	7
II	11,7—12,5	20—25
III	15 —15,5	35—40

Die genauesten Angaben macht ARWIDSSON für südschwedische Flüsse (Tabelle 9 b):

Tabelle 9b (nach ARWIDSSON).

Nach Monaten:	2	4	6	9	14	16	18	21	26
Länge in mm:	32	39,2 bis 50,5	43,1 bis 62	54 bis 69,5	59,8 bis 83,7	78,2 bis 99,3	91 bis 110	108	120 bis 146

In Nordamerika werden in Flüssen von New Brunswick Lachsjährlinge 10 cm lang (LYMAN), im Tuxedo-Lake sogar 15—18 cm (KEIL).

Ob Unterschiede im Wachstum zwischen Männchen und Weibchen vorkommen ist nicht sicher; ROSEN gibt an, daß die Weibchen im Süßwasser eine Spur rascher wüchsen als die Männchen, ARWIDSSON dagegen findet durchweg die Weibchen etwas kürzer als die Männchen.

Im Winter suchen die Junglachse tiefere Stellen auf, um vor Eisbildung und Eisgang geschützt zu sein. Einige haben auch bereits im Sommer teils freiwillig, teils passiv bei Gewitterregen und Hochwasser die Seitenbäche und Seitenflüsse verlassen und sind talwärts in den Hauptstrom gewandert, wo sie sich meist in der Nähe der Mündung des Nebenflusses aufhalten (FRITSCH<sup>1</sup>, BIELER).

Im nächsten Frühjahr, meist direkt nach dem Eisgange, faßt viele der einjährigen Junglachse der Wandertrieb, sie ziehen stromabwärts dem Meere zu<sup>2</sup>, und in manchen Gebieten sind im April und Mai nur noch 1—2 vH der Jährlinge anzutreffen, so z. B. im Schwarzwald (BIELER) und in der oberen Mosel (HOEK). Jedoch ist in dem weiten Verbreitungsgebiete des Lachses der Prozentsatz der Zurückbleibenden je nach dem Flusse und der geographischen Lage desselben, als auch in verschiedenen Jahren recht wechselnd. Um die Sache noch weiter zu komplizieren, braucht von den länger im Süßwasser bleibenden Junglachsen im nächsten Jahr auch nur wieder ein Teil abzuwandern, usw., so daß wir in einem und demselben Flußgebiet verschiedene Größen und Altersklassen<sup>3</sup> nebeneinander finden können. FRITSCH erwähnt aus der oberen Elbe und in der Watawa im September 14 und 18 cm lange Individuen, die nach seiner Ansicht  $1\frac{1}{2}$ ,  $1\frac{1}{2}$  und  $2\frac{1}{2}$  Jahre alt sind. HOEK hat für das Rheingebiet festgestellt, daß ein- und zweijährige Fische abwandern.

In den nördlichen und nordöstlichen Teilen des Verbreitungsgebietes des atlantischen Lachses wandern die Jungen entsprechend dem langsameren Wachstum, nur selten als Jährlinge ab. Schon in den Flüssen der Bretagne ist die Hauptmenge der im Durchschnitt 12—15 cm langen und 40—50 g schweren, abwandernden Junglachse 2 Jahre, genauer 25—26 Monate alt (ROULE und ESDAILE). Eine geringe Anzahl vorwüchsiger Exemplare wandert mit 13—14 Monaten und einige Nachzügler erst mit 37—38 Monaten. ALM unterscheidet, wie wir sahen, für südschwedische Flüsse unter den abwandernden Lächslingen 3 Altersgruppen.

<sup>1</sup> In diesem Sinne verstehe ich die Angabe von FRITSCH, daß nach Aussagen der Fischer der größere Teil der 4—5 cm langen Lächslinge aus den Quellgebieten der Elbe auswandere.

<sup>2</sup> Neben den bereits erwähnten schottischen und englischen alten Autosen scheint BALBIN (1679) der erste gewesen zu sein, der mit Bestimmtheit die Abwanderung der jungen Lachse festgestellt hat. Zit. nach FRITSCH.

<sup>3</sup> Die ersten genauen Daten über das Abwanderungsalter der Junglachse in England und Schottland wurden in der Zuchtanstalt Stormontfield und anderen Anstalten in Wales gemacht (MCINTOSH, CALDERWOOD u. a.), wo die in Teichen aufgezogenen, jungen Lachse sich in der Mehrzahl mit 2 Jahren bemühten, in den Fluß zu gelangen und abwanderten, einige blieben 1 Jahr länger.

In Finnland, Ostschweden, dem größeren Teil von Norwegen, Schottland, Island und Kanada wandert der Junglachs frühestens mit zwei Jahren ab; sein Flußaufenthalt kann sich aber bis zu 5 Jahren erstrecken. Ich gebe der besseren Übersicht halber in Tabelle 10 eine Zusammen-Tabelle 10. Prozentsatz der in verschiedenem Alter in verschiedenen Flüssen abwandernden Junglachse.

Land	Fluß	Anzahl der unters. F.	vH der Jahresklassen					Untersucher
			I	II	III	IV	V/VI	
Frankreich			+	++	+			{ ROULE, ESDAILE
Deutschland	Rhein		++	+				HOEK
	„		97	3				REDEKE
	Elbe		++	+	+			FRITSCH
	Persante		+	+				HENKING
Dänemark	Gudenå	63	27	71,4	1,6			{ JOHANSEN LÖFTING
			29,3	68,2	2,5			LÖFTING
Schweden	Torneelv	21		4,8	76,2	19		ROSEN
	Kalix	30		3,3	53,3	43,3		„
	Lule	177		9,0	49,7	39	2,3	„
	Pite	57		5,3	52,6	42,1		„
	Ume	146		54,1	43,2	2,7		„
	Mörrum-så Lagan	749	5,5	82,0	12,5			ALM (1919-1924) ARWIDSSON
Norwegen	Lakselv	71		4,2	5,6	88,7	1,4	DAHL
	Orkla	104	4,8	78,8	16,3			„
	Oselv	59	44,1	52,5	3,4			„
	Finmarken			2,5	47,0	43,5	20,0	„
	Trondelagen			6,5	67,0	26,0	0,5	„
	Christian-sand			18,0	68,0	13,0		„
Island	Ellidå	182		1,6	56,0	41,2	1,1	„
	Hvita	72		8,3	61,1	29,2	1,4	„
	Ölfura	49			65,3	34,7		„
	Haffjördá	12		16,7	50,0	33,3		„
England	Wye	15 000	7,5	89,0	3,5			{ HUTTON WILLIS
	Avon		6,0	84,0	10,0			ESDAILE
Schottland	Findhorn		1,0	92,0	7,0			MENZIES
	Spey		0,1	71,0	28,0	0,6	0,1	„
	Don		1,0	62,0	37,0			„
	Dee		2,0	83,0	13,0	0,1	0,1	„
	Forth		1,0	90,0	9,0			„
	Tweed		2,0	97,0	1,0			„
U. S. A.			++	+				{ ATKINS, LYMAN, KEIL
Kanada	Moisi			+	+	+	+	MENZIES.

stellung, die sich auf Angaben verschiedener Forscher stützt; dort, wo Prozentangaben fehlten, habe ich diese errechnet, wo nur unbestimmte Angaben vorliegen, habe ich ein + Zeichen eingesetzt.

Wir sehen also überall, daß das Alter der abwandernden Junglachse im Norden zunimmt. Besonders interessant ist der Vergleich zwischen Ume und dem nur 2 Breitengrade weiter nördlich mündenden Lule.

Die Zusammensetzung der abwandernden Schwärme von Junglachsen variiert aber auch innerhalb verschiedener Jahre im gleichen Fluß, wie aus den Untersuchungen von ALM im Mörrumså ersichtlich.

Tabelle 11. Prozentsatz der in verschiedenem Alter im gleichen Fluß (Mörrumså) in verschiedenen Jahren abwandernden Junglachse (nach ALM).

Jahr	vH der Jahresklassen		
	I	II	III
1919		79,5	20,5
1920	3,9	90,0	6,1
1921	12,1	77,4	10,5
1922	10,7	84,3	5,0
1923	5,7	84,3	10,0

Wie die Altersklassen so variieren auch die Größen der verschiedenalterigen abwandernden Fische in verschiedenen Gegenden. Ich lasse eine von mir erweiterte Tabelle ALMS folgen:

Tabelle 12. Größen verschiedenalteriger abwandernder Junglachse (nach ALM).

Land	Gegend	Länge in cm der verschiedenen Jahresklassen				
		I	II	III	IV	V
Deutschland	Rhein	12—16	14,5—17,5			
	Elbe		15—20	25—30		
	Persante	14,5—20	21—27			
Dänemark	Sorge		15—20			
	Gudenå	12,4	16,9	27		
Schweden	Lule		14,6	15,9	16,6	19
	Lagan	6,8	12,9	14,3		
	Ume	4,5	12,3	15,6	15,6	
	Mörrumså	8,6	12,4	16,5	25	
Norwegen	Finmarken		9	13,2	13,5	16
	Bergen	9,5	11,4	13,5		
England	Wye	8,4	14,5			

Leider sind die Längen nicht absolut miteinander zu vergleichen, da sie von den Autoren nach den verschiedenen Methoden gewonnen wurden. Immerhin geht klar aus ihnen hervor, daß gleichalterige Fische im Norden kleiner sind. Dieselbe Tatsache zeigt sich, wenn wir uns die Durchschnittslängen von zweijährigen abwandernden Junglachsen aus Schottland ansehen:

Tabelle 13. Durchschnittslängen 2jähriger, abwandernder Junglachse aus Schottland (nach MENZIES).

Fluß	Länge von zweijährigen abwandernden Lachsen
Dee . . . .	10 cm
Spey . . . .	10,5 „
Findhorn . .	10,5 „
Forth . . . .	11,1 „
Don . . . . .	11,5 „
Tweed . . . .	13,1 „

Daß die Abwachsgrößen sich von Jahr zu Jahr im gleichen Fluß ändern können, zeigt eine Untersuchung von DANNEVIG:

Tabelle 14. Länge abwandernder Junglachse im Nidelv (nach DANNEVIG).

Jahr	Länge in cm abwandernder Junglachse im Nidelv		
	I	II	III
1911	10,25	10,1	
1913		11,7	11,5

Auch die Geschlechter verhalten sich in ihrem Abwanderungsalter verschieden. Immer machen sich die Weibchen zuerst auf die Reise. FRITSCH fand unter den zurückbleibenden ( $1\frac{1}{2}$ — $2\frac{1}{2}$  jährigen Fischen 97—98 vH Männchen. HOEK hat das Geschlechtsverhältnis von einjährigen, 6,0 cm großen Junglachsen aus dem oberen Moselgebiet bestimmt und 57,6 vH Männchen gefunden, während zweisömmerige Fische 80 vH Männchen aufwiesen. In der Rheinmündung beobachtete HOEK zwei Größen- und Altersklassen, bei den einjährigen ist das Geschlechtsverhältnis  $\sigma : \varphi = 37 : 63$ ; die 2jährigen sind fast alle Männchen.

Die Abwanderung der verschiedenen Jahresklassen geht in getrennten Schwärmen, bald langsamer, bald rascher vor sich. Der Hauptzug der abwandernden Lachse folgt im Oberlauf der Flüsse, wie bereits erwähnt, unmittelbar dem Eisgang, — im Rhein z. B. anfangs April — und durchweg sind es die kleinsten Individuen und jüngsten Jahrgänge, die sich zuerst auf den Weg machen, etwas später ziehen die älteren und größeren Fische.

Im Mündungsgebiet des Rheines erscheinen die ersten Wanderer mit der sich verlaufenden Frühjahrshochwasserwelle Anfang Mai und der Hauptzug trifft dort gewöhnlich vom 4.—18. Mai ein. Er besteht nach HOEK aus der I-Gruppe und die Größe der Individuen schwankt zwischen 11—17,4 cm<sup>1</sup> (nach LEONHARDT 12—15 cm). Die letzten Nachzügler, Fische der II-Gruppe (20—23,5 cm lang) werden im Hollandsch Diep noch Ende Juli und anfangs August angetroffen.

<sup>1</sup> Diese Längen sind etwas größer als die für Jährlinge angegebenen. Der Grund dafür ist der, daß die Fische bei ihrer Abwanderung Nahrung aufnehmen und weiter wachsen. In nordischen Flüssen dagegen lassen nur wenige Individuen Sommerzuwachs im Fluß erkennen.

In der Elbe liegt nach FRITSCH der Zeitpunkt der Abwanderung etwas später, im Oberlauf wird der Hauptzug im Mai, in der Moldau bei Prag erst anfangs Juni beobachtet. In der Persante vollzieht sich die Abwanderung von April bis Juni. In Flüssen der Bretagne ziehen die Junglachse, entsprechend dem wärmeren Klima etwas eher. Für englische Flüsse gilt der alte Reim „First spate of May takes all ‚smolts‘ away“ (CALDERWOOD), wenn sich auch kleine Unterschiede entsprechend der Temperatur ergeben können, und in einem warmen Frühjahr sich die Fische eher auf die Wanderschaft machen als in einem kalten. Nach MALLOCH beginnt die Abwanderung in den englischen und schottischen Flüssen unter Umständen bereits im März und dauert bis Juni; später werden nur noch vereinzelt Tiere angetroffen. MENZIES betont für die schottischen Flüsse, daß erst Ende Mai der Hauptzug stattfindet, und noch Mitte Juni einige Bummeler anzutreffen seien. Gewöhnlich ist aber die Abwanderung recht „plötzlich“, und wo heute noch Tausende Junglachse sich tummelten, wird morgen kaum einer mehr gesehen, obgleich sich keine Änderung der hydrographischen Bedingungen erkennen läßt. Gegen Ende des Sommers sind alle im Meere angekommen, wo sich die ersten vor schottischen Flüssen anfangs Mai zeigen. Nur wenn extrem niedrige Wasserstände die Fische an der Abwanderung verhindern, kann, wie dies MALLOCH im Thurso beobachtet hat, der Übertritt in die See sich bis zum September hinziehen.

In Skandinavien wandern die Junglachse mit dem Schmelzwasser im Frühjahr und Frühsommer ab, so z. B. in der Nähe von Trondhjem im Juni, südlich davon etwas eher und weiter nördlich später. Während des Höhepunktes der Wanderung erfolgt der Zug stetig, fällt dann aber rasch ab, so wurden z. B. in Olselv 1909 gefangen

vom 10.—11. Mai . . . .	613	abwandernde Junglachse
„ 13.—15. „ . . . .	327	„ „
„ 18.—19. „ . . . .	211	„ „
„ 21.—26. „ . . . .	64	„ „

Für das europäische Verbreitungsgebiet hat NORDQUIST die Abwanderungszeiten auf folgender Tabelle zusammengestellt:

Tabelle 15. Abwanderungszeiten europäischer Junglachse  
(nach NORDQUIST).

Land oder Fluß	Autor	Jahreszeit
Frankreich . . . . .	ROULE	April und anfangs Mai
Rhein . . . . .	HOEK	Mai
Elbe . . . . .	FRITSCH	Mai
Gudena . . . . .	JOHANSEN & LÖFTING	April und Mai
Tay . . . . .	CALDERWOOD	Mai und Juni
Mörrümsä . . . . .	TRYBOM	Mai und Juni
Südl. Norwegen . . .	DAHL	Mai und Juni
Nördl. Norwegen. . .	DAHL	Juni



In den Flüssen der Vereinigten Staaten geht die Mehrzahl der Junglache mit einem Jahr im Frühjahr und Frühsommer in die See; in New Brunswick erscheinen sie in den Mündungsgebieten im August (LYMAN). In Kanada vollzieht sich die Abwanderung etwas später im Jahr und in höherem Alter.

Wenn sich der Junglachs im Forellen- oder Parrstadium auf die Wanderung macht, so ändert er vorher, oder während der Meerreise oder erst, wenn er im Brackwasser angekommen ist, sein Farbkleid und auch seine Gestalt. Der „Lächsling“ oder „Parr“ wird zum „Silber-Sälmling“ oder „Smolt“. Die schwarzen Querbinden an den Seiten verschwinden nach und nach und machen an den Flanken und am Bauch einem Silberglanz Platz, der sich auch etwas auf den Rücken hinauf fortsetzt, dort aber durch unregelmäßige dunkle Flecken und Schattierungen unterbrochen wird. Außerdem verschwindet der Einschnitt der Schwanzflosse, und auch die anderen Flossen erleiden Umformungen.

Diese Umkleidung vollzieht sich allmählich, und DAHL gibt an, daß in schwedischen Flüssen sich der Farbwechsel bereits in den Sommermonaten vollzieht und die Smoltlivree schon monatelang vor dem Abwandern ausgebildet sein kann. Ähnliche Angaben machen schottische Forscher, z. B. MALLOCH. KEIL beobachtet die gleiche Tatsache im Tuxedo-Lake N. Y. ARMISTEAD sah bei in Süßwasseraquarien gehaltenen Parrs nur bei einem die Umfärbung zum Smolt; sie nahmen aber dieses Kleid alle an, als Seewasser allmählich zugegeben wurde. Nach HOEK sind von den an der Rheinmündung ankommenden Junglachsen 8 vH bereits silbrig und haben dunklen Rücken, 30 vH sind zwar schon silbrig, lassen aber noch die dunkle Querbänderung erkennen, und 42 vH tragen neben dieser noch die roten Flecken des Forellenstadiums.

Auf der Talwanderung nimmt der Junglachs Nahrung zu sich, die im wesentlichen aus den gleichen Tieren zusammengesetzt ist, auf die er in seinem Heimatbach oder -Flüßchen Jagd machte; in der Flußmündung wechselt er selbstverständlich seine Kost und hält sich hier an *Gammarus locusta*, *Crangon vulgaris* und *Mysis vulgaris*.

Der Übertritt der jungen Lachse ins Meer vollzieht sich ziemlich rasch. HOEK beobachtete sie in der Rheinmündung nur vom 4.—18. Mai. DAHL sah Smolts „in the very mouth“ schwedischer Flüsse nur von Mitte Mai bis anfangs August. Die gleichen Feststellungen hat CALDERWOOD an der Mündung des Tay und anderen schottischen Flüssen und MENZIES am Forth gemacht, wo Smolts nur im inneren, nicht aber im äußeren Estuarium vorkamen. Die Fische bleiben hier nur kurze Zeit, um sich an die veränderten, osmotischen Bedingungen<sup>1</sup> zu gewöhnen und

<sup>1</sup> Experimentell ist festgestellt, daß Brut und Junglache sterben, wenn sie direkt von Süßwasser in das Salzwasser überführt werden. ELLIS (zit. nach McINTOSH) war wohl der erste, der nachwies, daß Lachseier und Brut in reinem Meerwasser eingehen. Nach McINTOSH (1868) wird 12 Tage alte

wandern dann rasch in die See hinaus. HOEK erbeutete seine 11—21,4 cm großen Junglachse an der Rheinmündung in den weniger salzreichen, oberflächlichen Wasserschichten, sowohl bei Ebb- als auch bei Flutstrom.

Eine Frage in bezug auf die Abwanderung der Smolts ist noch nicht völlig eindeutig beantwortet, nämlich die: Kann die Talwanderung auch zu anderen Zeiten als im Frühjahr stattfinden? HOEK beobachtete im Hollandsch Diep 20—23,4 cm große Smolts im Juli und August. Es ist nicht entschieden, ob sie eine zweite Wanderwelle darstellen. Einige englische und schottische Forscher (MURIE, DAY, TRAHERNE, WILLIS-BUND) haben verschiedentlich eine Herbstwanderung meerwärtsziehender Junglachse erwähnt. Versuche von CALDERWOOD in den Jahren 1905—06 gaben kein ganz klares Ergebnis, wenn auch festgestellt wurde, daß im Tay sicher von Dezember bis März keine Abwanderung stattfindet. MENZIES berichtet von einer zweiten Abwanderungswelle im September im Aberdeenshire Deen. DAHL hat in schwedischen Flüssen den ganzen Sommer über Junglachse im Wanderkleid beobachtet, und schließt daraus, daß eine Abwanderung auch im Sommer stattfinden kann, wenn er auch betont, daß die Smoltlivree kein bindender Beweis für die Wanderung darstellt. Möglich wäre nach meiner Ansicht, daß im Laufe des Sommers bereits viele Junglachse, die erst im nächsten Frühjahr in die See gehen, ähnlich wie jene, die in großen Flußsystemen aus den Nebenflüßchen in den Hauptstrom gehen, in Flüssen mit kurzem Lauf im Hauptbett langsam abwanderten. So könnte man die Beobachtung von CALDERWOOD deuten, daß in schottischen Flüssen oberhalb der Gezeitenzone das ganze Jahr über Parrs jeglicher Größe vorkommen, und auch die Angabe von DAHL, daß im Orklafluß im Unterlauf 9—13 cm lange Parrs von August bis in den Herbst hinein zu treffen sind, während 40 km aufwärts nur 6—8 cm große Exemplare beobachtet werden, ließe sich hier unterbringen.

Wenden wir uns noch einmal den Junglachsen zu, die im Fluß bleiben, wenn ihre gleichalterigen Kameraden sich bereits auf Reisen gemacht haben. Wir haben bereits gehört, daß unter ihnen mehr Männchen

Brut in Seewasser zunächst stark angeregt; ermüdet aber rasch; nach 5 bis 6 Stunden sinkt die Herzstätigkeit, und nach 10—12 Stunden sind die Fische tot; das Maul ist weit geöffnet, die Flossen stehen ab. Das Herz zeigt Blutschoppung, die Haut ist gerunzelt und opak, der Dotter ist koaguliert und das Volumen des Tieres stark verkleinert.

NORGAARD erhielt entwickelte Lachseier in verdünntem Meerwasser von einem Salzgehalt = 10 vT; FAGE sah Brut in 15 proz. Salzwasser, d. h. in einer Mischung von 15 Teilen Salzwasser und 85 Teilen Quellwasser, ausschlüpfen. Mit dem Alter nimmt die Widerstandsfähigkeit der Brut gegen das Salzwasser zu, 12 Tage alte sterben in 40 proz., 53 Tage alte in 50 proz. Meerwasser.

LÖNNBERG berichtet über Versuche eines Lachsfischers, ANDERSSON aus der Nähe Skellefteå am bosnischen Meerbusen, der Brut in Süßwasser erbrütet und in mit Salzwasser gefüllten Gruben heranzieht. (Leider fehlen Angaben über den Salzgehalt.)

sind<sup>1</sup>. Bereits 1686 haben nun REI und WILLOUGHLY<sup>2</sup> in ihrer „De historia piscium“ behauptet, daß die männlichen Parrs im Süßwasser geschlechtsreif werden könnten. Diese Beobachtung ist seitdem von allen Lachsforschern, die sich mit dem Junglachs beschäftigten, bestätigt worden. In den französischen Strömen<sup>3</sup>, im Rhein, der Elbe und in den südenglischen Flüssen werden alle oder ein großer Prozentsatz der nicht abgewanderten 15—25 cm langen Männchen geschlechtsreif, ja HOEK konnte in der Mosel ein nur 9 Monate altes Männchen mit reifer Milch beobachten.

Die rasche Entwicklung der männlichen Gonade bei Junglachsen von 11—20 cm Länge wird durch Wägungen von HOEK gut beleuchtet. Während die Ovarien noch völlig unentwickelt waren, zeigten die Hoden folgende Gewichte:

Tabelle 16. Hodengewichte von Junglachsen (nach HOEK).

im März . . .	0,13 g	im August . . . .	1,25 g
„ April . . .	0,44—0,73 g	„ September . . .	2,7—11,7 g
„ Mai . . .	0,25—0,93 g	„ Oktober . . . .	3,1—10,3 g
„ Juni . . .	0,27—1,00 g	„ Februar . . . .	1,3—1,9 g
„ Juli . . .	0,95 g		

In den nördlichen Teilen des Verbreitungsgebietes erlangen die zurückbleibenden Männchen erst später die Geschlechtsreife. DAHL gibt an, daß wohl, wenn auch selten in den südschwedischen Flüssen, z. B. im Öselv, einjährige Männchen Milch liefern können, daß aber gewöhnlich erst im zweiten Jahre die Männchen zur Hälfte und im dritten fast alle reife werden. Unter 324 Junglachsen (118 Männchen und 116 Weibchen) im Alter von 2—6 Jahren aus dem Öselv, Orkla und Lakselv waren die Einjährigen nicht reif. ALM fand in Südschweden ebenfalls die meisten dreijährigen Männchen reif, weiter nördlich in Finmarken geben aber nur vereinzelte Exemplare dieser Gruppe Milch.

In Schottland liegen die Verhältnisse ähnlich wie in Südschweden. DAY behauptet sogar, daß die Milch von 2jährigen Parrs besser sei, als die von 3jährigen.

Die Weibchen werden für gewöhnlich nicht im Fluß so frühzeitig reif. Nur DAY berichtet von einem Weibchen, das mit 32 Monaten im Süßwasser reif wurde, aber nur minderwertige Eier lieferte, die jedoch besser wurden, als es mit 4 Jahren wiederum laichreif war. Es scheint sich hier aber um ein Exemplar zu handeln, das an der Abwanderung verhindert wurde. Versuche in dieser Richtung wurden von verschiedener Seite gemacht (z. B. von MALLOCH, ARENS u. a.). Und sie haben er-

<sup>1</sup> Nach den Messungen der Gonaden junger Lachse kann das Geschlecht schon bei einer Länge der Fische von 39,2 mm festgestellt werden (ARWIDSSON).

<sup>2</sup> Zit. nach CALDERWOOD.

<sup>3</sup> Durch den Unterschied der geschlechtlichen Entwicklung der bereits geschlechtsreifen „Tacons“ gegenüber den unentwickelten Gonaden aufsteigender Wintersalme wurde KUNSTLER noch 1889 dazu verleitet, die Zusammengehörigkeit beider Formen zu leugnen.

geben, daß dann, wenn es den Fischen trotz aller erdenklicher Mühe nicht möglich ist, aus den Teichen zu entkommen, auch die Weibchen geschlechtsreif werden und 1—2mal laichen können. Die Tiere wachsen aber schlecht — in 4 Jahren 1 kg — und sind sehr hingällig. Ich werde später nochmals auf diesen Punkt zurückkommen, wenn wir die endemischen Süßwasserrassen von *Salmo salar* betrachten.

Das Schicksal der im Süßwasser gebliebenen, reifen Männchen, die sich bei dem Begattungsakt beteiligen können, ist noch nicht sicher erforscht. Während FRITSCH glaubt, daß sie in der Elbe noch ein drittes Jahr im Süßwasser bleiben, neigen HOEK und BIELER dazu, anzunehmen, daß sie im Frühjahr, ehe sie zur Abwanderung kommen, „schäbig“ werden und sterben. In den nordischen Flüssen aber wandern anscheinend diese Männchen im nächsten Frühjahr ab; ja NORDQUIST und ALM geben an, daß in schwedischen Flüssen in der Regel alle abwandernden Männchen schon einmal geschlechtsreif waren.

Die Gründe, die das Abwandern der Junglachse nach dem Meer bestimmen sind noch nicht erkannt. Die starke Verschiedenheit der sexuellen Entwicklung beider Geschlechter deutet darauf hin, daß der Zustand der Gonade nicht direkt dafür haftbar gemacht werden kann. HOEK scheint gewillt zu sein anzunehmen, daß diejenigen Tiere, deren Gonaden sich langsam entwickeln, länger im Fluß bleiben. Dieser Vermutung ist entgegen zu halten, daß in der Mehrzahl gerade die Männchen mit der Abwanderung zögern, und daß gerade sie im Fluß frühreif sind. Sicher wird der Zeitpunkt der Abwanderung von recht komplexen Reizen und Bedingungen bestimmt; erstere werden aber nur dann wirken, wenn gewisse innere Dispositionen erreicht sind. Als eine solche wird wohl die Größe des Parr angesehen werden müssen, wenn wir auch keine absolute Länge, mit der der Junglachs abwandert, angeben können. Auf jeden Fall ist aber sicher, daß dort wo die Fische rascher wachsen sie auch eher abwandern. In der gleichen Richtung weisen die Aufzuchtsexperimente in Teichen von Schottland (MALLOCH u. a.) und in neuerer Zeit in solchen von Schweden (NORDQUIST und ALM). Es zeigte sich, daß bis zu einem gewissen Grade die Abwanderung durch die individuelle Größe bestimmt wird und daß diese abhängig von dem Futterreichtum ist, so daß künstlich stark gefütterte Junglachse eher abwanderten, als solche die unter natürlichen Bedingungen aufwuchsen. Individuelle Wachstumsgeschwindigkeiten wirken selbstverständlich ebenfalls mit, und MENZIES hat festgestellt, daß diejenigen Parrs, die im ersten Jahre langsam wachsen, auch im zweiten und dritten Jahre nur geringen Zuwachs zeigen und später abwandern, wie aus nebenstehender Skizze (Abb. 24) ersichtlich.

Von mancher Seite wurde auch schon behauptet, daß die Länge des Flußsystemes zu dem Abwanderungsalter in einem bestimmten Verhältnis stünde, und daß sich in solchen mit langem Lauf die Junglachse eher

auf den Weg machten. Es spricht, wie auch ROSEN betont, kaum etwas für diese Theorie.

Im Meere jagt der Lachs<sup>1</sup> hauptsächlich *Sandaale*, *Sprotten* und *Herlinge*, daneben frißt er *Stichling*, *Stint*, *Belone*, *Makrele*, *Dorsch* und auch *Krustaceen*. Er scheint ein rechtes Vagabundenleben zu führen, wenn auch sein Verhalten an den verschiedenen Küstenabschnitten und in den

verschiedenen Meeren nicht ganz gleich ist, und wir über seine Wanderungen im Meere noch nicht genügend orientiert sind. Die jungen Lachse verschwinden rasch aus den Estuarien, und die Größenklassen von 15 bis 50 cm werden nur gelegentlich in 10—20 km Abstand von der Küste gefangen, wo sie DAHL durch spezielle Fanggeräte nachweisen konnte. Recht selten werden auch Lachse

von Herings- oder Makrelegröße mit dem Herings- oder Makreltrawl weiter draußen auf der Hochsee erbeutet, so z. B. 90 km von der Taymündung entfernt (MCINTOSH).

Etwas größer nähern sich die Lachse anscheinend wieder mehr dem Lande, besonders dort, wo sie gute Weidegründe finden, die reich an ihrer Lieblingsnahrung (*Ammodytes* und *Clupea*) sind. An gewissen Küsten werden deshalb sandige Strecken bevorzugt, wie z. B. in Nordschottland, wo vor Sutherland Lachse das ganze Jahr über an mit Sandaalen beköderten Schleppangeln und in Stak- und Stellnetzen gefangen werden. Auch an den deutschen Ostseeküsten und bei Bornholm wird der Lachs das ganze Jahr über sowohl mit der Angel, als mit dem Stell- und dem Lachstreibnetz in einer Entfernung bis zu 20 km vom Lande gefangen. Im Osten, wo die Temperatur niedriger ist, sind die Fänge meist höher. An den Küsten von Schonen ist der Lachs im Süden und Osten häufig, besonders im Frühjahr, seltener an der Westküste. Gute Lachsausbeuten werden auch bei Gotland und Öland gemacht. Im finnischen Meerbusen sind die Mündungen der Nawara und Luga Lachs-

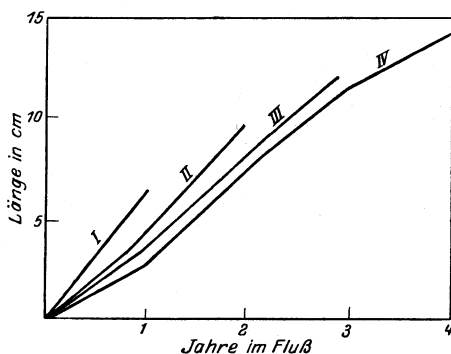


Abb. 24. Individuelles Wachstum der Sälmlinge im Fluß (nach MENZIES).

<sup>1</sup> „Der Meerlachs trägt ein beinahe noch einfacheres Farbkleid. Der Rücken schimmert schiefergrau oder braun mit grünlichen oder bläulichen Lichtern; über die Flanken von Kopf und Leib ergießt sich ein silberner Glanz, der gegen die Bauchseite stumpferen, perlmutterfarbenen oder weißgelben Tönen weicht. Schwarze Flecken streuen sich in unbestimmter Linienanordnung über den Körper aus, größer und runder am Kopf und Kiemendeckel, kleiner und von verschiedenem Umriß auf Rücken und Seiten“ (ZSCHOKKE).

fanggebiete. Hin und wieder wird unser Fisch auch mit dem Trawl aus größerer Tiefe weiter draußen — z. B. in der Nähe der Doggerbank — emporgebracht. Das Fehlen von sandigen mit Sandaalen bevölkerten Strecken soll nach MALMGREN der Grund sein, weshalb der Lachs so selten an den Steilküsten von Norfolk und von Skandinavien gefangen wird, und dort nur in größerer Tiefe steht. Andererseits gibt CAVEDA an, daß an der spanischen Küste, die doch auch steil abfällt, die Lachse sich in Landnähe aufhalten.

Viele Forscher huldigen der Ansicht, die sie jedoch nicht beweisen können, daß alle Lachse sich während ihres Meeraufenthaltes relativ nahe bei den Küsten — bis 100 km — aufhalten und dort in größere Tiefe vor ihrem Heimatflusse stehen. Ob aber alle Lachse ausgedehnte Wanderungen unternehmen, wofür wir einige, wenn auch noch nicht genügend zahlreiche Belege haben, ist ebensowenig sicher.

Das relativ klarste, aber noch lange nicht endgültige Bild der Wanderungen im Meere haben wir vom Ostseelachs. Schon lange ist bekannt, daß in Finnland nicht selten Lachse gefangen werden, die eingeheilte Angelhaken tragen, wie sie in den Belten, bei Rügen und Bornholm und vor der pommerischen Küste gebraucht werden. NILSON glaubte bereits, daß die Lachse aus Norrbotten- und Västerbotten-Län Nahrungswanderungen nach den westlichen und südlichen Teilen der baltischen See unternähmen.

Markierungsversuche von Lachsen im Ostseegebiet wurden in den letzten 25 Jahren von TRYBOM, HENKING, HESSLE und ALM durchgeführt. Der Prozentsatz der Wiederfänge in den beiden ersten Versuchsreihen ist zu gering, um aus ihnen bindende Schlüsse zu ziehen.

Von TRYBOM bei Bornholm gezeichnete Meerlachse wandten sich zum Uleåelf. Verlaichte Fische aus südschwedischen Flüssen wurden meist im Verlaufe von  $1\frac{1}{2}$ —5 Monaten in 1—31 km Umkreis der Mündung des betreffenden Flusses wiedergefangen. Einige wenige Exemplare machten größere Streifen. So legte ein Fisch in 132 Tagen eine direkte Entfernung von 1300 km zurück, und ein im September beim Aufsteigen in einen Nebenfluß des Kymenelf markiertes Weibchen wurde  $1\frac{1}{2}$  Jahre später im Mai in der Memel angetroffen.

Die von HENKING in der Persante durchgeführten Markierungen an abwandernden Sälmlingen zeigten, daß sich diese in der Ostsee hauptsächlich in östlicher Richtung bewegten.

In den letzten Jahren wurde schließlich durch HESSLE und durch ALM die alte NILSONsche Annahme bewiesen und festgestellt, daß die Hauptaufwachs- und Futtergründe der ostschwedischen und finnischen Lachsbestände in der westlichen und südlichen Ostsee vor den deutschen Küsten liegen. Die Vermutung von SELIGO, daß der Ostseelachs Nahrungswanderungen in die Nordsee unternähme, konnte aber nicht im geringsten gestützt werden, und NORDQUIST (1924) wird wohl mit seiner

Feststellung recht haben: „The Baltic makes a separate district, from which the salmon as far as known do not as a rule migrate to neighbouring seas“ (S. 22).

Auch in vielen in die Nordsee mündenden Flüssen und in diesem Meere selbst wurden Markierungsversuche an Lachsen durchgeführt. Schon 1852 berichtet MILNE HORNE von einem schottischen Lachs, der fast die Nordsee überquert habe und in 4 Tagen 552 km gewandert sein soll.

Die Markierungsversuche von LANDMARK an verlaichten norwegischen Lachsen zeigten, daß sich keiner weiter als 200 km von dem Fluß in dem er zum ersten Male aufgestiegen war entfernte, und daß nicht alle zum zweitenmal in den gleichen Fluß aufstiegen. Außerdem ließen die Wanderungen eine ausgesprochene Tendenz nach Norden hin erkennen. Da aber die Wiederfänge alle aus Flüssen oder Flußmündungen stammen, sagen uns diese Resultate nichts über die Wanderungen im Meer. Daß wohl oft und viel unter Land gewandert wird geht aus einem Fang in Küstennähe hervor, wo der betreffende Lachs in 4 Tagen 70 km zurückgelegt hatte.

Die zahlreichsten Markierungen sowohl von Smolts als auch von verlaichten Lachsen, als von Meerlachsen, die in Küstennähe gefangen waren, wurden von dem schottischen Fishery Board durchgeführt. Die erhaltenen Ergebnisse lassen aber noch kein abschließendes Urteil bilden. Einige Daten, die CALDERWOOD angibt, deuten darauf hin, daß verlaichte Fische wieder ins Meer gelangt, sich hauptsächlich nach Süden wenden; so wurden im Moray-Firth markierte Lachse bei Aberdeen wieder gefangen, solche aus dem Deveron und dem Brora nach 88 bzw. 109 Tagen 90, bzw. 180 km südlich davon an der Küste wieder erbeutet. Auch die Mehrzahl der Wiederfänge verlaichter Lachse, die MENZIES (1926) zusammenstellt, sind südlich von dem Aussetzungsort gemacht; die Entfernungen liegen in der gleichen Breite wie die bereits erwähnten. Aber er führt auch 15 Fälle an, bei denen markierte schottische Laicher und Smolts in 15—150 km Entfernung vom Lande gefangen wurden, so an dem Südzipfel der Doggerbank und 50 km nördl. von Buchan Neß (hier in 115 bis 120 m Tiefe).

Weiter machte der gleiche Autor ausgedehnte Markierungsversuche an Fischen, die er in der See an bestimmten Punkten der Küste — z. B. im Moray Firth oder der Thurso Bay — fing und wieder aussetzte, um zu ergründen in welcher Richtung der Zuzug zwecks Aufstieges erfolge. Die meisten Lachse wurden in einem Umkreis von 45—50 km vom Aussetzungsort wiedergemeldet; einige aber wanderten recht weit, 80, 300 und sogar 450 km und bevorzugten dabei nördliche Richtung. Jüngere Lachse „Grilse“ wanderten etwas weiter.

Die Wandergeschwindigkeiten schwankten: es wurden zurückgelegt in

31 Tagen. . 270 km	15 Tagen. . 250 km	8 Tagen. . 450 km
18 Tagen. . 200 km	14 Tagen. . 230 km	

Andererseits deuten eine Reihe von Beobachtungen darauf hin, daß sowohl die großen „Wintersalme“ als die „Grilse“ sich zwecks Einsteigen in die Flüsse von Norden her der schottischen Küste nähern. Erstere werden meist zuerst bei den Orkneys und Shetlands beobachtet und dringen anscheinend längs der Küste nach Süden vor. Die ersten Grilse werden meist zuerst im Jahr — manchmal vereinzelt schon im April — bei Bauff und Aberdeen erbeutet und erst später weiter südlich. MENZIES sucht diese beiden Tatsachen durch Annahme einer Zirkulationswanderung miteinander in Beziehung zu bringen und hält es nicht für ausgeschlossen, daß die Mehrzahl der Lachse weit draußen, vielleicht an der Absenkung des europäischen Kontinentalsockels ihre Hauptfuttergründe haben. — Diese Theorie erhebt sich aber kaum über das Niveau der Vermutungen hinaus, und ich will nicht weiter darauf eingehen. —

Mir scheint, daß man die Wanderung der Lachse nicht für sich allein, sondern mit den Bewegungen ihrer Beutetiere zusammen betrachten soll. Die nach Süden gerichtete Wanderung der verlaichten Lachse kann mit den südlich ziehenden Schwärmen von Heringen und Makrelen in engster Beziehung stehen. Haben doch englische Forscher (MURRAY, ARMISTEAD, CALDERWOOD) darauf hingewiesen, daß Beziehungen zwischen dem Auftreten von Heringsschwärmen an der Küste und der Stärke des Lachsaufstieges in den Flüssen bestehen.

Das Wachstum des Lachses im Meer ist sehr stark. Norwegische Lachse wachsen im ersten Jahr von 15—20 cm Länge auf 55—58 cm und 2 kg, im zweiten auf 73—81 cm und 6 kg und im dritten auf 90—100 cm und 11 kg heran (DAHL). 28—30 g schwere Smolts aus dem Tay wogen im nächsten Jahre 1360—2500 g. 1905 markierte Smolts wurden 1907 wieder gefangen; im Februar wogen sie 3,6—4,1 kg; in den folgenden Monaten wurden sie rasch schwerer, um im August (27 Monate See-Aufenthalt) 8—12,25 kg zu wiegen. Das relativ stärkste Wachstum soll nach CALDERWOOD, DANNEVIG u. a. im ersten Jahr des Meeraufenthaltes erreicht werden. Dagegen gibt ROSEN an, daß das stärkste Wachstum in das zweite Jahr des Meeraufenthaltes fällt. Vergleiche man Länge und Gewicht, so ist sogar im dritten Jahr der Zuwachs an Gewicht relativ stärker als der an Länge. Für Lachse aus deutschen Flüssen gibt LEONHARDT folgende Gewichte an (ohne sich auf Schuppenuntersuchungen oder Markierungen zu stützen):

3 Jahre . . .	1,5—5 kg
4—5 „ . . .	5—8 „
5—6 „ . . .	8—12 „

ROULE sah in nordfranzösischen Flüssen, daß im Meere die „Castillons“ in einem Jahr auf 60—65 cm Länge und 2—3 kg Gewicht heranwachsen, also ihre Länge vervier- bis verfünffacht, aber ihr Gewicht um das 40- bis 50fache vermehrten. Im dritten Sommer erreichten sie 70—85 cm und 5 bis 7 kg. Solche, die 4 volle Jahre im Meere gelebt hatten, waren bis 112 cm lang und bis 15 kg schwer. Sie haben also jährlich 3—4 kg zugenommen.

Von mehreren Autoren wird betont, daß die Männchen ein etwas rascheres und stärkeres Wachstum als die Weibchen zeigen.

Beim amerikanischen Lachs hatten wir gesehen, daß die frühzeitig ins Meer abwandernden Individuen am raschesten wachsen. Für den at-



lantischen Lachs sind solche Korrelationen zwischen Abwanderungsalter und Wachstumsgeschwindigkeit noch strittig. „Ein Lachs, der im jungen Alter und bei kleiner Größe hinauswandert, bekommt nämlich im Meer ein größeres Wachstum als ein im späteren Alter und bei größerer Länge ausgewandeter Lachs“ (ALM). DAHL hatte das Gegenteil bei norwegischen Lachsen festgestellt. Auch MENZIES behauptet, daß kleine Sälmlinge im Meere langsamer wachsen, als solche, die bereits im Fluß vorwüchsig waren. Die relativen Wachstumsgeschwindigkeiten sollen nach diesen Autoren auch im zweiten, dritten und eventuell sogar im vierten Jahr des Meeraufenthaltes beibehalten werden<sup>1</sup>. ROSEN dagegen stellt fest: „Neither the length nor the age at the decent seems to have any influence upon the growth during the life in the Sea“.

Die Zeitdauer während der sich die Lachse nach der Abwanderung im Meere aufhalten, ist verschieden und sowohl individuellen Schwankungen unterworfen, als auch von der geographischen Lage des Wohnortes abhängig. Wir finden in jedem Fluß unter den aufsteigenden Fischen mehrere Größen- und Altersklassen, deren Erscheinen in verschiedene Zeiten fällt. Meist können wir drei Gruppen unterscheiden, wie sie zuerst MIESCHER (1878) im Rhein festgestellt hat. Wir haben Fische von 40—75 cm Länge und 2—4 kg Gewicht, dann solche von 75—100 cm und 6—10 kg und welche von 100—135 cm und 12—25 kg.

Die kleinen Lachse in Deutschland, die „*Jakobs- oder Bartholomäus-Lachse*“, in England „*Grilse*“, in Frankreich „*Castillons, Madeleinaux* oder *Garbillons*“ sind (nach der Definition von MENZIES) ein Jahr im Meer gewesen<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> Ich muß gestehen, daß das beigebrachte Material — Errechnungen der einzelnen Jahreslängen aus Schuppen und Zuwachsstreifen — nicht sehr beweiskräftig ist, da z. B. rasch- und langsamwüchsige Fische einen jährlich errechneten Unterschied von nur 1,5 cm im ersten Meerjahre aufwiesen.

<sup>2</sup> Nachdem in den fünfziger und sechziger Jahren durch schottische Markierungsversuche sichergestellt war, daß dieses Stadium zu dem Lebenszyklus des Lachses gehört, hatte man angenommen, daß manche der im Frühjahr abwandernden Smolts schon wieder im Herbst als Grilse zurückkämen. Es wurde dann aber durch schottische und skandinavische Markierungsexperimente (CALDERWOOD, LING) erwiesen, daß die Fische den Winter über im Meere bleiben. Nur einmal hat CALDERWOOD unter den tausenden von markierten Smolts einen beobachtet, der nach  $\frac{1}{2}$  Jahr schon wieder im Fluß erschien.

Leider werden in der Praxis oft alle Lachse unter 4 kg als Jakobslachse bezeichnet, obwohl sich sicher darunter auch Exemplare finden, die länger als 1 Jahr im Meere zubrachten. So ist z. B. nicht immer auszumachen, was verschiedene Autoren unter den vor den deutschen Ostseeküsten gefangenen „*Speitzgen*“ verstehen. Mir scheint, daß unter diesem Namen sowohl Jakobslachse, als auch noch unreife „*Sommerlachse*“ zusammengeworfen werden.

Manchmal können Grilse auch leichter als 2 kg sein; MALLOCH beobachtete solche im Tay von nur 670—1125 g.

Tabelle 16. Häufigkeit, Länge und Gewichte der verschiedenen Jahresklassen aufsteigender Lachse.  
(Nach ALM geändert und erweitert.)

Jahre im Meer	1			2			3			4			5		
	vH des Fanges	Länge cm	Gewicht kg	vH des Fanges	Länge cm	Gewicht kg	vH des Fanges	Länge cm	Gewicht kg	vH des Fanges	Länge cm	Gewicht kg	vH des Fanges	Länge cm	Gewicht kg
<b>Norwegen:</b>															
Finmarken . . . . .	—	—	—	9,2	74	4,4	82,4	89	8	7,4	—	—	1,8	—	—
Trondelagen . . . . .	24	56	1,8	40,7	81	5,9	31,5	97	10,5	2,7	—	—	1,1	—	—
Christiansand . . . . .	38,2	55	1,7	55,2	73	4,1	6,2	91	8,8	0,3	—	—	—	—	—
<b>Schweden:</b>															
Luleelv . . . . .	11,9	45	1,0	35,6	79	4,6	40,1	103	13,1	12,4	120	17	—	—	—
Mörrumså . . . . .	4,9	46,9	2,2	14,8	80	6,2	76,6	102	11,1	3,7	112	12,9	—	—	—
Kulixelv . . . . .	16,6	—	—	53,3	—	—	26,6	—	—	3,3	—	—	—	—	—
Piteelv . . . . .	3,4	—	—	29,3	—	—	58,6	—	—	8,6	—	—	—	—	—
Torneelv . . . . .	—	—	—	42,9	—	—	52,4	—	—	4,7	—	—	—	—	—
Umeelv . . . . .	2	—	—	30	—	—	77,3	—	—	0,7	—	—	—	—	—
<b>Dänemark:</b>															
Gudenå . . . . .	10	66	—	34	79	—	54	95	—	2	102	—	—	—	—
<b>England:</b>															
Wye . . . . .	6	63,7	2,5	53	81	5,4	39	97	10,6	2	117	11,9	—	—	—

Die nächstgrößere Altersklasse, die sogenannten „kleinen Sommerlachse“ sind — Schwankungen, die durch die geographische Lage bedingt sind, mit eingerechnet — 2—4 Jahre im Meer gewesen.

Die dritte Gruppe, „die großen Winterlachse“, bzw. „die großen Sommerlachse“, sind Tiere, die 3 bis 6 Jahre im Meer waren. Unter den beiden letzten Größengruppen finden sich auch Lachse, die zum zweitenmal in die Flüsse zurückkehren.

Den Hauptkontingent stellen meist die nach 2—4 Jahren aufsteigenden Exemplare, wenn auch das Verhältnis der Größen- und Altersgruppen sehr schwanken kann. Einen vorläufigen Überblick mag die Zusammenstellung in Tabelle 16 geben.

Wenn wir nun zur speziellen Schilderung der Bergwanderung des Lachses übergehen, so können wir sehr viele Parallelen zwischen dem Verhalten der atlantischen Spezies mit

dem der pazifischen Arten feststellen, ja, wir müssen sagen, daß wir hier bei einer Art fast alle die Erscheinungen finden, die wir dort bei den einzelnen Vertretern des Genus beobachtet haben. Mitglieder der Gattung *Oncorhynchus* steigen vom frühesten Frühjahr, ja vom Winter bis tief in den Herbst hinein in die Flüsse auf. Ströme mit langem Lauf werden sowohl, als auch kleine Flüsse benutzt. *Salmo salar* geht sowohl in Ströme als in kurze Flüsse, und das ganze Jahr über können wir, wie bereits angedeutet, in den verschiedensten Teilen des Verbreitungsgebietes Aufwärtsbewegungen beobachten. Die Parallele geht sogar so weit, daß, wie dort zwei *Oncorhynchus*-Arten nur im Herbst in kleine Flüsse aufsteigen, auch hier beim atlantischen Lachs der Aufstieg in Flüsse mit kurzem Lauf später erfolgt, als in große Ströme mit weitem Einzugsgebiet.

Auch die Erscheinung, daß sich die früh aufsteigenden Arten zum Aufstieg Zeit lassen und in dem langen Stromlauf sich hin und wieder einlagern, während die Spezien, die nur kurze Flüsse und spät in diese eindringen, ihre Wanderung mehr in einem Zug bewerkstelligen, kehrt beim atlantischen Lachs wieder, wo die frühzeitig bergauf schwimmenden Exemplare oft lange Zeit an gewissen Stellen des Stromes herumbummeln, die im Spätsommer oder Herbst zuziehenden Fische es dagegen eilig haben, zu ihren Laichplätzen zu gelangen. Gewisse Ausnahmen von dieser Regel kommen zwar vor; sie sind von der geographischen Lage und wohl auch von den hydrographischen Bedingungen des betreffenden Flusses abhängig.

Die Schilderung der Bergwanderung des atlantischen Lachses wird durch diese bunte Vielseitigkeit sehr erschwert, und ich bin deshalb gezwungen, den Aufstieg in den verschiedenen Flüssen und Strömen getrennt zu besprechen, will jedoch einige allgemein orientierende Bemerkungen vorausschicken.

Das ganze Jahr über können wir vor und in den Estuarien der Flüsse Zusammenrottungen von Lachsen antreffen. Hier ballen sich die Fische noch innerhalb der Gezeitenzone zu Scharen von 30—40 Individuen zusammen, verbleiben längere oder kürzere Zeit und wandern mit den Gezeiten hin und her. Nach ARMISTEAD soll dieses Hin- und Herwandern jeweils mit der Flut- oder Ebbspitze vor sich gehen und mit der Strömung gleichgerichtet sein. Ich bin von der Richtigkeit dieser Beobachtung nicht ganz überzeugt, da alle Autoren für die pazifischen Lachse gerade die umgekehrte Bewegungsrichtung angeben (vgl. S. 498). Schließlich treten die Lachse meist bei Hochwasser und des Nachts in die Flüsse selber ein. Nach verschiedenen Autoren soll auch im Fluß hauptsächlich nachts gewandert werden, eine Behauptung, die sicher für den Oberrhein nicht zutrifft, wo ich selber oft Lachse bei Tag bergwärts ziehen sah.

Die ersten Lachse steigen schon ein volles Jahr vor ihrer Laichzeit in den Fluß ein. Es sind „die großen Wintersalme“, die noch kaum aus-

gebildete Geschlechtsorgane und keine sekundären Geschlechtsmerkmale (Laichkleid) zeigen. In dieser Gruppe überwiegen Weibchen. Während des Winters und Frühjahrs wandern diese großen Fische in wechselnder Menge ein und ziehen langsam bergwärts. Später — im Mai — werden sie von den „großen Sommerlachsen“ abgelöst. Diese können, da sie im Meere noch länger fraßen, schwerer sein als die Wintersalme. Ihre Geschlechtsprodukte sind bei Männchen und Weibchen mit dem fortschreitenden Jahr immer weiter ausgebildet, und die Sommerfische legen ihr Laichkleid an. Gegen September wird ihr Zuzug schwächer und die im Oktober kommenden müssen wieder den Wintersalmen zugerechnet werden.

„Die kleinen Sommerlachse“ — Männchen und Weibchen — erscheinen gewöhnlich im April und Mai und ihr Zug dauert in wechselnder Stärke bis in den November hinein. Gonaden und Laichkleid sind bei den zuerst Ankommenden gering, bei den später Aufsteigenden besser ausgebildet, besonders bei den im September und Oktober erscheinenden Exemplaren (von den Franzosen „Bécards“ genannt) stehen sie kurz vor ihrer Höchstentfaltung.

„Die Jakobslachse“ ähneln den kleinen Sommerlachsen, ihr Körper ist etwas schlanker, der Kopf kürzer und die Schwanzflosse noch schwach gekerbt. Die sekundären Geschlechtsmerkmale sind schwächer entwickelt, und die Männchen zeigen nie eine starke Hakenbildung. Die Jakobslachse können Männchen und Weibchen sein, jedoch überwiegen erstere immer beträchtlich und in manchen französischen Flüssen sollen nach ROULE nur die ersteren angetroffen werden. Das Verhältnis der Geschlechter ist z. B.

für England	♂ : ♀ = 50 : 50
für Norwegen	= 81 : 19
im Rhein	= 83 : 17.

Die Jakobslachse steigen, wie schon der Name sagt, spät in die Flüsse ein; in die des europäischen Kontinentes selten vor Juni, hauptsächlich im Juli und August. In britischen und schottischen Flüssen (z. im Tay) kommen die kleinsten Grilse schon Ende Mai, weiter nördlich (Ratray und Montrose) sogar schon vereinzelt im April; der große Run fällt aber auch hier in den Juni und Juli. Vereinzelte Exemplare ziehen noch im Herbst und gelegentlich selbst noch im Dezember.

Gewöhnlich erscheint der große Schwarm der Grilse überall ziemlich pünktlich und seine Zeitdauer ist eng begrenzt. So wurden z. B. bei Kontrollfängen an den schottischen Flußmündungen 4 Wochen lang bis zum 24. Juli wöchentlich 135 Grilse gefangen, am 26. 35 Stück, am 27. 38 Stück und vom 28. bis 31. nur noch 6 Stück. Nur wenn Wassermangel die Grilse zu längerem Verweilen vor der Flußmündung zwingt, zieht sich der Hauptzug längere Zeit hin.

In den deutschen Ostseeflüssen sollen nach HOLLAND Jakobslachse,

hier Speitzgen genannt (40—50 cm lang und 3,15 kg schwer), wenigstens die Weibchen mit den Laichlachsen zu den Flußmündungen wandern, aber nur eine kurze Strecke mit ihnen aufsteigen und ohne zu laichen, wieder ins Meer zurückkehren. Auch TRYBOM erwähnt von finnischen Flüssen „kleine blanke Lachse“, von denen nicht sicher bekannt ist, ob sie im Fluß bald wieder umkehren oder höher hinauf wandern<sup>1</sup>. Entgegengesetzte Ergebnisse lieferten schottische Markierungsversuche, bei denen alle in Landnähe gezeichneten Grilse im gleichen Jahre im Fluß laichend oder bereits verlaicht festgestellt wurden. Wohl scheint es aber öfter vorzukommen, daß durch Hochwasser die bereits hochgestiegenen Jakobslachse eine Strecke weit zu Tal getragen werden. Solche Fische sind in England unter dem Namen „Droppers“ bekannt.

In den den meisten Flüssen scheinen die Jakobslachse ebenso hoch aufzusteigen, wie die anderen großen Laichlachse und sie werden mit diesen gemeinsam auf den Laichplätzen getroffen. Wenn NORDQUIST (1924) angibt, daß die Grilse für gewöhnlich nicht sehr hoch in die Flüsse hinaufwandern, so kann sich das nach meiner Ansicht nur auf die spät im Herbst aufsteigenden beziehen, die sich in küstennahe Zuflüsse begeben.

Wie bei den pazifischen Lachsen ist auch beim atlantischen das Zahlenverhältnis der Grilse gegenüber den beiden anderen Größengruppen von Fluß zu Fluß verschieden und schwankt außerdem von Jahr zu Jahr. Eine allgemein gültige Regel für ihr Auftreten und Zahlenverhältnis kann ich aus der vorliegenden Literatur nicht ablesen. In der Weser schwankte z. B. der Prozentsatz an Jakobsachsen in den Jahren 1894—1911 zwischen 6,78—44,16 vH. In Schottland wurden von 1872 bis 1897 229957 Grilse und 157275 große Lachse gefangen, 1896—1900: 4005 Grilse und 1063 Lachse; 1916—1920: 2973 Grilse und 2263 Lachse. Im Hampshire Avan sollen nach TRÄHERNE Grilse überhaupt fehlen können. DAHL gibt für Norwegen folgende Zusammenstellung:

Tabelle 17. Häufigkeit und Durchschnittsgewichte von Grilsen und Lachsen in Norwegen. (Nach DAHL.)

Distrikt	Jahr	Grilse		Lachse	
		Anzahl	Durchschn.-Gew. kg	Anzahl	Durchschn.-Gew. kg
Christiansand . . . . .	1895—1909	38012	1,9	38006	4,9
Trondhjem . . . . .	1895—1908	3387	2,1	6173	6,9
Nansenfjord . . . . .	1895—1908	5010	2,3	1304	6,8
Finmarken . . . . .	—	152	—	495	9,2
Ostfinmarken . . . . .	1903—1908	4696	unter 6kg	4693	über 6kg

<sup>1</sup> Ich glaube, daß auch hier als „Speitzgen“ und als „kleine blanke Lachse“ nicht nur Jakobslachse, sondern auch unreife Sommerlachse bezeichnet werden; von diesen ist ein ähnliches Verhalten auch von anderen Orten bekannt (vgl. Fußnote 2 S. 245).

ATKINS verdanken wir Verhältnisangaben der Anzahl der gefangenen Lachse zu der der Grilse für einige nordamerikanische Flüsse:

Tabelle 18. Zahlenverhältnis der Lachse zu den Grilsen in amerikanischen Flüssen (nach ATKINS).

Für den Miramicki . . . . .	1 : 5
„ „ Nepissiguit . . . . .	} 1 : 3
„ „ Restigouche . . . . .	
„ „ St. John . . . . .	
„ „ Godbout (nördlicher Nebenfluß des St. Lorenzo) . . . . .	10 : 1
„ „ Dennys-River . . . . .	} 500 : 1
„ „ Penobscot . . . . .	

Es geht aus diesen Zahlen hervor, daß in den südlicheren Flüssen immer weniger Grilse auftreten.

Wie stark das Verhältnis zwischen Grilse und älteren Lachsen im gleichen Flusse schwanken kann, mögen die Fänge aus dem Uleåfluß zeigen, die in Abb. 25 graphisch dargestellt sind (vgl. ferner noch Tabelle 23, S. 555, Tabelle 27, S. 560, Tabelle 29, S. 562).

Über den Aufstieg der Lachse in 16 *nordspanischen* Flüssen sind mir nur die schon weit zurückliegenden Angaben von CAVEDA bekannt. Nach

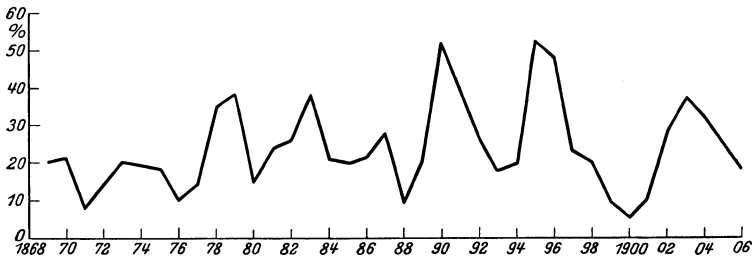


Abb. 25. % Grilse im Gesamtfang an Lachsen im Uleåfluß (nach NORDQUIST).

ihnen steigen zuerst „Frühjahrslachse“ ein, denen im Sommer die „Augustlachse“ folgen. Nähere Beobachtungen über Zusammensetzung der Schwärme, Größe und Alter der aufsteigenden Fische fehlen.

Für *Frankreich*, wo der Lachs hauptsächlich noch in den Flüssen der Dordogne und Bretagne und in der Loire vorkommt, besitzen wir ältere Angaben von COSTE und KUNSTLER. In der neueren Zeit hat ROULE in mehreren Arbeiten all das, was über unseren Fisch in Frankreich bekannt ist, zusammengestellt. Nach KUNSTLER sollen die Lachse in Flüssen mit längerem Lauf in mehr oder weniger einheitlichen Gruppen von gleicher Größe und gleichem Geschlecht aufsteigen. Zuerst im November und Dezember kommen große Exemplare, im Laufe des Jahres folgen immer kleinere. In den kleinen Flüssen dagegen beginnt der Aufstieg erst Ende Mai und hier sind große und kleine Exemplare mit „Castillons“ gemischt. In der Loire werden vier Züge unterschieden: „Winter-salme“, „Frühjahr-, Sommer- und Herbstlachse“ (Bécards).

In den Flüssen der Dordogne werden die aufsteigenden Lachse sogar in sechs Kategorien geteilt:

Tabelle 19. Kategorien und Aufstiegzeiten der Lachse in der Dordogne.

Kategorie	Länge cm	Gewicht kg	Zeit des Aufstiegs
1	100	10—15	November-Dezember
2	100	8—9	Januar-Februar
3	fast 100	6—7	März
4	75	4	Mai-Juni
5	55—65	2,5—3	Juni-Juli
6	<i>Bécards</i>		Spätsommer und Herbst

Nach ROULE steigen für Gesamtfrankreich das ganze Jahr über Lachse in die Flüsse auf, wenn sich auch Verschiedenheiten von Fluß zu Fluß finden. Die im Herbst und Winter im Unterlauf erscheinenden großen Exemplare, die erst in der nächsten Laichperiode zur Fortpflanzung schreiten (BUREAU, KUNSTLER, HENNEGUY und VIOLETTE), sind überwiegend Weibchen und bleiben den Sommer über im Mittellauf der Flüsse. Erst im Herbst ziehen sie mit den Fischen mittlerer Größe (5—7 kg), die im Frühjahr (Februar, März) und Sommer (Juni, Juli) eingewandert sind, weiter bergwärts. Die Frühjahr- und Sommerfische (♂ und ♀) machen die Hauptmenge der aufsteigenden Lachse aus. Ihr Einstieg in die Flüsse geht ziemlich kontinuierlich vor sich, kann aber während der dürrn Monate wegen Wassermangel unterbrochen werden. Den „Sommerlachsen“ folgen die „Madelaineaux“, die ihren Namen daher haben, weil sie in der unteren Loire um den 12. Juni (dem Magdalenenstag) herum erscheinen (JOLY DE SAILLY). Sie sind fast ausschließlich Männchen und machen meistens den Schluß der aufsteigenden Lachse. Ihr Eindringen ist im Süden in den Departements Garonne und Des Pyrénées eher beendet, manchmal bereits im Juli, während in der Bretagne noch im August und September „Castillons“ aufsteigen. In den Flüssen der Bretagne (Ellé, Vienne und Creuse) ist die Mehrzahl 59—78 cm lang und 4 Jahre alt, wenn auch welche von 3 Jahren darunter sind. Die meisten hatten 2 Jahre im Süßwasser und 2 Jahre im Salzwasser verbracht; unter den größeren befinden sich auch solche, die bereits zum zweiten Male aufsteigen (ESDAILE und ROULE).

Der wichtigste deutsche Lachsfluß ist *der Rhein*. Früher stiegen hier die Lachse bis zum Bodensee auf, wenn auch nur vereinzelt die Rheinfälle von Schaffhausen überwandern<sup>1</sup> und in die oberhalb einmündenden Nebenflüsse eindrangten, wo sie, wie auch in der Aar, der Reuß und der

<sup>1</sup> Nach alten Urkunden (zit. nach ZSCHOKKE) war der Lachsfang früher bei Schaffhausen so reichlich, daß dort 1645 das Pfund Lachs 2 Kreuzer kostete und im Herbst 1653 in Schaffhausen 8261 Pfund Lachs verzehrt wurden.

Limmath bis zu 1000 m Höhe emporstiegen und selbst den Neuenburger-, den Thuner- und den Briener See erreichten (FATIO). Heute kann der Lachs in diesen Gebieten die großen Stauwehre (Augst-Wylen, Laufenburg, Beznau und Rheinfeldern) nicht überwinden<sup>1</sup>. Merkwürdigerweise nimmt der Lachs, der sonst doch so andauernde, ich möchte sagen, starrköpfige Versuche macht, Stromschnellen und Fälle zu überwinden, im Rhein Fischpässe nicht oder nur selten an (STEINMANN), und nur einer kleinen Anzahl Lachse gelingt es, das Augster Wehr bei den täglichen Schleusungen zu passieren und oberhalb bis nach Rheinfeldern zu gelangen (STEINMANN, FEHLMANN). Viele tiefer gelegene Nebenflüsse des Rheins, wie z. B. der Neckar und der Main, in denen früher der Lachs bis Heilbronn bzw. bis Bamberg zog, werden nicht mehr oder nur selten besucht, da sie zu stark verunreinigt sind.

In die Rheinmündung steigen die „Wintersalme“ bereits im Herbst (November, selten im Oktober), in besonders großer Zahl aber im Dezember ein. Sie sind 12—25 kg schwer, 100—115 cm lang (im Maximum 134 cm), sehr vollfleischig, haben kaum entwickelte Gonaden und die Weibchen überwiegen stark. In früheren Zeiten wurden die ersten dieser „Wintersalme“ oder „Weihnachtssalme“ schon Ende Dezember im Oberrhein erbeutet. Jetzt treten sie dort, wie eine kürzlich von mir an Ort und Stelle veranstaltete Umfrage ergab, nicht mehr oder nur vereinzelt auf. In den Wintermonaten sind diese „großen Wintersalme“ die einzigen aufsteigenden Lachse; sie werden etwas häufiger beim Auftauen des Eises im März bis Mai. Die im Mai aufsteigenden werden „große Sommerlachse“ genannt, die im Juni von den „kleinen Sommerlachsen“ abgelöst werden. Diese haben eine Durchschnittslänge von 85 cm und ein Maximalgewicht von 7<sup>1</sup>/<sub>2</sub> kg. Vereinzelt finden sich aber auch den ganzen Sommer über noch „große Sommerlachse“. Die „kleinen Sommerlachse“ erscheinen vereinzelt schon im April, in großer Menge aber erst im Juli, wie folgende Tabelle über die Fänge der niederländischen Fangstation Woudrichem für 1926 zeigt.

Tabelle 20. Anzahl, Länge und Gewicht der in Woudrichem 1926 gefangenen Lachse (nach REDEKE).

Monat	Stückzahl	Mittl. Gewicht kg	Mittl. Länge cm
April . . . . .	6	3,7	76
Mai . . . . .	34	3,9	81
Juni . . . . .	46	4,5	82
Juli . . . . .	71	5,4	86
August . . . . .	37	6,9	93
September . . . . .	11	6,7	93

<sup>1</sup> Der Rückgang des reichen Bestandes setzte aber schon vor den Stromverbauungen ein. So klagt bereits 1787 der Mainzer NAU, daß der Fisch an der Mainzer Brücke selten würde. Die Gesamtmenge der Lachse, die heute bis zum Oberrhein aufsteigt, ist sehr schwankend.



Anfangs Juli erscheinen schließlich die ersten „Jakobslachse“, deren Hauptzugzeit um den 25. Juli beginnt und in den August fällt, wenn in manchen Jahren auch schon vereinzelt Exemplare im Juni beobachtet werden und die letzten gewöhnlich im September, manchmal auch noch im Oktober und November in die Mündung eindringen. Sie sind 54—64 cm lang, 2—4 kg schwer und es überwiegen weitaus die Männchen (♂: ♀ = 83:17).

Die Wanderungsgeschwindigkeit der verschiedenen Gruppen ist nicht gleich. Die Winter- und die Sommerlachse treiben sich lange im Hauptstrom umher, lagern sich auch längere oder kürzere Zeit an bestimmten Stellen ein und erscheinen im Oberrhein und den hier mündenden Nebenflüssen meist erst Ende Oktober und Anfang November. Zum Aufsteigen in die höheren Regionen und in Nebenflüsse bevorzugen die Lachse mäßiges Hochwasser mit nicht allzu starker Trübung oder die Zeit, wenn starke Hochwasser im Verlaufen sind<sup>1</sup>, und sich das Wasser wieder geklärt hat. Gewöhnlich fällt im Oberrhein und südlichen Schwarzwald das Maximum des Zuges in die Mitte des November, kann aber, wie auch anderwärts, z. B. in England, beobachtet wird, durch niederen Wasserstand und hohe Wassertemperatur verzögert werden.

Die Sommerlachse und die Jakobslachse wandern rascher und stetiger; sie sind bereits im August im Oberrhein angelangt.

Die Gesamtmenge der in den Rhein aufsteigenden Lachse ist starken jährlichen Schwankungen unterworfen, deren Gründe noch nicht völlig erkannt sind. Da der größte Teil aller aufsteigenden Fische von der intensiven Fischerei erfaßt wird, geben besonders die niederländischen Fischereistatistiken, trotz mancher Mängel, ein Bild von der Intensität des Lachsaufstieges in den einzelnen Monaten. Es wurden in den Jahren 1877—1893 in Holland durchschnittlich Stück Lachse gefangen:

Tabelle 21. Monatliche Lachsfänge in Holland  
in den Jahren 1877—1893.

Monat	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Stück	1415	3271	4397	4480	5873	8659	14612	14741	2027	8064	131	

(Vgl. hierzu auch Text auf S. 548.)

Vor der *Ems* und im Dollart erscheint der Lachs vereinzelt im Frühjahr; ein eigentlicher Frühjahrsaufstieg kommt aber nicht zustande. Starker Zuzug erfolgt, beginnend im Juni, den Sommer hindurch<sup>2</sup>. Bis

<sup>1</sup> Ob auch während eines starken Hochwassers der Zug in die Nebenflüsse erfolgt, ist nicht ganz sicher, da in diesen, wie z. B. auch CALDERWOOD für den Tweed betont, der Fang und die Beobachtungen, zu solchen Zeiten unmöglich sind.

<sup>2</sup> Das Gewicht der Emslachse schwankt zwischen 2—12 kg, selten erreicht es 15 kg.

zum September bleiben die Lachse in dem unteren Flußlauf, der Aufstieg in die oberen Strecken und Nebenflüsse beginnt erst im Oktober und dauert bis Dezember. So werden z. B. oberhalb Emden meist erst Ende Oktober bergwärts wandernde Lachse beobachtet.

In der Hopster- und Voltlager-Ahe wird der Fang erst Anfang November ergiebig, und in die Seitenflüsse des Emsunterlaufes, z. B. in die Leda, dringen 2—3 kg schwere Lachse erst kurz vor dem Laichen ein. Fischpässe werden auch hier von den Lachsen gemieden, wohl aber Schleusen, z. B. am Dortmund-Ems-Kanal, überwunden (VON DER WENGEN und MEYER).

In die *Hase* steigt der Lachs meist nach Juni ein und ist im Herbst in der Nähe von Quakenbrück häufig (VON DER WENGEN)<sup>1</sup>.

In der *Weser* zeigt der Lachs ein ähnliches Verhalten wie im Rhein, wenn auch der Bestand hier geringer ist<sup>2</sup>. Wir kennen hier große, 8 bis 12 kg schwere „Wintersalme“, die schon im Winter und Frühjahr im Fluß erscheinen. Das Hauptkontingent stellen die 5—8 kg schweren „Sommerlachse“, unter denen sich auch noch größere, 8—12 kg schwere Exemplare finden. Ihr Einstieg erfolgt in der Hauptsache von April bis Mai. Die „Jakobslachse“ sind 1<sup>1</sup>/<sub>2</sub>—4 kg schwer und werden in der unteren Weser im Juli und August angetroffen (HÄPKE)<sup>3</sup>. Der Zug geht langsam bergauf, und an den Laichplätzen, von denen die höchstgelegenen im hessischen Oberland und bei Frankenberg in der Eder sind, erscheinen die Lachse erst im Oktober. Fischpässe werden nur dann gelegentlich angenommen, wenn sie in der Strommitte liegen; Schleusen und Wehre werden nur bei Hochwasser überwunden und ein Sprung über ein Wehr glückt nur selten (LINSTOW). Von der Weser steigt der Lachs regelmäßig auch in die Aller auf und wird dort das ganze Jahr über vereinzelt gefangen (DOOSE).

Die Zahl der in den einzelnen Monaten des Jahres sowohl, als auch in den verschiedenen Jahren gefangenen Lachse schwankt stark. Nach älteren Statistiken von METZGER und brieflichen Angaben von EKSTEIN hat NORDQUIST für die Strecke Hameln—Elsfleet die Fänge zusammengestellt, wie sie sich in der Tabelle 22 finden. Den jeweiligen Prozentsatz der „Jakobslachse“ am Gesamtfang habe ich auf Tabelle 23 zusammengestellt. Wir sehen erstens daraus, daß der Hauptzug im Juli und August eintrifft, daß aber nochmals ein Anstieg der Fänge in den Novem-

<sup>1</sup> Leider sind mir keine neueren Veröffentlichungen bekannt, und ich kann deshalb nicht entscheiden, wie weit diese aus dem Jahre 1884 stammenden Angaben den jetzigen Verhältnissen gerecht werden.

<sup>2</sup> In früherer Zeit war der Lachszug in der Weser sehr bedeutend und eine Steintafel im Stadtkeller von Kassel berichtet in goldenen Lettern, daß 1443 der Landgraf LUDWIG II. VON HESSEN eine Stunde oberhalb der Stadt am Bonifatiustag (14. Mai) in einem Netzzug 802 Lachse gefangen hat.

<sup>3</sup> Angaben über das Geschlecht der „Jakobslachse“ werden nicht gemacht.

Tabelle 22. Monatliche Lachsfänge in der Weser in Prozenten des Gesamtfanges der Jahre 1894—1911.  
(Geändert nach Nordquist 1924)

	1894	1895	1896	1897	1898	1899	1900	1901	1902	1903	1904	1905	1906	1907	1910	1911	Durchschnitt
I	1,3	0,6	0,8	—	0,2	1,0	0,1	—	0,1	0,7	0,06	—	—	—	—	—	0,30
II	9,2	0,1	5,3	0,2	0,4	6,4	0,3	—	0,2	3,0	0,03	—	0,2	0,1	—	—	1,21
III	15,1	2,5	15,1	8,9	0,7	6,4	3,3	2,5	1,1	3,3	2,7	0,3	0,3	1,7	—	—	3,99
IV	11,1	9,5	16,5	6,2	2,2	9,6	2,6	5,5	1,3	3,0	3,3	0,3	1,9	2,1	0,07	0,26	4,71
V	8,7	7,1	17,9	2,8	4,0	14,2	4,7	9,3	3,4	6,8	5,2	3,0	4,0	2,95	1,7	8,9	6,55
VI	7,7	14,8	15,2	11,2	16,4	18,4	6,0	15,5	12,7	16,2	11,6	7,3	10,8	8,4	7,0	25,7	12,8
VII	16,7	35,1	15,2	40,7	49,3	23,6	17,5	25,6	39,0	23,6	12,6	44,2	31,0	39,2	15,5	25,2	28,00
VIII	23,7	20,1	7,7	17,2	12,0	6,2	43,8	24,0	30,7	34,0	25,9	22,4	28,4	26,5	37,9	22,4	23,93
IX	2,6	0,4	1,5	2,3	0,4	1,0	1,3	2,8	2,0	2,6	6,4	6,0	1,6	1,6	13,4	6,95	3,3
X	0,6	—	0,3	0,7	1,3	1,3	1,9	0,6	8,6	1,3	2,6	9,4	—	—	—	—	1,82
XI	2,7	10,3	3,3	7,0	9,3	10,0	16,6	11,8	—	3,9	23,5	6,3	21,8	17,4	24,4	10,6	9,52
XII	1,0	2,1	1,3	2,8	3,9	1,9	1,9	2,3	0,7	1,7	6,1	0,8	—	—	—	—	2,34
Gesamtfang	10004	6501	5958	3252	3858	3061	3976	3203	5721	3636	3322	5016	4457	4067	2824	1525	
Gesamtfang v. Grilse	2031	440	764	1025	616	394	1755	903	1515	726	1616	1575	1428	261	333	180	

Tabelle 23. Prozente der Jakobslachse am Gesamtlachsfang in der Weser in den Jahren 1894—1911.  
(Errechnet nach Nordquist 1924)

	1894	1895	1896	1897	1898	1899	1900	1901	1902	1903	1904	1905	1906	1907	1910	1911
I	—	0,02	0,05	—	—	0,07	—	—	—	0,10	—	—	—	—	—	—
II	—	0,02	0,19	—	0,07	0,03	—	—	—	0,38	—	—	—	—	—	—
III	0,10	0,05	0,53	—	0,12	0,22	0,12	0,16	0,02	0,11	—	—	—	—	—	—
IV	0,14	0,32	2,01	0,06	0,24	0,20	0,25	0,03	0,12	0,14	—	—	—	—	—	—
V	0,17	0,41	1,19	0,12	0,52	0,62	0,60	0,34	0,36	0,57	0,15	0,16	0,18	—	—	0,07
VI	0,04	0,41	0,63	1,41	1,09	1,17	1,02	0,60	0,80	1,21	0,18	0,62	0,04	0,07	0,01	1,58
VII	6,70	2,88	4,45	16,18	6,28	3,92	7,28	9,00	9,46	2,60	3,50	14,40	7,85	1,30	1,73	2,88
VIII	10,70	2,17	2,96	9,11	4,56	2,34	25,46	12,31	12,77	12,30	18,84	8,75	13,55	3,16	4,95	2,35
IX	1,00	0,05	0,76	1,29	0,21	0,63	0,99	1,80	0,08	0,94	3,82	2,08	0,94	0,20	1,70	1,05
X	0,10	—	0,09	0,41	0,13	0,43	1,05	0,13	2,02	0,74	16,26	4,90	7,93	1,58	3,08	1,77
XI	1,04	0,34	0,99	2,14	2,31	2,35	6,18	4,17	—	—	—	—	—	—	—	—
XII	0,31	0,09	0,27	0,59	0,68	0,89	1,21	1,22	0,19	0,91	3,27	—	—	—	—	—
Summe	20,30	6,76	14,12	31,31	16,21	12,87	44,16	29,76	25,82	20,17	48,00	31,49	31,64	6,98	11,78	11,80

ber fällt. Das Verhältnis von „Jakobslachsen“ zu größeren ist in den verschiedenen Jahren außerordentlich, von 6,98 vH bis zu 48,45 vH, schwankend.

Über den Zug der Lachse in der *Elbe* sind wir durch FRITSCH näher unterrichtet, nachdem schon 1679 BALBIN einige Angaben darüber gemacht hat<sup>1</sup>. FRITSCH unterscheidet drei, besser sagen wir vier Züge. Schon im Januar, in warmen Wintern sogar noch früher, um Weihnachten herum, beginnen große, 10—15 kg schwere, silberweiße Salme — meist Weibchen — in die Mündung einzudringen. Ihre Hauptzugszeit fällt von Februar bis Mai. Sie gehen zunächst nur in den Unter- und Mittellauf, wo sie sich an bestimmten Stellen einlagern, den Eisgang und das Frühjahrshochwasser über sich hinwegströmen lassen, um nach dem Ablauf derselben weiter bergwärts zu wandern. In böhmischen Gewässern treffen wir sie bereits im Februar in der Nähe von Leitmeritz, wo sie sich dann längere Zeit aufhalten und erst später in die Elbe und in die Moldau weiterziehen; in Elbsteinitz sind sie Anfang Mai, in Opatovic im Juni, in Kostelec im September und bei Senftenberg und Cihak im Oktober. Im Moldau-Wattawa-Gebiet wird der Aufstieg aus folgenden Daten ersichtlich: bei Prag im März, bei Horazdowic im April, bei Schüttenhofen, Langendorf im Juni und Juli, und in der oberen Moldau im Oktober. Der Zeitpunkt ihres Erscheinens ist etwas abhängig von der Witterung; besonders soll die Länge und Stärke des Winters ihn beeinflussen.

Der zweite Zug besteht aus kleineren, 4—6 kg schweren Tieren, die nicht so einheitlich silberig, sondern mehr bunt gefärbt sind. Auch ist ihr Fleisch nicht so schön rot und fett wie das der „Wintersalme“. Diese Lachse passieren Hamburg von Ende April bis Mai, sind Mitte Mai in Sachsen und treffen in der oberen Elbe Ende Mai bis Juni ein, wo sie sich ebenfalls an tieferen Stellen einlagern, um erst kurz vor der Laichzeit zu den Laichplätzen zu wandern.

Nach diesem Zug erscheinen in den böhmischen Gewässern die Bartholomäuslachse, die ausschließlich „halbwüchsige Männchen“ sind und deren Menge in verschiedenen Jahren stark schwankt.

Der vierte Zug, der in Böhmen erscheint, der Novemberzug, ist nicht einheitlich in seiner Zusammensetzung, sondern stellt eine Mischung aus Tieren des ersten und zweiten Zuges dar, die den Sommer über weiter stromabwärts gestanden hatten und erst im November weiter zogen. Ihr Fleisch ist blaß, und die Geschlechtsorgane sind schon weit entwickelt. Dazwischen werden wohl hin und wieder sogenannte „Volllachse“ gefangen, d. h. solche Exemplare, die noch unentwickelte Gonaden und fettes rotes Fleisch haben. Es sind vorzeitige „Wintersalme“,

<sup>1</sup> Ältere Überlieferungen wissen von solchen Lachsmengen zu berichten, daß z. B. 1432 die böhmische Elbe „die Fische kaum fassen konnte“.

die erst im nächsten Jahre laichen<sup>1</sup>. Nicht alle Elblachse gehen bis zu den böhmischen Gewässern, sondern zweigen (nach LEONHARDT hauptsächlich die spät einsteigenden) vorher z. B. in die Saale und andere Nebenflüsse ab. Im großen und ganzen ähnelt der Lachszug in der Elbe stark dem im Rhein, ist aber, was Stückzahl anbetrifft, geringer.

Statistische Angaben über den Lachsfang in der Elbe sind spärlich. Sie sind nach älteren Notizen von LEONHARDT, NITSCHKE und FRITSCH von NORDQUIST 1924 zusammengestellt und ich gebe sie in Tabelle 24 in gedrängter Form wieder.

Tabelle 24. Monatliche Durchschnittsfänge von Lachsen (Stück) in der Elbe. (Nach NORDQUIST 1924.)

Örtlichkeit	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Jahre
Altenwerder (Mündung) . . . . .	—	6	20	36	78	26	3	—	—	—	—	—	1878—1889
Sachsen. . . . .	—	5	41	49	21	5	2	2	—	3	8	3	1886—1900
Prag . . . . .	—	5	20	40	160	80	60	30	10	20	30	10	1886—1900

Der Lachsbestand der *Oder* scheint nach den Angaben von HOEK und TRYBOM in den vierziger Jahren des vorigen Jahrhunderts völlig ausgestorben gewesen zu sein. Einsetzungen haben hier etwas Wandel geschaffen. Früher stiegen die Lachse in der Oder bis zu den mährischen und schlesischen Quellflüssen hinauf. Seit Errichtung eines großen Wehres bei Breslau biegt der Lachszug hauptsächlich in das Warthe- und Netzegebiet ein, wo 6—15 kg schwere Lachse gefangen werden. Der Einstieg in die Mündung der Oder erfolgt relativ spät, und im Unterlauf sieht man den Hauptlachszug nicht vor August und September. Nach den wenigen vorliegenden Angaben scheint ein Hauptlaichgebiet des Oderlaches heute noch in der Gyddow zu sein. Doch ist nicht ganz sicher, ob es sich bei diesen Fischen um Lachse oder um Meerforellen handelt, oder wie weit dort beide vorkommen.

Von den kleineren Flüssen der westlichen Ostsee sind wir am besten über die *Persante* (Pommern) und die *Gudena* in Jütland durch die Tätigkeit der Lachskommission der Internationalen Meeresforschung unterrichtet. Leider sind aber in den Berichten von HENKING (1913, 1916) Lachs und Meerforelle zusammengeworfen — angeblich der Schwierigkeit halber, sie voneinander zu unterscheiden — und deshalb sind diese Angaben mehr oder weniger unbrauchbar.

In der *Persante* erfolgt der Aufstieg gewöhnlich von März bis Dezember — ,voran die kleineren, etwa bis zum Juli, und dann bis De-

<sup>1</sup> FRITSCH hält es für möglich, daß diese Wintersalme Nachkommen von Lachsbrut sind, die in den siebziger Jahren aus dem Rhein in die Elbe eingesetzt war. Ich glaube, diese Annahme braucht nicht gemacht zu werden, da wir ja in mehreren anderen Flüssen auch solche bereits im Herbst aufsteigende Wintersalme kennen.

zember vorherrschend größere Fische mit dem Maximum des Durchschnittsgewichtes im August und Oktober“ (HENKING 1916)<sup>1</sup>.

In der Gudenå (Jütland) unterscheiden JOHANSEN und LÖFTING „Sommerlachse“, die von Mai bis Dezember, und „Wintersalme“, die von Dezember bis April aufsteigen — mit einem ausgesprochenen Maximum im Juni — und Grilse, die vereinzelt schon im Juni kommen, deren Hauptaufstieg aber in den Juli fällt, und von denen nach August nur noch vereinzelte Nachzügler beobachtet werden. Der Größe und dem Alter nach gliedert sich der ganze Bestand in:

Tabelle 25. Kategorien und Meeraufenthalt der Gudenå-Lachse (nach JOHANSEN und LÖFTING).

Grilse . . . . .	1—1 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> Jahre im Meere
Mittlere Sommerlachse . . .	1 <sup>3</sup> / <sub>4</sub> —2 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> Jahre im Meere
Große Winterlachse . . . . .	2 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> —3 Jahre im Meere
Große Sommerlachse . . . . .	3—3 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> Jahre im Meere
Große Wintersalme . . . . .	4 Jahre im Meere (nur 1 Exemplar untersucht!)

Unsere Kenntnis über den Lachszug in der *Weichsel* verdanken wir hauptsächlich etwas zurückliegenden Angaben von SELIGO und einigen polnischen Veröffentlichungen der letzten Jahre (BLAZEJOWSKY und KULMATYCKI, DIXON, LUBECKI, SCHECHTEL)<sup>2</sup>. Für die Jahre 1894—1911 verteilen sich nach Angaben von SELIGO, die NORDQUIST 1924 zusammengestellt hat, die monatlichen Fänge in der unteren Weichsel nach nebenstehender, von mir etwas abgeänderter Tabelle 26.

Wir sehen daraus, daß der Einstieg der Lachse in die Weichsel spät im Herbst und im Winter erfolgt. Nahezu 90 vH der gesamten Fänge fallen in die drei letzten Monate des Jahres. Die Mehrzahl der Lachse ist 60—90 cm lang<sup>3</sup> und 3—5 kg schwer; ihre Geschlechtsorgane sind nur wenig entwickelt. Manchmal kommen auch kleinere, 1—2 kg schwere Exemplare vor; so stecken z. B. in den 301 Stück vom Dezember 1905 rund 100 solcher kleiner Fische. Altersbestimmungen von letzteren liegen nicht vor, doch dürfte es sich hier um Grilse handeln. Größere Exemplare von 79—96 cm aus dem

<sup>1</sup> Leider liegen über die anderen deutschen Ostseeflüsse Passarge, Rheda, Pregel usw. keine oder nur spärliche Angaben vor.

<sup>2</sup> Wie so oft im Ostseegebiet scheint auch hier manchmal Lachs und Meerforelle durcheinander geworfen zu sein. Während LUBECKI und DIXON behaupten, daß der im Dunajec laichende Weichsellachs nicht *Salmo salar*, sondern Meerforelle *Salmo trutta* sei, kommen dort nach SCHECHTEL beide Arten vor, bzw. er sieht in ihnen zwei Varietäten von *Salmo salar*. Ich möchte jedoch annehmen, daß die ersten Autoren recht haben, da Dunajelachse, die in der Fischzucht der Biologischen Anstalt in Bromberg erbrütet wurden, sich in nichts von jungen Bachforellen unterschieden, während Brut, die aus Eiern von finnischen Lachsen (aus dem Flusse Ijo) stammten, deutlich von jenen zu unterscheiden waren.

<sup>3</sup> Die größten Exemplare werden aus dem Dunajec (80—106 cm) und aus der Brahe (120 cm) gemeldet.

Tabelle 26. Monatliche Lachsfänge (Stück) in der Weichsel.  
(Nach SELIGO aus NORDQUIST 1924.)

Jahr	Monat											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
1904	—	—	4	5	6	—	I	2	3	62	134	118
1905	—	—	3	7	I	—	—	2	4	33	119	301
1906	—	3	I	3	I	I	—	2	8	27	118	96
1907	—	—	4	5	I	—	2	—	I	8	76	172
1908	5	I	6	9	15	9	4	6	5	34	116	96
1909	13	—	I	5	7	—	I	2	8	20	74	52
1910	47	5	6	3	I	—	—	8	7	23	116	124
1911	23	2	I	7	5	—	—	—	2	19	122	38
1912	—	2	—	—	2	—	—	—	—	26	90	76
1913	10	—	—	—	—	2	3	—	3	126	132	82
1914	8	3	I	I	—	—	II	5	21	68	178	183
Gesamtfang:	106	16	27	45	39	12	22	27	62	446	1275	1338
Mittel:	9,6	1,5	2,5	4,1	3,5	1,1	2	2,5	5,6	40,5	115,9	121
vH:	3,1	0,5	0,9	1,3	1,1	0,4	0,6	0,9	1,8	13	37,3	39,2

November sind  $4\frac{1}{2}$  Jahre alt, wovon  $2\frac{1}{2}$  Jahre auf den Süßwasser-aufenthalt kommen (NORDQUIST 1924).

Der Aufstieg der Weichsellachse scheint stetig während der Wintermonate, selbst unter dem Eis zu erfolgen. So fällt auch im Mittellauf (von Thorn bis Sandomir) die Hauptausbeute in die Wintermonate. In Krakau erscheinen die ersten Lachse im Februar, die Hauptmenge im März. Sie haben also zu der 1000 km langen Wanderstrecke 5 Monate gebraucht.

Im Gebiete der oberen Weichsel und des Dunajec können nach den polnischen Autoren das ganze Jahr über Lachse gefangen werden, darunter bis zu 106 cm lange Exemplare. In Neu-Sandec ist der Lachs am häufigsten im Mai und Juni, später zieht er den höher gelegenen Laichplätzen zu. Die Grenze der Bergwanderung hängt anscheinend weitgehend vom Wasserstand ab. Früher gingen sie (nach LINDES 1880) bis zum Fuß der Hohen Tatra.

Der bekannteste Laichfluß im deutschen Ostseegebiet war in früherer Zeit die *Memel*. Beim Austritt aus dem Kurischen Haff wurden in dem Flußarm Skirwieth zu Anfang des 19. Jahrhunderts Massenfänge von 1000 Stück pro Tag gemacht, und v. SIEBOLD berichtet noch 1860, daß dort von Mai bis Oktober 3500 Fische gefangen wurden, von denen der größte 47 kg wog. Heute wird nach KLOCK der Skierwieth infolge von Verunreinigung nicht mehr oder nur selten von Lachsen befahren. Die ersten Lachse erscheinen in der Memel im Mai, der Hauptzug aus der Danziger Bucht erfolgt im Juli, zu welcher Zeit sich auch die aufsteigenden Lachse in der Rheda beobachten lassen.

Aus den sich über mehrere Jahre erstreckenden Statistiken des West- und Ostpreußischen Fischerei-Vereins über den Wert<sup>1</sup> des Lachsfanges

<sup>1</sup> Die Statistik enthält leider nur den Verkaufswert der gefangenen Lachse, nichts über Stückzahl und Einzelgewicht.





Wintersalme mit noch unentwickelten Gonaden befinden. Die Männchen kommen etwas eher als die Weibchen. Die Laichbetten der Fische sind kurz unterhalb der Narovafälle. Das Durchschnittsgewicht der Narovlachse, die vereinzelt — wie der Aufstieg der Wintersalme beweist — das ganze Jahr über im Fluß angetroffen werden können, ist 13 kg.

Der gleiche Autor macht auch Angaben über den Lachsaufstieg am *Kegel* (Mündung desselben westlich von Reval). Hier beginnt er nach dem 25. August und erreicht seinen Höhepunkt am 15. Oktober. Das Durchschnittsgewicht der Kegellachse ist 11 kg; die Laichzeit fällt in die letzten Tage des Oktober und am 8. November sollen diejenigen Fische, die zum Meer zurückkehren, bereits abgewandert sein.

Die Flüsse des *Bottnischen Meerbusens*, der *Kumo*, *Ijo*, *Kemi*, *Torneå* (*Torneåelv*), *Dalelv* und *Angermanelv*, sind gute Lachsflüsse.

Der Lachsaufstieg in diesen Flüssen wurde besonders von NORDQUIST näher studiert.

Der Lachsfang ist hier zum Teil sehr bedeutend, so z. B. werden in dem 410 km langen *Kemifluß* jährlich rund 20000 Lachse erbeutet. Die Zusammensetzung des aufsteigenden Lachsbestandes, als auch die Verteilung des Aufstieges auf die 3 Sommermonate wird durch die Tabelle 27, die ich nach Angaben von NORDQUIST zusammengestellt habe, beleuchtet.

Besonders prägnant und kurz ist der Aufstieg der Lachse im *Ijo*, wo er meist mit dem 31. Mai beginnt und schon am 3. und 4. Juni sein Maximum erreicht, dann bis zum 22. Juni langsam absinkt, um während des Mittsommers wieder etwas anzusteigen und mit dem 6. August zu enden. So verteilen sich die Fänge für 1896—1912, insgesamt 13296 Stück wie folgt:

Tabelle 28. Verteilung des Lachsanstieges im Ijo  
(nach NORDQUIST).

Im Mai . . . . .	5,8 vH des Gesamtumfanges
„ Juni . . . . .	63,4 „ „ „
„ Juli . . . . .	28,6 „ „ „
„ August . . . . .	2,2 „ „ „

wobei nur zu beachten ist, daß vor dem 31. Mai aufsteigende Salme nicht erfaßt werden, weil wegen Holzflößerei erst nach dieser Zeit die Netze aufgestellt werden.

Der *Uleå* kommt aus dem 984 qkm großen Uleå-See. Nur ein ganz kleiner Teil der aufsteigenden Lachse geht über diesen hinaus in die oberen Nebenflüsse bis zu 220 km vom Meer entfernt. Seit 1869 wurden in zwei Fangstationen gesonderte Aufschreibungen der Fische von über und unter 4 kg gemacht. Es wurden dort in den Jahren 1872—1901 83412 Lachse über und 25572 Lachse unter 4 Pfund (Grilse) gefangen. Auf Juli fallen insgesamt 71,4 vH des Gesamtfanges. Einzelheiten betreffend des Aufstieges sind aus der von NORDQUIST mitgeteilten Fang-

Tabelle 29. Verteilung der Lachsfänge im Uleß und Durchschnittsgewichte in kg (D.G.) der Lachse und Grilse  
(geändert nach Nordquist 1924).

Jahr	1892			1893			1894			1895			1896						
	Lachse vH	D.G.	Grilse vH	Lachse vH	D.H.	Grilse vH	Lachse vH	D.G.	Grilse vH	Lachse vH	D.G.	Grilse vH	Lachse vH	D.G.	Grilse vH	D.G.			
VI	7,6	11,1	—	3,7	11,4	—	27,3	11,2	0,2	3,9	18,6	12,4	0,07	3,9	11,9	11,5	0,05	3,3	
VII	49,7	10,9	5,7	60,8	10,5	4	44,6	10,1	5,9	3,1	21,2	10,3	22,2	2,6	32,6	9,6	10,2	1,9	
VIII	7,8	12	28,6	2,1	9,8	12,6	6,6	9,9	15,3	1,7	9,3	8,2	28,1	3	5,2	8,7	39,5	2,1	
Gesamt vH	65,1	11	34,3	2,5	83,5	10,4	78,5	10,5	21,4	2,1	49,1	10,7	50,4	2,8	49,7	9,9	49,8	2,1	
Gesamt- stückzahl	3835			4367			4005			5432			5359						
Jahr	1897			1898			1899			1900			1901						
Monat	Lachse vH	D.G.	Grilse vH	Lachse vH	D.G.	Grilse vH	Lachse vH	D.G.	Grilse vH	Lachse vH	D.G.	Grilse vH	Lachse vH	D.G.	Grilse vH	Lachse vH	D.G.	Grilse vH	D.G.
VI	19,4	11,8	0,08	3,3	16,7	0,01	5,5	11,3	—	—	18,1	11,4	0,009	3,5	24,3	12,7	0,01	3,5	
VII	52,3	10,9	6,3	3,4	47	9,3	73,2	10	1,7	2,3	72	10,9	0,4	3,4	56,7	11,9	3,7	2,3	
VIII	4,7	9,7	17	2,5	6,8	8,4	9,5	8,7	9,8	2,9	3,7	9,8	5,7	1,8	6,2	10,4	9,3	1,8	
Gesamt vH	76,4	11	23,4	2,7	70,5	9,6	88,2	9,9	11,5	2,4	93,8	6,1	10,8	1,9	87,2	12	13	1,9	
Gesamt- stückzahl	3621			2185			987			1465			984						

statistik von 1892—1901 (Tabelle 29) zu ersehen, in der ich die prozentuale Verteilung von Lachsen und Grilsen in den verschiedenen Monaten berechnet habe.

Besonders auffallend sind bei diesen Fängen die sehr starken Schwankungen im Bestand der Grilse, die von 10,8 vH bis 51 vH schwanken können.

Die verschiedenen Seen, die der *Kumo* durchfließt, werden selten von Lachsen besucht. Ihr Hauptzug fällt im Unterlauf wieder in die erste Hälfte von Juli.

Der *Kymme* kommt ebenfalls aus einem weit verbreiteten System von Seen und mündet in verschiedenen Armen. Wasserfälle verhindern die Lachse, höher als 35 km bergwärts zu wandern. Für Mitte Juni bis Mitte Juli steigt in diesem Fluß die Fangkurve für Lachse langsam an, fällt allmählich bis Anfang August, um dann, wenn die Grilse erscheinen, eine zweite kleine Erhöhung zu zeigen; dann sinkt sie von Mitte August stetig ab, und am 15. September hört der Lachsfang auf.

In dem 360 km langen *Torneå* (*Torneåelv* — Grenzfluß zwischen Schweden und Finnland) steigen die Lachse recht hoch hinauf, besonders in dem Nebenfluß *Muonielv* bis zu 390 km. Die Fangzeit ist hier ebenfalls ziemlich eng begrenzt. Sie beginnt Mitte Juni, erreicht um den 12. Juli ihren Höhepunkt, sinkt rasch bis zum 21. Juli und hat Anfangs August ihr Ende.

Es werden im Durchschnitt erbeutet:

Im Juni . . . . .	24,7 vH	des	Gesamtfanges
„ Juli . . . . .	74,0	„	„
„ August . . . . .	1,3	„	„

Die Durchschnittsgrößen der *Torneå*lachse schwanken nach Kontrollfängen der Fangstation *Sumisaari* von 5,6—10,3 kg. Auf die verschiedenen Monate verteilen sie sich nach Tabelle 30, aus der ersichtlich ist, daß sie gegen Ende zu kleiner werden.

Tabelle 30. Durchschnittsgewichte der *Torneå*lachse.

Jahr	Durchschnittsgewicht in kg		
	Juni	Juli	August
1898	7,1	7,8	6,2
1899	6,2	6,9	—
1900	9	10	7
1901	11,7	11,2	7,8
1902	10,3	8	5,6

Der größte schwedische Fluß, der in den Bottnischen Meerbusen fließt, ist der *Dalelv* (455 km lang, aber nur 175 km für Lachse passierbar). Er wird von allen Flüssen des nordöstlichen Ostseebeckens am frühesten von Lachsen besucht, manchmal schon Anfangs Mai, wenn auch erst nach dem 20. Mai stärker. Anfangs Juni werden in ihm die

meisten Lachse erbeutet, nach dem 20. Juli steigen nur noch vereinzelt Exemplare auf, und die kommerzielle Fischerei hat ihr Ende erreicht. So verteilt sich die Ausbeute einer Fangstation (Stolpoiken) in den Jahren 1892—1893 wie folgt:

Tabelle 31. Verteilung der Lachsfänge im Dalelv.

Zeit	Gesamtfang	
	Stück	vH
vor dem 31. Mai . . . .	553	4,1
31. Mai bis 30. Juni . . .	11187	82,7
nach dem 1. Juli . . . .	1784	13,2

Im Herbst scheinen dann nach TRYBOM (1893) in wechselnder Menge Wintersalme (Clean Salmon) einzusteigen, die erst im nächsten Jahr laichen; aber auch vereinzelt laichreife Exemplare dringen noch in den Fluß ein, wie die Beobachtungen verschiedener, in Meeresnähe gelegenen Lachszuchtanstalten beweisen.

Ähnlich liegen die Verhältnisse im *Angermanelv*.

Zusammenfassend kann also für die Flüsse des Bottnischen Meerbusens gesagt werden, daß sich die Hauptmenge des Lachsfanges auf den Juni und Juli massiert, daß in wenigen Flüssen vereinzelt Lachse schon eher, auch schon vor Mai aufsteigen, und daß wenige Exemplare, die spät im Herbst als „Wintersalme“ in die Flüsse kommen, sich bis zum nächsten Jahr dort aufhalten.

In allen finnischen und ostschwedischen Flüssen ist die Menge der aufsteigenden Fische neben anderen Faktoren anscheinend stark von der jeweiligen Wasserführung der Flüsse abhängig (WOLLBAECK und NORDQUIST) und am stärksten bei mäßiger Hochwasserführung.

Die größten Lachse von 11—13 kg sind 3 Jahre im Meer gewesen, die Grilse von  $2\frac{1}{2}$ —4 kg 1 Jahr.

Die nach *Südwesten* fließenden *schwedischen Flüsse Helgeå* und *Mörumså* zeigen etwas andere Verhältnisse. Der Helgeåfluß mündet in der Nähe von Kristianstad, er kann nur auf 35 km von Lachsen benutzt werden. Er ist der einzige schwedische Fluß, in dem die Lachse 15 bis 16 kg schwer, im Winter aufsteigen, wengleich auch ihre Zahl zu dieser Zeit unbedeutend ist (Jahresmittel für 1903—1918 = 30 Stück!). Der Grund für den winterlichen Aufstieg scheint der zu sein, daß der Fluß sommers über durchweg sehr geringen Wasserstand zeigt.

In dem Mörumså ist der Fang nicht sehr groß. Die Lachse können hier nach LUNDBERG leicht 35 km, mit Schwierigkeiten bis zu 130 km, bis zum Åsenen-See aufsteigen, werden aber hauptsächlich in den ersten 10 km des Flußlaufes gefangen. Die beste Ausbeute fällt in die Monate Mai und Juni.

Die nach *Westen* mündenden *schwedischen Flüsse: Rönneu, Genevadså, Lagan, Nissan, Åtran, Viskan, Örskielv* und *Götaelv* sind meist

kurz, dennoch sind sie, wie z. B. der Lagan (121 km lang), in dem die Lachse nur 20 km aufsteigen können und wo der jährliche Fang 30000 kg = 7500 Lachse beträgt, sehr gute Lachsflüsse. Die meisten Lachse werden im Juli gefangen, ihre individuelle Größe ist zu Beginn der Fangsaison etwas höher und nimmt gegen Herbst zu ab. Ich gebe in Tabelle 32 für die Hauptfangmonate die Durchschnittsstückgewichte in Kilogramm für die Jahre 1889—1899:

Tabelle 32. Durchschnittsgewichte (in kg) der Lagan-Lachse.

Mai	Juni	Juli	August
5,20	5,09	3,75	2,96

Das Gesamtdurchschnittsgewicht in den einzelnen Jahren schwankt zwischen 3,63—4,39 kg.

Im Nissan (140 km lang, aber nur für 70 km für Lachse gangbar) verteilt sich der Fang unter Zugrundelegung der Durchschnitte der Jahre 1883—1902 wie folgt (Tabelle 33):

Tabelle 33. Verteilung der Lachsfänge im Nissan.

Monat:	März	April	Mai	Juni	Juli	August
Durchschnittsstückzahl:	0,5	12,7	49,8	71,5	526,5	195,5
vH des Gesamtfanges:	—	2,2	8,5	12,2	43,7	33,7
Durchschnittsgewicht:		4,77 kg	4,07 kg	2,92 kg	2,07 kg	2,05 kg

Für den Ätranfluß (190 km lang, für 32 km für Lachse gangbar) ergaben sich für die Jahre 1888—1902 folgende Daten (Tabelle 34):

Tabelle 34. Verteilung der Lachsfänge im Ätran.

Monat:	März	April	Mai	Juni	Juli	August
Durchschnittsstückzahl:	0,3	71,1	201,2	292,4	524,9	455,1
vH des Gesamtfanges:	0,3	4,6	13	18,9	34	29,5
Durchschnittsgewicht:	6,23 kg	4,90 kg	4,77 kg	3,90 kg	2,61 kg	2,90 kg

Der Viskan ist 139 km lang, wovon 47 km von Lachsen befahren werden. Die Verteilung der Fänge zeigt Tabelle 35, die ich nach den Angaben von TRYBOM und NORDQUIST errechnete.

Auf den Laichplätzen, auch den in der Nähe des Meeres gelegenen, ist der Fang ab 7. September spärlich, am besten Mitte Oktober.

In den meisten anderen Flüssen, z. B. in der *Emå*, werden im Frühjahr große Fische über 5 kg gefangen, im Spätsommer kommen dann

Tabelle 35. Verteilung der Lachsfänge im Viskan.

Monat:	März	April	Mai	Juni	Juli	August
Durchschnitts- stückzahl:	9	48,6	62,2	74	135,2	155,3
vH des Gesamt- fanges:	1,89	10,01	12,83	15,18	28,08	32
Durchschnitts- gewicht:	5,08 kg	5,30 kg	5,78 kg	5,48 kg	4,59 kg	3,93 kg

1,5—4 kg schwere Exemplare, meist Männchen, die nach ALM 1<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Jahre im Meere lebten, also als Grilse zu bezeichnen sind.

In *Norwegen* besuchen die Lachse Flüsse mit und ohne Schmelzwasser; in die südlichen Flüsse dringen sie stärker ein als in die nördlichen. Der Hauptaufstieg fällt in den meisten norwegischen Flüssen, besonders in denen, die nach Westen münden, in den Juni und Juli, in einigen, z. B. in *Glomma* und *Syra*, in den August; in wenigen, z. B. im *Nidelv*, beginnt er schon im Mai. Im letzteren steigen nach DANNEVIG drei Größenklassen auf, deren Gewicht, Länge und Meeraufenthalt aus folgender Tabelle 36 ersichtlich ist.

Tabelle 36. Meeraufenthalt, Länge und Gewicht der Nidelvlachse (Nach DANNEVIG).

Jahre im Meer	Länge	Gewicht
1 Winter	48—66 cm	0,7—2,0 kg
2 „	60—88 „	2,0—6,6 „
3 „	75—110 „	3,0—17,5 „

In den übrigen Flüssen verteilen sich die Lachsbestände auf folgende Größenklassen<sup>1</sup>:

Grilse: von 1,6—2 kg (im Norden sind diese selten),

Sommerlachse: 4—6 kg

Wintersalme: 8—11 kg, die 1, 2 oder 3 Jahre im Meere zugebracht haben, wie aus Tabelle 37 hervorgeht.

Tabelle 37. Meeraufenthalt und Gewichte norwegischer Lachse.

Örtlichkeit	Durchschnittsgewicht in kg für erstmalig aufsteigende Lachse nach:					
	1 Jahr		2 Jahren		3 Jahren	
	Meeraufenthalt					
	1908	1909	1908	1909	1908	1909
Christiansand .	1,65	1,71	3,97	4,1	11,16	8,84
Moltnen . . . .	1,79	1,95	5,09	4,91	10,59	10,08
Akla . . . . .	1,81	—	5,9	—	10,5	—
Ost-Finmarken	2,05	—	4,91	4,42	9,62	7,99

<sup>1</sup> Leider sind die ausgedehnten Statistiken von LANDMARK (1888), die auch NORDQUIST seinen Ausführungen zugrunde legt, insofern nicht ganz zuverlässig, als in ihnen wiederum Meerforellen mit Lachsen gemischt sind.

Der Prozentsatz alter Fische ist nur gering; die verschiedenen Altersklassen verteilen sich folgendermaßen:

Tabelle 38. Prozentuale Verteilung norwegischer Lachse nach der Dauer ihres Meeraufenthaltes.

Jahr	Örtlichkeit	vH Fische, die aufstiegen nach					
		1	2	3	4	5	6
		Wintern Seeaufenthalt					
1908	Christiansand.	36,8	56,7	7,4	0,5	—	—
	Trondhagen	9,3	63,4	20,9	0,4	—	—
	Ost-Finmarken	17,9	23,7	55,1	3,4	—	—
1909		38,2	55,2	6,2	0,3	—	0,1
		24,0	44,7	31,5	2,7	1,1	—
		—	9,2	82,4	7,4	1,8	—

Die Zusammensetzung der Schwärme kann also in den verschiedenen Flüssen doch recht verschieden sein, besonders der Bestand an Grilsen (unter 3 kg) schwankt stark. In einigen Bezirken (Buskerud und Jarlsberg) sind sie recht selten, in anderen sehr häufig, z. B. in den Distrikten: Christiansand, Mandal, Jaederen, Dalene, Nord-Hordland, Söndmör, Senjen und Tromsö. Im Süden z. B. in der Umgegend von Trondhjem steigen die ersten Grilse um den 24. Juni auf, weiter nördlich immer später und schließlich nicht vor Ende Juli. Wo diese Größenklasse einen beträchtlichen Anteil des Gesamtfanges ausmacht, findet der Hauptfang erst spät statt.

Große Winterlachse mit noch unentwickelten Gonaden steigen nur in vereinzelt Flüssen im Herbst und im Winter auf.

In den norwegischen Flüssen, die nach Norden und in das Eismeer münden, sollen Winterlachse völlig fehlen, wohl deshalb, weil die Flüsse während des Winters zugefroren sind. Hier beginnt der Aufstieg, z. B. im *Tanafluß*, erst nach Aufbruch des Eises gegen Ende Mai. Im *Pasvik* ist die beste Fangsaison vom 15. Juli bis 15. August. Im *Neiden* zeigen sich die Fische etwas früher, bereits Anfang Mai. Überall fällt der Hauptaufstieg mit Hochwasserführung zusammen. Wir sehen hier somit weitgehende Ähnlichkeiten mit den Flüssen des nördlichen Bottnischen Meerbusens.

Über den Lachsaufstieg und -fang in den nach dem *Weißem Meer*<sup>1</sup> strömenden Flüssen des *europäischen Rußland* — *Dwina*, *Mesen*, *Petchora* — machen DANILEWSKY und VARPAHOVSKY einige Angaben, aus denen man schließen kann, daß hier die Verhältnisse bis zu einem gewissen Grad denen in der Weichsel ähneln.

Es steigen hier zunächst nach dem Aufbrechen des Eises Mitte Juni Lachse — meist Männchen — auf, deren Gonaden schon weit entwickelt sind. In den kleinen Flüssen (*Varsuga*, *Umba*, *Vyg* usw.) ist ihr Durch-

<sup>1</sup> Nach SMITT ist der Weiße Meer-Lachs eine Varietät: *Salmo salar brevipes*.

schnittsgewicht 2,9 kg. Die Russen nennen diese Lachse „Sakroika“. 2. Im Juli und Anfang August erscheinen hauptsächlich kleinere Männchen, 1,5—2 kg schwer, „Meschen“ oder „Tinda“ genannt, die nahezu reif sind. 3. Die Herbstlachse — „Osseni“ — steigen von Mitte August bis zu Beginn des Eisganges auf. Sie bestehen aus Männchen und Weibchen, sind fett und groß und haben noch unentwickelte Gonaden. Sie entsprechen aller Wahrscheinlichkeit nach den Wintersalmen im Rhein und laichen erst im nächsten Jahr. Den Winter über lagern sich diese Fische in den Fluß ein und wandern erst nach dem Eisgang im nächsten Frühjahr weiter. Sie gehen zum Laichen bis zu den oberen Regionen der Flüsse, während die beiden ersten Gruppen mehr mit Stromschnellen nahe dem Meer vorlieb nehmen. Auch unter dem Eise werden in der Varsuga und in der Umba (Halbinsel Kola) im November und Dezember „Osseni“ gefangen. In den oben genannten größeren Flüssen wandern anscheinend ausschließlich diese Herbstlachse auf. Nur VARPAHOVSKY erwähnt im Mesen daneben noch von Juni bis Mitte August 3,7 kg schwere Sommerlachse. Der Aufstieg der großen Herbstlachse (6,4 kg schwer) fällt hier von Mitte August bis Anfang Oktober. In der Petchora beginnt ihr Aufstieg Mitte August.

Auf Grund von Schuppenstudien von Lachsen in vier verschiedenen Flüssen *Islands: Eilidä, Öljusa, Hvita* in Bargarfjord und *Haffjorðara* stellt DAHL 1913 fest, daß dort die Lachse nach ein oder zwei Winter Seeaufenthalt in die Flüsse aufsteigen. Die Fänge (315 Exemplare) stammten alle aus der Zeit Juni bis August. Weitere Daten über Aufwanderungszeit fehlen.

Die Flüsse von *Großbritannien* und *Irland* sind im Verhältnis zu denen des Kontinents meist solche mit kurzem Lauf. Dennoch können wir auch dort „frühe und späte Lachsflüsse“ unterscheiden. In einige dringen das ganze Jahr über Lachse ein, in anderen beginnt der Aufstieg im Sommer, und in weiteren erst im Herbst. Nach Mc INTOSH steigt der Lachs im Frühjahr in solche Flüsse auf, die von großen Seen gespeist werden. So kommt z. B. der *Oikel* aus einem kleinen alpinen See in Schottland; der *Shin*, einer seiner Nebenflüsse, dagegen hat seinen Ursprung im Loch Shin, einem großen und tiefen See, der mit einer anderen Reihe großer und tiefer Seen in Verbindung steht. Die ersten im Frühjahr aufsteigenden Lachse gehen alle in den Shin. Leider fehlen Angaben über die Temperatur und den Sauerstoffgehalt des Wassers, es wären diese Daten besonders im Hinblick auf die Beobachtungen von WARD am Sockeye Salmon wichtig (vgl. S. 558ff.), wengleich CALDERWOOD am *Tweed* feststellte, daß dort das Erscheinen der Lachse auf den Laichplätzen nicht von den Wassertemperaturen abhängt. Nach verschiedenen Autoren steigen die Lachse in die größeren Flüsse Ostschottlands das ganze Jahr über, besonders von Frühjahr bis Herbst ein. Dagegen erfolgt der Aufstieg in die kleineren Wasserläufe nur im Sommer und Herbst.



Das Vordringen zu den Laichplätzen ist hauptsächlich abhängig von dem Wasserstand und gering bei normaler Wasserführung, anscheinend am stärksten bei mäßigem Hochwasser, wobei allerdings zu bedenken ist, daß starke Hochwasserführung die Beobachtung und den Fang verhindert.

ARCHER, PATON und DUNLOP nehmen an, daß die frühzeitig ankommenden Lachse bald weiter wandern und sich nicht lange im Unterlauf aufhalten. Sie stützen ihre Behauptungen aber nur auf die Größenverhältnisse der in der Mündung und im Oberlauf gefangenen Fische, und ihre Beweisführung erscheint mir nicht ganz stichhaltig.

Auffallend ist, daß in einigen Flüssen, z. B. im *Tay* und *Tweed*, im Gegensatz zu den Flüssen des Kontinents die größten Exemplare nicht im Sommer, sondern im Herbst aufsteigen. Im *Tay* beobachtete CALDERWOOD, daß Lachse mit völlig entwickelten Geschlechtsorganen und Hochzeitskleid spät im Herbst in den Fluß eindringen, eigentlich erst dann, wenn die Laichzeit bereits begonnen hat; diese Exemplare laichen kurz oberhalb der Brackwasserzone. Über eine ähnliche Beobachtung berichtet WILLIS BUND (1885) aus dem *Severn*, wo ein starker Aufstieg im Oktober und November und ein anderer noch stärkerer Ende Dezember und Januar stattfindet. Die Fische sind laichreif und vereinzelt steigen noch solche Ende Januar und Anfang Februar, also gegen Schluß der Laichzeit auf.

In Schottland vermeiden die aufsteigenden Lachse Schneeschmelzwasser, bzw. in „frühen Lachsflüssen“ haben sie schon mit dem Aufstieg begonnen, ehe die Schneeschmelze einsetzt; diese kann sogar eine rückläufige Bewegung gegen das Estuarium zu veranlassen<sup>1</sup>. Im *Tay* steigen die ersten Fische bis zum Loch *Tay* (90 km weit) auf, rasten dort und gehen erst im Mai weiter. Auch in anderen Flüssen (*Ness*, *Oich*, *Thurso*, *Naver*) werden Seen als Rastplätze gewählt. Wo der „run“ in einem Zug ohne Rast stattfindet, scheinen gleichmäßige Temperaturverhältnisse dafür die Ursache zu sein.

Allgemein gilt, besonders für Schottland, daß Flüsse mit kurzem Lauf keinen frühen „run“ haben; in mittelgroßen kann gelegentlich ein solcher auftreten und er ist die Regel im *Tay*, *Dee*, *Ness*, *Beaully*, *Brora*, *Helmsdale*, *Thurso* und *Naver*. Wenn z. B. der *Tweed* keine früh aufsteigenden Fische hat, so ist der Grund dafür die starke Befischung des Estuariums.

Im großen und ganzen kann man in den englischen, schottischen und irischen Flüssen drei Größenklassen von zeitlich aufeinander folgenden aufsteigen den Lachsen unterscheiden:

1. „Large Winter Salmon“ (9—15 kg),
2. Small Spring- and Summer Fish“ (5—6 kg) und
3. „Grilse“ (2—3 kg).

<sup>1</sup> Desgleichen in Irland: HOLT: Scient. Invest. Rep. f. 1901. 2, 195.

MALLOCH unterscheidet blanke Fische, die sich im Dezember im Flusse zeigen und im Minimum 16 Monate im Meer waren<sup>1</sup>. Sie sind zunächst 3 kg schwer; ihr Gewicht und ihre Größe nimmt bis Juni zu und erreicht dann mit 5—7 kg das Maximum. Die letzten waren 23 Monate in der See („small summer fish“), und die Menge dieser Fische ist in den einzelnen Jahren schwankend. Sie steigen rasch auf, gehen weit ins Binnenland und stärkere Hochwasser können sie wieder ein Stück flußabwärts tragen; sie laichen im November.

Ab Mitte Juli werden in den schottischen Flüssen große, 9—12 kg schwere, manchmal als „large summer fish“ bezeichnete Lachse gefangen, die bis in den Dezember hinein aufsteigen. Sie sind 2—4 Jahre in der See gewesen und auch sie laichen alle im gleichen Jahr, in dem sie aufsteigen.

Die „Grilse“, 0,7—4 kg schwer, waren im Minimum 14 Monate im Salzwasser und steigen, wenn man ganz England betrachtet, von April bis Dezember auf. Zuerst erscheinen die kleinsten Exemplare, später, zur Zeit des „Haupt-run“, der immer in die Sommermonate fällt, die größeren.

Schließlich kommen noch „the large clean Salmon“. Beginnend mit dem Oktober, fällt ihr Hauptaufstieg in die Winter- und Frühjahrsmonate; sie bleiben bis zur nächsten Laichperiode im Fluß. Diese Fische ziehen langsam, mit Unterbrechungen stromaufwärts, lagern sich gelegentlich in Seen und im Mittellauf ein und dringen erst kurz vor der Laichzeit zu den oberen Flußläufen vor. Die meisten sind 5, einige 6 Jahre alt und können bis zu 30 kg wiegen.

ESDAILE teilt die drei Größenklassen<sup>2</sup>, die MALLOCH unterscheidet, noch weiter auf. Sie unterscheidet:

Tabelle 39. Die verschiedenen Größenklassen und Aufstiegzeiten englischer Lachse. (Nach ESDAILE).

Kleine Frühjahrsfische . . .	steigen auf März bis August,
Große Frühjahrsfische . . .	„ „ Februar bis Juli,
Sehr große Frühjahrsfische	„ „ März bis Juli,
Grilse . . . . .	„ „ Mai bis Oktober,
Kleine Sommerfische . . .	„ „ Mai bis Oktober (November),
Große Sommerfische . . .	„ „ Mai bis August.

Der Fang dieser Größenklassen ist während der Gesamtzeit ihres Aufstieges nicht gleich. So wird der „große Frühjahrsfisch“ am häufigsten im März, der „kleine Frühjahrsfisch“ am stärksten von April bis Juni (in verschiedenen Jahren etwas schwankend) gefangen. Der „Sommerfisch“, der manchmal spärlich bereits im April, meist aber erst im Mai erscheint, ist am häufigsten von Juni bis August. Die Grilse zeigen ein Maximum im August.

<sup>1</sup> Diese Bestimmungen über die Länge des Seeaufenthaltes sind sehr korrekt, da sie an in Stormontfield markierten Smolts, die in den Tay zurückkehrten, gemacht wurden.

<sup>2</sup> Ihre Untersuchungen, sowie die von HUTTON, beziehen sich hauptsächlich auf die Lachse des Wye-Flusses.

Fast die gleiche Unterscheidung in verschiedene Größenklassen macht MENZIES. Er schlägt vor, die zuerst einsteigenden Fische „Small Winter Fish“ zu nennen, weil sie in die „frühen Lachsflüsse“ (Spey, Ness und Tay) schon im Herbst (Oktober) eindringen. Sie schließen sich hier direkt an die letzten Grilse an, und die Erstankommenden sind sogar meist kleiner als die letzten Grilse. Ihr Durchschnittsgewicht ist 3,8—4,3 kg (Extreme: 2,3 und 4,5 kg), ihre Länge 70—73 cm. Neben diesen kleinen kommen noch zwei andere Größenklassen vor, solche von 7,8—9 kg und 90—93 cm Länge und welche mit 13,5—18 kg Gewicht und 110 bis 115 cm Länge. Die kleinen Wintersalme waren 2, die großen 3 bzw. 4 Jahre im Meer. Vereinzelte Exemplare von 27 kg hatten schon einen 5jährigen Salzwasseraufenthalt hinter sich. Die Hauptmasse der Wintersalme steigt im Februar, März und April ein mit einem deutlichen Maximum Ende März. Nur wenige „droppers“ erscheinen noch im Mai.

Das Zahlenverhältnis der großen und kleinen Wintersalme wechselt in den einzelnen Flüssen; während z. B. im Spey nur 10 vH kleine Fische auftreten, kommen im Tay mehr kleine wie große vor. Besonders die großen Fische sind es, die sich hier, wie bereits erwähnt, in die verschiedenen Seen einlagern. In warmen Wintern gehen sie manchmal schon im Dezember in die Nebenflüsse; überhaupt richtet sich anscheinend das Wandertempo nach der Wassertemperatur und geht in Schneewasser langsamer oder stoppt vollkommen, Schnellen und Fällen werden dann nicht übersprungen.

Die Sommersalme sind nur durch genaue Schuppenuntersuchungen von den Wintersalmen zu unterscheiden; — sie haben einen mehr oder weniger beträchtlichen Sommerzuwachs, jedoch sind Übergänge vorhanden, wie ja auch die beiden Gruppen sich in ihrem Aufstieg etwas überkreuzen. Die Sommerlachse erscheinen im April in den Estuarien der Flüsse, ein stärkerer Aufstieg erfolgt jedoch erst im Mai. Auch sie lassen drei Alters- und Größengruppen unterscheiden, und die später ankommenden sind fetter und größer als die ersten, da sie direkt von den reichen Futtergründen aus aufsteigen. Die kleinen Sommerfische, 2,5—6 kg schwer und 77—80 cm lang, waren über 2 Jahre im Meer, die größeren 3 Jahre; sie wiegen 9—14,5 kg. Die allergrößten mit einem Durchschnittsgewicht von 18 kg sind nach 4—5jährigem Seeaufenthalt aufgestiegen.

Über den Aufstieg der Grilse lauten die Angaben von MENZIES wie die bereits erwähnten. Die Zusammensetzung nach Lachsen und Grilsen mag durch beifolgende Tabellen 40 und 41 erläutert werden, wovon leider die Angaben von RUSSEL auf je 1000 Exemplare beider Kategorien bezogen waren<sup>1</sup>, weshalb ich auch die anderen Angaben von MENZIES in dieser

<sup>1</sup> Angaben über den Gesamtfang im Tweed, woraus man den prozentualen Anteil der einzelnen verschiedenen Größenklassen hätte berechnen können, waren mir leider nicht zugänglich.

Tabelle 40. Prozentuale Verteilung des Lachsfanges in einigen englischen Flüssen auf die verschiedenen Monate (errechnet nach RUSSEL und MENZIES).

Monat	Tweed		Spey		Dee	
	Lachse	Grilse	Lachse	Grilse	Lachse	Grilse
Februar . . . . .	1,10	—	7,20	—	19,20	—
März . . . . .	2,80	—	5,15	—	14,90	—
April . . . . .	4,45	—	5,85	—	7,40	—
Mai . . . . .	6,40	0,05	8,55	—	5,65	0,50
Juni . . . . .	6,90	0,65	11,50	18,75	3,20	33,50
Juli . . . . .	11,65	18,55	10,35	30,15	0,65	15,70
August . . . . .	7,55	20,40	1,40	1,10	1,15	0,30
September . . . . .	5,65	7,70	—	—	—	—
Oktober . . . . .	6,65	4,65	—	—	—	—

Tabelle 41. Prozentuale Verteilung des Gesamtfanges auf die verschiedenen Monate im Dee 1921 (errechnet nach MENZIES).

Monat	Lachs		Grilse	
	vH	D. G.	vH	D. G.
Februar . . . . .	27,3	8,9	—	—
März . . . . .	17,4	9,0	—	—
April . . . . .	10,5	9,5	—	—
Mai . . . . .	8,2	10,4	0,3	2,8
Juni . . . . .	4,6	12,0	19,0	3,7
Juli . . . . .	1,3	14,8	9,5	3,8
August . . . . .	1,5	19,9	0,2	3,0
Gesamt:	70,8	9,7	29,0	3,7
Stückzahl:	6735		2721	

Weise umrechnete, um die drei Flüsse Tweed, Spey und Dee miteinander vergleichen zu können, obgleich man daraus nicht das absolute Verhältnis ersehen kann. Dieses ist aber ersichtlich aus dem Gesamtfang aus dem Dee im Jahre 1921. Selbstverständlich schwankt die Anzahl der Grilse in den verschiedenen Flüssen und in verschiedenen Jahren und ist z. B. im *Pentland-Firth*, Lachs:Grilse = 1:7—8 bis 1:12—13. Dort, wo die Grilse sehr zahlreich sind, findet entsprechend ihrem späten Aufsteigen der „Haupttrun“ des Gesamtlachsbestandes spät statt: z. B. im *Deveron* und *Aleness* im Juli und August, im *Ayr* im Oktober, im *Awe*-Distrikt aber schon im Mai, Juni und Juli. Daß der Aufstieg in den nördlichen Teilen Großbritanniens später stattfindet, geht auch aus den Marktaufschreibungen hervor. Es kommen die größten Lachse auf den Markt

in Irland . . im Juni und Juli,  
 „ England . „ Mai bis Anfang August,  
 „ Schottland „ Juli und August.

In den Flüssen der *Vereinigten Staaten von Nordamerika* steigt die Hauptmenge der Lachse im Frühjahr und Sommer auf (LYMAN). Nach

BEAN erscheinen die ersten Lachse im *Delaware* und *Hudson* im April, etwas später im *Merrimac* und im *Penobscot* sind sie am häufigsten im Juni und Juli, wie aus Tabelle 42 hervorgeht.

Tabelle 42. Lachsfangstatistik über den Merrimac und Penobscot von 1860—1873 (nach ATKINS).

A. = Anzahl, D. G. = Durchschnittsgewicht in kg.

Jahr	1860		1862		1863		1864		1865	
	A.	D. G.	A.	D. G.	A.	D. G.	A.	D. G.	A.	D. G.
IV	2	6,92	—	—	—	—	—	—	1	6,47
V	37	6,25	18	6,75	18	5,35	15	6,98	10	5,54
VI	107	5,35	97	5,45	96	4,64	77	4,98	106	5,09
VII	15	4,90	48	4,64	93	4,05	19	4,72	49	4,72
VIII	—	—	2	5,67	—	—	—	—	2	5,85
D. G.		5,54		5,45		4,41		5,45		5,04

Jahr	1866		1867		1868		1869		1870	
	A.	D. G.	A.	D. G.	A.	D. G.	A.	D. G.	A.	D. G.
IV	5	5,99	1	8,5	—	—	5	8,37	3	7,75
V	18	5,27	30	5,72	14	6,52	9	7,93	18	6,75
VI	104	6,00	226	4,98	155	5,57	88	5,45	122	6,12
VII	30	4,50	31	4,32	82	5,09	49	4,72	31	5,54
VIII	—	—	—	—	6	3,93	—	—	15	4,23
D. G.		4,95		5,13		5,45		5,4		5,62

Jahr	1871		1872		1873		Gesamt- fang	Durch- schnittsfang pro Jahr
	A.	D. G.	A.	D. G.	A.	D. G.		
IV	3	9,14	—	—	—	—	20	1,5
V	24	5,67	16	8,37	28	6,75	255	19,6
VI	75	5,90	135	5,85	270	6,14	1658	127,5
VII	16	5,90	68	5,54	151	5,13	676	52,0
VIII	—	—	—	—	—	—	25	1,9
D. G.		5,95		5,95		4,72		

Im *Narraquas* werden die meisten Lachse von Mai bis Mitte Juni im Unterlauf gefangen; in diesen Fluß dringen die Fische nur 10—12 km vor, da sie durch die Columbiafälle aufgehalten werden. Auch in den Flüssen von Maine fällt der Hauptzug in die Sommermonate. Ein eigentlicher Herbstzug ist nur im *Little Fall River*, einem kleinen Fluß in der Nähe des *Denny*, bekannt, wo kurz und während der Laichzeit Lachse in nahezu reifem oder völlig reifem Zustande aufsteigen, die dann nicht weit bergauf wandern.

In New Brunswick werden die Flüsse, die in die Fundy-Bucht entwässern, hauptsächlich gegen Ende Mai besucht; dagegen steigen die Lachse in die Flüsse, die in die St. Lorenzo-Bucht münden, nur selten

vor Juni ein. Im *Miramicki* erfolgt der Aufstieg von Juni bis Oktober (GOODE). In *Novia Scotia* erscheinen die ersten Lachse bereits ziemlich früh, schon Ende April, jedoch anscheinend in geringer Anzahl, denn die meisten Lachse werden hier im Juni und Juli gefangen.

Die Größe der Lachse ist in den verschiedenen Flüssen sehr verschieden, z. B. ist ihr Durchschnittsgewicht im *Merrimac* 7 kg, im *Connecticut* 20—42 kg. Ebenso schwankt die Zusammensetzung der Schwärme beträchtlich. Überall sollen die Weibchen zuerst kommen, dann mehr Männchen und zuletzt die Grilse. Diese werden im *Shubenacadia River* (*Novia Scotia*) von August ab erbeutet. Im *Miramicki* erscheinen die ersten Grilse um den 1. Juli, und von Mitte dieses Monats bis Ende August machen sie hier die Hauptmenge des Gesamtfanges aus; im extremen Fall kommen hier auf einen Lachs fünf Grilse. In anderen Flüssen, z. B. im *Nipissiquit* (hier erscheint die Hauptmenge der Jakobslachse vom 25. Juli bis zum 1. September), im *Restigouche* und *St. John* werden in manchen Jahren dreimal so viel Grilse als andere Lachse beobachtet und im *Godbout* können sie sogar die zehnfache Menge ausmachen. Wie bereits erwähnt, werden in den südlicheren Flüssen die Grilse seltener, so im *St. Croix*; sie fehlen fast gänzlich im *Denny River* und *Penobscot* und werden völlig im *Kennebec* vermißt.

*Wandergeschwindigkeit.* Über die Wandergeschwindigkeit der Lachse bei ihrer Bergfahrt findet man sehr widersprechende Angaben. Es ist selbstverständlich sehr schwer, ja fast unmöglich, diese exakt zu bestimmen, da der Lachs wohl nie geradlinig und dauernd bergwärts strebt. Die älteren Angaben, die von 40—50 km Tagesleistung sprechen (CORNELIUS, v. DER BORNE), gehen sicher viel zu hoch; sie beruhen fast ausschließlich auf mehr oder weniger willkürlichen Schätzungen.

METZGER verfolgte die Bewegungen gezeichneter Lachse in der Weser und fand, daß 125 km in 10 Tagen zurückgelegt wurden, was einer Tagesleistung von 12,5 km entspricht. ZSCHOKKE gibt an, daß die großen Frühjahrslachse von Holland bis Basel 55—60 Tage, die etwas rascher aufsteigenden Sommerlachse 45—50 Tage brauchen, also im Tage 12 bis 15 km wandern. In der Weichsel werden 1000 km in 5 Monaten durchschwommen (vgl. S. 559), so daß hier die Tagesstrecke 6,6 km betrüge. Diese Geschwindigkeiten liegen in derselben Größenordnung, die GREENE für die großen pazifischen Lachsarten festgestellt hat (vgl. S. 510ff).

Davon abweichende Angaben macht MALLOCH; er spricht den kleinen Frühjahrssalmen pro Tag eine Wandergeschwindigkeit bis zu 54 km zu; die großen Wintersalme sollen bei kaltem Wetter nur 4—6 km, später aber, wenn das Wasser wärmer ist, bis 40 km pro Tag zurücklegen. Daß kalte Temperaturen den Aufstieg und die Geschwindigkeit verzögern, geht auch schon daraus hervor, daß sich dann die Fische, wie wir bereits hörten, einlagern. Bei niederen Wassertemperaturen sollen die Fische außerdem nicht versuchen, Stromschnellen und Fälle zu überwinden.

Der atlantische Lachs zeigt nämlich, wie sein pazifischer Vetter, die Gewohnheit, kleinere Fälle und Stromschnellen mit einem Sprung zu überwinden. Über die Art und Weise des Springens sind die Angaben etwas ungenau; die beiden von WARD für den Ketalachs geschilderten Sprungtypen werden hier offenbar häufig zusammengeworfen<sup>1</sup>. Daß sich die Lachse, wenn sie sich in Scharen den Flußmündungen nähern, mit gekrümmtem Rücken seitlich aus dem Wasser emporschnellen, wird des öfteren angegeben; das gleiche Verhalten zeigen sie auf und in der Nähe der Laichplätze, wie ich zwischen Basel und Augst-Wylen im Oberrhein beobachten konnte. Auf dieses Emporschnellen bezieht sich wahrscheinlich auch die Schilderung von McINTOSH: „curving itself, it suddenly contracts the muscles of the convex side and throws its weight body out of the water to a considerable height“.

Mit den Versuchen, einen Fall zu überspringen, haben diese seitlichen „Schneller“ nichts zu tun. Dort wird nach anderen Angaben und nach den Photographien von MENZIES und von BJERKE<sup>2</sup> u. a. versucht, den Fall oder die Stromschnelle durch pfeilgerades Herausschießen aus dem Wasser, wobei der Körper steif gestreckt gehalten wird, zu nehmen, genau, wie wir dies bei *Oncorhynchus* sahen. Die dabei erreichten Sprunghöhen können 1—2,25 m betragen.

Das *Verhältnis der Geschlechter* der aufsteigenden Fische schwankt in den einzelnen Flüssen und in den verschiedenen Jahreszeiten. Meist überwiegen die Weibchen beträchtlich. Für den Oberrhein gab MIESCHER als Gesamtverhältnis an: Weibchen zu Männchen = 62,6:37,4, HOEK für den gesamten Rhein: Weibchen zu Männchen = 66,8:33,2, bzw. in anderen Jahren: 65:35. Die Verhältniszahlen für die einzelnen Monate sind nach HOEK im Niederrhein:

Tabelle 43. Verteilung der Geschlechter, Weibchen zu Männchen beim Rheinlachs (nach HOEK und MIESCHER).

im Januar . . .	64,2 vH:35,8 vH	im Juli . . . . .	62,0 vH:38,0 vH
„ Februar . . .	70,4 „:29,6 „	„ August . . . . .	67,0 „:33,0 „
„ März . . . . .	70,8 „:29,2 „	„ September . . . . .	— — „ <sup>3</sup>
„ April . . . . .	66,0 „:34,0 „	„ Oktober . . . . .	53,6 „:46,4 „
„ Mai . . . . .	72,0 „:28,0 „	„ November . . . . .	59,6 „:40,4 „
„ Juni . . . . .	66,0 „:34,0 „	„ Dezember . . . . .	65,9 „:34,1 „

Im Oberrhein hatte 1878/79 MIESCHER festgestellt:

Männchen

im Juli . . . . .	24,5 vH	im September . . . . .	41,5 vH	im November . . . . .	37,0 vH
„ August . . . . .	25,4 vH	„ Oktober . . . . .	47,4 vH		

<sup>1</sup> Häufig wird auch nur von „Schnellen“ oder einem „Schneller“ gesprochen und es ist aus der Darstellung nicht zu ersehen, welche Art des Springens nun gemeint ist, wie z. B. in der Notiz in Dtsch. Fischereizeitg. 1901, Nr. 45. Lachssprung beim Schaffhausener Fall.

<sup>2</sup> In: Norsk Jaeger og Fisk. Foren, Tidsk. 1924. Deutsch mitgeteilt in: Fisch. Ztg. 28, 246—247. 1925.

<sup>3</sup> Das Verhältnis für den September konnte nicht festgestellt werden.

Im Emsgebiet dagegen überwiegen nach MEYER die Männchen beträchtlich. ♀: ♂ = 33,4:66,6.

Ebenso sollen im Moisi (Kanada) die Männchen zahlreicher sein.

In französischen Flüssen überwiegen durchweg die Weibchen.

Aus den Zahlenangaben von HOEK geht deutlich hervor, daß unter den Winter- und Frühjahrssalmen die Weibchen stärker überwiegen als später. Nicht ganz so stark sind die Unterschiede bei Frühjahrs- und Sommerlachsen im Tweed, wo TOSH in der Nähe der Mündung folgende Zahlen feststellt:

Tabelle 44. Verteilung der Geschlechter, Weibchen zu Männchen, bei Lachsen aus dem Tweed (nach TOSH).

im Februar	. 73,3 vH:	26,7 vH	im Juli	. . . 72,7 vH:	27,3 vH
„ März	. . 71,2 „:	28,8 „	„ August	. . 73,9 „:	26,1 „
„ April	. . 79,5 „:	20,5 „	„ September	. 70,4 „:	29,6 „
„ Mai	. . 77,7 „:	22,3 „	„ Oktober	. 46 „:	54 „ <sup>1</sup>
„ Juni	. . 77,5 „:	22,5 „			

Für die Gudenå geben JOHANSEN und LÖFTING ebenfalls ein stärkeres Überwiegen der Weibchen bei den großen Winter- und Sommerlachsen an, während bei den mittleren oder kleinen Sommerlachsen die Geschlechter ungefähr gleich verteilt sind, und die Jakobslachse, wie schon öfters erwähnt, fast ausschließlich Männchen sind. Auf deren Zug beruht auch das Ansteigen der Männchenziffer während der Sommermonate in anderen Flüssen.

Für skandinavische Flüsse stellt NORDQUIST einige Angaben zusammen, die ich in folgenden Tabellen, zum Teil etwas umgerechnet, wiedergebe.

Tabelle 45 a—d. Verteilung der Geschlechter bei skandinavischen Lachsen (geändert nach NORDQUIST 1924).

Tabelle 45 a. Im Dalelv.

Zeit	1882		1883			1884			1885			1886			
	vH		Gesamt- fang	vH		Gesamt- fang	vH		Gesamt- fang	vH		Gesamt- fang	vH		Gesamt- fang
	♂	♀		♂	♀		♂	♀		♂	♀		♂	♀	
V	46,4	53,6	726	65,2	34,8	92	44,4	55,6	293	47,7	52,3	419	40,1	59,9	509
I.—15. VI	48,2	51,8	1022	38,7	61,3	326	39,8	60,2	522	34	66	609	40,1	59,9	693
16.—30. VI	42,1	57,9	466	37	63	381	44,2	55,8	491	36,2	63,8	467	40,8	59,2	338
I.—15. VII	52,6	47,4	133	44,1	65,9	145	48,9	51,1	182	41,7	58,3	156	46,2	53,8	65
16.—31. VII	30,3	69,7	66	60,9	39,1	49	53,3	46,7	30	59,1	40,9	66			
I.—9. VIII	28,6	71,4	14	—	—	—	—	—	—	32,5	67,5	40	—	—	—
Jahresfang	46,1	53,9	2427	42,2	57,8	993	43,4	56,6	1518	39,4	60,6	1757	40,5	59,5	1605

<sup>1</sup> Die Zahlen für Oktober stützen sich auf Fische aus dem Meer, von denen aber nur 26 Stück untersucht wurden.



Tabelle 45b. Von der Fangstation Taivakoski im Kemi-Fluß.

Zeit	vH		Gesamtstückzahl
	♂	♀	
3.—15. VII	31,1	64,9	131
16.—31. VII	76,5	23,5	119
1.—15. VIII	85	15	48
16.—31. VIII	83,8	12,2	31

Tabelle 45c. Fänge im Torneåelv, Danske Fischwehr 1882—1886.

		Zahl	Zahl	vH	vH
		Männchen	Weibchen	Männchen	Weibchen
1882	13.—30. Juni	431	1120	27,8	72,2
	1.—15. Juli	371	436	46,0	54,0
	16.—31. „	50	40	55,5	44,5
1883	1.—2. August	6	1	85,7	14,3
	11.—15. Juni	6	40	13,0	77,0
	16.—30. „	118	519	18,5	81,5
	1.—15. Juli	96	446	17,7	82,3
1884	16.—27. „	8	12	40,0	60,0
	15.—30. Juni	77	388	16,7	83,3
	1.—15. Juli	799	1678	32,3	67,7
1885	16.—31. „	244	303	44,6	55,4
	1.—2. August	10	3	76,9	23,1
	16.—30. Juni	142	623	18,6	81,4
	1.—15. Juli	753	2122	26,2	73,8
1886	16.—31. „	293	403	42,1	57,9
	1.—11. August	2	5	28,6	71,4
	12.—15. Juni	18	49	26,9	73,1
	16.—30. „	279	817	25,5	74,5
	1.—15. Juli	623	2935	17,5	82,5
	16.—31. „	244	357	40,6	59,4
	1.—5. August	3	6	33,3	66,7
Summe:		4573	12403	26,9	73,1

Tabelle 45d. Im Mörrumså, auf den Laichplätzen.

Jahr	1889	1890	1891	1892	1893	1894	1895	1896	1897	1898	1899	1900
♂	12	10	8	8	9	6	25	23	11	20	22	14
♀	11	10	10	19	19	11	20	27	30	34	28	12

Jahr	1901	1902	1903	1904	1905	1906	1907	1908	1909	1910	1911
♂	7	8	10	12	18	21	23	11	23	22	22
♀	22	23	14	20	29	33	33	22	25	20	26

In den meisten Jahren überwiegen die Weibchen (bis zu 75 vH); für die Gesamtzeit erhalten wir das Verhältnis ♂ : ♀ = 41 : 59.

Für amerikanische Flüsse liegen nur wenige detaillierte Angaben vor. Doch sollen nach ATKINS insgesamt die Verhältniszahlen ♀ : ♂ = 63 : 37 sein. Im Penobscot beobachtete der gleiche Autor 1910 64,8 vH Weibchen und 35,2 vH Männchen.

Die Tatsache, daß unter den aufsteigenden Lachsen bald mehr, bald weniger Weibchen sind, wird wohl auch Veranlassung gegeben haben zu der Annahme, die bei den älteren Autoren gang und gäbe war, daß die beiden Geschlechter getrennt bergwärts wanderten. 1924 erneuern LUBECKI und DIXON für den Weichsellachs diese Behauptung. Nach all den Fangstatistiken, die ich darauf hin durchsah, kann sich diese Behauptung nur auf das Erscheinen auf den Laichplätzen beziehen, wo tatsächlich die Männchen etwas eher ankommen, jedoch ist diese Regel nicht streng<sup>1</sup>.

Mit den pazifischen Lachsen teilt der atlantische die Besonderheit, daß er beim Aufstieg im Fluß keine oder nur ganz gelegentlich und zufällig Nahrung aufnimmt. Über diese Tatsache, die immer wieder einmal angezweifelt wird, besteht ein sehr ausgedehntes Schrifttum. Den älteren Autoren (RONDELET, OWEN u. a.) war schon aufgefallen, daß der Magen der im Fluß gefangenen Lachse stets leer war; sie nahmen an, daß der Fisch sich beim Fange erbreche. KNOX, BERTRAM, BUCKLAND und FRASER aber behaupteten, daß die Lachse im Süßwasser nicht fräßen und WILLOUGHBY wies darauf hin, daß sie auch nach dem Laichen alle sehr mager seien<sup>2</sup>. VON SIEBOLD (1863) und bald darauf BARFURTH (1874) bestätigten, daß der Magen von aufsteigenden Lachsen immer leer ist und nur gelegentlich Fischschuppen, kleine Holzstückchen, Pflanzenreste und Teile von Insekten enthält, die wohl zufällig mit dem Atemwasser aufgenommen und abgeschluckt wurden. Zu den gleichen Feststellungen kamen auf Grund eingehender Untersuchungen durch verschiedene Methodik MIESCHER, FRITSCH, HOEK, ZSCHOKKE, PATON, ARCHER, GULLAND, BROWN, BARTON, GILLESPIE, LOCKART, TOSCH, MENZIES, HEITZ u. a.

MIESCHER<sup>3</sup>, FRITSCH, HOEK<sup>4</sup>, ZSCHOKKE, ARCHER, PATON und TOSCH<sup>5</sup> untersuchten den Darmtraktus auf seinen Inhalt und stellten übereinstimmend fest, daß nur gelegentlich und zufällig Fremdkörper, ein *Gammarus* oder eine *Insektenlarve* aufgenommen werden; letztere sind dann nur oberflächlich angedaut. Schon bei Lachsen aus den Flußmündungen, bei spät aufsteigenden sogar schon im Meere, ist der Schlund und Magen etwas kontrahiert und der Darm mit einem gelben Schleim angefüllt.

<sup>1</sup> In weitaus den meisten Fällen trifft diese Regel zu, daß auch sie nicht ohne Ausnahme ist, konnte ich 1927 im Oberrhein beobachten, wo anfangs November in den Schlagfallen weit mehr Weibchen als Männchen gefangen wurden.

<sup>2</sup> Zit. nach FRITSCH und CALDERWOOD.

<sup>3</sup> MIESCHER-RUESCH untersuchte 2162 Lachse und fand nur bei zwei verlaichten Männchen Spuren von Nahrung.

<sup>4</sup> HOEK untersuchte 2000 Exemplare und bei nur sieben aus der Rheinmündung vom März und April fand er Nahrungsreste.

<sup>5</sup> Tosch untersuchte 1442 Lachse aus dem Unterlauf des Tweed; nur bei 9 vH waren geringe Nahrungsreste festzustellen.

GULLAND, CALDERWOOD und BARTON kommen auf Grund von histologischen Studien des Darmes zu der Überzeugung, daß der Lachs im Fluß nichts frißt<sup>1</sup>. GILLESPIE und LOCKART schließen dasselbe auf Grund der Untersuchung der Bakterienflora des Darmtrakts und aus Prüfung seiner Verdauungsfähigkeiten. Die Reaktion des Darmsaftes ist sauer, die eiweißspaltende Wirkung gleich Null. Außerdem finden sich, besonders bei Fischen aus dem Oberlauf, viele Fäulnisbakterien.

Da erfahrungsgemäß die Darmparasiten bei Hungertieren rasch verschwinden, untersuchten ZSCHOKKE, TOSCH und HEITZ die Darmparasitenfauna aufsteigender Lachse und kommen auf Grund eines sehr großen Materials zu dem Ergebnis, daß der Lachs in den Flüssen von Westeuropa und von Schottland sicher nichts frißt und daß der Ostseelachs höchstens ganz gelegentlich einmal Nahrung aufnimmt.

Der histologische und physiologische Zustand der Leber und der Gallenblase — letztere ist bei Fischen aus dem Oberlauf völlig leer — deutet ebenfalls auf ein völliges Fasten hin (GULLAND).

Der Zeitpunkt und der Ort, wo die Fische ihre Nahrungsaufnahme einstellen, schwankt etwas. Früh aufsteigende Lachse, deren Geschlechtsorgane noch weit vor der Reife stehen, können gelegentlich im Unterlauf noch Fische jagen (BARFURTH, ZSCHOKKE). Spät aufsteigende Lachse stellen teils schon im Meer, besonders dann, wenn sie durch niedrigen Wasserstand am Aufsteigen verhindert werden, ihre Nahrungsaufnahme ein und legen bereits ihr Laichkleid an (MENZIES). Aus diesen Tatsachen geht hervor, daß das Fasten nicht bedingt wird durch den Milieuwechsel.

Der Feststellung, daß die Lachse im Süßwasser nichts fressen, steht die Tatsache gegenüber, daß in manchen Flüssen von England, Schottland, Irland, Island, Skandinavien, Finnland, Kanada und Labrador der Lachsangelsport<sup>2</sup> mit der Fliege blüht. Trotzdem betont MALLOCH, einer der besten Kenner des Lachses in Schottland, daß die Fische im Süßwasser in weitaus ihrer größten Mehrzahl nichts fressen, wenn auch vielleicht der eine oder andere ohne Gefräßigkeit Nahrung (Fische, Kruster, Insekten) schluckt. Nach BROWN ist die gelegentliche Nahrungsaufnahme abhängig von Klima, Lage, Temperatur und Wassermenge. NORDQUIST berichtet, daß in manchen Flüssen Finnlands der Lachs die

<sup>1</sup> GULLAND beschrieb bei aufsteigenden Lachsen einen desquamativen Darmkatarrh und sieht diesen als eine typische Veränderung an. BARTON und CALDERWOOD wenden sich gegen diese Deutung und erklären die von GULLAND beschriebenen Erscheinungen durch schlechte Fixierung seines Materials; eine Ansicht, die auf Grund neuester Feststellungen von SCHEURING und GASCHOTT zu Recht besteht.

<sup>2</sup> So wurden im Wye geangelt:

Im Jahre 1906 . . . .	468 Lachse	
„ „ 1907 . . . .	1424	„
„ „ 1908 . . . .	1571	„

Angel nimmt, in anderen nicht. LÖNNBERG betont, daß sich der Ostseelachs in den Flüssen nicht angeln läßt und glaubt, daß die Exemplare, die in Schottland und sonstwo die Angel nehmen, sterile Tiere sind — eine Annahme, die sicherlich nicht für alle Fälle zutrifft.

Bei den pazifischen Lachsarten haben wir bereits gehört, daß auch diese hin und wieder „spielerisch“ die Angel nehmen, wahrscheinlich ist das Schnappen der atlantischen Lachse nach der künstlichen Fliege ähnlich zu erklären und beruht, wie dort, auf optischen Reizen. Nach FRITSCH schnappen auch die Lachse gelegentlich wie im Spiel auf ihren Ruheplätzen nach Insekten. Auffällig bleibt aber auf jeden Fall, daß die Angelfischerei auf Lachse nur in Flüssen mit kurzem Lauf blüht<sup>1</sup>. Da dort unser Fisch auch, wie wir bereits sahen, noch andere Besonderheiten hat (Aufsteigen reifer Exemplare kurz vor der Laichzeit), so werden von verschiedenen Autoren Differenzierungen in verschiedene biologische Rassen angenommen; ich komme später auf diesen Punkt zurück.

Wenden wir uns nun den *Laichplätzen* und dem *Laichgeschäft* der Lachse zu! Als Laichplätze werden, wie bereits erwähnt, rasch fließende, jedoch nicht reißende Bach- und Flußstrecken mit grobem Sand- oder Kiesboden gewählt; manchmal kann dort das Wasser so nieder sein, daß die Rückenflosse der laichenden Fische aus dem Wasser hervorsieht. Meist wandern die Fische erst kurze Zeit vor der eigentlichen Laichablage zu diesen Plätzen, bei deren Auswahl möglichst „alter Boden“, d. h. solcher, der bei Hochwasser nicht leicht versetzt wird, bevorzugt wird, und wenn möglich, werden solche Stellen am liebsten genommen, an denen Grundwasser hochkommt, so besonders kurz oberhalb natürlicher oder künstlicher Querswellen.

Für gewöhnlich erscheinen die Männchen zuerst an den Laichplätzen, sind recht rauflustig und führen unter sich schon vor der Ankunft der Weibchen heftige Kämpfe. Das Weibchen wirft durch Schlagen mit dem Schwanz und durch seitliche Bewegungen 2 m lange und 1 m breite, flache, selten bis zu 1/2 m tiefe Laichgruben aus. Nach FRITSCH werden von einem Weibchen mehrere (5—8) solcher Gruben angelegt; jedoch konnte er nicht beobachten, ob sie alle zur Laichablage benutzt wurden. Andere Beobachter, z. B. BIELER, sprechen nur von einer Laichgrube. Es scheinen die Verhältnisse in dieser Richtung je nach Umständen und Laichplätzen verschieden zu sein. HOEK glaubt sogar, daß häufig als Laichgruben nur solche Stellen gewählt werden, an denen schon eine natürliche Vertiefung (Kuhle) sich befindet, und die Hauptarbeit des Lachses darin bestehe, den Schlamm daraus wegzufegen.

<sup>1</sup> Angaben über geangelte Lachse im Rhein, der Weser, der Elbe und Weichsel werden vereinzelt wohl ebenfalls gemacht. Es ist aber in den allermeisten Fällen wahrscheinlich, daß es sich dann, wie MIESCHER u. a. für solche Ausnahmen nachwiesen, um bereits verlaichte Exemplare handelt.

Den Laichakt schildert FRITSCH folgendermaßen: „Zu dem auf der Laichgrube liegenden, mit dem Kopf an einen großen Stein gelehnten Weibchen kommt in den Früh- und Abendstunden das Männchen, stellt sich mit dem Kopf in die Nähe der Genitalöffnung des Weibchens. Sobald dieses, durch die Nähe des Männchens gereizt, etwas Eier ausläßt, schießt das Männchen, dessen Seiten streifend, nach vorn, wobei es die Milch losläßt. Es stellt sich dann etwa 1 m vor das Weibchen und läßt allmählich die Milch fließen auf die jetzt im Strom aus dem Weibchen austretenden Eier, welche durch die Seitenbewegungen des Schwanzes mit Sand und Geröll bedeckt werden.“ Ähnliche Angaben macht BIELER über den Vorgang. Nach ihm wird bei Regenwetter oder bei steigendem Wasserstand, nach CALDERWOOD auch bei steigenden Temperaturen das Laichgeschäft unterbrochen. Das gleiche Pärchen bleibt aber in der Nähe der Laichgrube, und andere Männchen werden heftig verfolgt. Die Fortsetzung des Laichgeschäftes erfolgt dann, wenn das Wasser wieder klar ist. So kann je nach der Witterung und Wassertemperatur das Laichen eines einzigen Weibchens in einer Nacht vollendet sein — was aber nur selten geschieht — sich aber auch über längere Zeit erstrecken, und noch Ende Dezember, ja, selbst im Januar, kann man im Rhein und der Elbe noch Weibchen mit Eiern antreffen, wenngleich dort das Laichgeschäft für gewöhnlich in der zweiten Hälfte des Dezember beendet ist.

In schottischen Flüssen dauert nach Ansicht CALDERWOODS das Laichgeschäft eines einzelnen Weibchens 8—10, nach MALLOCH 3—14 Tage und kann sowohl bei Tag als in der Nachtzeit erfolgen. Von dem Laichakt selbst gibt MALLOCH eine etwas andere Schilderung: „They select a bank composed of sand and gravel which is not very liable to shift throughout the season. Here the female digs into the gravel with her tail, turns on her side and gives a few scoops among the gravel, turning up with each movement and making the water quite dirty. The spawn, which is being deposited all the time, falls to the bottom and is covered up with each stroke. This process is renewed every 5 or 10 minutes, the fish working up-stream all the time. . . . While the female is working, the male, if undisturbed remains beside her and occasionally pushes her sideways off the bed for a second or two.“

Ganz ähnlich schildert MENZIES den Laichakt; nach ihm werden grobe kiesige Stellen mit Steinen von halber Backsteingröße vorgezogen.

Wenn ein anderes hinzukommendes Männchen das Pärchen stört, bekümmert sich das Weibchen meistens nicht um die kämpfenden Rivalen, und häufig fährt es mit dem Laichen ruhig fort, wobei dann ein kleines Männchen (Parr), die sich meistens zahlreich auf den Laichplätzen herumtreiben, Gattenstelle vertritt. Andererseits wird das Laichen unterbrochen, wenn das erste Männchen weggefangen wird; das Weibchen geht dann auf die Suche nach einem anderen, älteren Männchen und kehrt mit diesem zum Laichplatz zurück. YOUNG (zit. nach BREHM) beobachtete, daß ein Weibchen nacheinander neun Männchen zu der Laichgrube brachte, und als auch das letzte weggefangen war, mit einer großen Forelle zurückkehrte.

Die Laichzeit der Lachse fällt immer in die Wintermonate. Das Laichen beginnt, wenn die Temperatur des Wassers auf etwa 6—5° C gesunken ist. Relativ hohe Temperaturen im Oktober und November verschieben das Laichgeschäft und verzetteln das Laichen. In wärmeren Gegenden fällt deshalb die Laichzeit auch später in den Winter als in kälteren. So z. B. laicht der Lachs in der Dordogne nach dem November, in der Bretagne im Februar, am Rhein und der Weser in

der zweiten Hälfte des November bis Weihnachten, in der Elbe von Ende Oktober bis Ende November (Höhepunkt Mitte November), in der Weichsel im Dezember, in Finnland und Südkandinavien von der zweiten Hälfte des Oktober bis Anfang Dezember, in Nordskandinavien, z. B. in Norrbottenlän, von September bis Oktober. In den „frühen Lachsflüssen“ von England fällt der Höhepunkt der Laichzeit auf den 7. November, in den „späten“ auf den 8. Dezember. Im Caithness in Sutherland, im Ness, Spey, Devernon laicht der Lachs im November, im Don, Esks und Forth im Dezember und im Ythan, Buvie und Solway erst nach Neujahr (MENZIES). Durchweg gilt, daß die zuerst aufsteigenden Winter- und Frühjahrssalme etwas früher laichen als die später ankommenden. In den Flüssen der Vereinigten Staaten laicht der Lachs von Oktober bis November, in Kanada bedeutend früher.

Nach dem Laichen verlassen die Weibchen sofort den Laichplatz, und suchen tiefere Stellen auf. Die Männchen sollen sich in der Nähe der Laichgruben noch längere Zeit aufhalten. Sicher geht der größte Teil der Laichfische nach dem Laichgeschäft ein; die Männchen zeigen die größere Sterblichkeit, und wohl keines der größeren Exemplare überlebt. Die anderen wandern nach dem Meere zurück. Es sind magere, kraftlose Gesellen, die in den verschiedenen Ländern wiederum verschieden benannt werden. In Deutschland spricht man meist nur von verlaichten Lachsen; die Engländer nennen sie „kelt“, und die Franzosen „charognards“.

Die Art und Weise, wie diese Abwanderung sich vollzieht, sowie deren Tempo scheint verschieden zu sein. Ältere Autoren haben angenommen, daß der verlaichte Lachs sofort in starker Fahrt dem Meere zueile, andere wieder glaubten, daß er sich mehr oder weniger kraftlos und passiv abwärts treiben ließe. Dem gegenüber wurden in neuerer Zeit verschiedene Beobachtungen gemacht, die darauf hinweisen, daß sich der verlaichte Lachs noch längere Zeit in der Nähe der Laichplätze herumtreiben kann. MALLOCH betont, daß die verlaichten Fische manchmal sogar Hochfluten gut überstehen, daß sie sich im Tay erst im April auf den Weg machen und erst im Juli die Gezeitenzone erreichen, wo sie sich eine Zeitlang aufhalten, um sich an das Salzwasser zu gewöhnen. Wahrscheinlich wandern die verschiedenen Jahresklassen verschieden rasch ab. Nach MENZIES und CALDERWOOD scheinen jüngere Laichlachse, besonders Grilse, größere Eile zu haben, das Meer wieder zu erreichen als ältere. Besonders alte Weibchen treiben sich manchmal lange in dem Fluß herum und werden auch durch Hochwasser nicht abgetrieben, denn MENZIES sah solche in Seen noch 6 Monate nach dem Laichen. Besonders lange scheinen Weibchen, die ihre Eier nicht los wurden, im Flusse zu bleiben; sie erhalten wieder eine „blanke Livrée“ und werden in England „Rawners“ genannt. In Dänemark beobachtete LANDMARK, daß gestreifte und wieder ausgesetzte Fische sogar berg-

wärts wanderten und versuchten, einen Fischpaß zu überwinden. (Angaben über das Geschlecht der Fische fehlen.) Auch im Penobscot konnte ATKINS ein sehr langsames Abwandern beobachten. Hier sollen die ersten Fische im Frühjahr das Meer erreichen, die Mehrzahl sich aber dann noch im Flusse befinden.

Nach anderen Angaben wandert das Gros der verlaichten Lachse rasch ab. BARFURTH konnte in der Koblenzer Gegend am 10. Januar keine verlaichten Exemplare feststellen; nach MIESCHER, HOEK und ZSCHOKKE sind die ersten Rheinlachs anfangs Januar bereits im Meer. In der Speymündung kommen die ersten verlaichten Weibchen, die noch häufig das Laichkleid tragen, schon Ende Dezember an.

Die Frage, ob diese verlaichten Fische unter natürlichen Bedingungen im Flusse Nahrung aufnehmen, kann nicht eindeutig beantwortet werden. MIESCHER fand nur selten Nahrungsreste (Weißfische) im Darm. Dieser zeigte wieder basische Reaktion. HOEK berichtet nur von leeren Därmen. FRITSCH glaubt, daß die Mehrzahl keine Nahrung zu sich nimmt, daß aber einige „Vagabunden“, die sich längere Zeit (bis März und Mai) im Fluß aufhalten, *Phryganiden* fressen, und besonders auch den Sälmlingen nachstellen. Die gleichen Beobachtungen werden hin und wieder beim Rheinlachs gemacht. So wurde am 18. März 1926 noch ein 118 cm langer und 5,5 kg schwerer Lachs bei Grenzach (Oberrhein) beobachtet und gefangen, als er Weißfische jagte. Er trug noch das Laichkleid. Ebenso stellten ATKINS, BARTON, CALDERWOOD, PATON, ARCHER, MALLOCH, TOSH, HEITZ u. a. fest, daß abwandernde Lachse nicht selten fressen, daß aber nur besondere Verhältnisse sie veranlassen, länger im Fluß zu bleiben, wo sie dann gierig auf Insektenlarven und Fische Jagd machen.

Während der Abwanderung beginnen sich die sekundären Geschlechtsmerkmale und das Laichkleid zurückzubilden. Die nicht verbrauchten Teile der Gonade werden resorbiert und das Muskelgewicht des Fisches nimmt deshalb um ein geringes zu (MIESCHER, PATON, DUNLOP), während das Gesamtgewicht aber weiter abnimmt und in 2—3 Monaten um  $\frac{1}{2}$ —1 kg sinken kann (MENZIES). Der Magen und der Darm wird wieder weiter, die Verdauungskraft des Magensaftes steigt und die Gallenblase füllt sich wieder (GULLAND, GILLESPIE).

Fische, die gezwungen wurden, im Süßwasser zu verbleiben (Versuche von ATKINS und CALDERWOOD), verweigerten bis zum Herbst die Nahrung, fraßen dann den Winter über recht gut und waren besonders im Frühjahr sehr raubgierig. Im Juli stellten sie die Nahrungsaufnahme ein und wurden im Oktober laichreif. Die Männchen lieferten normale, befruchtungstüchtige Milch, die Weibchen jedoch nur schlechte Eier, die sich nicht entwickelten. Nach der zweiten Laichzeit erholten sich von zwei Männchen und zwei Weibchen ein Männchen und beide Weibchen und fraßen im Mai und Juni wieder gut. (ATKINS.)

Ins Meer zurückgekehrt, erholt sich der verlaichte Lachs rasch von seinen Reises Strapazen. Er legt wieder ein Silberkleid an und nimmt rasch an Gewicht zu. Besonders in Schottland und Irland wurden sehr viele verlaichte Lachse markiert, und wir sind über ihre Gewichtszunahme gut unterrichtet. Aus der großen Anzahl dieser Daten wählte ich einige heraus und errechnete auch die prozentuale Gewichtszunahme pro Monat.

Aus Tabelle 46 geht hervor, daß in den ersten Monaten des Seeaufenthaltes die prozentuale Gewichtszunahme am stärksten ist. CALDERWOOD unterscheidet Fische mit kurzem Seeaufenthalt (ungefähr 1 Jahr!) und solche mit langem, und nach seiner Ansicht sollen die letzteren stärker zunehmen. Ein Blick auf die Tabelle lehrt, daß diese Feststellung nur für die absolute Gewichtszunahme, wie eigentlich selbstverständlich, Geltung hat, nicht aber für die prozentuale.

Tabelle 46. Gewichtszunahme verlaichter Lachse im Meere (nach verschiedenen schottischen Autoren zusammengestellt).

Gewicht in kg beim Aussetzen	Monate im Meer	Gewichtszunahme in kg	vH Gewichtszunahme im Monat
2,7	2	1,35	24,8
1,8	3	2,65	48,9
2,25	3	0,7	10,2
2,5	4	1,6	16
2,7	4	0,9	8,3
1,8	5	0,9	10
4,05	5	1,8	8,9
2,7	5	4,5	30
2,7	6	2,81	17,4
2,7	6	1,11	7,05
5,85	6	4,95	14,2
2,25	7	3,15	20
2,7	7	1,35	7,05
2,7	7	2,25	11,9
2,05	8	2,5	15,2
5,85	9	3,6	6,75
2,93	11	4,72	14,4
4,5	11	4,05	8
2,05	13	4,7	17,6
2,25	13	2,25	7,6
2,7	14	5,85	15,15
4,95	14	7,2	10,3
5,85	15	1,8	2,3
5,85	15	4,95	6,17
6,10	15	2,93	3,12
3,6	16	4,50	7,8
4,3	16	7,93	11,6
2	17	3,15	9
2,25	17	5,85	12,9
7,2	17	14,85	11,2
3,6	18	5,4	8,35
4,05	18	3,15	4,20
6,3	18	14,4	12,7
4,5	20	8,1	9
5,4	24	3,6	2,78



Die Behauptung, die von anderen Autoren, z. B. CALDERWOOD, gemacht wird, daß große Kelts stärkere Gewichtszunahmen als kleinere zeigten, kann ich nicht teilen (vgl. Tabelle 46). Wahrscheinlich wird das Tempo der Gewichtszunahme, wie auch ihr absoluter Wert, stark abhängig sein von dem Nahrungsreichtum des Aufenthaltsortes. Zum Beweis dafür führe ich an, daß, wenn ich die Tabelle nach der Herkunft der Lachse (ob aus Irland oder Schottland) geordnet hätte, die Gewichtszunahmen verschieden wären und für schottische Lachse in den gleichen Zeitspannen 2,7—4,5 kg, für irländische 2—5 kg wären.

Es soll jetzt noch ein kurzer Überblick auf das Alter der aufsteigenden Lachse geworfen werden, und dabei wollen wir sehen, ob das Alter der abwandernden Lachse einen Einfluß auf die Dauer des Meeraufenthaltes hat, und ob Beziehungen zwischen dem Alter der aufsteigenden Exemplare und den verschiedenen Aufstiegszeiten sich erkennen lassen.

Die Altersbestimmungen von Lachsen werden an den Schuppen



Abb. 26 a. Schuppen eines vierjährigen Lachses aus der Spey (April). 4,5 kg schwer. Zwei Jahre wurden im Süßwasser, zwei Jahre im Salzwasser zugebracht (nach MENZIES).



Abb. 26 b. Schuppen eines 13 Jahre alten Lachses aus dem Moisi-Fluß (Kanada) Juni 1912. Zeigt vier Laichmarken. Bei jeder Laichperiode war der Fisch ein Jahr im Süßwasser. Totalgewicht 17 kg (nach MENZIES).

durchgeführt. Sie lassen, wie Abb. 26 a, b zeigt, erkennen, wie lange der Sälmling im Süßwasser war, wann er abgewandert ist, wieviel Jahre er im Meere gelebt hat und an der Laichmarke, wie oft er in den Fluß zum Laichen aufgestiegen ist<sup>1</sup>.

Wir haben bereits gehört, daß der Zeitpunkt, zu dem die Junglachse abwandern, schwankt, und weitgehend von der geographischen Lage des Geburtsflusses abhängig ist; im Norden sind die ins Meer gehenden Sälmlinge älter als im Süden, und die Abwanderung fällt dort später ins Jahr als hier. Wir sahen auch, daß sich die beiden Geschlechter verschieden verhalten. Die gleiche Feststellung müssen wir auch bei aufsteigenden Fischen machen. Hier zeigen die Geschlechter gerade das umgekehrte Verhalten und die Männchen neigen dazu, wie wir aus dem Geschlechtsverhältnis der Grilse sehen, ihren Seeaufenthalt abzukürzen. Es bestätigt sich auch hier die Regel, daß in nördlichen Gegenden die Lachse länger im Meer bleiben. So erfolgt nach DAHL und ALM im nördlichen Skandinavien der Aufstieg nach 3—4 Jahren, in den südlichen Teilen des Landes bereits nach 2 Jahren Seeaufenthalt; alle nach 1 Jahr in den Fluß zurückgehenden Exemplare sind Männchen.

Mit dem höheren Alter der nordskandinavischen Lachse werden wir wohl auch das größere Gewicht dieser (siehe Tabelle 37, S. 566) in Beziehung bringen müssen; jedoch ist die Frage nicht entschieden, ob die dort aufsteigenden Lachse später geschlechtsreif werden und in ihren Geburtsfluß zurückkehren, oder ob ältere Lachse weiter nordwärts wandern. In den Vereinigten Staaten sind die meisten aufsteigenden Lachse 2 Jahre (ATKINS); in Ostkanada 3 Jahre (MENZIES) im Meere gewesen, so steigen z. B. im Moisi überhaupt keine Fische nach 1 Jahr Seeaufenthalt und nur ein geringer Prozentsatz nach 2 Jahren auf.

Bei manchen pazifischen Lachsarten haben wir, wenn auch nicht immer, eine gewisse Beziehung zwischen Abwanderungsalter und der Dauer des Meeraufenthaltes feststellen können. Etwas Ähnliches scheint bei den atlantischen Lachsen vorzukommen, doch sind diese Beziehungen nicht überall und gleich deutlich zu erkennen. ALM untersuchte aufsteigende Lachse in Südschweden.

4,5 vH haben 1 Jahr,	76,2 vH haben 3 Jahre,
14,8 „ „ 2 „	3,7 „ „ 4 „

im Meere zugebracht. „Es besteht hierin eine gewisse Korrelation mit dem Auswanderungsalter, so nämlich, daß ein Lachs, der im jungen Alter ausgewandert ist, meist eine längere Zeit im Meer zubringt als ein Lachs, der im höheren Alter ausgewandert ist.“

Das Gesamtalter der dort aufsteigenden Lachse ist im Mittel, wenn

<sup>1</sup> Die Methode der Altersbestimmungen von Lachsen nach den Schuppen wurde zuerst von Lord BLYTHSWOOD (zit. nach HUTTON) und dann von JOHNSTON, CALDERWOOD, HUTTON, DAHL, HOEK, HENKING, MALLOCH, ROULE, MENZIES u. a. weiter ausgebaut.

auch kleine Schwankungen in den einzelnen Jahren vorkommen, aus folgender Tabelle ersichtlich:

Tabelle 47. Gesamalter aufsteigender südschwedischer Lachse (nach ALM).

Alter	3 Jahre	4 Jahre	5 Jahre	6 Jahre <sup>1</sup>
vH	9,5	9,5	71,5	9,5

Die gleiche Folgerung wie ALM hatte bereits 2 Jahre vorher N. ROSEN, wenn auch erst vorsichtig gezogen. Das Gesamalter der von ihm untersuchten Lachse aus verschiedenen Flüssen in Prozent des Gesamtfanges ausgedrückt, ist in folgender Tabelle zusammengestellt:

Tabelle 48. Gesamalter aufsteigender Lachse aus schwedischen Flüssen (nach ROSEN).

Herkunft	Gesamalter					
	3 Jahre	4 Jahre	5 Jahre	6 Jahre	7 Jahre	8 Jahre
Luleelv . . . .	2,8 vH	10,7 vH	23,7 vH	28,3 vH	27,7 vH	6,8 vH
Pite, Kalix, Torneå . . . .	1,7 „	9,2 „	24,9 „	31,5 „	27,7 „	4,9 „
Ume . . . . .	0,7 „	8 „	57 „	33 „	1,3 „	—

DANNEVIG untersuchte 301 Lachse aus dem Nidelv; Abwanderung und Aufstiegsalter verteilten sich wie folgt in Prozenten:

Tabelle 49. Abwanderungsalter und Meeraufenthalt von Lachsen aus dem Nidelv (nach DANNEVIG).

Jahre im Fluß	1	2	3	4
1 Jahr im Meer	—	20,12 vH	19 vH	2,32 vH
2 Jahre „ „	0,33 vH	24,20 „	27,20 „	1 „
3 „ „ „	0,33 „	2,32 „	2,32 „	0,67 „

Die meisten im 4. Jahr als Sälmlinge abgewanderten Lachse steigen nach 1 Jahr bereits wieder auf. Auch MENZIES gibt an, daß die Mehrzahl der Grilse in Schottland als 3jährige Smolts abgewandert sind. Die hohen Smolt-Alter werden bei nach langem Seeaufenthalt aufsteigenden Lachsen immer seltener; im Spey findet er folgende Verhältnisse: Fische, die als 3jährige Smolts abgewandert waren, verteilen sich prozentual auf 4—6jährige Lachse wie folgt:

Tabelle 50. Dauer des Meeraufenthaltes von Lachsen aus dem Tay (nach MENZIES).

Winter im Meere	1 Jahr	2 Jahre	3 Jahre <sup>2</sup>
1921	46 vH	48 vH	14 vH
1922	43 „	66 „	10 „

<sup>1</sup> 591 Tiere wurden untersucht.

<sup>2</sup> Bei Berechnung der Prozentzahlen ist sicherlich dem Autor ein Rechenfehler unterlaufen, denn wir erhalten insgesamt 108 bzw. 119 vH, doch wird wohl das relative Verhältnis durch diese Zahlen ausgedrückt.

Wie vorsichtig man jedoch bei der Feststellung solcher Beziehungen sein muß, geht aus den Untersuchungen von HUTTON und ESDAILE hervor. Zuerst hatten beide Autoren auf Grund gemeinsamer Untersuchungen an 521 Lachsen aus dem Wyefluß festgestellt, daß die Mehrzahl der Fische, die mit 1 Jahr zur See gingen, dort 2 Jahre und länger blieben, und daß Sälmlinge, die mit 3 Jahren abgewandert waren, eine gewisse Neigung zeigten, ihren Meeraufenthalt abzukürzen. Später kommt ESDAILE an einem größeren Material zur Ablehnung dieser Schlußfolgerung. Ihre Resultate sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt:

Tabelle 51. Abwanderungsalter und Meeraufenthalt von Lachsen aus dem Wyefluß (nach ESDAILE).

Jahre Seeaufenthalt	Jahre Flußaufenthalt		
	1	2	3
1	—	9,3 vH	0,7 vH
2	0,5 vH	61,7 „	1,6 „
3	1,9 „	21,7 „	0,6 „
4	—	0,93 „	—

Für den Rhein gilt, daß die meisten Grilse nur 1 Jahr im Süßwasser zugebracht haben, obgleich dort eine beträchtliche Anzahl der Sälmlinge erst im 2. Jahr abwandert.

Für die Ostseeflüsse Persante und Gudenå haben JOHANSEN und LÖFTING nachgewiesen, daß die Jakobslachse 1—3 Jahre im Süßwasser gewesen waren.

Aus vorstehenden Angaben geht also hervor, daß das Alter der aufsteigenden Grilse je nach der Gegend recht verschieden sein kann. Ihr Aufsteigen nach kurzem Seeaufenthalt kann somit nicht ausschließlich bedingt sein durch ein relativ hohes Alter der abwandernden Sälmlinge. Wäre dies der Fall, so müßten ja in nördlichen Gegenden immer mehr Grilse auftreten, was aber nicht zutrifft, da, wie wir schon hörten, das Alter der aufwandernden Lachse in Nordskandinavien größer ist und dort, wie auch in den nördlichen Flüssen von Ostkanada, z. B. im Moisi, die Grilse völlig fehlen. Andererseits gibt aber auch ATKINS an (vgl. S. 550), daß in den südlichen Flüssen der Vereinigten Staaten ebenfalls keine Grilse vorkommen.

Das Aufsteigen nach kurzem Seeaufenthalt, das die Grilse charakterisiert, muß somit noch durch andere Bedingungen ausgelöst werden, auf die ich später noch eingehen werde.

Die als „kleine Sommerlachse“ bezeichnete Größenklasse der aufsteigenden Fische hat durchweg 2 Jahre in der See gelebt. Für großbritannische Lachse wurde dies von allen englischen Autoren bestätigt, für die französischen von ROULE, für Lachse der westlichen Ostsee von LÖFTING; weiter nördlich finden sich dann aber Tiere, die 3 Jahre im

Meere waren, und das Gesamalter dieser Klasse schwankt somit infolge des verschiedenen Abwanderungsalters der Sälmlinge zwischen 3 bis 7 Jahren.

Die „großen Winter- und Sommersalme“ sind weitaus in ihrer Mehrzahl 3—4 Jahre im Meere gewesen, in den südlicheren Teilen des Verbreitungsgebietes sind einige darunter, die nur 2 Jahre, im Norden solche, die sogar 5—7 Jahre Seeaufenthalt hinter sich haben. Im Rhein hat z. B. REDEKE (1927) 617 Exemplare dieser Größenklasse untersucht; aus seinen Angaben habe ich die folgende Tabelle errechnet und zusammengestellt:

Tabelle 52. Abwanderungsalter und Meeraufenthalt großer Winter- und Sommersalme vom Rhein (nach REDEKE).

Jahre im Süßwasser	Jahre im Meer	vH der untersuchten Fische
2	4	0,1
1	4	3,5
2	3	1,3
1	3	91
2	2	4,3

Wir ersehen daraus, daß die Hauptmenge der dort aufsteigenden Lachse 4 Jahre alt ist. Auf dieser Tatsache beruht auch die 4jährige Periodizität der maximalen Erträge der Lachsfischerei, die außer im Rhein (FEHLMANN) auch in anderen mitteleuropäischen Flüssen, z. B. in der Gudenå, und der Persante beobachtet wird.

In Schottland sind die „mittleren Frühjahrs- und Sommersalme“  $2+2$  oder  $2+2\frac{1}{2}$ , die großen  $2+3$  und die allergrößten  $2+4$  Jahre alt, wobei die erste Ziffer das Abwanderungsalter angibt. JOHNSTON hat auch ein Exemplar mit  $2+6\frac{3}{4}$  Jahren beobachtet. Weiter nach dem Norden ist sowohl das Abwanderungsalter, als auch der Seeaufenthalt um 1—2 Jahre höher, wie aus den im Text bereits angeführten Daten ersichtlich.

Wie oft kann nun ein Lachs laichen, und wie groß ist der Prozentsatz der zum zweiten oder noch öfteren Laichgeschäft aufsteigenden Fische? Früher traute man in dieser Richtung dem Lachs etwas zu viel zu, wenn z. B. ATKINS drei- bis viermalige Aufstiege für die Regel hält und VIOLETTE sechs- bis acht-, ja zehnmaliges Wandern annimmt. Auch MIESCHER spricht von der Möglichkeit dreier Bergwanderungen, zwischen denen beim Weibchen 2—3, beim Männchen 2 Jahre Zwischenraum liegen sollen. Jedoch meinte er, daß allem Anschein nach diese Verhältnisse von Stromgebiet zu Stromgebiet verschieden seien, je nach der Länge des Weges im Strom und der Ausdehnung des Verbreitungsgebietes, d. h. der Futtergründe im Meer. Andere Autoren (LANDMARK und ARMISTEAD) ließen den Lachs jedes Jahr aufsteigen, während die meisten zwischen zwei Aufstiegen zweijährigen Zwischenraum annahmen

(FRITSCH, KUNSTLER<sup>1</sup>, BUREAU). Da sich diese Behauptungen nicht auf Altersuntersuchungen stützten, sind sie meist mehr Vermutungen.

BIELER schätzt im Rhein höchstens 10 vH zum zweitenmal aufsteigende Lachse. Unter 87 Exemplaren, die ROULE in der Bretagne untersuchte, waren nur sieben, die den zweiten Aufstieg unternommen hatten.

DAHL untersuchte aus Norwegen 3350 Fische. Der Prozentsatz der zum zweitenmal aufsteigenden Individuen variierte in den verschiedenen Flüssen und einzelnen Jahren, wie aus Tabelle 53 hervorgeht:

Tabelle 53. Prozentsatz der zum zweiten Male laichenden Lachse in Norwegen (nach DAHL).

Örtlichkeit	Prozentsatz der Fische mit erster Laichmarke auf den Schuppen	
	1908	1909
Christiansand . . . . .	8	6
Trondhjem . . . . .	2	6
Ostfinmarken . . . . .	2	10

Die Fische waren nach verschiedenen langen Zwischenräumen aufgestiegen, was die nächste Tabelle (54) demonstrieren wird.

Tabelle 54. Meeraufenthalt zwischen zwei Laichzeiten norwegischer Lachse (nach DAHL).

Örtlichkeit	Zahl der Fische mit Laichmarke	1908—1909		
		Zahl und vH-Satz (in Klammern) der Fische nach dem ersten Laichen betrug:		
		1 Sommer	2 Sommer	3 Sommer
Christiansand . . . . .	133	52 (38)	79 (60)	2 (2)
Trondelagen . . . . .	25	6 (24)	19 (76)	—
Ostfinmarken . . . . .	31	1 (3)	28 (90)	2 (7)

Die Fische hatte 1, 2, 3 Jahre im Meere gelebt, ehe sie zum zweiten Male aufstiegen; auch der zweite Seeaufenthalt dauerte im Norden länger als weiter südlich.

ALM fand unter seinem nicht sehr großen Material aus Südschweden 3,7 vH, ROSEN im Norrbotten 3 vH, im Västerbotten 4 vH zum zweitenmal aufsteigender Fische. Zwischen den beiden Laichperioden lag 1 Jahr Zwischenraum. DANNEVIG sah unter den aufsteigenden Fischen des Nidelvs 16 vH zum zweitenmal laichende. HUTTON und ESDAILE hatten unter 521 Lachsen aus dem Wyefluß fünf Exemplare, die zum zweitenmal aufstiegen und nur einen Fisch, der zum drittenmal laichte. An anderem Material stellte ESDAILE 6,4 vH zweimaliger Laicher fest, die 1 bis über 2 Jahre im Meer gelebt hatten.

<sup>1</sup> KUNSTLER (1889) gibt an, daß die verlaichten Fische den folgenden Sommer und Winter im Meer verbringen und im übernächsten Herbst wieder aufsteigen.

MENZIES fand unter einem sehr umfangreichen Material im Durchschnitt 4 vH Lachse, die zum zweiten Male laichten. Ihr Aufstieg fällt in verschiedene Monate und sie können 15—16 vH der Gesamtzahl ausmachen; am schwächsten sind sie in den Sommermonaten vertreten. An der Westküste Großbritanniens ist der Prozentsatz etwas höher als an der Ostküste. Die Schwankungen in der Anzahl der zum zweitenmal laichenden Fische in verschiedenen englischen und schottischen Flüssen und verschiedenen Jahren soll die folgende Tabelle 55 erläutern:

Tabelle 55. Prozentsatz der zum zweitenmal laichenden Lachse in schottischen und englischen Flüssen (nach MENZIES).

Im Firth . . . . .	1912	1,8 vH
„ Moray Firth . . . . .	1913	5 „
„ East Sutherland Coast . . . . .	1914	2,7 „
	1915	1,3 „
„ Thurso Bay . . . . .	1920	6,9 „
„ Spey . . . . .	1921	4 „
	1922	4,3 „
„ Dee . . . . .	1921	3,0 „
	1922	1,7 „

Ganz extrem hohe Werte von Fischen, die mehrfach laichten, wurden im Add in Argyllshire gefunden, nämlich 34 vH, darunter 6,5 vH, die zum drittenmal, 2,9 vH, die zum viertenmal laichten, und ein verlaichtes Exemplar hatte das Laichgeschäft fünfmal hinter sich.

Die Zeiträume, die zwischen dem ersten und zweiten Aufstieg liegen, lassen insofern eine gewisse Beziehung zu den Größenklassen erkennen, als die Grilse etwas mehr dazu neigen, nach wenigen Monaten oder im nächsten Jahr wieder aufzusteigen, während die Frühjahrs- und Sommerfische meist länger in der See bleiben. Der Zeitpunkt des zweimaligen Aufstieges im Jahr scheint gleich zu sein mit dem des erstmaligen, d. h. die Grilse kommen als Sommerfische wieder und die Frühjahrs- als Frühjahrsfische. So beobachtete MENZIES, daß unter einem Material von 191 zum zweitenmal zurückkehrenden Fischen im Spey von 99 Frühjahrsfischen 89 wieder im Frühjahr aufstiegen, und von 92 Sommerlachsen 91 wieder im Sommer zurückkehrten.

Ferner zeigen die Untersuchungen DAHLS, daß diejenigen Fische, die nach einem kurzen Seeaufenthalt zum erstenmal aufsteigen, mehr Aussicht haben, zum zweitenmal zu laichen, als die, die vor ihrer ersten Laichzeit einen langen Meeraufenthalt hinter sich haben. (Tabelle 56.)

Unter den von MALLOCH markierten Laichern kehrten einige von den weiblichen Grilse sogar wieder im gleichen Jahr in den Fluß zurück, die meisten aber im nächsten Jahre, vereinzelt erst nach 2 Jahren.

Die Fische, die später im Jahr aufsteigen, haben anscheinend größere Aussichten, die Anstrengungen der Laichzeit zu überleben als die Winter- und Frühjahrssalme. Schließlich hängt, wie schon aus der Tabelle von DAHL hervorgeht, das Überstehen der Laichzeit von dem absoluten

Tabelle 56. Erster Meeraufenthalt und zweiter Aufstieg.

Örtlichkeit	Zahl der Fische mit Laichmarke	1908—1909		
		Anzahl und vH-Satz (in Klammern) der zum zweitemal laichenden Fische nach		
		2. Winter	3. Winter	4. Winter
		erstmaligem Meeraufenthalt.		
Christiansand . .	133	124 (93)	9 (7)	— —
Trondelagen . .	25	14 (56)	9 (36)	2 (8)
Ostfinmarken . .	31	8 (26)	20 (56)	3 (9)

Alter des Fisches ab — so sind unter den zweitemalig Aufsteigenden weit mehr solche Fische, die als Grilse zum erstenmal gelaicht haben, als solche, die ihren ersten Aufstieg als Sommerlachse oder Wintersalme ausgeführt haben. — MALLOCH findet unter den zum zweitemal aufsteigenden Fischen 10 vH, die als Salme aufgestiegen waren und 19 vH, die zum erstenmal als Sommerfisch in den Fluß gekommen waren, alle übrigen hatten als Grilse zum erstemal gelaicht.

Vergleicht man die Anzahl der zum zweitemal aufsteigenden Lachse in den verschiedenen Flußsystemen, so zeigt sich, daß die Fische in Flüssen mit kurzem Lauf anscheinend etwas größere Aussichten haben, zum zweitemal aufzusteigen.

Schließlich ergibt sich, daß bei den zweimaligen Laichern die Zahl der Weibchen die der Männchen weit übertrifft — wir haben ja auch bereits auf die große Sterblichkeit der Männchen nach dem Laichakt hingewiesen. MALLOCH z. B. betont, daß seine markierten Grilse und Frühjahrsfische besonders starke Sterblichkeit unter den Männchen zeigten, und daß nicht ein einziges markiertes Männchen wieder erbeutet wurde. MENZIES fand unter einem sehr umfangreichen Material aus Schottland vereinzelte Männchen, die merkwürdigerweise bis zum ersten Aufstieg als auch zwischen diesem und dem zweiten 3 Jahre im Meer gelebt hatten. Die Zahl der Fische, die mehr als zweimal gelaicht haben, ist wie aus den bereits mitgeteilten Angaben hervorgeht, äußerst gering. DAHL fand unter seinem ganzen Material nur 0,1 vH solcher Fische, die zum drittenmal die Bergreise ausführten. Diese waren ebenfalls wieder 1, 2, 3 Jahre in der Zwischenzeit im Meer gewesen. MENZIES stellt 1927 auf Grund eigener Untersuchungen und Literaturangaben die Fänge von mehrmals laichenden Lachsen zusammen. Danach wurde im Conon ein Exemplar, das viermal gelaicht hatte, erbeutet. NOLL („Salmon- und Trout-Magazin 1925“) fand im Loch Maree ein Weibchen, das zum viertenmal laichte; es war 13 Jahre alt und immer als Frühjahrsachs aufgestiegen. Ein anderes, viermal laichendes Exemplar ist aus dem Moisi (Kanada) bekannt (Abb. 26b). Es war 2 Jahre im Süßwasser, 3 Jahre im Meer und zwischen den verschiedenen Aufstiegen je 1 Jahr in der See. Die Gewichte und Längen dieser Tiere sind:



Aus dem Add . . . . .	5,4	kg	90	cm
„ „ Conon . . . . .	8,55	„	89	„
„ „ Loch Maree . . . . .	13,3	„	109	„
„ „ Moisi . . . . .	17,10	„	—	

Ein Fisch aus dem Conon, der 5 Jahre ohne aufzusteigen im Meer gewesen ist, wiegt im Verhältnis zu diesen Zahlen 20,25—31,5 kg.

Wenn wir die Gewichte der mehrfach aufsteigenden Lachse überhaupt mit denen gleichaltriger Tiere vergleichen, die nur einmal aufgestiegen waren, so sind die der ersteren bedeutend geringer, z. B. gibt DAHL folgende Durchschnittsgewichte.

Tabelle 57. Durchschnittsgewicht und -Länge von Lachsen, die insgesamt 3 Jahre im Meere waren (nach DAHL).

	2 Jahre		3 Jahre	
	kg	cm	kg	cm
Fische ohne Laichmarke	4,1	73	8,8	91
„ mit „	2,3	61,2	4,3	75

Die lange Unterbrechung der Nahrungsaufnahme und der starke Substanzverlust während der Laichzeit sind genügend Grund für das Zurückbleiben dieser Individuen.

### c) Physiologische und theoretische Betrachtungen.

Schon mehrfach wurde erwähnt, daß alle Lachse während des Aufstiegs oder zum Teil schon im Meer ihr Farbkleid wechseln. Außerdem fallen bei manchen Arten z. B. bei *O. gorbuscha* die Schuppen auf dem Rücken aus, und bei allen zeigen sich, besonders bei den Männchen, auf der Haut schwammige Schwartenbildungen. Die Männchen aller Arten erhalten ein ausgesprochenes, auffallendes sekundäres Geschlechtsmerkmal in Gestalt des Hakens<sup>1</sup>. Der Unterkiefer, besonders die knorpeligen Teile desselben wachsen sehr stark nach oben; die Zähne der Maxillaren und Dentalen werden bis 1 und 1,5 cm lang, während diejenigen des Vomers und der Zunge häufig ausfallen (vgl. Abb. 27).

Weiter wurde schon öfters betont, daß zur Zeit des Einstieges die Gonaden in noch unentwickeltem Zustand sein können, und daß alle Lachse während ihres Aufstieges keine oder nur ganz gelegentlich Nahrung aufnehmen. All die Energie, die die Fische zu ihrer weiten Wanderung benötigen, alle die Stoffe, die sie zur Ausbildung und Reifung ihrer Geschlechtsprodukte brauchen, all das Material, das zur Ausbildung des Laichkleides und der Haken verwendet wird, muß aus Körperreserven, die der Lachs im Meere aufgestapelt hat, gedeckt werden. Über den Weg, auf dem diese Umformungen sich vollziehen, über die Menge der verbrauchten Energien, sind wir in großen Zügen unterrichtet, wenn auch

<sup>1</sup> Den Haken erwähnt bereits ALBERTUS MAGNUS um 1260. 1633 hat JONSTON (zit. nach FRITSCH) bereits festgestellt, daß die Elblachse beim Laichen metallene Farben erhielten und der Unterkiefer zum Haken auswächst.

noch die eine oder andere Einzelfrage genauerer Aufklärung harrt. Die Arbeiten von HIS, BARFURTH, FRITSCH, MIESCHER-RUESCH, HOEK und vor allem die von PATON und seinen Mitarbeitern und die von GREENE haben uns einen tiefen Einblick in die physiologischen Ab- und Aufbauvorgänge im Lachskörper tun lassen. Die Untersuchungen von P. SCHMIDT und TSCHERNAWIN haben bei *Oncorhynchus*-Arten und bei *Salmo salar* die Veränderungen des Schädels während der Flußwande-

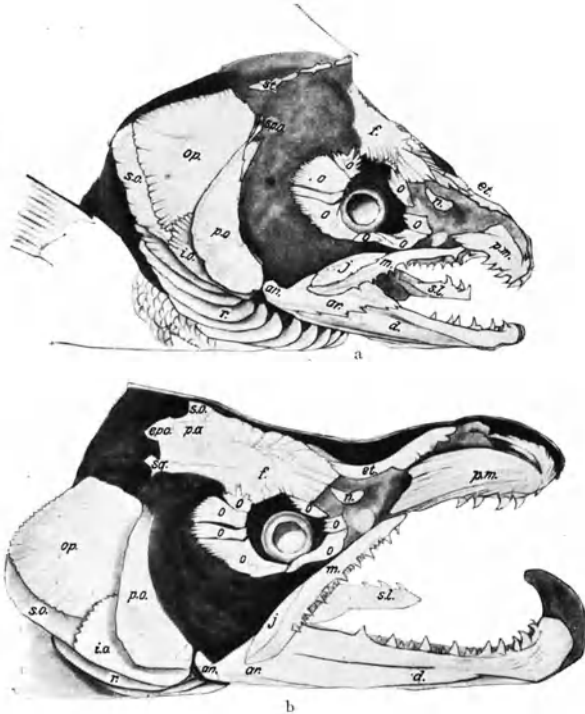


Abb. 27 a, b. Köpfe von *Salmo salar*. a Kopfskelett eines Lachsmännchens aus dem Meere. b Kopfskelett eines Lachsmännchens von den Laichplätzen (nach TSCHERNAWIN).

rung genauer untersucht<sup>1</sup>. Sie bleiben bei manchen *Oncorhynchus*-Arten z. B. *O. gorbuscha* nicht auf den Schädel beschränkt, sondern greifen auch auf die ersten Wirbel über, deren Interspinalia verlängert werden und den Buckel dieses Lachses bilden. Diese starken Veränderungen, die nicht mehr zurückgebildet werden können und die starke Atrophie des Darmes (vgl. Abb. 18 S. 500) sind sicher die Gründe dafür, daß wohl alle *Oncorhynchus* nach dem Laichen absterben. Beim atlantischen Lachs sind die Veränderungen nicht so monströs, sie können wieder rückgängig gemacht werden, weshalb dieser die Laichzeit überleben kann.

<sup>1</sup> Ich will im einzelnen nicht auf all diese morphologischen Veränderungen eingehen und verweise auf TSCHERNAWIN.

Da die Ausbildung des Laichkleides bei den Lachsen, die spät mit schon weit entwickelten Gonaden aufsteigen, weiter vorgeschritten ist, als bei denen die früh im Jahre, wenn ihre Geschlechtsorgane noch unscheinbar sind, kommen, so ist eine Abhängigkeit der Ausbildung dieser sekundären Geschlechtsmerkmale von der hormonalen Tätigkeit der Geschlechtsdrüse offensichtlich. Ob aber diese Bildungen auch einen Wert für die sexuelle Zuchtwahl haben, scheint mir sehr zweifelhaft. Nach eigenen Beobachtungen am Rheinlachs haben häufig diejenigen, besonders alte Männchen, die den schönsten Laichschmuck tragen das schlechteste, zur Befruchtung untaugliche Sperma.

Die Unterschiede zwischen einem noch unreifen und einem laichenden oder verlaichenden Lachs sind so groß, daß wir, wie bereits erwähnt, für die verschiedenen Stadien in allen Sprachen verschiedene Namen besitzen. Es bestehen zwischen ihnen nicht nur äußerliche, morphologische Unterschiede, sondern auch innere in bezug auf die Zusammensetzung und das Gewicht der Muskulatur, der verschiedenen Organe und der Gonaden; verliert doch ein Laichlachs bei seiner Wanderung mehr als ein Drittel seines Muskelgewichtes. Das Fleisch des Meerlaches oder des frühzeitig eingestiegenen im Unterlauf der Flüsse ist fett und infolge dessen häufig rot oder rosa, das des verlaichten Fisches weiß und mißfarben, weil es fast alles Fett verloren hat<sup>1</sup>.

Ich will im folgenden kurz die Umwandlungen, die sich beim aufsteigenden Lachs im Fluß vollziehen, schildern und stütze mich hauptsächlich auf die Arbeiten von PATON und seinen Mitarbeitern. Ihre Resultate, alle Einzelwägungen und Analysen, sind immer auf einen Standardfisch<sup>2</sup> umgerechnet, so daß ihre Werte repräsentativ und ohne weiteres vergleichbar sind, während MIESCHER<sup>3</sup> und HOEK immer nur absolute, individuelle Daten angeben.

<sup>1</sup> Der erste, der diese Umwandlungen in der Fleischfarbe erwähnt, war BALBIN (1679).

<sup>2</sup> In ausgedehnten statistischen Untersuchungen wurde von ARCHER und PATON die Methodik der Umrechnung auf den Standardfisch von 1 m Länge begründet und von ersterem der Nachweis erbracht, daß die später untersuchten Fische für die einzelnen Klassen repräsentativ sind. Die Fehlergrenzen betragen für Juli und August nicht mehr als 4 vH, für solche von Oktober und November 1—1,5 vH.

<sup>3</sup> MIESCHER hatte Fische vom Oberrhein zu verschiedenen Jahreszeiten miteinander verglichen. Er hatte gefunden, daß sie vom 21. Mai bis 12. Oktober 6 vH ihres Körpergewichtes verloren. Die Ovarien wuchsen zu gleicher Zeit von 1,1 auf 23 vH des Körpergewichtes. Muskelanalysen zeigten im Juli und August 23 vH Albumin, im November und Dezember nur 13 vH. Das Muskelfett wurde errechnet; es geht in gleicher Zeit von 5 vH auf 2,2 vH zurück. Die Verluste der Muskeln an Eiweiß und Fett sind hinreichend, um die Ovarien zu bilden. Bei den schottischen Untersuchungen wurden Fische aus verschiedenen Abschnitten verschiedener Flüsse (Helmsdale, Spey und Dee) ebenso wie dies MIESCHER und HOEK im Oberrhein taten, zu verschiedenen Jahreszeiten untersucht.

Tabelle 58. Ovarialgewichte in g aufsteigender Lachsweibchen (Standardfisch) (nach PATON).

Monat	An der Mündung	Schwankungen	Im Oberlauf	Schwankungen
II	77	58—101		
III	80	77—92		
IV	106	79—151		
V—VI	121	53—175	263	104—415
VII—VIII	284	109—479	510	353—691
X—XI	1439	1310—1930	2230	1815—2888

Wir haben gehört, daß die großen Sommerlachse meist schwerer sind als die Wintersalme, weil sie im Meere weiter fressen. Deutlich geht diese Tatsache aus den Muskelgewichten aufsteigender Lachse, die an den Flußmündungen gefangen werden<sup>1</sup>, hervor. Sie nehmen von Februar bis Oktober um 3—5,8 vH zu. Später werden sie aber geringer, weil die Fische, wie auch Magenuntersuchungen beweisen, schon im Meere im Herbst ihre Nahrungsaufnahme eingestellt haben (vgl. S. 579) und bereits Muskelsubstanz zum Aufbau ihrer Ovarien verwenden (ARCHER 1895)<sup>2</sup>. Die gleiche Tatsache geht aus neueren Versuchen von MENZIES hervor, die außerdem nochmals beweisen, daß im Fluß die Nahrungsaufnahme eingestellt wird. Alle seine vor den Flußmündungen im Meer markierten Lachse (Männchen und Weibchen) und 1—4 Monate später im Flusse wieder gefangenen Lachse hatten an Gewicht abgenommen. Die nach relativ kurzer Frist wieder erbeutet wurden, hatten

<sup>1</sup> Es wurden die Muskeln der genau gemessenen Tiere losgelöst und Seiten und Rücken (dicke und dünne Muskulatur) getrennt gewogen.

<sup>2</sup> Diese Tatsache hatte MIESCHER geleugnet und behauptet, erst im Süßwasser begänne die Entwicklung der Gonade. NORDGAARD hatte aber bereits diese Behauptung durch Wägungen an skandinavischen und HOEK an holländischen Lachsen widerlegt. Nach letzterem beträgt das Gewicht der Gonade von Januar bis November einen steigenden Prozentsatz des Körpergewichtes:

Tabelle 59. Gonadengewichte in vH der Körpergewichte aufsteigender Lachse (nach HOEK).

Monat	vH des Körpergewichtes	
	Weibchen	Männchen
I	0,35—0,37 vH	0,085—0,097 vH
II	0,39—0,40 „	0,086—0,097 „
III	0,42—0,47 „	0,091—0,100 „
IV	0,49—0,56 „	0,100—0,104 „
V	0,65—0,85 „	0,130—0,161 „
VI	0,97—1,25 „	0,186—0,201 „
VII	1,42—1,81 „	0,190—0,280 „
VIII	2,52—3,30 „	0,290—1,110 „
IX	5,80—11,70 „	2,350—6,150 „
X	15,70—16,90 „	5,150—7,10 „
XI	19,00—20,30 „	5,000

(XII die Ovarien laichreifer Weibchen wiegen etwa 23 vH des Körpergewichtes.)

pro Tag ungefähr 0,1 vH, die erst nach 4 Monaten wieder gewogenen nur 0,01 vH ihres Gewichtes verloren, woraus hervorgeht, daß letztere sich noch längere Zeit vor der Mündung aufgehalten und gefressen haben.

Die *Muskelgewichte von Lachsweibchen* aus dem Oberlauf haben sich gegenüber der vom Mündungsgebiet verringert. Die Differenzen betragen für Mai und Juni 478 g = 7,63 vH, für Juli und August 1014 g = 14,69 vH und für Oktober und November 32,04 vH. Entsprechend haben sich die Ovariengewichte erhöht<sup>1</sup> (Tabelle 58).

Auch in der Tabelle 58 zeigt sich wieder, daß bei den spät in dem Mündungsgebiet ankommenden Fischen die Ovarien schon weiter entwickelt sind; ihr Zuwachs beträgt für Fische aus dem Oberlauf, verglichen mit solchen aus dem Unterlauf im Mai und Juni 117 vH, im Juni und August 81 vH und im Oktober und November nur 55 vH.

Das *Muskelgewicht* der an die Flußmündungen neu ankommenden *männlichen Tiere* ist etwas höher als das der Weibchen. Die maximalen Gewichte werden im Juli und August erreicht, die kleinsten im Oktober und November beobachtet. Im Mai und Juni ist das Muskelgewicht für männliche Fische im Ober- und Unterlauf praktisch gleich (Flußlauf ist kurz), wird aber dann im Oberlauf im Juli und August um 22 vH, im Oktober und November um 25 vH geringer; entsprechend werden die Hoden gegen den Spätsommer und Herbst sowohl von Fischen in den Flußmündungen als von solchen im Oberlauf größer.

Die Gesamtgewichte der Muskeln und Gonaden geben nicht ganz die tatsächlichen Verhältnisse wieder, weil der Wassergehalt zu den verschiedenen Jahreszeiten und an den verschiedenen Orten schwankt. In Tabelle 60 sind die *Trockengewichte* und Prozente der Trockensubstanz bezogen auf die nasse Substanz gegeben, alle Werte sind auf Standardlänge umgerechnet.

Daraus folgt für die Weibchen:

Der Trockenrückstand der Muskulatur der Fische ist an der Mündung durchweg höher als im Oberlauf. Bis August zeigt er an beiden Orten nur unbedeutende Abnahme, später fällt er und der Wassergehalt der Fische nimmt dann sowohl an der Mündung, als im Oberlauf um 8 bzw. 12 vH zu. Die Ovarien nehmen sowohl absolut wie in Prozenten an Trockengewicht zu; der Gesamttrockenrückstand ist bei den Mündungsfischen durchweg niedriger (weil sie fetter sind), als bei solchen aus dem Oberlauf. Es zeigen Fische an der Mündung von Mai bis August einen Durchschnittsverlust an Muskelrockensubstanz gegenüber denen vom

<sup>1</sup> Entsprechend der Zunahme der Ovarien nimmt die Größe der Eier von Februar bis November stetig zu, sie beträgt:

Monat:	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.	XI.
Eigröße:	1,5	2	2	2,5	3	3,25	3,5	4,5	5,5	6,25 mm

(HOEK).

Tabelle 60. Absolute und prozentuale Trockengewichte von Muskeln und Gonaden aufsteigender Lachse (bezogen auf die nasse Substanz) (nach FARON).

Monat	Fische aus dem Mündungsgebiet						Fische aus dem Oberlauf									
	♀			♂			♀			♂						
	Ges. Tr. Gew.	vH Tr. Gew.	Ovarien	Ges. Tr. Gew.	vH Tr. Gew.	Hoden	Ges. Tr. Gew.	vH Tr. Gew.	Ovarien	Ges. Tr. Gew.	vH Tr. Gew.	Hoden				
II	2214	24	35,6	28,9	2254	2,6	32,9	17,8	1710	95,5	21,45	36,3	1774	8	31,05	18,7
III	2355	24	34,7	29,3	2151	1,78	34,3	17,5	1690	168	30,8	38,5	1592	18,6	30,6	16,3
IV	2599	33	35,5	31,4					880	801	22,2	37,5	865	59,3	20,5	22,1
V-VI	2210	47,3	35,9	35	1827	2,72	32,75	20								
VII-VIII	2270	72	34,5	34,4	2452	4,73	34,15	17,6								
X-XI	1750	545	28,6	38,7	1470	66	26,5	25,6								

Die Werte für Februar bis April sind nur an wenigen Fischen (12 ♀ und 5 ♂) gewonnen. Außerdem stammen die Fische aus nur einem Fluß und aus verschiedenen Jahren. Man vergleicht deshalb besser nur die Werte für die Monate Mai bis November.

Oktober und November von 1360 g, während zu gleicher Zeit die Ovarien 741 g zunahmen. Für Bewegungsenergie bleiben somit 619 g übrig.

Die Männchen weisen ganz ähnliche Verhältnisse auf, nur ist an der Mündung ihr Trockenrückstand etwas geringer als der der Weibchen. Die prozentualen Änderungen zwischen Fischen vom Ober- und Unterlauf sind ähnlich, wenn auch nicht ganz gleich wie bei den Weibchen. Die Hodenmasse ist kleiner als die der Ovarien; auch sie zeigt gegen Herbst deutliche Zunahme. Einem Muskelsubstanzverlust bei Mündungsfischen aus Mai und August von 1265 g verglichen mit solchen aus dem Oberlauf von Oktober und November steht ein Hodenzuwachs von nur 55,6 g gegenüber, so daß für Bewegungsenergien 1209 g übrig bleiben. Es stehen also den Männchen weit größere Muskelenergien zur Verfügung.

Die Untersuchung verlaichter Exemplare (Weibchen) im Frühjahr zeigt, daß das Gesamttrockengewicht der Muskulatur kaum geringer ist als das der Laicher vom Oktober und November, daß diese aber prozentual an Trockengewicht weiter verloren hatten (21,6 vH gegen 28,6 vH). Daß die Ovarien bedeutend kleiner waren (Durchschnittsgewicht = 9,28 g) ist

selbstverständlich, auf die Einschmelzung der Reste derselben ist das Gleichbleiben des Gesamtmuskelrockengewichtes zu setzen.

Genau das gleiche Bild wie für die Gesamsubstanz der Muskeln erhalten wir nach den Untersuchungen von DUNLOP in bezug auf den *Stickstoffumsatz*. Es zeigten sich für Fische von Standardlänge folgende Stickstoffmengen:

Der N-Verlust der Muskeln von Fischen aus dem Mündungsgebiet von Mai und August gegenüber solchen aus dem Oberlauf von Oktober und November beträgt für Weibchen 101 g, für Männchen 78 g, dem eine N-Zunahme der Gonaden für Weibchen von 80,30 g, für Männchen von 8,46 g gegenübersteht, so daß für den Energieumsatz 20,70 bzw. 69,54 g Stickstoff zur Verfügung stehen.

Auch die *Umschichtung des Phosphor- und Eisengehaltes* im Fischkörper wurde von MIESCHER, besonders aber dann von PATON, NEWBEGIN und GREIG beim aufsteigenden Lachs näher verfolgt. Es geht aus diesen Untersuchungen wiederum hervor, daß auch die anorganischen Bausteine zum Aufbau der Geschlechtszellen, z. B. der Nukleinsäure, aus der Muskulatur genommen werden.

Nicht nur Eiweiße werden beim Aufstieg in Bewegungsenergien umgesetzt oder zur Bildung der Gonaden verbraucht, sondern vor allem Fett<sup>1</sup>. Dies liegt in den Muskeln, sowohl inter- als intrafibrillär (MAHALANOBIS und GREENE). Die Tropfengröße und reihenförmige Anordnung derselben ist für die verschiedenen Muskelgruppen (Körper- oder Flossenmuskeln) charakteristisch. Die Änderung in der Menge des Fettes kann mikroskopisch und chemisch verfolgt werden. Beim Eintritt in die Flußmündungen finden sich große Mengen von Fett zwischen den Fasern der Körpermuskulatur in reihenförmig angeordneten Tröpfchen unter dem Sarkolem liegend, als auch besonders bei den tiefer liegenden Muskeln innerhalb der Fasern. Besonders stark sind nach GREENE (1913) die oberflächlichen Muskeln mit Fett beladen. Je weiter der Fisch aufsteigt und die Jahreszeit fortschreitet, und der Lachs sich dem Laichen nähert, schwinden<sup>2</sup> diese Fetttropfen, und beim laichenden Lachs ist das interfibrilläre Fett meist völlig, das intrafibrilläre nahezu völlig

<sup>1</sup> Wir haben schon auf den Unterschied in der Farbe des Fleisches vom aufsteigenden Salm gegenüber dem Laichlachs hingewiesen. Die mehr oder weniger intensive rote Färbung des Lachsfleisches rührt von einem Lipochrom her, über dessen Herkunft bzw. rote Farbe eine beträchtliche Literatur existiert, auf die ich hier nicht eingehen kann, besonders deshalb, weil die Verhältnisse noch nicht restlos geklärt sind, und zudem, wie wir auch bereits gehört haben, die fettesten King Salmon häufig weißes Fleisch haben. Nach Untersuchungen von GREENE und NEWBEGIN handelt es sich bei diesem Farbstoff um ein Lutein, dann um ein Lipochrom, das weitgehend dem in den Öl- und Fetttropfchen von *Copepoden* und *Crustaceen* ähnelt.

<sup>2</sup> Die Lösung des Fettes erfolgt durch eine Lipase, die von dem diffusen Pankreas während der Wanderung in die Gewebzwischenräume sezerniert wird und von da ins Blut gelangt.

geschwunden, jedoch tritt nie völliger Schwund ein (GREENE). Degenerationserscheinungen der Muskelfibrille, wie sie MIESCHER angenommen hatte, treten nicht auf.

PATON vergleicht auch den verschiedenen *Fettgehalt der Muskeln<sup>1</sup> und der Gonade* von Fischen des Mündungsgebietes mit denen des Oberlaufes. Es zeigen sich nun die gleichen Verhältnisse wie bei den Gesamtmuskelgewichten. Wie diese, so nehmen auch die Fettmengen bei aufsteigenden Lachsen im Mündungsgebiet den Sommer über zu, um dann zu fallen; im oberen Flußgebiet sind sie zu den gleichen Jahreszeiten immer geringer. Der Fettgehalt der Gonade wird im Laufe des Jahres und mit dem Höhersteigen der Fische größer. Die Durchschnittsfettmengen von Männchen und Weibchen bezogen auf Standardlänge sind in Tabelle 61 zusammengestellt:

Tabelle 61. Fettgehalt aufsteigender Lachse (nach PATON),

Monat	Fische aus dem Mündungsgebiet:				Fische aus dem Oberlauf:			
	Weibchen		Männchen		Weibchen		Männchen	
	Muskeln g	Ovarien g	Muskeln g	Hoden g	Muskeln g	Ovarien g	Muskeln g	Hoden g
V—VI	768	12	591	0,6	448	29	561	1,73
VII—VIII	770	18	922	0,88	476	46	428	2,41
X—XI	426	145	254	8,08	159	204	103	6,34

Wir sehen, daß nicht alles Muskelfett in der Gonade wieder erscheint, und daß der größere Teil in Bewegungsenergie umgesetzt wird. Es sind dies für die weiblichen Lachse aus dem Estuarium von Mai und Juni, verglichen mit solchen des Oberlaufes aus Oktober und November 422 g, für die Männchen 647 g, dazu kommt noch, daß das Fett am Darm und an den Pylorusanhängen völlig schwindet, was bereits BARFURTH, HIS, und MIESCHER festgestellt hatten. Nach PATON beträgt die Menge desselben bei aufsteigenden Lachsen von der Mündung im Mai 40 g, bei Laichfischen im Oberlauf im November 1,3 g, ist also praktisch völlig aufgezehrt. Geringere Mengen von Fett finden sich auch in der Leber; sie haben das gleiche Schicksal: von 25 g verschwinden 21 g.

PATON hat nun auch die für *Bewegungsenergien während der Wanderung* verbrauchten Gesamtmengen von Eiweiß und Fett zusammengerechnet. Es ergaben sich für Lachse von Standardlänge vom November an den Laichplätzen gegenüber solchen aus dem Mündungsgebiet vom Mai folgende Energiemengen in kg/m/sec.

Tabelle 62. Energieumsatz aufsteigender Lachse (nach PATON).

	Weibchen	Männchen
Aus Fett	1 658 460	2 523 300 kg/m/sec.
„ Eiweiß	270 000	763 000 „ „ „
Summe	1 928 460	3 286 300 kg/m/sec.

<sup>1</sup> PATON trennt in allen seinen Analysen dicke und dünne (dicke = Rücken-, dünne = Seiten-)Muskulatur. Ich gebe der Einfachheit halber die aus seinen Daten errechneten Gesamtwerte.



Den Männchen stehen also bedeutend größere Mengen von Bewegungsenergien zur Verfügung. Tatsächlich sind die Männchen die lebhafteren Fische, die außerdem unter sich, wie wir sahen, Kämpfe ausführen. Andererseits hängt mit dem starken Stoffverbrauch wohl auch ihre stärkere Erschöpfung zusammen, die bewirkt, daß die Sterblichkeit der Männchen nach der Laichablage bei weitem größer ist, als die der Weibchen.

Es ist nun noch zu untersuchen: *Welche Faktoren veranlassen den Lachs, in den Fluß einzusteigen und seine Bergwanderung zu vollführen.* Ich fasse im folgenden die Beobachtungen sowohl für den pazifischen als für den atlantischen Lachs zusammen.

In ihrem Endzweck haben wir in der Bergwanderung eine Laichwanderung großen Stiles und gewaltigen Ausmaßes vor uns. Die Frage erhebt sich: wird der Aufstieg nur durch den Fortpflanzungstrieb ausgelöst — wird er nur bedingt durch einen bestimmten Zustand und Ausbildungsgrad der Gonade?

Hierauf ist auf Grund von vielen Untersuchungen — ich nenne nur die Namen MIESCHER, HOEK, CALDERWOOD, PATON und seine Mitarbeiter, GREENE, ROULE, NORDQUIST, MENZIES u. a. — mit „*Nein*“ zu antworten<sup>1</sup>. Die Größe und der Zustand der Gonade ist wie wir bereits gesehen haben, zur Zeit des Einstieges in die Flußmündungen ganz verschieden, sowohl bei den Grilsen als bei den Lachsen, verschieden bei den aufeinanderfolgenden Schwärmen des gleichen Flusses, verschieden bei zu gleicher Zeit in die verschiedenen Flußsysteme eindringenden Individuen. Die Unterscheidung in die verschiedenen Größenklassen, deren Geschlechtsorgane zur Zeit des Einstieges ganz verschieden ausgebildet sind, ist Beweis genug dafür, daß die mehr oder weniger nah bevorstehende Laichreife nicht einzig und allein für das Aufsteigen verantwortlich gemacht werden kann. Auch werden bei den aufsteigenden Schwärmen und selbst auf den Laichplätzen hin und wieder sterile Exemplare angetroffen. Und doch muß ein gewisser innerer Zustand des Körpers, eine „Reaktionsnorm“ und damit vielleicht ein gewisser Ausbildungsgrad oder eine Reaktionsmöglichkeit der Gonade vorhanden sein, die bedingen, daß der anadrome Wandertrieb erwacht und auf gewisse äußere Reize hin ausgelöst wird. Nur so ist es verständlich, daß der Fisch auf bestimmte Reize, zu bestimmten Jahreszeiten mit dem Einsteigen in den Fluß antwortet. Daß der Fisch einen gewissen (inneren) Zustand erreicht

<sup>1</sup> ESDAILE geht sogar soweit zu sagen, daß das Wandern der Lachse Sache der Person, nicht der Art sei, worunter ich mir nicht viel mehr vorstellen kann, als daß der Zeitpunkt und die Umstände des Aufstieges individuellen Schwankungen unterworfen sind. Sie vergleicht sogar die aufsteigenden Lachsschwärme von ganz verschiedener Zusammensetzung mit einem Haufen Menschen mit völlig verschiedenem Alter, die sich zufällig in einem Konzertsaal zusammenfinden, um ein Konzert zu hören!

haben muß, um auf äußere Reize mit dem Aufstieg zu antworten, geht auch daraus hervor, daß nicht alle Fische, besonders nicht alle Grilse, die in Ufernähe sind, aufsteigen, wie aus dem Vergleich der Fänge vor und in schottischen Flüssen gefolgert werden kann (CALDERWOOD).

GURLEY stellt sich diese Beziehungen zwischen Gonade und Fischkörper so vor, daß er mit einem bestimmten „Vergiftungsfaktor“ rechnet, der, von den Geschlechtsorganen ausgehend, einen von den Eltern ererbten Wanderinstinkt auslöst<sup>1</sup>. JOHNSTON führt diese Theorie weiter aus und meint, daß Inkretstoffe des Ovars und Hodens den Fisch vergiften und ihn veranlassen, Wasser von anderer bestimmter Beschaffenheit aufzusuchen. Er glaubt, daß die Hormone schuld sind an der erhöhten Stoffwechsellätigkeit des Fisches, und daß sein ferneres Verhalten von diesen Faktoren abhängt.

ROULE schreibt zu diesen Punkten: Es muß ein richtender Einfluß sein, ein regelndes Gesetz geben, das das Eindringen in das Süßwasser auch außerhalb der Laichzeit beherrscht; es ist dies die Fortpflanzungsfunktion, die sich nicht nur zeigt bei der sexuellen Reife, sondern schon, wenn die Bildung der Geschlechtsorgane einsetzt. Anderen Ortes sagt er, daß, wenn Fische, die in diesem Zustand sind, in die „zone d'appel en mer“ kommen, sie mit dem Aufstieg reagieren.

Andere Autoren sehen im *Ernährungszustand* des Fisches eine den Wandertrieb auslösende Ursache. Der Lachs müsse das Meerwasser verlassen, da er infolge seines hohen Fettgehaltes für das Salzwasser zu leicht sei! (TAYLOR.)<sup>2</sup> Ich brauche auf diese Ansichten nicht einzugehen und weise nur darauf hin, daß häufig auch magere Lachse einsteigen (CALDERWOOD).

Nach NORDQUIST zerfällt das Problem der Lachswanderung in zwei Unterfragen: 1. Warum steigen Fische verschiedenen Alters und auch verschiedenen Geschlechtes zu verschiedenen Zeiten in die Flußmündungen ein? 2. Weshalb findet der Aufstieg in verschiedenen Flüssen zu verschiedenen Zeiten statt? Es ist aber nur eine Umschreibung der Kardinalfrage, wenn er, darauf fußend, daß z. B. in baltischen, finnischen und schottischen Flüssen einige Exemplare, die dann ihr Laichgeschäft in Meernähe verrichten, erst kurz vor dem Laichen aufsteigen, und daß in Flüssen mit kurzem Lauf die frühzeitig aufsteigenden Lachse fehlen, folgert: Es bestehen gewisse Beziehungen zwischen der Länge des Flusses und der Zeit des Einsteigens vor dem Laichen. Er stellt sich vor, daß diese Zusammenhänge phylogenetisch erworben seien, wenn sie

<sup>1</sup> Eine Vergiftung des Körpers durch die Gonade hatte ja auch HEINCKE beim Hering angenommen.

<sup>2</sup> Ältere Erklärungsversuche, wie z. B. der von v. SIEBOLD, daß der Lachs im Meer zu fett wäre, um, wenn er dort bliebe, Geschlechtsprodukte zu bilden, sind ebenfalls keine Erklärungen, sondern nur Umschreibungen von Tatsachen.

auch noch nicht zu einem konstanten Charakter geworden wären, und daß verschiedene Lachsrasen in verschiedenen oder im gleichen Fluß vorkommen.

Die Frage: Weshalb steigen die Grilse so relativ spät auf, und weshalb ist ihr Bestand in verschiedenen Flüssen und verschiedenen Jahren so starken Schwankungen unterworfen? sucht NORDQUIST durch deren Ernährungszustand zu erklären. Er argumentiert damit, daß die Männchen ein Jahr früher reif würden, als die Weibchen, und da die aufsteigenden Fische im Fluß nicht fressen, eine genügende Menge von Nahrungsreserven für die Wanderung aufgestapelt haben müßten, und daß die Grilse diesen notwendigen Betrag erst später im Jahr erreichten. Genau das gleiche gälte für die Grilseweibchen. Aus dem Aufspeichernmüssen von einem bestimmten Betrag von Reservestoffen erklärt sich nach NORDQUIST auch die Tatsache, daß im Norden die Grilse fehlen. Dort wandern die Smolts, wie wir sahen, später im Jahr ab; ihre Freßperiode im Abwanderungsjahr ist 1—3 Monate kürzer, so daß sie bis zum nächsten Sommer nicht genug Reservestoffe aufspeichern können. NORDQUIST folgt diesem Gedanken, daß trophische Gründe das Auftreten der Grilse verzögern, noch weiter, um zu erklären, weshalb manche Flüsse, z. B. die der südöstlichen Ostsee, viele — die in Nordschweden oder Finnland weniger — oder gar keine Grilse haben. Er macht die Nähe und den Reichtum der dem Lachs zur Verfügung stehenden Futtergründe für das verschiedene Wachstum und damit für das Auftreten von Grilsen verantwortlich. So könnte nach seiner Ansicht auch das Fehlen der Grilse in den Flüssen von Maine und ihr Vorkommen nördlich davon, in Kanada, damit zusammenhängen, daß dort, in der Lorenzobucht, mehr Futter vorhanden sei als weiter südlich. Auch die jährlichen Schwankungen der Menge der Grilse in dem gleichen Fluß könnten durch wechselnden Futterreichtum in den benachbarten Meeresabschnitten bedingt sein.

Zu diesen Betrachtungen von NORDQUIST möchte ich bemerken, daß die Annahme, die Männchen und Weibchen wanderten auf, wenn sie eine gewisse Menge Reservestoffe aufgespeichert hätten, doch von NORDQUIST selber mit einem Fragezeichen versehen wird. Er kann damit selber nicht erklären, weshalb sich das Einsteigen der Grilse in manchen Flüssen auf eine relativ lange Zeitspanne erstreckt, und weshalb die später ankommenden Exemplare in sehr vielen Flüssen schwerer sind. Außerdem müßten dann ja auch die länger im Meer bleibenden Lachse langsamer wachsen und erst im nächsten Jahr mit einem Gewicht ähnlich dem der Grilse des Vorjahres aufsteigen. Außerdem kann NORDQUIST mit seiner Annahme auch die Erscheinung nicht erklären, daß in einigen wenigen Flüssen Finnlands und Schottlands die größten Grilsexemplare im Juni erscheinen und die später ankommenden kleiner sind. Andererseits haben wir verschiedene Anzeichen dafür, daß die frühzeitig, im

ersten Jahr abgewanderten Smolts, die im Fluß rasch herangewachsen waren, dieses rasche Wachstum beibehalten ähnlich, wie wir dies auch von den Kingsalmon her kennen. Gerade diese Fische zeigen aber eine gewisse Tendenz (wie S. 587ff. ausgeführt) länger im Meer zu bleiben, während mancherorts die alten Smolts nach 1 Jahr als Grilse zurückkehrten. Ich verweise nochmals auf die Tabelle der Rheinsalme, wo 91 vH der großen Wintersalme, die 3 Jahre im Meer gelebt haben, mit 1 Jahr abgewandert sind. Auch in der Gudenå ist ein großer Teil der großen Winter- und Sommerlachse, die  $2\frac{1}{2}$ — $3\frac{1}{2}$  Jahre im Meer waren, mit 1 Jahr abwanderten.

Etwas vorsichtiger nimmt MENZIES zu der Frage Stellung, ob das Auftreten von Grilsen von gewissen trophischen Bedingungen abhängt. Er stellt eine Theorie zur Diskussion, von der er selber sagt „more a question of speculation than an matter of fact“.

Davon ausgehend, daß eine gewisse, wenn auch lose Beziehung zwischen dem Abwanderungsalter der Smolts und dem Aufstiegsalter der Lachse besteht, betont MENZIES, daß (in schottischen Flüssen) mit 3 Jahren abgewanderte Sämlinge das Hauptkontingent der nach einem Jahr aufwandernden Grilse stellen. Der Zuwachs der jungen Fische ist bedingt durch Temperatur und Nahrungsreichtum der Geburtsgewässer. Wenn nun infolge des Rückganges des Lachsbestandes die dem Einzelindividuum in den Bächen zur Verfügung stehende Nahrungsmenge größer wird, so wird dieses rascher wachsen und eher abwandern können, und, da die früher ins Meer gehenden Fische eine schwache Tendenz haben, länger in ihm zu bleiben, würde der Rückgang der Grilse in sehr vielen Flüssen erklärt werden können.

Tatsächlich haben in den Flüssen wie z. B. im Tweed mit dem Rückgang der Grilse die Anzahl der Lachse etwas zugenommen. Es besteht aber nach meiner Ansicht noch eine andere Möglichkeit, die für den Rückgang der Grilse haftbar gemacht werden könnte, und die später erwähnt werden wird.

Die Faktoren, die die Fische in Küstennähe bringen, sind uns nicht bekannt, können aber sehr verschieden sein. Ich glaube, wir gehen nicht fehl, wenn wir der Nahrungssuche eine wichtige Rolle zuschreiben. Wir haben ja bereits gehört, daß der Lachs gern dem Sandaal nachstellt, der sich nur in Küstennähe findet. Die Beziehungen zwischen dem Auftreten von Heringsschwärmen vor den Flußmündungen zu der Menge der in den Fluß einsteigenden Lachse wurde ebenfalls schon erwähnt. Daneben können wahrscheinlich auch noch hydrographische Bedingungen richtend wirken.

Wenn die Lachse in der Nähe von Flußmündungen sind, können sie von den verschiedenen Reizen, die von dem Fluß aus in das Meer ausstrahlen erreicht werden. Als solche Reize kommen in Betracht die Stärke des ausströmenden Wassers (Wasserhöhe) und die Unterschiede

in der Temperatur, dem spezifischen Gewicht (Salzgehalt) und der Sauerstoffführung, oder die verschiedenen Reize wirken zusammen.

Wir haben schon öfters hervorgehoben, daß in sehr vielen Flüssen, sowohl bei dem atlantischen Lachs, als bei den pazifischen Arten Beziehungen zwischen der *Hochwasserführung* und dem *Aufstieg* bestehen. Besonders wenn das Hochwasser im Verlaufe ist, treten die meisten Lachse in den Fluß ein. Schon GISLER (1752) erklärt diese Zusammenhänge so, daß das Süßwasser zu diesen Zeiten weiter ins Meer austrahle. Es ist deshalb auch eigentlich ganz selbstverständlich, daß der Hauptaufstieg erst mit dem Verlaufe des Hochwassers einsetzt, weil dieses eine gewisse Zeit braucht, um sich im Meer auf eine größere Strecke hinaus zu verteilen.

NORDQUIST setzt das Zusammentreffen des Hauptlachszuges mit Hochwasserführung ganz auf Rechnung der Wasserhöhe und der Stärke der Ausströmung. Besonders deutlich fallen die Hauptaufstiege und Hochwasserführung in skandinavischen und finnischen Flüssen zusammen; bei 15 Flüssen von 28 stimmen beide überein, bei 6 folgt der Lachsaufstieg dicht auf das Hochwasser. Flüsse die durch Seen fließen haben durchweg ihr Hochwasser später, als solche ohne Sammelbecken und in ihnen ist es auch höher und ausgeprägter und dauert kürzere Zeit. Diese Flüsse z. B. der Ijo haben einen frühen und zeitlich zusammengedrängten Lachsaufstieg. Der Kumo und Kymene, die durch Seen fließen, zeigen einen weit späteren Lachsaufstieg, obgleich sie südlicher münden und eher eisfrei sind. Der Wyefluß in Schottland hatte in den Jahren 1908—17 sein Hochwasser Ende März, der maximale Lachsfang fiel in April. Vor Southerland markierte Grilse wanderten sofort nördlich, wenn dort die Flüsse Hochwasser führten (MENZIES). Von deutschen Flüssen läßt besonders die Elbe eine deutliche Beziehung zwischen Lachsaufstieg und Hochwasserführung erkennen, während diese im Rhein, der Weser und der Weichsel nicht so deutlich in Erscheinung tritt, obgleich hier auch die Fangminima mit dem niedrigsten Wasserstand zusammenfallen.

Niedrigwasser verzögert den Lachseinstieg. Flüsse, die den ganzen Sommer über einen niedrigen Wasserstand besitzen, zeigen nur einen späten „run“. Im Severn verschob sich im Jahre 1890 bei extrem niedrigem Wasserstand während des Sommers der Lachsaufstieg bis zum November. CHAMBERLAIN (1907) beobachtete, daß sich *Oncorhynchus tshawytscha* und *O. nerka* während einer Trockenperiode lange Zeit vor der Flußmündung herumtrieben und erst bei Hochwasser einstiegen.

Starke Unterschiede in der Wasserführung eines Flusses können sogar den Aufstieg der Lachse, selbst den einer Größenklasse, auseinanderreißen. So wandern in Frankreich manchmal die Grilse in zwei Gruppen auf, eine im Frühjahr und eine im Spätsommer, dazwischen setzt im Sommer während der Niedrigwasserperiode der Zug völlig aus (ROULE).

Auch starke Kälte, die einen Rückgang der Wasserführung zur Folge hat, zerreit z. B. im Dalelv den Aufstieg der Winterlachse, die zum Teil im Herbst und dann erst wieder im Frhjahr (Mai) im Flu erscheinen (NORDQUIST).

Dauernde nderungen in der Wasserfhrung eines Flusses mte zu dauernden Verschiebungen in der Menge der aufsteigenden Lachse fhren. MALLOCH setzt z. B. den Rckgang der Grilse im Severn auf den starken Entzug von Fluwasser durch die Stadt Liverpool. In den Jahren 1896 bis 1900 wurden jhrlich 9278 Stck Grilse gefangen, nachdem dem Flu tglich 4540000 l Wasser entzogen werden, gingen diese in den Jahren 1919—1924 auf jhrlich 319 Stck zurck.

*Strmungsreize* werden von Fischen im allgemeinen scharf beantwortet, so konnten SHELFORD und CHIDESTER durch sie Fische selbst in vergiftetes Wasser locken. Wir haben auch gesehen, wie sich die Lachse vor den Flumndungen gegen die Gezeitenstrmungen in bestimmter Weise orientieren. Die pazifischen Lachse sollen nach bereinstimmenden Angaben gegen die Gezeitenstrmungen anschwimmen, whrend der atlantische Lachs mit der Flutspitze gegen die Flumndung und mit der Ebbe besonders bei Niedrigwasser des Flusses zurck gegen das Meer wandern soll. Deshalb soll z. B. in schottischen Flssen der Lachseinstieg immer am strksten sein bei Springfluten und den zwei vorhergehenden Flutwellen, nur wenige Fische sollen mit den 2—3 folgenden Fluten in den Flu bertreten (ARMISTEAD, CALDERWOOD, MALLOCH, MENZIES). Auerdem soll ein auf die Flumndung stehender Wind den Aufstieg begnstigen. Lachse stiegen aber nach Beobachtungen von MENZIES unbekmmert um Flut und Ebbe in den Flu ein, wenn dieser Hochwasser fhrte, und es ist erstaunlich, wie die Fische dann den raschen Wechsel von Salz- und Swasser ertragen.

NORDQUIST hat die alte, oft von Fischern geuerte Behauptung, da die Windrichtung Einflu auf den Einstieg der Lachse habe, nachgeprft und nicht besttigt gefunden. MALLOCH gibt an, da Ostwind in Schottland die Lachse in Ufernhe bringt, diese aber am liebsten bei Westwind aufsteigen<sup>1</sup>.

Auch im Flu mag die jeweilige Strmung und Strke der Wasserfhrung einen bedeutenden Einflu auf die Aufwrtsbewegung der Lachse haben. Wir haben ja auch schon gehrt, da der Einstieg von Lachsen in die Nebenflsse, z. B. im Rhein bei miger Hochwasserfhrung erfolgt, genau wie der Zuzug zu den Laichpltzen dann am strksten ist. Starke Hochwasser aber veranlassen hufig die Fische sich einzulagern, oder sie werden, wie dies wiederholt in Schottland beobachtet wurde

<sup>1</sup> Es ist mir nicht ganz klar, wie MALLOCH, dessen Behauptungen sich hauptschlich auf den Tay beziehen, an anderer Stelle ebenfalls die Angabe macht, auf den Flu stehende Winde wrden den Einstieg begnstigen.

(MALLOCH), von den Fluten sogar eine Strecke zu Tal getragen. Andererseits suchen die aufsteigenden Fische nicht immer bei Zusammenflüssen den Arm mit der stärksten Strömung auf, was besonders WARD für den Red Salmon hervorhebt.

Es müssen also noch andere Faktoren bestimmenden Einfluß auf die Wanderbewegungen der Lachse haben und von vielen Autoren werden diese in *Temperaturreizen* gesehen, wobei immer betont wird, daß nicht die absoluten Temperaturen, sondern deren Relativität ausschlaggebend ist<sup>1</sup>. Wir haben bereits gehört, wie besonders WARD für *Oncorhynchus nerka* nachzuweisen versucht, daß dieser im Fluß immer dem kühlen Wasser entgegenziehe. Auf der anderen Seite haben wir auch gesehen, daß Kälte die Aktivität des atlantischen Lachses herabsetzt. Er lagert während des Eisganges in Kolken oder Seen ein, springt z. B. in Schottland bei kaltem Wetter nicht über Fälle, und die Frühjahrslachse stellen ihren Aufstieg vorübergehend ein, wenn die Flüsse Schneewasser führen. Es hält schwer Temperaturreize und Lachswanderungen unter einen Nenner zu bringen. So wurden auch Temperaturdifferenzen zwischen Salz- und Flußwasser für das Einsteigen verantwortlich gemacht, aber der eine Forscher meint, daß der Lachs das kalte Meerwasser verlasse, um das höher temperierte Flußwasser aufzusuchen, der andere macht genau die entgegengesetzte Annahme und auch die Ansicht, daß beide gleich temperiert sein müßten, fehlt nicht. Wir haben ja auch schon gesehen, daß sich in manchen Flüssen der Lachsaufstieg über das ganze Jahr erstreckt, und daß in dieser Zeit die Temperaturverhältnisse zwischen Süß- und Salzwasser ganz verschieden, ja entgegengesetzt sein müssen, liegt auf der Hand. In dem einen oder anderen Fluß mögen sich gewisse Beziehungen zwischen dem Aufstieg und der Wassertemperatur ergeben, ich glaube aber nicht, daß sich eine allgemeingültige Regel ableiten läßt, was einige Beispiele erläutern mögen. So betont CALDERWOOD (1908), daß wohl die besten schottischen Lachsflüsse, die einen guten Frühjahrsrun haben, diejenigen sind, die aus schneefreiem Hügelland kommen, und man deshalb angenommen hatte, daß der Lachs ihr wärmeres Wasser dem kalten Nordseewasser vorzöge; Temperaturmessungen haben aber ergeben, daß das Flußwasser im Januar mit 7—10° C kälter als das Meerwasser und es auch meistens bis April bleibt. Die gleichen Temperaturen weisen einige westschottische Flüsse auf, die keinen Frühjahrsrun haben.

Auch in der Weichsel findet der Hauptaufstieg vom wärmeren Meerwasser in das kältere Süßwasser statt, dessen Temperaturen sogar während des Haupteinstieges nach den Messungen von SELIGO und der Zusammenstellung von NORDQUIST zwischen 1—3° C betragen. Diese geringen Wärmegrade liegen sogar schon unter der Grenztemperatur, bei

<sup>1</sup> Nach SHELFORD reagieren Fische auf Temperaturunterschiede von 0,2° C.

der nach den Angaben von CALDERWOOD schottische Lachse ihren Aufstieg unterbrechen. NORDQUIST, der die Abhängigkeit zwischen Wassertemperatur und Lachsaufstieg in mehreren Arbeiten untersuchte, kommt 1924 ebenfalls zu einer Ablehnung der Theorie und läßt nur gelten, daß wenn das Auftauen des Eises später stattgefunden hat, auch das Aufsteigen der Lachse gewöhnlich später beginnt.

CHAMBERLAIN behauptet, daß die größeren amerikanischen Lachsarten vom kühleren Meer- ins wärmere Flußwasser gehen und weist nach, daß Flüsse, die aus Seen kommen, eine relativ höhere Sommertemperatur haben, als solche ohne Seen.

CHIDESTER spricht der Temperatur einen großen Einfluß auf die Wanderbewegung der Lachse zu, verkennt aber nicht, daß „ein ganzes komplexes System, vielleicht auch ein geheimnisvoller noch unbekannter Sinn“ mitspricht.

GURLEY glaubt, daß kühles Wasser die Entwicklung der Gonade fördere und daß die Lachswanderungen durch Temperaturreize ausgelöst würden, während Strömungsreize für die Fortführung der Wanderung im Fluß maßgebend seien.

Neben physikalischen Faktoren können *chemische Reize* richtend auf die Wanderbewegung der Lachse wirken. In einer Reihe von Arbeiten hat in letzter Zeit ROULE versucht, darzutun, daß der Lachs Wasser mit höherem  $O_2$ -Gehalt aufsuche. Nach  $O_2$ -Bestimmungen, die von LEGENDRE im Estuarium ausgeführt wurden, sinkt der  $O_2$ -Gehalt in der Mischzone zwischen Salz- und Süßwasser, um häufig sowohl gegen das reine Salzwasser, als auch gegen den Fluß zu wieder anzusteigen. ROULE sucht nun zu beweisen, daß der Lachs nur in solche Flüssen aufsteige, deren  $O_2$ -Gehalt in der Mischzone höher sei als in der Salzwasserzone, und nur solche Estuarien und Flüsse aufsuche, deren  $O_2$ -Gehalt gleich oder höher als der Sättigungsgrad sei.

An einem speziellen Beispiel im L'Avent in der Bretagne wies ROULE nach, daß sich das Flußwasser auf dem Salzwasser ausbreitet, ehe sich beide mischen, so daß verschiedene Schichten mit nach unten steigendem Salzgehalt übereinander lagern; der  $O_2$ -Gehalt steigt im umgekehrten Sinn und ist an der Oberfläche höher, in reinem Süßwasser 7,27 pro Liter, in der brackischen Mischzone in 1 m Tiefe 6,48 und im Salzwasser in 3,5 m Tiefe 5,14. Näher an den Fluß heran werden die Unterschiede noch deutlicher.

Wie sind aber die Verhältnisse bei Wind? Wie bei Hochwasserführung des Flusses? Darüber fehlen Angaben. Wohl sagt ROULE, daß im Frühjahr das Flußwasser nahezu mit  $O_2$  gesättigt oder sogar übersättigt sei, daß bei Überschwemmungen und Trübungen aber der Sauerstoffgehalt um 2 ccm sinke und erst später wieder ansteige. Können dann die weniger  $O_2$ -haltigen Gewässer bei Hochwasserführung des Flusses dem Lachs den Weg weisen? Müßte der Lachs dann nicht umkehren,



wenn ihm im Fluß eine Hochwasserwelle entgegenkäme? oder wenn er einmal eine verunreinigte Stelle mit weniger O<sub>2</sub>-Gehalt träfe? Wir sehen aber, daß z. B. im Rhein und anderen großen Flüssen solche Stellen glatt überwunden werden. Auch die Beobachtung von WARD, daß manchmal klare Nebenflüsse gemieden und der trübe Hauptfluß beibehalten wird oder umgekehrt, spricht dagegen, daß der Lachs sich stark nach dem O<sub>2</sub>-Gefälle orientiere. In einigen Fällen mögen wohl die Erklärungsversuche ROULES mit Tatsachen zusammenfallen<sup>1</sup>, von genereller Bedeutung scheinen sie mir nicht zu sein, und auch NORDQUIST lehnt sie in seiner neuesten Arbeit ab.

POWERS hatte sich bereits früher gegen die Überschätzungen dieses Faktors gewendet, wenn er auch zuläßt, daß alle Fische während der Entwicklung der Gonade infolge ihres hohen Stoffwechsels sauerstoffbedürftiger sind, was auch beim Lachs — worauf PRINCE 1920 hinwies — seinen Ausdruck darin findet, daß zum Laichen Wasser mit hohem Sauerstoffgehalt aufgesucht wird.

Daß andere chemische Reize ebenfalls einen Einfluß auf die Wanderbewegung der Lachse ausüben, darf wohl als sicher angenommen werden, wenn wir auch noch nicht wissen, welche. Es wäre zunächst an die *Reaktion des Wassers* zu denken. Experimentell haben SHELFORD und WELLS, und SHELFORD und POWERS diese Frage untersucht und gefunden, daß schwachsaure Medien von den meisten Fischen vorgezogen werden, weshalb POWERS auch darauf hinweist, daß CO<sub>2</sub>-Anreicherungen einen auslösenden Faktor für die Wanderung mariner Fische bilden können; für den Lachs fehlen Experimente in dieser Richtung.

Ganz merkwürdig ist es, welch feines Empfinden *Oncorhynchus nerka* für solche Flüsse hat, die aus Seen kommen. Er geht z. B. in den Yukon, der erst in 3080 km Entfernung von der Mündung einen See hat und ebenso in den Boca di Quadra, der aus einem See nur 1 1/2 km von der Mündung entfernt kommt. BABCOCK (mitgeteilt von JORDAN), beobachtete, daß sich Red Salmon in einem Fluß um den Auslauf eines Wasserrohres sammelten, das Wasser aus einem Strom, der aus einem See kam, in den Fluß überleitete.

Interessant ist auch die Beobachtung, die von verschiedenen amerikanischen Autoren gebracht wird, daß zu Zeiten von niedrigem Wasser vor der Flußmündung, die dann vollkommen durch eine Sandbarre vom Meere getrennt ist, Lachse in Mengen sich sammeln. Soll man hier den schwachen Stromreiz oder geringe Temperaturunterschiede oder chemische Differenzen zwischen dem durch die Barre hochsteigenden Druckwasser und dem Salzwasser als anziehenden Faktor annehmen?

<sup>1</sup> CHEVEY, ROULE und VERRIER (1927) führen z. B. auch die Tatsache, daß die Dordogne (Nebenfluß der Garonne) nicht mehr zum Aufstieg benutzt wird, auf eine Abnahme des O<sub>2</sub>-Gehaltes in diesem Flusse zurück.

Daß die Härte des Wassers ein ausschlaggebender Faktor für die Wanderung der Lachse ist, ist kaum wahrscheinlich, da Flüsse aus Granit- als aus Kalkgebirgen ausgesucht werden.

Zu erwähnen wäre nur noch, daß nach Beobachtungen in Schottland der Lachs während Gewittern und bei fallendem Barometerstand nicht aufsteigt.

Die rätselhafteste Erscheinung in der Biologie der Lachse wird durch den Ausdruck „*Elternstrom-Theorie*“<sup>1</sup> gekennzeichnet. Nach ihr suchen die aufsteigenden Lachse ihren Geburtsfluß, ja ihre Geburtsstätte in ihm auf, um hier zu laichen. Eine ganze Reihe von Beobachtungen und Tatsachen sprechen für die Richtigkeit dieser Theorie, wenn es auch schwer wird einen so komplizierten Instinkt, der die Fische leitet, zu verstehen und zu begreifen.

Vor allem haben die groß angelegten Markierungsversuche von SYNDER, GILBERT und WILLIS (vgl. S. 507 ff.) an *Oncorhynchus nerka* Ergebnisse geliefert, die nur im Sinne der Elternstrom-Theorie gedeutet werden können, und für GILBERT ist sie „keine Theorie, sondern die Konstatierung einer unerklärlichen Tatsache“. Markierte abgewanderte Junglachse aus Flüssen, die in die Bristol-Bay münden, finden sich alle auf den Abwachsgründen im Süden von Alaska. Hier markierte erwachsene Lachse teilen sich schon im Meere in verschiedene Scharen, die auf bestimmten Routen (Isanotski Straße—Bristol-Bay) ihren Geburtsflüssen bis hinauf zu dem Yukon zustreben. Lachse, die aus einem Netzzug stammten, konnten sich auf 20 verschiedene Flüsse verteilen.

Die in den gleichen Fluß eingewanderten Fische verhalten sich an den Mündungen von Zuflüssen ebenfalls verschieden, die einen wandern ohne Zögern im Hauptfluß weiter, die anderen dringen in die Nebenflüsse ein. GILBERT schließt aus Wachstumsuntersuchungen an laichenden Lachsen, daß sie nicht nur in ihren Geburtsfluß zurückkehren, sondern sogar die Stelle ausfindig machen, an der sie als Setzlinge gelebt haben. ROBERTSON sucht diese Behauptung durch Eimessungen zu beweisen. Im Frasergebiet erscheinen in den gleichen Creeks, ja an den gleichen Laichplätzen Laichschwärme mit großer Regelmäßigkeit zu ganz bestimmten Zeiten. Die Zusammensetzung dieser Schwärme ist auf dem gleichen Brutbett nach der Größe der Individuen im Laufe von mehreren Jahren fast gleich. ROBERTSON machte nun in den Jahren 1914—1920 Eimessungen, die zeigten, daß die Eigröße in 3 verschiedenen Creeks deutlich verschieden am gleichen Laichplatz (im gleichen Creek) aber nahezu gleich war. In eine 1 m lange schmale Rinne gingen im Durchschnitt:

<sup>1</sup> Für verschiedene andere Fische, die zum Laichen vom Meer ins Süßwasser aufwandern, ist die „Elternstromtheorie“ ebenfalls Gegenstand lebhafter Diskussion geworden, besonders für verschiedene Heringsarten. Ich verweise auf die betreffenden Kapitel.

im Morris Creek . . . .	164,3	(-1,5, + 2,4)	Eier
„ Harrison Creek . . . .	151,4	(-1,6, + 2,1)	„
„ Cultus Creek . . . .	183,3	(-2,0, + 1,9)	„

Da von anderer Seite angegeben wird, daß die Eigröße proportional der Körpergröße sei, betont ROBERTSON ausdrücklich, daß bei seinen Beobachtungen dies nicht zutrif.

Für den atlantischen Lachs fehlen solche exakte Beobachtungen noch; trotzdem sind die älteren Autoren so auch HEINCKE bis zu ZSCHOKKE fast ausnahmslos Anhänger der Elternstrom-Theorie. Von neueren Beobachtern ist ARMISTEAD überzeugt, daß der Lachs nicht nur den gleichen Fluß, sondern auch den Ort, an dem er erbrütet wurde, als Laichplatz wählt. BIELER gibt an, daß in Flüssen, die durch Wehre abgesperrt sind, sich Lachse in größerer Anzahl einfinden und das Hindernis zu überspringen versuchen, 3 Jahre nachdem ein Hochwasser das Passieren des Wehres gestattet hatte.

FEHLMANN stützt auf die Elternstrom-Theorie seine Behauptung, daß der Lachsfang im Oberrhein abhängig sei von der Menge der dort getätigten Brutaussetzungen. STEINMANN nimmt eine Rasse „Hochrhein-Lachs“ an, die aussterbe, nachdem durch die Kraftwerke Laufenburg dort diese Lachse nicht weiter im Rhein hochsteigen und ihren Geburtsplatz erreichen könnten.

Auch GURLEY ist überzeugt, daß die Lachse in den Geburtsfluß und zum Geburtsort zurückkehren.

Nicht unbedingt neigen der Elternstrom-Theorie z. B. CALDERWOOD und LEONHARDT zu. Ersterer meint, daß wohl gewöhnlich die Mehrzahl der Lachse zum Geburtsfluß und zum Geburtsplatz zurückkehrten, daß aber auch andere Laichgelegenheiten benutzt, und daß besonders im gleichen Flußsystem die Nebenflüsse unterschiedlich besucht würden. Seine Markierungsversuche an Sämlingen und verlaichten Lachsen in Schottland haben gezeigt, daß 8,75 vH in anderen, sowohl nördlichen als südlichen Flüssen bis 165 km Entfernung gefangen wurden. Bis zu einem gewissen Grad scheinen die größeren Ströme mit starker Wasserführung strikter beibehalten zu werden; so wurden alle im Tay markierten Lachse wieder im Tay gefangen. In kleinen schottischen Flüssen soll es aber vorkommen, daß halb verlaichte, größere Männchen den Fluß verlassen und in der gleichen Laichperiode in dem benachbarten wieder gefangen werden. LEONHARDT glaubt, ebenso wie eine große Reihe anderer Autoren, z. B. JORDAN, daß die Tatsache, daß viele Lachse den Heimatfluß aufsuchen, damit erklärt werden könne, daß die Mehrzahl der Fische sich nicht allzu weit von der Flußmündung entferne und zwangsläufig beim Rückwandern auf den Elternstrom stoßen müsse.

DAHL und FIEDLER stehen der Elternstrom-Theorie skeptisch gegenüber. Letzterer führt dagegen besonders an, daß auf Bornholm gelegentlich Lachse in Flüssen und Bächen gefangen werden, die keine Laich-

plätze besitzen. Ersterer stellt auf den Markierungsversuchen von LANDMARK<sup>1</sup> fußend fest, daß ein gewisser Prozentsatz — ungefähr  $\frac{1}{3}$  — markierter Fische zum zweitenmal in den nördlicher mündenden Flüssen gefangen wurde.

Ohne Zweifel würde die Annahme, daß die Lachse sich nicht weit von der Mündung ihres Geburtsflusses im Meer entfernen, deren Rückkehr in diesen leichter erklären. Dort könnten sie von den rhythmisch im Laufe des Jahres von dem Fluß ausgehenden Reizen erreicht werden und ihr Aufstieg vollzöge sich dann in einem jährlich ungefähr gleichbleibenden Turnus, da gewisse meteorologische und hydrographische Bedingungen ebenfalls zyklisch auftreten. Ob man dann aber auf den Begriff des Heiminstinktes verzichten könnte und die Aufwanderung im Fluß ganz auf ein Reagieren auf verschiedene Reize setzen könnte, bleibe vorderhand dahingestellt. Aber wie erwähnt machen sicher viele Lachse weite Meerreisen; ich erinnere nochmals an die Ostseelachse, die alle, auch die der baltischen und finnischen Flüsse, in der westlichen Ostsee aufwachsen.

Wenn die Elternstrom-Theorie den Tatsachen entspricht, dann folgt daraus, daß jeder Fluß bzw. jeder Nebenfluß oder Laichplatz seine eigene Rasse hat, die sich in Anpassung an das verschiedene Auftreten von zyklisch wiederkehrenden, meteorologischen und hydrographischen Bedingungen herausgebildet hat, eine Annahme, der viele Forscher z. B. PRINCE, GILBERT, ROBERTSON, STEINMANN, NORDQUIST, zuneigen. Die betreffende Rasse besitzt gewisse Gewohnheiten (Aufstiegszeit, Aufstiegsalter, Reagieren auf bestimmte Reize usw.), die erblich fixiert sein müssen. Die charakteristischen, biologischen Eigentümlichkeiten (z. B. auch das Auftreten und Zahlenverhältnis von Winterlachsen und Grilsen) müßten durch Selektion herausgezüchtet sein. Wie diese Selektion arbeitete, ist ebenfalls schwer zu verstehen. Experimentelle Beweise in Form großer systematischer Transferierungsversuche fehlen uns noch.

Immerhin könnte man sich ja vorstellen, daß bei den Lachsen erblich fixierte Lokalrassen auftreten, die einen bestimmten, morphologischen und physiologischen Merkmalkomplex, eine gewisse Reaktionsnorm im WOLTERECKSchen Sinn besitzen, und unter verschiedenen Bedingungen nach verschiedenen Richtungen reagieren können. Um diese Frage aber zu diskutieren, bedürfte es noch einer weit größeren Vertiefung unserer Kenntnisse der Biologie der Lachse. Erst dann könnte vielleicht auch Licht auf die Abhängigkeit des Zeitpunktes für den Einstieg zur Ausbildung der Gonade, der schon so oft diskutiert wurde, geworfen werden.

---

<sup>1</sup> LANDMARK berichtet, daß von 800 gezeichneten Lachsen 41 wieder gefangen wurden, von diesen waren 37 in Flüssen, 4 im Meere markiert worden. 9 wurden auf offener See erbeutet, 28 im gleichen Fluß, in dem sie gezeichnet waren. Die Zeit zwischen Aussetzung und Wiederfang betrug wenige Tage bis zu 18 Monaten.

Bis jetzt können wir nur feststellen, daß alte Fische mit wenig ausgebildeten Geschlechtsorganen länger vor der Laichzeit aufsteigen, und daß Fische, die erst kurz vor der Laichzeit in den Fluß kommen, nahezu reife Gonaden besitzen. Ferner steht fest, daß erstere nur in Flüssen mit langem Lauf, letztere nur in solchen mit kurzem Lauf auftreten. Alle die bisher geäußerten sogenannten Erklärungsversuche sind aber nur Umschreibungen der Tatsachen oder mehr oder weniger teleologische Betrachtungen.

Neben der Wanderform des Lachses haben wir noch eine stationäre Form: den Süßwasserlachs oder Land-locked Salmon, der dauernd im Süßwasser bleibt und als Reliktform anzusehen ist. Dieser stationäre Lachs ist in mehrere Lokalrassen aufgespalten und besonders in den verschiedenen Seen von Maine und im nördlichen Teil von New York State und im Süden von Labrador, haben wir eine ganze Reihe verschiedener Stämme. Diese Rassen wurden früher als eigene Arten angesehen, von denen *Salmo sebago* und *S. gloveri* die bekanntesten sind. Diese Binnenlachse besitzen geringeren Wandertrieb. Sie gehen zur Laichzeit Ende Oktober bis Ende November nur zu den Zu- oder Ausflüssen ihres Heimatsees, wobei die Männchen den Anfang machen. Alle diese Standformen behalten länger ihr Jugendkleid als die Wanderlachse und bleiben kleiner, wenn sie auch in ihrer Größe stark variieren. Ihr Fleisch ist nicht so fett und sie bilden keine so ausgesprochenen sekundären Geschlechtscharaktere und Laichkleid aus. Die Eier sind größer als die der Wanderfische, aber hinfalliger. Einzelne Rassen zeigen verschiedene Wüchsigkeit; so wächst der *Sebago Salmon*, der sein Hauptverbreitungsgebiet im Presumpscott River und Sebago-See hat, auf  $2\frac{1}{2}$  kg heran. Andere von ATKINS unterschiedene und nach ihrem Vorkommen benannte Rassen sind: der *Sebec Salmon*, der *Union* und der *St. Croix Salmon*, die meist nicht über  $1\frac{1}{2}$  kg schwer werden. Bei allen diesen Stämmen überwiegen die Weibchen beträchtlich an Zahl.

In Europa haben wir Binnenlachse im Wenersee in Schweden — früher als *S. salar hardini (lacustris)* — und im Ladogasee in Rußland und in einigen Flüssen Norwegens, z. B. in der Otrå. Im Wenersee erreichen diese Lachse nach TRYBOM 10—12, nach NORDQUIST 6—8 kg, im Otrå-Fluß sind sie nur bis zu 30 cm lang und 375 g schwer. Die Wenerseelachse steigen in die Zuflüsse auf, z. B. in den Gullspång hauptsächlich im Juli und August, vereinzelt noch im Oktober. Die Laichzeit fällt in den Oktober bis Dezember. Gelegentlich wird auch ein spärliches Wandern vom See flußabwärts beobachtet (FREIDENFELT).

Die Ladogalachse steigen hauptsächlich in den Vuoksen auf und werden hauptsächlich wenige Kilometer oberhalb der Einflußstelle im Juli und August gefangen, wenn auch vereinzelt Fische schon im Juni und noch welche im September aufsteigen, wie aus folgender Statistik einer 30 km oberhalb des Sees gelegenen Fangstation hervorgeht.

Tabelle 63. Fangstatistik der Ladoga-Lachse.

Datum	Anzahl 1896	vH ♂	vH ♀	Anzahl 1897	vH ♂	vH ♀
I.—15. VI.	1	—	—	4	—	—
16.—30. VI.	2	—	—	63	39,7	60,2
I.—15. VII.	57	29,8	70,2	90	31,1	68,9
16.—31. VII.	125	51,2	48,8	274	40,1	59,9
I.—15. VIII.	102	42,2	57,8	157	51,0	49,0
16.—31. VIII.	80	38,8	61,2	155	55,5	44,5
I.—15. IX.	80	29,2	70,8	63	47,6	52,4
16.—30. IX.	80	46,2	53,8	98	44,8	55,2
Summe:	551	40,6	59,4	901	43,9	56,1

Die Laichzeit fällt auch hier in den Oktober.

Schließlich hat es auch nicht an Versuchen gefehlt, die Meerform ans Süßwasser zu akklimatisieren und in Binnenseen z. B. den Genfer See zu überführen, und wir haben ja auch bereits gehört, daß sie dann reife Geschlechtsprodukte bilden kann. Jedoch ist das Wachstum dieser Fische gering, und die Eier sind sehr hinfällig. Ebenso haben sich wiederholte Versuche, Lachse mit Bachforellen zu kreuzen, nicht bewährt, da die Nachkommenschaft nicht viel stärkeres Wachstum wie die Bachforelle, aber stärkeren Wandertrieb zeigt und mindestens nach 2—3 Jahren abwandert, wenngleich nach Angaben von FEHLMANN die F<sub>1</sub>-Generation fruchtbar sein soll.

Einbürgerungen des atlantischen Lachses nach Neuseeland waren ebenso wie die des *King Salmon* von Erfolg begleitet. Jedoch sind mir keine Daten über die Wandergewohnheiten in dieser neuen Heimat bekannt.

#### d) *Salmo fario*-Gruppe.

1. **Die Bachforelle.** Die Forelle (*Salmo fario*) zeigt morphologisch sowohl, wie biologisch eine außerordentlich große Plastizität und früher wurde die Art in mehrere aufgespalten, deren bekannteste Vertreter die Bachforelle (*Salmo fario*), die Seeforelle (*Salmo lacustris*) und die Meerforelle (*Salmo trutta*) sind. Wenngleich es heute noch Stimmen gibt, die sich für die Aufteilung in verschiedene Arten einsetzen, so will ich doch der meistverbreiteten Ansicht von SMITT, DAHL, CLIGNY, MALLOCH, NORDQUIST, HUITFELDT-KAAS usw. folgen und alle als Varietäten von *Salmo fario* ansehen. Denn so groß auch die morphologischen, wie biologischen Unterschiede zwischen den verschiedenen Vertretern sein mögen, so sind sie doch fließend und gehen ineinander über; weiter kann man durch Transferierungen sowohl die biologischen, als die morphologischen Charaktere ändern, und drittens sind die verschiedenen Formen unter sich fruchtbar und erzeugen fertile Nachkommenschaft. Die drei Varietäten unterscheiden sich hauptsächlich in ihrem Wachstum und in ihren Wandereigentümlichkeiten.

*Salmo fario* kommt in ganz Europa vom Nordkap bis zum Vorgebirge Tarifa vor, wird im Uralgebiet und auch in Kleinasien angetroffen.

Die Form, die am wenigsten wandert, während ihres ganzen Lebens ein gleichmäßiges Wachstum zeigt und für gewöhnlich nur Mittelgröße erreicht, ist die *Bachforelle*. Sie bewohnt vorzüglich die obersten kühlen Regionen der Gebirgsbäche, die nach ihr den Namen „Bachforellenregion“ führen bis hinauf zu 2500 m Höhe, geht aber auch in geeignete Bäche der Ebene, sofern diese kühl, raschfließend und sauerstoffreich sind und einen festen, am besten steinigen oder sandigen Untergrund haben. In den nahrungsreicheren Flüssen und Strömen des Hügellandes und der Ebene zeigt die Bachforelle ein besseres Wachstum, als in den steinigen, kalten, nahrungsarmen Wildbächen der Vorgebirge und des Hochgebirges, wo sie als „Steinforelle“ ein kümmerliches Dasein fristet. Hier erreicht sie kaum mehr als 150—200 g. Im Mittelgebirgsbach sind Exemplare von über 2 kg nicht selten und in Flüssen werden gelegentlich Bachforellen zwischen 2—10 kg und mehr gefangen. Richtige Bachforellen kommen auch in kühlen Gebirgsseen vor, wo sie sich dauernd aufhalten können (von HUITFELDT-KAAS als Mountain-trout bezeichnet). Gelegentlich werden auch erwachsene „verirrte Exemplare“ in Meeresbuchten, z. B. in der Ostsee, gefangen.

Das Farbkleid der Bachforellen ist äußerst wechselnd und veränderlich. Immer aber fehlt bei normalen Exemplaren der ausgesprochene Silberglanz, der die Seeforelle und Meerforelle auszeichnet. Gewöhnlich ist die Bachforelle recht bunt und besonders charakteristisch sind die roten bis orangefarbenen Tupfen, jedoch kommen auch dunkle und fast schwarze Varietäten vor. Im Jugendstadium sind alle Varietäten gleich und tragen 13 dunkle Querbinden.

Die Nahrung der Bachforelle, die ein ausgesprochener Raubfisch ist, besteht aus kleinen Krustern — der Speisezettel der Sälmlinge (S. 530) gibt ohne weiteres auch die Diät der jungen Bachforelle wieder —; ältere und größere Fische jagen vorzüglich kleinere Fische und alle haschen im Frühjahr und Sommer über dem Wasser tanzende Insekten.

Die typische Bachforelle muß als ein Standfisch angesehen werden. Ältere und größere Fische wählen einen bestimmten Stand: eine überhängende Uferböschung oder eine Höhlung unter einem Stein, von dem aus sie nur kurze Nahrungstreifen, am liebsten in der Dämmerung, unternehmen. Auch wenn sie durch Hochwasser oder zur Laichzeit veranlaßt werden, diesen zu verlassen, so kehren sie meist dorthin zurück. Kleinere Nahrungswanderungen werden mancherorts wohl auch im März eine Strecke bachaufwärts unternommen, wenn dort die Luftnahrung in den Büschen über dem Wasser reichlicher vorhanden ist.

Die Laichreife erlangt die Bachforelle männlichen Geschlechtes meist im zweiten, manchmal sogar schon im ersten Jahre, die weiblichen Geschlechtes im dritten. In kälteren, nördlicheren Gegenden können die Zeiten um 1, ja um 2 Jahre hinausgezogen werden. Die größten und ältesten

Laicher sind 8—12 Jahre, jedoch sind sie sehr selten, und 4—6jährige Fische stellen die Hauptmenge. Die Laichzeit, während der keine Nahrung aufgenommen wird, fällt in den höher gelegenen Bächen und im Norden des Verbreitungsgebietes in die Monate Oktober bis Dezember, in den Niederungsbächen oder in wärmeren Landstrichen beginnt sie im Dezember und zieht sich bis März hin. Die Farben beider Geschlechter werden dann leuchtender, und alte Männchen bilden häufig einen kleinen Laichhaken aus. Außerdem treten an den Flossen, besonders an der Schwanzflosse Epithelverdickungen, sogenannte Schwarten, auf.

Von ihrem Standort ziehen die Fische zur Laichzeit meist nur eine kurze Strecke bachaufwärts, die im Fluß stehenden Forellen weiter, als die im Bach vorkommenden, bis zur nächsten klaren, seichten, 20—30 cm tiefen, kiesigen Stelle oder sie wandern von Seen zu den sandigen Ufern, besonders, wenn dort Quellen hochkommen. Hier wühlt das Weibchen, je nach der Größe, eine 20—40 cm lange, 15—25 cm breite und 5—15 cm tiefe Laichgrube aus, in die die Eier, ähnlich wie beim Lachs, abgesetzt werden. Das Verhältnis Männchen zu Weibchen ist 50:50 (eigene Beobachtungen, wenn auch in der Literatur hin und wieder höhere Männchenzahlen angegeben werden).

Die Eigröße schwankt etwas mit dem Alter der Fische; auf 1 kg Körpergewicht kommen 1000—2000 Eier. Sie brauchen zur Erbrütung rund 410 Tagesgrade, und die im Januar bis April ausschöpfende Brut hält sich zwischen Steinen und Geröll auf, bis der Dottersack je nach der Wassertemperatur in 2—6 Wochen aufgezehrt ist. Dann treiben sich die Jungen an flachen Stellen umher, wo sie vor Nachstellungen ihrer älteren Artgenossen sicher sind und erreichen im ersten Jahr je nach dem Nahrungsreichtum des Baches, 5—10 cm Länge und 10—20 g Gewicht. Im Winter werden tiefere Stellen aufgesucht, und im Frühjahr gehen die Fische mit zunehmender Größe weiter abwärts. Im Alter dringen sie in die Äschenregion ein und die größten Exemplare werden noch tiefer in der Barbenregion angetroffen.

**2. Die Seeforelle**, auch Grundforelle, Lachsforelle, Seelachs, Förche, Illanke, Rheinanke genannt, ist eine Spezialität von Seen des alpinen Typs bis zu 1800 m über dem Meeresspiegel. Im Flachland fehlt sie. Sie findet sich in allen größeren Seen der Alpen von Genf und Neuenburg bis Gmund; weiter ist sie besonders in Seen von Schottland („Loch Leven-trout“) und als „Hunner-trout“ im Mjös Sjö (Norwegen) bekannt, kommt aber auch in anderen Seen Skandinaviens, z. B. im Krokå, Chaigijok, Sandvandsee und in einigen Seen Finnlands vor.

Die Seeforelle unterscheidet sich hauptsächlich in ihrer Farbe, ihrer Größe und der Gestalt ihres Vomers und in einigen biologischen Eigentümlichkeiten von der Bachforelle. Die Zähne des Vomers, die bei der Bachforelle auf dem Stiel zweireihig stehen, bilden bei der Seeforelle nur eine Zeile, wenn auch Übergänge vorkommen. Es fehlen der Seeforelle die roten Punkte und Flecken; aber auch ihr Farbkleid ist sehr variabel, wenn auch grau-gelbliche und



silbrige Töne vorherrschen, die durch unregelmäßige, massige, dunkle Flecken auf dem Rücken und den Flanken unterbrochen werden.

Das Gewicht der Seeforelle kann bis auf 10 und 15 kg ansteigen und in den größeren Seen, wie z. B. dem Chiemsee, Schliersee und Königsee, sind schon Exemplare bis zu 25 kg erbeutet worden. In höher gelegenen und in skandinavischen Seen bleibt sie kleiner (21—60 cm), jedoch ist aus dem Silsersee im Engadin noch ein 6 kg schweres Exemplar bekannt. Die Seeforellen zeigen von sämtlichen Forellenvarietäten das beste Wachstum und erreichen das höchste Alter. HUITFELDT-KAAS erwähnt ein Exemplar aus dem Tinsjö mit 20 Jahren.

Sowohl in der Gesamtkörperform als auch in der Gestalt der Schwanzflosse, die bei der Seeforelle meist gerade abgeschnitten ist, kommen Übergänge zu der Bachforelle vor. Einige typische Merkmale besonders der Färbung der Seeforelle sind jedoch konstant und erscheinen wenigstens einige Generationen lang auch, wenn man ihre Brut in Bäche oder Teiche einsetzt. Bei Kreuzungen zwischen Bachforelle und Seeforelle, die in jedem Verhältnis möglich ist, erweist sich das Farbmuster der Seeforelle als dominant.

Zur Laichzeit, während der nichts gefressen wird, und die in den Oktober und November fällt, sich aber auch bis Ende Dezember erstrecken kann, ziehen die Seeforellen entweder in die Zu- oder Abflüsse der Seen, oder sie gehen an kiesige Stellen mit Quellen des Sees selber, besonders wenn die Zuflüsse wasserarm oder unpassierbar sind, um dort ganz nach der Art der Bachforelle zu laichen. Beim Aufstieg werden meist von mehreren Zuflüssen einige bevorzugt oder gar nur einer befahren, wie z. B. im Chiemsee alle Seeforellen in die Ache bis nach Marquartstein aufsteigen. Im Genfer See ziehen nach VOGT die meisten Seeforellen in die Rhône, diese abwärts und von da in die Arve aufwärts. Der Aufstieg in die Laichbäche vollzieht sich, wenn diese reines klares Wasser haben und wird unterbrochen, wenn sie trübes Schmelz- oder Regenwasser führen (TSCHUDI).

Meist werden keine sehr weitgehenden Wanderungen ausgeführt, und die Männchen erscheinen in der Regel zuerst auf dem Laichplatz. Jedoch erfolgt das Einwandern in den Fluß meist schon 1 Monat vor der Laichzeit und kann bereits Ende September beginnen, einige Nachzügler kommen aber erst gegen Schluß der Laichzeit.

VOGT sah, daß auf dem Laichplatz ein Weibchen meist von mehreren Männchen begleitet, und daß eine Laichgrube manchmal von mehreren Weibchen benutzt wird. Meist ist das Laichgeschäft eines Weibchens in 2—4 Tagen erledigt.

Bald nach dem Ablaichen kehren gewöhnlich alle Laicher in den See zurück. An manchen Orten, z. B. in der Arve, halten sich aber auch Seeforellen das ganze Jahr über im Fluß auf.

Sicher wird das Laichgeschäft mehrere Jahre wiederholt, jedoch sind die Laichmarken auf den Schuppen meist nur schlecht ausgebildet und ihr Erkennen ist schwierig. Wir wissen auch bis jetzt noch nicht, welche Zeit zwischen zwei Laichperioden verstreichen muß. Der Aufenthalt im

See ist an den größeren Zuwachsstreifen der Schuppen gut zu erkennen und wurde von DAHL für die Mjös Sjö-Forellen mit 1—11 Jahren, für die Krokå-Seeforellen mit 1—6 Jahren festgestellt.

Die Erbrütungszeit der Eier, die etwas größer als die der Bachforellen sind, dauert ungefähr gleich lang wie dort, und die Brut gleicht im Benehmen und Aussehen völlig der der Bachforelle. Sie bleibt in den Voralpenseen 2 Jahre im Fluß oder Bach und wandert im Herbst oder im Winter dem See zu. Dabei lassen sich die Fische nach den Beobachtungen von VOGT mit dem Kopf gegen die Strömung gestellt, passiv abwärts treiben. In den Mjösen Sjö wandern die jungen Seeforellen aus dem Laagen, 18—38 cm groß und 3—6 Jahre alt, ein.

Im See wechselt nun die Forelle ihre Lebensweise und wird aus dem Crustaceenfresser zum Fischräuber. Sie stellt hauptsächlich im Frühjahr und Frühsommer den Lauben und anderen kleineren Weißfischen nach und folgt im Mai und Juni deren Schwärmen in oberflächliche Wasserschichten und in Ufernähe, wobei sie auch häufig Insekten über dem Wasser abschnappt. Wenn das Wasser wärmer wird, sucht die Seeforelle wieder größere Tiefen, am liebsten unter 40 m, auf und stellt hauptsächlich den Felchen nach, deren Nahrungswanderbewegungen sie mitmacht. In den nordischen Seen bildet neben Maränen der Stint ihre Hauptnahrung.

Überall, wo Seeforellen vorkommen, können wir fertile und sterile Exemplare antreffen. Letztere sind als *Silber-* oder *Schwebforellen*, *Mai-föhre* und unter anderen Namen bekannt; sie haben schlankere Form, spitzen Kopf, kleine, spitzige, paarige Flossen, ausgeschnittene Schwanzflosse und sind besonders charakterisiert durch eine eintönige Silberfärbung, die auch auf dem Rücken nur einige dunklere Töne aufweist. Diese Form hält sich vorzugsweise in den oberflächlichen Wasserschichten auf, wo sie mit Vorliebe im Sommer auf Insekten Jagd macht.

Wir sind über diese Silberforellen noch nicht genügend orientiert. Ihre Geschlechtsorgane sind entweder gering entwickelt oder entartet. Es ist aber noch unbekannt, ob diese Exemplare dauernd oder nur vorübergehend steril sind. Dort, wo die Anzahl der Schwebforellen über die der Grundforellen überwiegen kann, wie z. B. im Bodensee, wo sie 80 vH des Gesamtanges ausmacht, sind erstere immer die kleineren Exemplare (von  $\frac{1}{2}$ —5 kg Gewicht). Es ist deshalb sehr wahrscheinlich, daß diese Exemplare, wie auch die meisten Autoren annehmen, später noch laichreif werden.

Da auch Bachforellen und Regenbogenforellen in Zuchtanstalten und in Bächen hin und wieder steril und dann an einer ähnlichen blanken Farbe zu erkennen sind, habe ich einige dieser Tiere markiert und konnte beobachten, daß ein großer Prozentsatz im nächsten Jahre geschlechtsreif wurde. Es zeigte sich dabei, daß dies sowohl für Männchen als Weibchen zutrifft, und ich möchte diese Tatsache auch für Seeforellen

verallgemeinern, wenn man auch aus der Literatur häufig den Eindruck gewinnt, daß dort nur weibliche Tiere steril seien.

Da unter meinen markierten Fischen aber auch solche waren, die bereits als Laichfische gedient hatten und dann steril waren, dürfte sogar obige Annahme dahin erweitert werden, daß möglicherweise unter den Schwebforellen Fische sind, die bereits gelaicht haben und die zwischen zwei Laichperioden eine längere Ruhepause einschieben. Die Schwebforellen werden dauernd im See angetroffen und steigen nicht in die Zuflüsse ein.

**3. Die Meerforelle** oder Lachsforelle, Silberforelle, Silberlachs, Schwarzlachs, Strandlachs, am Niederrhein und in Holland Schotje, in England White trout, Salmon trout, auch Bull trout, Grey trout, Peel oder Sewin genannt, ist ein ausgesprochener Wanderfisch, der in seiner Biologie weitgehend dem Lachs gleicht.

Die Meerforelle kommt in fast allen europäischen Flüssen, die in den Atlantik und die anschließenden Becken münden, vom Nordkap bis zur Westküste Frankreichs vor und wird häufig mit dem Lachs zusammen gefangen und auch oft mit ihm verwechselt. Besonders häufig ist die Meerforelle in der westlichen Ostsee, wo sie in größeren Mengen als der Lachs gefangen wird. In den Statistiken ist sie jedoch oft mit diesem zusammengeworfen, weshalb letztere für meine Zwecke unbrauchbar sind. Zahlreich kommt sie auch in den schottischen und nordirischen Flüssen vor, ebenso auf den Shetlands, Orkneys und Hebriden und in Island. Sie fehlt im Mittelmeer und im Donaugebiet.

Von der Bachforelle unterscheidet sich die Meerforelle durch ihre massige und gedrungene Körperform. Die Färbung ist in der Jugend die der Bachforelle, im Alter wird sie der des Lachses ähnlich; im Hochzeitskleid zeigt das Männchen starke Anklänge an die Färbung der Bachforelle, ist aber durch einen

Tabelle 64. Abwanderungsalter junger Meerforellen in Schweden (nach ROSEN).

Fangplatz	Anzahl	Prozentsatz der verschiedenen Jahresklassen				
		3 Jahre	4 Jahre	5 Jahre	6 Jahre	7 Jahre
Norrbottnlän. . .	47	25	42	21	9	2
Västerbottnlän. . .	19	52,5	42,1	5,3	—	—
	66	33,3	42,4	16,6	6	1,5

Tabelle 65. Abwanderungsgröße junger Meerforellen in Schweden (nach ROSEN).

Fangplatz	Anzahl	Mittlere Länge	Maximale Länge	Minimale Länge
Norrbottnlän. . .	740	23,9	39,2	12,8
Västerbottnlän. .	19	23,4	31,0	16,4
	759	23,8	39,2	12,8

Tabelle 66. Länge der abwandernden jungen Meerforellen

Anzahl	Abwanderungs- alter	Länge im 1. Jahre			Länge im 2. Jahre			Länge im 3. Jahre		
		Mittel	Maxim.	Minim.	Mittel	Maxim.	Minim.	Mittel	Maxim.	Minim.
Norbottenlän										
12	3 Jahre	6,0	10,7	4,1	13,3	17,9	9,1	18,9*	22,4*	12,8*
20	4 „	5,2	8,2	2,9	11,9	15,8	7,7	18,8	24,7	14,3
10	5 „	5,3	8,0	3,8	11,9	16,0	8,5	16,9	22,0	13,2
4	6 „	4,6	5,8	3,7	11,0	14,5	8,4	15,7	18,4	13,3
1	7 „	(5,3)	—	—	(9,8)	—	—	(13,4)	—	—
47	3—7 Jahre	5,4	10,7	2,9	12,1	17,9	7,7	18,1	24,7	12,8
Västerbottenlän										
10	3 Jahre	6,1	8,3	3,8	14,8	19,3	9,2	21,9*	26,7*	16,4*
8	4 „	5,4	6,8	3,9	13,6	18,6	10,3	19,9	25,0	15,9
1	5 „	6,4	—	—	12,8	—	—	(18,1)	—	—
19	3—5 Jahre	5,8	8,3	3,8	14,2	19,3	9,2	20,8	26,7	15,9

\* gibt die Abwanderungsgröße und Jahre an.

starken Laichhaken ausgezeichnet. Unterschiede und Varietäten in der Farbe sind ebenfalls sehr zahlreich. Der Vomer der Meerforelle trägt auf der Platte nur eine Querreihe, auf dem Stiel meist nur auf dem vorderen Teil eine Zeile von Zähnen, die im Alter oft völlig ausfallen.

Die Größe der Meerforelle schwankt in ihrem Verbreitungsgebiet; gewöhnlich erreicht sie 1—5 kg und 30—70 cm Länge. Im Rhein ist die Mehrzahl der Meerforellen klein — 50 cm lang und bis 1 kg schwer — und nur gelegentlich werden Exemplare von 70 cm und 4 kg gefangen. Aus dem Ostseegebiet kennt man 15 kg schwere Stücke; die Mehrzahl ist jedoch auch hier kleiner, z. B. aus dem Mörrumså etwa 1 kg schwer. Dieselben Verhältnisse haben wir in den schottischen Flüssen, wo die Durchschnittsgröße  $\frac{1}{2}$ —1 kg ist, jedoch aus dem Tay auch Exemplare mit 8 kg bekannt sind.

Genau wie bei der Seeforelle, finden wir auch bei der Meerforelle Exemplare mit ausgesprochener Silberfärbung, die ebenfalls temporär steril zu sein scheinen.

Die Meerforelle wird im Fluß geboren. Hier werden von Oktober bis Dezember die Laichprodukte an kiesigen, flachen, gut durchströmten Stellen in Flüssen und Bächen ganz wie beim Lachs abgesetzt. Häufig sind sogar die Laichplätze von Lachs und Meerforelle in kleinen Flüssen die gleichen; aber nur ganz selten liegen die der Meerforelle so weit im Binnenland wie jene vom Lachs. Das Laichgeschäft vollzieht sich genau wie bei der Seeforelle in 2—4 Tagen. Beide Geschlechter zeigen Schwartenbildung auf der Haut. Die verlaichten Exemplare ziehen sich dann in Tümpel zurück und beginnen sehr bald mit dem Fresen, gehen aber erst im nächsten Frühjahr von Januar bis Mai in das Meer zurück.

Die Brut, die meist im Februar schlüpft, verhält sich zunächst ganz so wie die der Bachforelle. Nach einer bestimmten Zeit aber wandert sie ab; in deutschen Flüssen häufig schon im nächsten Herbst, einige

und errechnetes jährliches Wachstum in Schweden (nach ROSEN).

Länge im 4. Jahre			Länge im 5. Jahre			Länge im 6. Jahre			Länge im 7. Jahre		
Mittel	Maxim.	Minim.	Mittel	Maxim.	Minim.	Mittel	Maxim.	Minim.	Mittel	Maxim.	Minim.
Norrbottnenlän											
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
24,3*	30,6*	18,1*	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21,9	29,0	15,1	25,7*	33,0*	17,9*	—	—	—	—	—	—
20,6	23,3	17,1	24,8	29,0	20,0	28,5*	33,9*	21,9	—	—	—
(17,9)	—	—	(23,2)	—	—	(30,3)	—	—	(39,2*)	—	—
23,0	30,6	15,1	25,4	33,0	17,9	28,6	33,9	21,9	(39,2)	—	—
Västerbottnenlän											
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
24,9*	31,0*	21,2*	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21,3	—	—	(26,6*)	—	—	—	—	—	—	—	—
24,6	31,0	21,2	26,6	—	—	—	—	—	—	—	—

\* gibt die Abwanderungsgröße und Jahre an.

jedoch erst im übernächsten Frühjahr. Weiter nördlich ist das Abwanderungsalter genau wie beim Lachs höher. So schwankt es z. B. in Schweden nach ROSEN von 3—7 Jahren, wobei die höchsten Ziffern auf die nördlicheren Teile kommen, wie Tabelle 64 zeigt.

Die Größe der betreffenden Fische bei der Abwanderung ist in Tabelle 65 zusammengestellt.

Entsprechend dem höheren Alter sind die Fische aus Norrbottenlän etwas größer. Jedoch findet ein starkes Auseinanderwachsen in den einzelnen Jahren statt, wie aus Tabelle 66, auf der die Jahreslängen aus den Jahresringen der Schuppen errechnet sind, ersichtlich ist.

Wir ersehen aus dieser Tabelle auch, daß die raschwüchsigen Exemplare etwas eher abwandern, und daß die stärkste Abwanderung ins dritte Jahr fällt.

Das Wachstum ist selbstverständlich nach Klima und Nahrungsreichtum verschieden; so wandern nach ALM im Mörrumså 48,2 vH im zweiten und 51,8 vH im dritten Jahr ab. Die entsprechenden Größen sind im ersten Jahre 10,5—11 cm, im zweiten Jahre 16 cm und im dritten Jahre 20 cm, die Gewichte 14,5, 46—52 und 86—90 g.

DAHL findet, daß die Abwanderung und die Größe der zum Meer ziehenden Forellen in der Umgebung von Trondhjem ebenfalls sehr schwankt (Tabelle 67).

Tabelle 67. Abwanderungsalter junger Meerforellen in Norwegen (nach DAHL).

Anzahl	Prozentsatz der nach				
	2	3	4	5	6
Wintern abwandernden Forellen					
192	13	40,5	39	10,9	0,6

Ihre Größe schwankt (errechnet nach den Schuppenzuwachsstreifen aufsteigender Fische) zwischen 10 und 26 cm (Tabelle 68).

Tabelle 68. Abwanderungsgröße und Abwanderungsalter norwegischer Meerforellen (nach DAHL).

Errechnete Länge in cm	Anzahl der untersuchten Fische	Alter vor der Abwanderung (Winter)			
		2 Winter	3 Winter	4 Winter	5 Winter
10	1	1	—	—	—
11	5	2	3	—	—
12	7	4	3	—	—
13	13	2	9	2	—
14	19	2	7	10	—
15	18	1	7	10	—
16	13	—	8	4	1
17	12	1	3	7	1
18	11	1	5	4	1
19	5	—	2	2	1
20	7	—	—	4	3
21	2	—	—	2	—
22	1	—	—	1	—
23	—	—	—	—	—
24	—	—	—	—	—
25	2	—	—	1	1
26	2	—	—	1	1
<b>Gesamtzahl</b>	118	14	47	48	9
<b>Durchschnittslänge in cm</b>		13,1	14,8	16,8	20,1

Es haben also die abwandernden Fische schon ganz respektable Größen. Weiter zeigen die Männchen, ebenso wie beim Lachs, eine schwache Neigung, länger im Fluß zu bleiben. So findet man z. B. im Dalosely, wo keine Bachforellen vorkommen, vierjährige Männchen, die reife Gonaden zeigen. In Schottland haben wir ähnliche Verhältnisse wie in Südschweden; auch dort sind die abwandernden Forellen, hier „Whitling“ genannt, größer als das entsprechende Parr- oder Smoltstadium des Lachses.

Die Abwanderungsgrößen und Abwanderungsalter sind also noch weit schwankender als beim Lachs. Der Grund dafür ist der, daß, besonders nach den Beobachtungen von DAHL und CLIGNY, dauernd eine Rekrutierung des Meerforellenbestandes aus der Bachforellenpopulation des Flusses erfolgt, die hauptsächlich ältere Jahrgänge stellt. CLIGNY machte folgende Beobachtungen: Der Fluß Liane ist kurz oberhalb der Brackwasserzone durch ein Wehr gesperrt, das keinen Aufstieg von Meerforellen zwecks Laichen erlaubt. Es konnte aber ein dauerndes Abwandern von Bachforellen in das Estuarium festgestellt werden. DAHL folgert aus seinen Beobachtungen aus der Umgebung von Trondhjem: „in my opinion the fresh water forms of the trout also contribute to the abundance of trout in the sea. Thus, trout continually descend from the fresh waters to the sea; trout which are not direct descendents

of the trout form of the sea but belong to the various trout forms of the fresh waters. Having reached the sea these fishes become sea trout.“ CLIGNY beobachtete auch noch, daß die Zähne des Vomers bei diesen Bachforellen ausfallen und das Dentitionsbild der Meerforelle erreicht wird.

Die Auswanderung der jungen Meerforellen und Bachforellen vollzieht sich zu verschiedenen Jahreszeiten, und man hat den Eindruck, daß sie in manchen Gegenden ziemlich kontinuierlich erfolgt, in anderen, hauptsächlich in den Frühjahrsmonaten der Übertritt in die Brackwasserzone vor sich geht. So gibt DANNEVIG an, daß er das ganze Jahr über im Nidelv (Norwegen) in der Brackwasserzone wenige Zentimeter große Forellen in der Tangregion gefunden habe, die anscheinend schon als Brut abgewandert waren, denn die Untersuchungen der Schuppen zeigten keinen Übergang vom langsamen zum raschen Wachstum, wie dies DAHL u. a. für in höherem Alter abgewanderte Fische festgestellt haben.

Wo ein mehr saisonell begrenztes Abwandern stattfindet, fällt dieses mit den Frühjahrs- und Sommerhochwassern zusammen.

Der Übertritt vom Süßwasser ins Salzwasser vollzieht sich genau wie beim Lachs allmählich, und es findet ein längeres Verweilen in der Brackwasserzone statt. Experimente von DAHL zeigten, daß Steinforellen, direkt ins Salzwasser gebracht, sofort starben. Wenn die Überführung jedoch ganz allmählich bis zu 20 vH vorgenommen wurde, überlebten die meisten. Da nun im Frühjahr und Sommer die Brackwasserzone diese Konzentrationen zeigt, und da der Übergang vom Fluß zur Brackwasserzone sehr allmählich ist, ist das Anpassen an den höheren osmotischen Druck auch experimentell erhärtet.

Beim Übertritt ins Salzwasser vollzieht sich eine allmähliche Farbänderung, und von den Engländern wird dieses, dem Smolt des Lachses entsprechende Stadium als „yellow fin“ bezeichnet.

Im Meer angelangt, unterscheidet sich die Meerforelle in einigen Punkten wesentlich vom Lachs. Zunächst wird von allen Autoren festgestellt, daß sie ein entschieden langsames Wachstum aufweist als dieser. ALM findet z. B., daß Forellen, die im ersten bzw. zweiten Jahr abgewandert waren, nach 1—2 Jahren Meeraufenthalt nur 13,6—28 cm maßen. Weiter ist sicher, daß die Meerforelle sich viel stärker als der Lachs an das Estuarium und in Landnähe hält. Nach DAHL wandert die Meerforelle für gewöhnlich nicht weit, wenn auch mitunter einige Exemplare von Makrelenfischern 65 km vor der skandinavischen Küste erbeutet werden. Markierungsversuche von LANDMARK zeigten, daß die Fische sich meist nur in die inneren Teile des Fjordes begaben, in die ihr Heimatfluß mündete. TRYBOM markierte verlaichte Fische im Skepperså; 23 vH wurden innerhalb 5 Monaten in 1—31 km nördlich oder südlich der Mündung wieder gefangen. Nur einer war etwas weiter gewandert und in 86 Tagen 65 km südwärts gekommen. Besonders die kleineren Exemplare von 20—30 cm werden in den Estuarien der schot-

tischen Flüsse, wo sie bei Niederwasser im Juni in großen Mengen vorkommen, das ganze Jahr über gefangen, an der pommerschen Küste hauptsächlich von Januar bis Mai und von September bis Oktober.

Wenn größere Mengen von Schmelzwasser in kleinere Buchten einströmen, so werden diese anscheinend, wohl wegen der Trübung, von den Meerforellen etwas gemieden. So berichtet BENECKE für die ostpreußische Küste: „Sie ziehen im Frühjahr an die Küste, fliehen jedoch das dann durch das Tief von Pillau und Memel ausströmende Süßwasser der Schneeschmelze. Kommt das Süßwasser gleichzeitig von der Memel soweit südlich, das von der Pillau soweit nördlich, daß dazwischen nur mehr ein schmaler Zwischenraum von Salzwasser ist, so werden hier große Mengen von Strandlachsen gefangen.“

Der Aufenthalt der Meerforelle im Meere, wo sie sich ähnlich nährt, wie der Lachs, ist meist kürzer als bei diesem, wenn auch starken Schwankungen unterworfen. Charakteristisch für die Meerforelle ist, daß nicht nur solche Exemplare in die Flüsse aufsteigen, die im gleichen Jahre noch laichen, sondern daß sich die Mehrzahl aller Meerforellen im Herbst und Winter in den Fluß zurückzieht (HOEK, ROSEN, MALLOCH, DAHL, ALM). Die jüngeren, noch unreifen bleiben meist nur kurze Zeit im Fluß, die Laicher können dort von ihrem Einstieg bis zu ihrem Laichgeschäft 9—11 Monate zubringen.

Die Meerforelle wandert im Fluß meist etwas rascher als der Lachs und kann wegen ihrer geringeren Größe auch seichte Stellen und Wehre überwinden, die für diesen unpassierbar sind. Selten wandert sie aber hoch hinauf bis zu den Quellgebieten der Flüsse. Im Rhein z. B. dringt sie selten bis zur Mainmündung vor und zweigt meist schon vorher in die Nebenflüsse, besonders in die Mosel, ab. Meerforellen finden sich das ganze Jahr über im Fluß. Im Unterrhein verteilen sich die Fänge am Kralingschen Wehr bei Rotterdam (berechnet für die Jahre 1886—1891) im Durchschnitt auf die verschiedenen Monate wie folgt:

Tabelle 69. Fangstatistik für Meerforellen vom Kralingschen Wehr (Holland) (nach HOEK).

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX <sup>1</sup>	X	XI	XII
20	22	31	46	29	13	29	96	146	177	4	44

Von März bis September sind unter diesen Fischen solche, die noch im gleichen Jahre laichen, die anderen sind unreife Exemplare.

In der Elbe und in der Weser steigt die Meerforelle ebenfalls nicht sehr weit hinauf. Der Hauptzug kommt in den Monaten August bis Oktober, in der übrigen Zeit werden nur vereinzelte Exemplare getroffen.

<sup>1</sup> Dabei ist zu bemerken, daß das Maximum im September und Oktober noch ausgeprägter wäre, wenn zu dieser Zeit nicht der Fang mit Zugnetzen untersagt wäre.



Von der Ostsee wandert die Meerforelle sowohl in die kleineren als in die größeren Flüsse auf. In der Oder und der Weichsel werden weite Strecken zurückgelegt und in letzterer der Dunajec erreicht, wo die ersten Laicher im Mai erscheinen. Der Hauptzug erfolgt hier, wie auch in den kleineren Flüssen von Holstein und Pommern, im Herbst (Oktober bis Dezember).

In Norrland, Norrbotten- und Västerbotten-Län steigen Laicher und unreife Fische hauptsächlich von Juni bis Ende September auf; große Exemplare kommen zuerst, wie aus folgender Tabelle 70 hervorgeht.

Tabelle 70. Gewicht der aufsteigenden Meerforellen im Torneå (nach ROSEN).

Fangplatz und Jahr	Juni			Juli		
	Anzahl	Ges.- Gew. kg	Stück- Gew. kg	Anzahl	Ges.- Gew. kg	Stück- Gew. kg
Torneå 1908	—	—	—	—	—	—
„ 1909	5	23	4,6	6	18	3
„ 1910	2	7	3,5	—	—	—
„ 1911	—	—	—	—	—	—
„ 1912	—	—	—	—	—	—
„ 1917	—	—	—	—	—	—

Fangplatz und Jahr	August			September		
	Anzahl	Ges.- Gew. kg	Stück- Gew. kg	Anzahl	Ges.- Gew. kg	Stück- Gew. kg
Torneå 1908	15	41,5	2,8	2036	1860,7	0,9
„ 1909	53	186	3,5	1034	1155	1,1
„ 1910	26	102,5	3,9	857	1118,5	1,3
„ 1911	16	58	3,6	731	952	1,3
„ 1912	33	146	4,4	1610	1503	0,9
„ 1917	32	109,5	3,3	582	666	1,1

In anderen südschwedischen Flüssen fällt die Hauptzugszeit in den Juli und August (ALM). 89 vH dieser Meerforellen sind bereits nach 1 Jahr Meeraufenthalt wieder aufgestiegen und nur ein geringer Prozentsatz der bald nach dem Abwandern wieder aufsteigenden Fische laicht (z. B. in der Mörrumså) noch im gleichen Jahre.

Im Nidelv (Norwegen) werden das ganze Jahr über Meerforellen gefangen, die wenigsten von Januar bis März (DANNEVIG). Laichreife und unreife Meerforellen steigen in die Flüsse Norwegens ebenfalls hauptsächlich im Spätsommer und Herbst auf. Die unreifen, jungen Fische sollen mehr in Flußmitte, die alten mehr am Ufer ziehen und bald in die Nebenflüsse abbiegen, während erstere, wenigstens vereinzelt größere Exemplare, ziemlich weit hinauf wandern. Folgende Tabelle 71 (umgerechnet nach Angaben von DAHL) enthält mehr unreife als reife Fische

und gibt einen Überblick über den Meeraufenthalt, Durchschnittslänge und -gewicht der in Flüsse aus der Umgebung von Trondhjem aufsteigenden Meerforellen:

Tabelle 71. Meeraufenthalt, Länge und Gewicht aufsteigender norwegischer Meerforellen (nach DAHL).

Winter im Meer	vH-Zahl der Fische aus 174 Stück	Durchschnittslänge	Durchschnittsgewicht
1	68	30,1 cm	0,27 kg
2	25,8	38,8 „	0,56 „
3	2,9	47,7 „	0,11 „
4	3,3	55,7 „	0,15 „

Fische, die länger im Meer gelebt haben, sind, wie zu erwarten, schwerer und größer. Vergleicht man das Abwanderungsalter mit der Länge des Meeraufenthaltes, so läßt sich ebenfalls, wie beim Lachs, eine gewisse Tendenz feststellen, daß später abgewanderte Forellen länger im Meer bleiben.

In schottischen Flüssen zeigen sich die ersten Meerforellen spärlich bereits im Januar, die letzten im Oktober; der Hauptrun fällt von April bis Mitte Juli; so zieht z. B. im Tay, Cagnet und Tweed die „bull-trout“ hauptsächlich im Juni bergwärts. Auch hier kommen sehr viele unreife, jugendliche Exemplare, im Juni schon solche, die nur 3—4 Monate im Meer gewesen waren. Von Dezember bis Mai geht die Mehrzahl dieser Fische, die im Süßwasser weiter fressen, ins Meer und steigt nach weiteren 3—4 Monaten (April bis Juli), 500—600 g schwer, wieder in den Fluß, um im Oktober, 3 Jahre alt, zu laichen.

Die skandinavischen Forscher finden meist ein höheres Laichalter der Meerforelle. Nach DAHL ist die minimale Größe laichreifer Exemplare im Orkla 30 cm und für gewöhnlich sollen die Männchen erst im vierten Jahr, nach 1 Jahr, die Weibchen nach einem zweijährigen Meeraufenthalt laichen. Jedoch sind im Kvernvant und im Mølenbugtelv schon 2jährige Fische, sowohl Männchen wie Weibchen, in Laichreife beobachtet worden. ROSEN meint aber, daß für gewöhnlich in Norrbottenlän die Fische erst nach 3 Jahren Seeaufenthalt, 60 cm groß, zum erstenmal laichreif werden.

Das Geschlechtsverhältnis der aufsteigenden Meerforellen ist schwankend und in verschiedenen Flüssen recht variabel. DAHL gibt an, daß Männchen und Weibchen ungefähr gleich verteilt seien, während HOEK und DANNEVIG ein starkes Überwiegen der Weibchen feststellten: Ersterer ein Verhältnis Männchen zu Weibchen = 26:74, letztere 28:72. Die geringe Anzahl der Männchen wird wohl dadurch ausgeglichen, daß einige der länger im Fluß zurückbleibenden Männchen, gerade so wie beim Lachs, bereits geschlechtsreif sind; außerdem können auch Bachforellmännchen sich bei dem Fortpflanzungsgeschäft der Meerforelle beteiligen.

Die Abwanderung der verlaichten Fische erfolgt nach MALLOCH erst von Januar bis Mai. Skandinavische Autoren dagegen berichten von dem raschen Abwandern der verlaichten Exemplare, DAHL konnte z. B. solche in der Orklamündung schon im Oktober feststellen.

Die Frage, wie oft und in welchen Intervallen die Meerforelle laicht, ist noch nicht entschieden, weil die Laichmarken auf den Schuppen nur schlecht ausgebildet sind. Wahrscheinlich wird, was schon BADE betont, nicht jedes Jahr gelaicht; andererseits ist sicher, daß zwischen zwei Laichperioden die Fische in den Fluß zurückkehren. MALLOCH gibt an, daß von den von Januar bis Mai angelaichten Fischen die ersten schon wieder im Juli, etwas über 1 kg schwer, die anderen im Januar, 1,3 bis 2,25 kg schwer, und die letzten im Juli, 2,25—3,8 kg schwer, im Fluß wieder erscheinen.

Meerforellen lassen sich an dauernden See-, Fluß-, Bach- oder sogar Teichaufenthalt gewöhnen und verlieren dann ihren Wandertrieb.

#### e) *Salmo irideus*-Gruppe.

Genau die gleichen biologischen Besonderheiten und Aufspaltungen in verschiedene Rassen, Varietäten und Stämme wie in Europa die Gruppe „Bachforelle“, bietet in Amerika die Gruppe „Regenbogenforelle“. Sie besiedelt den ganzen gebirgigen Westen Nordamerikas westlich des Missouri bis zum Meer, im Süden bis zum Rio-Grande (ungefähr 27° nördl. Br.), im Norden bis nach Zentralalaska; nahe verwandte oder die gleichen Formen bewohnen die Nordostecke des asiatischen Kontinents. Die Systematik dieser Gruppe ist durchaus noch nicht geklärt. Ich will mit JORDAN (1905) drei „Serien“ nennen<sup>1</sup>:

Cut throat trout-Serie . . . . .	<i>Salmo clarkii</i>
Rainbow trout-Serie . . . . .	<i>S. irideus</i>
Steelhead trout-Serie . . . . .	<i>S. gairdneri</i> = <i>S. rivularis</i>

und die ganze Gruppe zusammen behandeln, da auch EVERMANN und GOLDSBOROUGH und CHAMBERLAIN feststellen, daß die Unterschiede zwischen den drei Serien besonders bei Brut und Jungfischen, sich völlig verwischen.

<sup>1</sup> In späteren Arbeiten von JORDAN und dann besonders in denen von KENDALL und LEACH werden „steelhead“ und „rain-bow“ als identisch und nur als verschiedene Varietäten oder Rassen angesehen. Auf jeden Fall ist die Systematik der amerikanischen Regenbogenforelle sehr wenig geklärt, wie mir auch in Gesprächen mit namhaften amerikanischen Fischkennern (F. D. A. COCKERELL, H. B. WARD, G. O. SNYDER, C. REIGHARD und C. L. HUBBS) bestätigt wurde. Hinzu kommt noch, daß infolge der großen Eignung der Regenbogenforelle für die künstliche Fischzucht in Teichen eine starke Durchkreuzung der verschiedenen Rassen und Stämme getätigt wurde, wodurch die systematischen Verhältnisse nicht klarer werden. So ist es auch fast unmöglich, heute festzustellen, welche Stämme oder Rassen bei den Transferierungen der Regenbogenforelle nach Europa, wo sie heute überall heimisch ist, sowie bei den Verpflanzungen nach Neuseeland in Frage kamen.

*Salmo clarkii*<sup>1</sup> wird gefunden in den Strömen, Flüssen und Seen von Utah, Colorado, Wyoming, Montana, Oregon, Washington, Idaho, British Columbia bis hinauf nach Alaska und den dort vorgelagerten Inseln; in Kalifornien ist sie selten.

In diese Gruppe gehören aller Wahrscheinlichkeit nach folgende, teils als Arten, teils als Varietäten angesehene Formen:

*Salmo henshawi* und *Salmo tahoensis* in dem Lake Tahoe und im Tukey River, im Carson und Humboldt und im Gebiet des Lake Lahotan,

*Salmo clarkii virginialis* im Utah Lake (Utah),

*Salmo clarkii bowvieri* im Wahe Lake (Washington),

*Salmo clarkii stoneias* im Platte und Arcansas River,

*Salmo clarkii macdonaldi* im Twin Lake (Arkansasgebiet),

*Salmo clarkii pleuriticus* im Colorado,

*Salmo clarkii jordani* im Lake Sutherland,

*Salmo clarkii declivirons* im Lake Sutherland,

*Salmo clarkii spilurus* im oberen Rio Grande-Gebiet und von Utah südlich bis nach Chihuahua.

Die Angehörigen der *rain-bow-Serie* sind am häufigsten in den Flüssen von Kalifornien und Oregon; hierher gehören wahrscheinlich:

*Salmo irideus shasta*, häufig im Mount Shasta und in der Sierra Nevada, besonders bekannt aus dem Mc Cloud.,

*Salmo irideus gilberti* aus dem Kern River,

*Salmo irideus stonei* im Sacramento River,

*Salmo irideus masoni* im Columbia und Oregon,

*Salmo irideus mykiss aqua bonito* in den Gewässern von Mt. Whitney, Colorado.

Die *steelheads* sind häufig in den Küstengewässern von Kalifornien bis nach Alaska und gehen in die Flüsse von Oregon, Washington, z. B. in den Snake River und Klakamath. Zu der Gruppe gehören wahrscheinlich die Varietäten *S. crescentis* im Crescent Lake (Washington), *S. beardleei* und *S. bathaestor*.

Bei den „Regenbogenforellen“ kennen wir die gleichen Differenzierungen in Stand-, See- und marine Wanderformen wie bei der Bachforelle. Die Unterschiede in ihrer Biologie sind durch Milieubesonderheiten bedingt, die, da die Regenbogenforelle, nicht wie die Bachforelle kalt, stenotherm ist (die Regenbogenforelle verträgt noch 27° C, ja vorübergehend selbst 30°), noch viel mannigfaltiger sein können, und ein noch größeres Varietätenspieler bedingen.

Die Laichgewohnheiten der Regenbogenforelle gleichen völlig denen der Bachforelle. Die Laichzeit fällt immer in die zweite Hälfte des Winters oder ins Frühjahr und dauert z. B. in:

Wythwill . . .	1. November bis 1. März,	Alaska . . .	Ende April bis Mai,
Kalifornien . . .	1. Februar bis Mai,	Idaho . . .	Mai bis Juni,
Colorado . . .	März bis Juli,	Deutschland . . .	Januar bis April.

<sup>1</sup> Gewöhnlich nur 2—3 kg schwer, kann sie in manchen Seen, z. B. im Tahoe Lake, im Klamath River und in den Fjorden des südöstlichen Kanada 12 bis 15 kg erreichen. Jedoch ist ihre Größe sehr variabel und im Fish Lake (Idaho) wird sie mit 16—20 cm Länge und einem Gewicht von 200 g bereits laichreif.

Die Streuungen in der Laichzeit sind, wie dies auch in unseren Zuchtanstalten beobachtet wird, sehr viel stärker, als bei Bachforellen. So konnten z. B. EVERMANN und MEEK im September unter 1512 Exemplaren 8,4 vH Männchen und 19,8 vH Weibchen und im Oktober unter 5179 Tieren 467 Männchen und 900 Weibchen feststellen, deren Geschlechtsorgane schon nahezu im Reifezustand waren. Das gesamte Geschlechtsverhältnis betrug Männchen:Weibchen = 35:65. Nach eigenen Feststellungen ist es in Bayern 50:50. Die Erbrütungszeit der Eier ist ungefähr die gleiche wie bei der Bachforelle.

Die Brut erscheint je nach der geographischen Lage vom April bis Juli. Die Lebensweise der Brut und der Jungfische ähnelt weitgehend der der Bachforelle; jedoch werden stillere Buchten und Kolke stärker als von dieser zum Aufenthalt bevorzugt. In der Nähe der Laichplätze haben die Jungfische z. B. in Alaska (CHAMBERLAIN), nicht so stark das Bestreben, sich in Schwärmen zusammenzuhalten. Die ältere Regenbogenforelle zeigt stärker als die Bachforelle die Tendenz, flußabwärts in stillere Regionen zu gehen. So werden z. B. bei uns die größten und stärksten Regenbogenforellen in der Barben-, vereinzelt auch in der Blei(=Brachsen)region gefangen. Mit dieser Tendenz, abwärts zu wandern, hängt auch die Tatsache zusammen, daß die Meerform der Regenbogenforelle, die „Steelhead“, weit zahlreicher zu sein scheint als die Meerforelle.

Über die Abwanderung von jungen Steelhead ins Meer sind mir nur wenige Daten bekannt. Sie geht anscheinend bei sehr verschiedenem Alter und sehr verschiedener Größe vor sich; CHAMBERLAIN fand in Alaska im Unterlauf von Flüssen Brut von Juli bis September; MEEK gibt an, daß die Regenbogenforelle zwischen 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub> und 4 Jahren und bei durchschnittlicher Größe von 17,5 cm abwandere. Ob ein dauernder Zuzug von Flußregenbogenforellen ins Meer stattfindet, wo sie zu Steelheads werden, kann ich aus der Literatur nicht sicher ersehen, halte es aber nach einigen Angaben für möglich. Im Meere scheint sich die Regenbogenforelle (Steelhead) nicht sehr weit von der Küste zu entfernen. Die Aufenthaltsdauer beträgt 2—3 Jahre. Die Mehrzahl der aufsteigenden, laichreifen Fische soll 6jährig sein. Im Fluß werden die Männchen meist im zweiten, vereinzelt im ersten Jahre laichreif. Von den laichreifen Weibchen sind 1 vH 2jährig, 50 vH 3- und 35 vH 4jährig; 14 vH sind steril, sie können aber, wie ich bereits bei den Seeforellen erwähnte, im folgenden Jahre geschlechtsreif werden.

Der Aufstieg der Steelhead erfolgt im Sommer und Herbst meist zur selben Zeit und oft gemischt mit dem Cöho- oder Silber Salmon. Der „run“ kann sehr stark sein; so wurden 1909 in den Flüssen der Vereinigten Staaten 2700000 kg Steelhead erbeutet. Das Gewicht dieser aufsteigenden Tiere ist 4—7 kg im Durchschnitt, im Maximum 20 kg.

Das Verhalten der Fische vor der Flußmündung ist ähnlich wie bei den *Oncorhynchus*-Arten. Die Steelheads treiben sich 5—30 Tage im

Mündungsgebiet herum, um sich an das Süßwasser zu gewöhnen. Ihre Wanderungsgeschwindigkeit im Fluß wurde von GREENE mit 13 km pro Tag bestimmt.

Die Steelhead-Forelle wandert zum Teil sehr hoch hinauf und dringt im Sacramentogebiet bis zum Salmon River in Idaho vor. Jedoch sind die Wanderstrecken in verschiedenen Flüssen sehr verschieden.

Bei den nach Europa transferierten Regenbogenforellen, unter denen sich nach EHRENBAUM sicher auch Steelhead-Forellen befanden, wurde bis jetzt ein Abwandern in das Meer nur gelegentlich festgestellt, vereinzelte Regenbogenforellen kamen in den schleswigischen und dänischen Fjorden vor. Eine regelrecht anadrome Form hat sich noch nicht herausgebildet, auch nicht eine typische Seeforellenform, obgleich die Regenbogenforelle in ganz Deutschland, sowohl in Bächen, Flüssen als auch Seen vorkommt.

Von verschiedenen amerikanischen Autoren, z. B. MC MURRICH, wird eine „land locked Steelhead trout“ in den Seen von British-Columbia erwähnt. Damit sind sicherlich die Seeformen der Regenbogenforelle gemeint. Von den zwei verschiedenen Varietäten, die im Tahoe-See vorkommen, geht *Salmo henshawi* im Frühjahr in die Zuflüsse und laicht dort im April, *Salmo tahoensis* dagegen im See selber. Wir haben hier somit wieder ganz ähnliche Verhältnisse wie bei der Seeforelle.

f) *Salmo salvelinus*-Gruppe, Cristivomer und *Salmo hucho*.

1. **Saiblinge.** Die Gruppe der Saiblinge, die auch schon als Genus *Salvelinus* von dem Genus *Salmo* abgetrennt wurde, ist nördlich des 37. Wendekreises zirkumpolar verbreitet und nur auf den japanischen Inseln geht sie etwas weiter südlich (vgl. Abb. 28).

Der charakteristischste und bestbekannte Vertreter der Saiblinge ist *Salmo salvelinus* L. Er bewohnt vorzüglich Seen des alpinen Typus bis hinauf zu 1700 m Höhe und ist sogar aus dem Dösender See (Kärnten), 2281 m über dem Meeresspiegel bekannt. Flachlandseen werden gemieden und nur in den nördlichen Teilen des Verbreitungsgebietes wird er auch in Flüssen gefunden. Diese Art neigt anscheinend noch stärker wie die Regenbogen- oder die Bachforelle dazu, sich in Lokalrassen und Stämme aufzuspalten, so daß manchmal der gleiche See zwei oder mehr Rassen beherbergt<sup>1</sup>. Der Saibling kommt in allen Seen des Nordab-

<sup>1</sup> Diese Eigentümlichkeit ist wohl auch der Grund dafür, daß *S. salvelinus* unter einer Unzahl von Vulgarnamen bekannt ist, von denen die wichtigsten sind: Saibling, Salbling, Samling, Rotforelle, Rötli, Rötling, Ritter, Schwarzreuter, Schwarzrötel usw.

Entsprechend seiner Variationsfähigkeit ist sein Farbkleid äußerst wechselnd und variiert von hellen, bunten, denen der Regenbogenforelle ähnlichen Tönen, bis zu einem fast gleichmäßigen Dunkel. Zur Laichzeit ist das Männchen durch eine leuchtende, orange-gelbe oder tiefrote Farbe auf dem Bauche ausgezeichnet.



Abb. 28. Verbreitung der Saiblinge (nach MERRILL geändert).

hanges der Alpen vor, weiter in solchen der britischen Inseln, von Finnland, Skandinavien, Rußland bis zum Baikalsee, Lappland, Sibirien, Japan, Grönland, Boothia-Felix, Alaska, Nordostamerika bis zum 82° nördl. Br. Sicher gehört in die *Salvelinus*-Serie auch *Salmo salvelinus alpinus* in Skandinavien, wahrscheinlich auch *S. salvelinus oquassa* in Maine, *S. salvelinus aureolus* und *S. salvelinus alipes*, *S. salvelinus marstoni* aus Kanada, *S. salvelinus stagnalis* und *S. salvelinus naresi* aus Grönland und *Salmo arcturus* aus dem Victoria Lake (arktisches Amerika).

Der Saibling meidet Temperaturen von über 12—15° C, bewohnt meistens die Tiefe und manche Rassen sind typisch an eine bathypelagische Lebensweise angepaßt, wie z. B. der Tiefsee-Saibling des Bodensees. Nur in den hochgelegenen Seen, wie z. B. im Jägersee (Kärnten) mit nur 1,5 m Tiefe und in den beiden Hasseck-Seen, 1950 bzw. 1836 m über dem Meeresspiegel, ist er ein Oberflächenfisch, der im Sommer lebhaft den Fliegen nachstellt.

Die Nahrung des Saiblings ist ebenfalls nach Rasse und See verschieden. Bald ist er reiner Planktonfresser, bald mehr Fischräuber. Im ersten Falle halten sich die Fische in Schwärmen, ähnlich wie die Schwebrenken, zusammen und führen den Planktonwanderungen entsprechende tages- und jahreszeitliche Wanderungen aus, wobei aber immer die Sprungschicht gemieden wird. Im letzten Falle wird mehr die Lebensweise der Seeforellen angenommen. Die Größe der Saiblinge schwankt, je nach Rasse und dem Aufenthalt von See zu See, von 100 g bis zu 15 kg. Die kleinen Rassen sind immer Planktonfresser.

Ursprünglich war der Saibling sicher ein Winterlaicher und suchte, wie die Seeforelle, sandige oder kiesige Stellen der Uferbänke auf, oder er ging in die Zuflüsse. Erstere Gewohnheit hat er in manchem See beibehalten, wo die Laichzeit von November bis Januar fällt. Von VOGT stammt die Beobachtung, daß besonders alte Tiere mit der Laichablage bis zum Frühjahr und Sommer hinausziehen und dann in der Tiefe laichen. Bei anderen Stämmen ist dieses Verhalten ein Rassecharakter geworden, z. B. beim „Wildfang-Saibling“ des Königsees (während dort aber der kleine „Schwarzreuter“ Winterlaicher geblieben ist) und bei dem meist klein bleibenden, wirklichen Tiefsee-Saibling, der zwischen 20 und 80 m Tiefe auf Kiesgrund im Sommer — Juli und August — laicht. Sterile Formen scheinen in einigen Seen vorzukommen, wenn auch nicht so häufig, wie bei der Seeforelle, so unterscheidet BURESCH von dem Wildfang-Saibling österreichischer Seen eine Grund- und eine Schwebform.

In Schottland, Skandinavien und Finnland scheinen die Saiblinge zum Teil in Flüsse aufzusteigen (YARRELL), oder sie wandern zur Laichzeit im September und November an flache Stellen der Seen, gewöhnlich vor die Einmündung eines Flusses. Im Sunapee Lake (N. Hampshire) laichen nach KENDALL sämtliche Saiblinge (hier *S. salvelinus aureolus*) an offenen, sandigen, 25 cm bis 2 m tiefen Stellen am Ufer. Anfang bis



Mitte Oktober ziehen sie von 15—25 m Tiefe zu diesen Plätzen, wo das Laichgeschäft ungefähr 1 Monat lang dauert. Zuerst erscheinen die Männchen, später die Weibchen und gegen Ende überwiegen die letzteren.

Wie bei den Forellen gibt es auch bei den Saiblingen typische euryhaline, anadrome Formen, die eine Zeitlang im Meer zubringen, so wahrscheinlich auf den Orkneys und Hebriden, dann sicher in Skandinavien, Alaska und Grönland. In Norwegen wandern diese Saiblinge mit 2 bis 4 Jahren, meist mit 3 Jahren, 18—26 cm lang, ins Meer. Nach den Beobachtungen von HUITFELD-KAAS aus Svolvaervannet, Laksevannet, Jaegersvannet, Store Korssjö (Norwegen) sind von August bis Oktober gefangene Exemplare verschieden groß und verschieden lang im Meer gewesen, so:

Tabelle 72. Größe und Meeraufenthalt norwegischer Saiblinge (nach HUITFELD-KAAS).

Fische . . . .	von 22—31 cm	1 Sommer im Meer
„ . . . .	„ 30—41 „	2 „ „ „
„ . . . .	„ 39—50 „	3 „ „ „
„ . . . .	„ 51—56 „	4 „ „ „
1 Exemplar . .	„ 54 cm	5 „ „ „

Als Unterart von *Salmo salvelinus (alpinus)* wird von manchen Autoren (von anderen als eigene Art) *Salmo (salv.) malma* WALB. angesehen, die sogenannten Malmen oder Dolly trout. Diese Form ist häufig in Alaska, auch in den arktischen Teilen, fehlt aber im Yukon und reicht südlich über Britisch-Columbia, Washington, Oregon bis nach Nordkalifornien (JORDAN), besiedelt Kamtschatka und das transsibirische Gebiet, Japan und die kurilischen Inseln<sup>1</sup>.

In Japan wird vom Malmen eine (parrähnliche) Flußform: *Iwana* und eine aus dem Meer kommende: *Amemasu* unterschieden (KITAHARA), und ANDERSEN (STEFANSON: My life with the Eskimoes 1913) erwähnt den Fisch sowohl aus alaskischen Flüssen als von der Küste. Das Abwanderungsalter scheint sehr zu variieren, CHAMBERLAIN fand in Alaska, dicht oberhalb der Gezeitenzone Saiblingsbrut, welche „pass indifferently to and from salt-water“

ARSENIEW beobachtete den Malmen im transsibirischen Gebiet an den Flußmündungen im Spätsommer und Herbst zusammen mit aufsteigenden *Oncorhynchus keta* und *O. gorbusha*.

Sicher steigen, ähnlich wie bei der Meerforelle, sowohl reife als unreife Tiere auf. Erstere gehen zum Laichen höher hinauf, letztere treiben sich hauptsächlich auf den Brutplätzen der Buckellachse herum, deren Eier sie auffressen.

*Salmo salvelinus fontinalis* MITCHILL, der Bachsaibling oder Brooktrout, bewohnte ursprünglich die klaren Bäche und Flüsse von Nord-

<sup>1</sup> Die japanische Form wird oft auch als *S. salvelinus pluvius*, die kurilische als *S. salvelinus kundscha* unterschieden.

amerika östlich des Mississippi und Saskatschewan von Nord-Georgia bis hinauf nach Kanada. In New Hampshire wird eine Varieät, *Salmo salvelinus agassizi*, auch in Seen gefunden und erreicht dort höhere Gewichte als in den Bächen. Auch *S. fontinalis* ist sowohl nach dem Westen Amerikas, als auch nach Europa verpflanzt worden. Abwanderungen nach dem Meer sind bei uns noch nicht festgestellt worden.

Häufig wird der Bachsaibling mit dem Seesaibling oder mit der Bachforelle gekreuzt. Ersteres Kreuzungsprodukt, der sogenannte Elsässer Saibling, ist fertil, spaltet aber wieder in die Stammformen auf. In seinem Benehmen ähnelt er mehr dem Seesaibling. Bei der Kreuzung Bachforelle × Bachsaibling, dem sogenannten Tigertisch, erweisen sich die biologischen Eigentümlichkeiten der Bachforelle als dominierend, jedoch ist dieses Kreuzungsprodukt unfruchtbar.

Der Taimen (*Salmo taimen*) kommt im Schwarzen und Kaspischen Meergebiet, im Baikalsee, in Sibirien, im Amurgebiet und Transsuralien vor. Er scheint in seiner Biologie stark dem Malmen zu ähneln, denn ARSENIW beobachtete ihn mit diesem zusammen. Von *Salmo perryi* aus Sibirien und Japan sind mir keine Angaben über Wanderungen bekannt.

Alle übrigen Mitglieder des Genus *Salmo* sind keine typischen Wanderfische, wenn sie auch fast alle zur Laichablage kurze Strecken stromaufwärts zu kiesigen Bänken oder, soweit sie Seen bewohnen, zu sandigen Uferstellen wandern. Nur wenige sind dazu übergegangen, ihre Eier in mehr oder weniger großer Wassertiefe abzusetzen.

**2. Cristivomer.** Nahe verwandt mit den Saiblingen ist das Genus *Cristivomer*, dessen bekanntester Vertreter *C. namaycush* WALB., die „Great Lake trout“ oder „Mackinaw trout“ ist. Er ist ein typischer Kaltwasserfisch Nordamerikas, wo er die Großen Seen und alle größeren Seen von New England, Michigan, Wisconsin, Montana, Vancouver, British-Columbia, Kanada bis hinauf nach Arktisch Alaska bewohnt. Besonders häufig ist der Fisch im Fraser-, Mackenzie- und Yukongebiet; im Norden bleibt er kleiner, im Süden kann er bis 45 kg erreichen. Die Laichzeit von *Cristivomer* fällt in den Herbst, im Lake Superior in den September, im Huron- und Michigansee in den November und findet 10—15 m vom Ufer entfernt in 5—20 m Tiefe über rauhen Felsen, den sogenannten honey combed rocks, statt.

Eine Varietät, *Cristivomer namaycush siskawitz*, bewohnt die Tiefe des Lake Superior, wo auch ihr Laichgeschäft stattfindet.

**3. Salmo hucho.** Der *Huchen*, auch Rotfisch oder Donaulachs genannt, ist charakteristisch für das Donaugebiet, wo er hauptsächlich im Ober- und Mittellauf und in den rechten, von den Alpen herkommenden Nebenflüssen heimisch ist und von den linken Zuflüssen nur im Regen und in der Laiber gefunden wird.

Die Laichreife erhält der Huchen relativ spät mit 4—5 Jahren und

2—3 kg Gewicht<sup>1</sup>. Ein eigentliches Hochzeitskleid wird während der Laichzeit nicht angelegt, wohl aber zeigen besonders alte Männchen schwache Schwartenbildung und einen kleinen Haken.

Der Huchen ist wie die Regenbogenforelle ein Frühjahrslaicher. Erst kurz vor seiner Laichzeit wandert er Anfang März in die kleinen Zuflüsse ein, bleibt aber auch häufig in der Donau, wenn er dort ihm zusagende Kiesbänke findet. Nie geht er in so flaches Wasser wie bisweilen der Lachs. Beim Aufwandern werden bis zu einem gewissen Grad schmelzwasserführende Flüsse des Kalkgebirges bevorzugt, und so dringt er im Inn bis nach Tirol vor, in der Salzach bis zum Paß Lueg, in der Enns bis nach Steiermark und in der Donau bis nach Ulm.

Die Brut lebt wie andere Salmonidenbrut, scheint aber in ihrer Nahrungsauswahl weit wählerischer zu sein und bestimmte Insektenlarven zu bevorzugen — die künstliche Aufzucht gelingt z. B. nur bei Fütterung mit *Culex*-Larven —. Die Jungfische halten sich zunächst gern in der Strommitte auf, etwas größer gehen sie abwärts nach tieferen Stellen und mit 2—3 Jahren wird der Huchen zum typischen Bewohner der Äschen- und später der Barbenregion, wo er ein räuberischer Standfisch ist und seinen Standort, einen Kolk oder tiefen Tümpel nur zur Nahrungssuche verläßt, um wieder in ihn zurückzukehren. Doch kann Hochwasser den Huchen hin und wieder veranlassen, an steinige Stellen zu ziehen, wo er als der wohl beste Schwimmer unserer Fauna sich gegen starken Wasserschwall halten kann.

#### g) Coregonidae.

Die Gattungen *Brachymystax* und *Stenodus* leiten von den *Salmoniden* zu den *Coregoniden* über.

*Brachymystax lenok* PALLAS kommt im Baikalsee und den sibirischen Flüssen nach Osten bis zur Wasserscheide des Sichote-alin überall vor und wird bis 30 kg schwer. Vom Baikalsee steigen große Scharen zur Laichzeit im März in die Flüsse (Angara und Selanka) auf, und auch in den sibirischen Flüssen wird ein bergwärts gerichteter Wanderzug im Frühjahr beobachtet. Ob dieser aus dem Arktischen Meer erfolgt oder aus Seen kommt, kann ich aus der mir zugänglichen Literatur nicht erkennen. Sicher ist, daß der Fisch noch hoch im Oberlauf der Flüsse angetroffen wird, so wurde er z. B. im Amurgebiet von ARSENIW im Bikin beobachtet.

*Stenodus mackenzie* RICH., der „Inconnu“, macht diesem Namen noch Ehre. Er kommt im Gebiete des Mackenzie, Slave River und Yukon vor, wo er im letzteren bis zu den White Horse Rapids aufsteigt (GILBERT). Hauptaufstieg und Laichzeit fallen anscheinend in das Frühjahr.

<sup>1</sup> Die Eier sind relativ groß, auf 1 kg Körpergewicht rechnet man 1000 Eier.

Winters über wird der Fisch im Delta des Mackenzie und auch im Eismeer angetroffen.

Noch weniger ist über *Stenodus nelma* (= *St. leucichthys*?) bekannt. Diese Art wird in der Dwina, dem Ob und Yenessei, der Lena und Kolyma und auch in der Wolga gefunden und steigt in diese Flüsse ebenfalls im Frühjahr auf.

Das Genus *Coregonus* L. hat den Systematikern schon viel Kopferbrechen gemacht. Von ihm sind die beiden weiteren Gattungen *Argyrosomus* AGASSIZ und später *Leucichthys* DYBOWSKI abgespalten worden. Da die Zuteilung der einzelnen Arten zu den verschiedenen Genera aber durchaus nicht einheitlich ist, und weil es auf der anderen Seite für Einen, der sich nicht jahrelang mit der Systematik der *Coregoniden* befaßt hat, unmöglich ist, sich in diesem Wirrwarr auszukennen, will ich die ganze Gruppe unter der Übergattung *Coregonus* besprechen. Die Behandlung der Biologie, speziell der Wanderungen der *Coregoniden*, wird dadurch erschwert, daß wir eine außerordentlich plastische Gruppe vor uns haben, bei der fast jede Art in eine Fülle von biologisch und morphologisch verschiedenen Lokalrassen und -stämme aufspaltet.

Die Verbreitung der *Coregoniden* ist aus der Kartenskizze (Abb. 29) zu ersehen.

Biologisch kann man die europäischen *Coregoniden* in zwei Gruppen trennen: Erstens in die mehr oder weniger stationären Seebewohner, die nur innerhalb dieser Becken umherziehen und die Wandermaränen, die vom Meer oder von großen Binnenseen aus weit in Flüsse bergwärts vordringen; dabei sei aber betont, daß mit diesen biologischen Unterschieden nicht immer artliche einhergehen. Seemaränen zerfallen wieder in zwei natürliche Typen, in Schwebeformen und in Grundformen; erstere sind Planktonfresser und lassen sich — wenigstens die europäischen Formen — mit FATIO zu dem „*Dispersus*-Typ“, den *Kleinrenken* zusammenfassen, letztere nähren sich von Kleintieren der Bodenfauna und bilden den Artenkomplex, der als „*Balleus*-Typ“, *Großrenken* (FATIO) bekannt ist.

Es ist unmöglich, alle Arten, die hier in Betracht kommen, getrennt zu behandeln, weil erstens die Identität vieler noch nicht sicher feststeht, weil zweitens jede Art in mehrere Lokalrassen und Stämme aufspaltet und weil häufig die Biologie der betreffenden Formen noch nicht genügend bekannt ist. Ich will deshalb nur die besser bekannten Arten oder Varietäten herausgreifen und beginne mit der „*Dispersus*“-Reihe. Am besten unterrichtet sind wir über *Coregonus wartmanni* BLOCH, den *Blaufelchen* des Bodensees. E. WAGLER hat in seiner jüngsten Arbeit unsere ganze Kenntnis über die Biologie dieses Fisches zusammengefaßt<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Ich verweise auch hier auf das sich dort findende ausgedehnte Literaturverzeichnis.

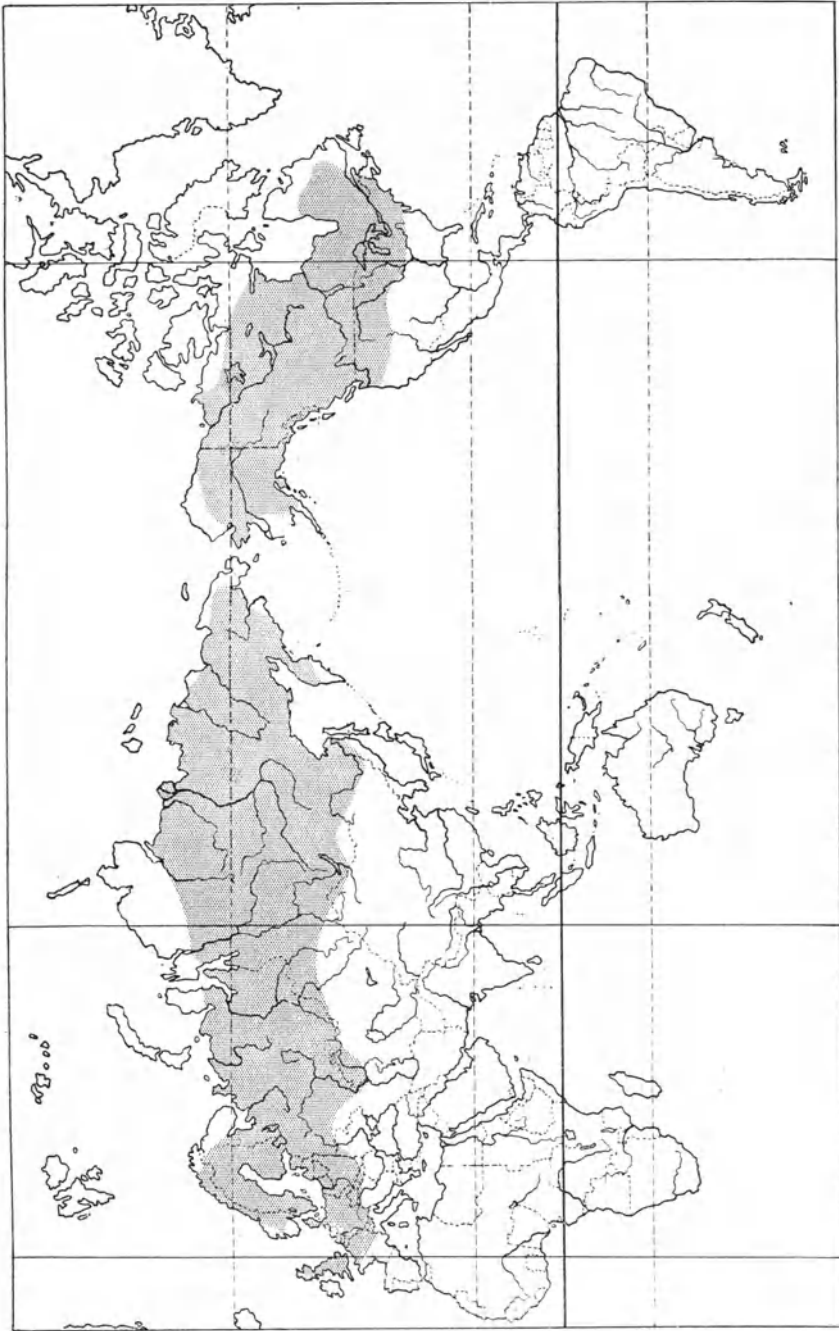


Abb. 29. Verbreitung der *Coregoniden* (nach MEERT).

Der Blaufelchen ist ein gesellig lebender Fisch, der sich einen großen Teil des Jahres über in Schwärmen zusammenhält. Diese Schwärme verschieben sich im Laufe des Jahres, wie aus den Erträgen der Hauptfangplätze hervorgeht. Im Frühjahr stehen die Fische mehr in den oberen, östlichen Teilen des Sees und wandern im Laufe des Sommers immer mehr gegen dessen Ausfluß (Konstanzer Trichter) zu, um ab September wieder nach dem oberen Seeteil und nach Osten gerichtete Bewegungen zu zeigen.

Außer diesen Horizontalwanderungen beobachtet man auch vertikale Bewegungen. Diese sind sowohl von der Tageszeit als von der Jahreszeit abhängig, da sie Beziehungen zu der tageszeitlichen bzw. saisonellen Verteilung des Planktons, als auch zu der jeweiligen Sichttiefe des Wassers und wohl auch zu dessen Temperaturen haben. Der Blaufelchen meidet aber nicht, wie früher häufig angenommen wurde, das Epilimnion mit seinem warmen Wasser; ja, er scheint dieses wegen seines großen Planktonreichtums zeitweise zu bevorzugen. Dies geht schon daraus hervor, daß der Hauptfang des Fisches im Sommer mit dem Klusgarn getätigt wird, das nur bis zu 10 m Tiefe fängig ist und somit, besonders von Juli bis September, noch nicht einmal bis zur Sprungschicht reicht. Sicher veranlaßt die Nahrungssuche den Felchen, so hoch zu steigen. Er ist ein typisches „Augentier“, das, wie besonders die Untersuchungen von KRINNER im Walchensee und WAGLER im Bodensee beweisen, ein „Wahlfresser“ ist und aus dem Plankton die ihm zusagenden Formen herauspickt. Nachts, wenn infolge der Dunkelheit die Fische nichts sehen, gehen sie tiefer und die besten Fänge werden unterhalb 10 m gemacht, nur in hellen Mondnächten stehen die Felchen höher, weil sie auch dann der Nahrung nachgehen.

Inwieweit die Schwarmbildung und die horizontalen Verschiebungen der Schwärme mit der Schwarmbildung und ungleichmäßigen Horizontalverteilung der Planktonen in Beziehung stehen, ist noch nicht genügend bekannt; daß Abhängigkeiten bestehen, wird dadurch bewiesen, daß im Herbst, wenn die Zirkulationsströmungen die thermische Schichtung und damit auch eine Planktonschichtung aufheben, die Felchen aus den oberflächlichen Schichten verschwinden, tiefer gehen und sich „verlaufen“; ihre Schwärme lösen sich auf.

In besonders dichten Schwärmen, auf räumlich ziemlich engbegrenztem Areal treten dann die Laichfische wieder auf. Die Laichzeit des Blaufelchen fällt im Bodensee meist in die erste Dezemberwoche — nie vor den 25. November und dauert 2—3 Wochen. Sie beginnt, wenn die oberflächlichen Schichten auf 7° C abgekühlt sind und für eine relativ dicke Wasserschicht die Homothermie erreicht ist. Wird dieser Zeitpunkt durch meteorologische Umstände hinausgeschoben, so verzettelt sich das Laichgeschäft; wird das oberflächliche Wasser stärker abgekühlt, wird es abgekürzt.

Der Laichakt selber findet in den oberflächlichen Wasserschichten statt, meist über den tiefsten Stellen des Sees, doch können kleine Verschiebungen der Laichplätze im Laufe der Jahre beobachtet werden. Zum Laichgeschäft ziehen die Fische, die dann einen starken Laichausschlag tragen, aus der Tiefe heran und die Männchen machen den Vortrab; einige Tage später folgen die Weibchen. Diese gehen auch, sobald sie in lebhaftem Liebesspiel, meist im Laufe einer Nacht, ihre Eier abgesetzt haben, wieder in größere Tiefen zurück, während die Männchen länger an der Oberfläche bleiben. Diese Tatsachen werden gut aus nachstehender Tabelle erhellt, die ich nach den Angaben von BAYERSDÖRFFER und SCHEFFELT zusammenstellte.

Tabelle 73. Der Felchenfang im Bodensee während der Laichzeit 1922.

Datum	Anzahl der Netze	Tiefe in m	Gesamt- fang in Stück	Männchen		Weibchen	
					davon reif		davon reif
22.—23. XI.	42	7,5—15,5	24	17	7	7	1
		17,0—23,0	59	35	9	24	3
		23,0—30,5	98	56	14	42	9
25.—28. XI.	50	7,5—15,5	37	28	24	9	4
		17,0—23,0	66	24	11	22	6
		23,0—30,5	49	21	10	28	14
29.—30. XI.		Sturm Hochlaich					
1.—4. XII.	50	hoch	81	61	60	20	20
		mittel	39	25	25	14	13
		tief	25	9	4	36	32

Herrscht während der Laichzeit mehrere Tage Sturm, der das Wasser stark aufwühlt, so ziehen sich die Fische in größere Tiefen zurück und das Laichgeschäft wird verzettelt.

Die Mehrzahl der Felchen in den Laichschwärmen ist 3jährig; ältere, 5—7jährige Fische sind selten; sind jedoch welche darunter, so erscheinen diese zuerst an der Oberfläche.

Die Fortpflanzungsziffer<sup>1</sup> des Blaufelchen ist sehr hoch; auf 1 kg Körpergewicht kommen 30000 Eier. Diese sinken, wenn sie befruchtet sind, langsam zu Boden. Die Larven steigen anscheinend wieder an die Oberfläche empor — im Aquarium sind sie stark positiv phototaktisch — doch ist ihre Biologie noch nicht genügend geklärt. Kleine,  $\frac{1}{2}$  bis  $1\frac{1}{2}$  jährige Blaufelchen werden im Sommer in Schwärmen in den oberflächlichen Wasserschichten und auch über der Halde beobachtet.

Ebenfalls dem „*Dispersus*“-Typ gehört *Coregonus macrophthalmus*

<sup>1</sup> Das Geschlechtsverhältnis der Laicher auf den Laichplätzen neigt sich oft sehr stark zugunsten der Männchen, wird aber nur dadurch bewirkt, daß sich diese länger in den oberflächlichen Wasserschichten aufhalten; werden Fänge untersucht, die über das ganze Jahr verteilt sind, so sind ungefähr gleich viel Männchen als Weibchen vorhanden.

NÜSSLIN an, der *Gangfisch*. Er zeigt im Bodensee in seiner Biologie weitgehende Anklänge an den Blaufelchen, scheint aber mehr größere Tiefen zu bevorzugen, wenn er auch sommers über nahe an die Oberfläche kommt. Seine Laichzeit fällt im Bodensee 14 Tage bis 3 Wochen früher als die des Blaufelchen. Die Mehrzahl der Fische, wenn nicht alle, wandert zur Laichablage nach Westen in den Konstanzer Trichter, wo die Eier auf der seichten Barre, die den Obersee vom Untersee trennt, in 3 m Tiefe abgesetzt werden.

Von sehr vielen Renken des *Dispersus*-Typus der übrigen alpinen Seen ist überhaupt noch nicht sicher entschieden, ob sie Rassen des Blaufelhens oder des Gangfisches sind.

Der „*Bläuling*“ des *Zürichersees* zieht im September und Oktober in großen Scharen nach den oberen Teilen des Sees, wo er gegen Ende Dezember auf Sandgrund in einer Tiefe von 25—30 m nahe der Mündung der Linth, des Bollingen und Schmerikon laicht. Auch hier wandern alte Fische den jungen voraus.

Die „*Ammersee-Renke*“ und die „*Schwabrenke*“ des *Starnberger Sees* laichen im November an der Oberfläche meist in Seemitte. Ebenso scharren sich die *Renken* des *Walchen-* und *Kochelsees* Mitte Dezember über den tiefsten Stellen an der Oberfläche zusammen, um hier zu laichen.

Die Renken anderer Seen sind mehr Uferlaicher. Die „*Chiemseerenke*“ zeigt während der Laichzeit keine so ausgesprochene Schwarmbildung, sie laicht in kleineren Scharen in der ersten Dezemberhälfte an kiesigen und sandigen Stellen in 1—15 m Tiefe. Ältere und größere Fische bevorzugen dabei die flacheren Stellen.

Der „*Riedling des Traunsees*“ zieht das Jahr über meist die tieferen Stellen des oberen Seeteiles als Aufenthaltsort vor, wird aber im Sommer auch an seichten Plätzen und an der Oberfläche gefangen. Er laicht zur Nachtzeit im November an mit Ried — Schilf und Rohr — bestandenen Stellen des Ufers.

Die „*Kleinrenken des Hallwyl- und Bladeggsees*“ ziehen im November und Dezember zur Verrichtung ihres Laichgeschäftes zu ganz flachen Uferstellen.

Die „*Rheinanke des Traunsees*“ findet sich Mitte November bis Mitte Dezember in Scharen an dem rechten steinigen Ufer des Sees ein und wandert von da zur Nacht oft beträchtliche Strecken in die Traun ein, um dort zu laichen<sup>1</sup>. Die Fische kehren aber sofort, meist in der gleichen Nacht, wieder in den See zurück. Einige laichen auch im See selber an steinigen Stellen, wo Bäche einmünden.

Zu ausgesprochenen Tiefenlaichern sind die „*Bondelles*“ des *Bieler- und Neuenburgersees* geworden. Sie halten sich den größten Teil des Jahres über in Schwärmen an bestimmten Standorten in der Tiefe auf,

<sup>1</sup> Diese Verhältnisse erfuhren in den letzten Jahren Änderungen, weil die Traun durch Fabrikabwässer verunreinigt war.



wo sie auch im Januar laichen. Der „*Albock des Zugersees*“ ist ebenfalls Tiefenlaicher, seine Laichzeit fällt in September und Oktober.

Über die Laichwanderungen und den Ort des Laichgeschäftes des „*Albock*“ im *Thuner und Brienersee* gehen die Angaben auseinander und sagen, daß im April sowohl in der Tiefe gelaicht werde, als eine Laichwanderung in die Aare sowohl bergwärts als talwärts stattfinde.

In noch anderen Seen sind die Renken Sommerlaicher, so z. B. der „*Edelfisch*“ im *Vierwaldstättersee*, der im August in einer Tiefe von 100 bis 150 m am Rande der steilen unterseeigen Felswände zwischen Gersau und Beckenried laicht. Auch die „*Weißfische*“ des gleichen Sees scheinen diese Gewohnheit zu haben.

Dem „*Dispersus*-Typ“ gehört auch die Kleine Maräne, *Coregonus albula* L. an. Über ihre Biologie sind wir durch eine Reihe neuerer Arbeiten gut unterrichtet. Dieser Fisch neigt so stark zu Aufspaltungen in Lokalrassen und -stämme, daß wir häufig im gleichen See oder Seengebiet mehrere, getrennte Bestände haben, die sich an Wüchsigkeit und anderen biologischen Eigenschaften voneinander unterscheiden, wenn auch unter bestimmten günstigen, lokalen Verhältnissen eine Vermischung der Schwärme stattfinden kann. Besonders in finnischen und skandinavischen Seen, wo sich die Maränen infolge der länger dauernden Kälteperiode, eine größere Zeit des Jahres über in der Tiefe aufhalten, sind diese Differenzierungen in verschiedene Bestände weit stärker, als in Deutschland. JÄRVI geht deshalb sogar soweit zu behaupten, daß dort in den größeren Seen jedes Seebecken und jede durch Barren geschiedene Vertiefung ihren eigenen Maränenbestand habe.

Die Kleine Maräne kommt in sehr vielen tieferen Binnenseen der die Ostsee umschließenden Länder vor, geht aber auch in die stärker ausgesetzten Teile dieses Meerbeckens selber. So wird sie dauernd am Nordende des Bottnischen Meerbusens (SANDMANN 1903 und LEVANDER 1916) in den süd- und westfinnischen Schären und in dem Finnischen Meerbusen (JÄRVI 1920) gefunden, und soll selbst noch gelegentlich in der Kieler Förde und in den Schären von Södermanland angetroffen werden (MÖBIUS und HEINCKE). Dorthin gelangt sie zweifelsohne aus mit dem Meere durch kurze Kanäle in Verbindung stehenden Binnenseen, z. B. aus dem Plönersee. Nicht alle Binnenseen werden von der Kleinen Maräne bewohnt. In Ostpreußen kommt sie nach der Statistik von WILLER in 80 unter 975 über 5 ha großen Seen vor. Im allgemeinen werden größere Seen vorgezogen, am liebsten solche von über 20 m Tiefe, wenn auch in solchen von nur 7 m, wie z. B. im Haleksee (Kreis Lyk) die Kleine Maräne gefunden wird. Bedingung für das Vorkommen der Kleinen Maräne ist ein relativ hoher Sauerstoffgehalt, besonders keine starke Sauerstoffzehrung im Sommer im Hypolimnion und eine mittlere Sichttiefe.

Früher nahm man an, daß die Kleine Maräne in ihrem Heimatsee und auch zwischen benachbarten Seen regelmäßige Wanderungen aus-

führe (BENECKE, SELIGO). Die starke Sonderung in einzelne Schwärme deutet aber eindringlich darauf hin, daß die Kleine Maräne ein Standfisch ist. Weiter beweisen dies Brutaussetzungen an bestimmten Stellen eines Sees, wo an der Einsatzstelle die Jungen noch nach einem Jahr beobachtet wurden.

Die Kleine Maräne ballt sich wie der Blaufelchen zu Schwärmen zusammen, die im Sommer, wenn viel Plankton zur Verfügung steht, dichter sind als im Winter, wenn Nahrungsknappheit die Schwärme lockert. Diese stehen im Sommer an der Oberfläche, in der kalten Jahreszeit ziehen sie sich in tiefere Regionen zurück.

Die Laichzeit der Kleinen Maräne fällt in den Herbst, wenn das Wasser auf 7—8° C oder sogar auf 4° C abgekühlt ist. Deshalb liegt die Laichzeit im Norden etwas früher als im Süden: z. B. in Mjösee (COLLET, HUITFELD-KAAS) im Oktober, im Wetterensee (Schweden) in der zweiten Hälfte von November, in finnischen Seen (JÄRVI) im Oktober und November, in Ostpreußen im November (BENECKE, SELIGO, WILLER). Die Dauer des Laichgeschäftes hängt stark von der Witterung ab und wird durch Temperaturen von 4° C stark verkürzt. Sturm kann das Laichgeschäft überhaupt unterbinden, da er die Schwärme zersprengt.

Die Laichplätze liegen in den verschiedenen Seen meistens in Ufernähe, über festem, sandigem Boden; ein passives Ankleben der Eier an Wasserpflanzen (*Charabestände*) findet nur ausnahmsweise statt (WILLER). Gewöhnlich liegen die Laichplätze nicht sehr tief, der Abhang des Schaarberges wird bevorzugt. NORDQUIST gibt 2—10 m Tiefe an. Nach JÄRVI liegen die Laichplätze im Keitelsee an den Enden der von den unterseeischen Vertiefungen ausgehenden Fjorde in ungefähr 10 m Tiefe. Manchmal werden Stellen vor der Einmündung der Zuflüsse bevorzugt, so gehen z. B. im Peipussee und von Mjösee die Maränen in den Einfluß des Laagen. Im Wetterensee aber sollen sie nach ECKMAN in 20—100 m Tiefe laichen.

Das Laichgeschäft findet nachts statt und die Weibchen verlassen, ebenso wie beim Blaufelchen eher den Laichplatz als die Männchen. Das Heranziehen der Schwärme zu den Laichplätzen erfolgt im Gegensatz zu den Nahrungswanderungen immer dicht über dem Boden.

Die Zusammensetzung der Laichschwärme ist in den einzelnen Gebieten schwankend. Im Norden und in Finnland wird der größere Prozentsatz der Männchen schon im zweiten Jahre laichreif; in Deutschland nur vereinzelte. Die Hauptmenge der Fische ist 2—4jährig, ältere Jahrgänge sind selten. Das Geschlechtsverhältnis ist nach JÄRVI ♂ : ♀ = 73 : 27, nach WILLER 76,3 : 23,7. Das wohl scheinbare Überwiegen der Männchen wird sicherlich durch deren längeres Verweilen auf dem Laichplatz bewirkt.

Die schottische Form *C. vandesius* ist wahrscheinlich eine Rasse von *C. albula*.

Wenden wir uns nun zu den *Groß-Renken*, dem „*Balleus*-Typ“ (FATIO), die wir auch als Boden-Renken zusammenfassen können, obwohl wir darunter auch Planktonfresser und die echten Wanderformen haben.

Von unseren einheimischen Renken gehören hierher *Coregonus fera*, JURINE, der *Sandfelchen* und *C. acronius*, RAPP, der *Kilch* und *C. (lavaretus-holsatus) maraena* L., BLOCH, die *Große Maräne*. Letztere wurde vielfach in die Alpenseen eingesetzt und dadurch wurde die systematische Verworrenheit verstärkt, da Kreuzungen zwischen „*Fera*“ und „*Maraena*“ vorkommen können. Die „*Fera*“-Form ist auf Alpenseen beschränkt, im Norddeutschen Flachland und in den die Ostsee einrahmen den Ländern ist *C. lavaretus-holsatus-maraena* weit verbreitet.

Ich betrachte zuerst wieder die alpinen Formen und beginne mit dem Kilch.

*C. acronius* des Bodensees lebt seewärts der Halde in 20—100 m oder mehr Tiefe über sandigem und schlammigem Grunde. Er geht aber vor Bach- und Flußmündungen etwas höher, wenn dort seine bevorzugte Nahrung — *Pisidien* — reichlich vorhanden ist. Die Fischerei auf den Kilch wird von Mai bis Oktober in 50—80 m Tiefe ausgeübt. Auch Magenuntersuchungen deuten auf eine abyssale Lebensweise.

Im September steigt der Kilch zwecks Laichens bis auf 20 und 10 m Tiefe gegen die Oberfläche (SCHILLINGER), wird aber bereits Ende Oktober schon wieder in 30—60 m und im November in 100 m Tiefe gefangen; im Dezember steht er in 130—140 m und frißt hier hauptsächlich Blaufelchen-Eier. Die Laichplätze liegen im Obersee bei Langenargen, im Untersee bei Steckborn.

Der „*Ammersee-Kilch*“ hält sich gewöhnlich in 60 m Tiefe auf, wenn er auch bis zu 85 m hinunter steigt und im Hochsommer vorübergehend in 30—40 m gefangen wird. Er ist ein Sommerlaicher geworden und vollzieht sein Laichgeschäft im Juni und Juli wie andere Sommerlaicher unter den *Salmoniden*, in der Tiefe.

Der „*Attersee Kröpfling*“ steht während eines großen Teiles des Jahres an den tiefsten Stellen des Sees, in 100—120 m Tiefe und nur im Sommer kommt er höher. Sein Laichgeschäft soll er um Weihnachten herum in 100 m Tiefe ausüben. Morphologisch gleicht er stark der „*Gravenche*“ des *Genfersees*. Diese laicht im Winter an seichten Uferstellen.

Die Bodenrenke *C. fera* umschließt wohl auch den FATIOSchen Formentyp „*asperi*“ und „*schinzi*“. Im Bodensee ist der Sandfelchen ein Bodenfisch der Halde und des Schaarberges und laicht auch am Rande der Halde im November. Später steht er wieder tiefer.

Dem Sandfelchengleichen in ihrer Biologie die „*Balchen*“ des *Vierwaldstätter-, Zuger-, Thuner- und Brienersees*. Auch der *Balchen* (Palée) des *Bielersees* laicht in der ersten Novemberhälfte über Sandboden in ganz

seichtem Wasser. Im *Murtensee* aber vollzieht sich das Laichgeschäft erst von Dezember bis Januar über steinigem Grunde. Im *Neuenburgersee* beginnt das Laichen am sandigen Nordufer in sehr geringer Tiefe im Dezember; beim Kälterwerden des Wassers ziehen sich die Fische aber immer mehr in die Tiefe zurück und Palées laichen noch bis Mitte Februar in 50 m Tiefe.

Der „*Fera*“ des *Genfer Sees* hält sich den Sommer über näher an der Oberfläche auf und macht auch auf Insekten Jagd. Die Fische wandern hin und her und treten im Mai scharenweise in den sogenannten „Kleinen See“ vor dem Genfer Hafen ein; dann ziehen die Schwärme Mitte Juli mehr längs des Savoyischen Ufers nach Osten in den „Großen See“. Mit der kalten Jahreszeit geht *Fera* tiefer auf 100 ja bis 200 m hinab. Die Laichzeit erstreckt sich hier auf eine ziemlich lange Periode; nach VOGT werden sowohl im Januar, als noch im März und April laichreife Weibchen gefangen.

Im *Starnberger-* und *Schliersee* laichen Bodenrenken in der zweiten November- und ersten Dezemberhälfte an bestimmten Stellen in der Nähe des Ufers am Grunde in 2—3 m; im *Tegernsee* im Dezember und Januar in 10—20 m Tiefe. Im *Attersee* wandert die „*Rheinanke*“ zur Laichzeit scharenweise in den unteren Seeteil und von Februar bis März findet von 20—40 m Tiefe das Laichgeschäft statt. In der übrigen Zeit des Jahres lebt sie meist in der Tiefe und nur während der Frühjahrszirkulation wird sie auch manchmal in den oberflächlichen Wasserschichten gefangen.

Die Gruppe *Coregonus maraena-lavaretus-holsatus*. Die *Große Maräne* ist die größte Renke Europas. Sie ist ein Bewohner der großen, tiefen Seen des norddeutschen Flachlandes, des baltischen Höhenrückens, der finnischen Seenplatte und Skandinaviens, kommt aber auch in Sibirien vor und auch in England und Schottland wird sie (*Gwyniad*) in einigen Seen gefunden.

*C. maraena* spaltet ebenfalls in eine große Reihe von Stämmen und Rassen auf, wie schon die vielen Vulgärnamen: *Große Maräne*, *Edelmaräne*, *Madii-*, *Peipus-*, *Ladogamaräne* usw. beweisen. In der Jugend ist der Fisch ein Planktonfresser, geht aber bald zu Bodennahrung über; Insektenlarven, kleinere Kruster, Muscheln und kleinere Fische werden verzehrt. Seine Nahrungstiere sucht er hauptsächlich am Schaarberg — in 20—30 m Tiefe — geht aber auch gelegentlich in die Uferregion. Zur Laichzeit im November zieht die große Maräne in Scharen an das flachere Ufer und setzt dort auf Steingrund oder über harten Wasserpflanzen ihre Eier ab — 10000 auf 1 kg Körpergewicht<sup>1</sup>.

Eine Form der Großen Maräne *C. lavaretus* lebt in den salzärmeren,

<sup>1</sup> Das Laichalter der großen Maräne ist für Deutschland 4—5 Jahre, für skandinavische Stämme schwankt es zwischen 5—9 Jahren, im Norden und in hoch gelegenen Seen ist es höher als im Süden.

östlichen Teilen der Ostsee. Diese Rasse der *Ostseeschnäpel*, oder die *Meermaräne* wird bis 3,5 kg schwer. Sie ist eine richtige Wandermaräne; im Herbst zieht sie in großen Schaaeren in das kurische Haff, das Putziger Wick, den Lebasee, in dänische, schwedische und finnische Seen, wo sie am liebsten an steinigen, flachen Stellen laicht. Nach dem Laichen bleiben die Tiere noch eine Zeitlang bis zum Frühjahr oder Frühsommer im Süßwasser und kehren dann ins Meer zurück. Die Brut folgt ihren Eltern bald nach.

Ich schließe hier die Edelmäräne, *C. generosus* PETERS an, ohne dabei etwas über die systematische Stellung dieser Form sagen zu wollen. Sie ist nach den Untersuchungen von KULMATYCKI und THIENEMANN in der Hauptsache ein Planktonfresser und kommt in bereits in Eutrophierung begriffenen Seen der Baltischen Seenplatte vor. Sommers über hält sie sich meist unterhalb der Sprungschicht auf. Im November und Dezember laicht sie in Scharen in Ufernähe außerhalb des Schilfgürtels.

*Coregonus oxyrhynchus* L., der Schnäpel, Nordseeschnäpel, Schnesen, Tielemann oder Düttelmann kommt an den Südküsten der Nordsee vom westlichen Holland über das Skagerrak und Kattegat bis in die westliche noch salzreichere Ostsee hinein vor. Er entfernt sich anscheinend nicht sehr weit von den Küsten und bewohnt sommers über die Watten, wo er sich von Bodentieren nährt.

Im Spätsommer nähert sich der Schnäpel den Flußmündungen und steigt im Herbst in die Flüsse ein. Er dringt aber nicht sehr weit bergwärts vor, sondern laicht im Oktober bis Dezember auf geeigneten Sandbänken des Unterlaufs. Vereinzelte Schwärme scheinen aber auch bis in den Mittellauf aufzusteigen, und es wurden schon welche im Rhein bei Speyer und Straßburg?, in der Weser bei Hameln und in der Elbe bei Torgau beobachtet.

Über das Abwandern der Jungfische, das anscheinend im nächsten Frühjahr und Sommer vor sich geht, sind mir keine genaueren Daten bekannt. Interessant ist, daß sich diese Art auch im Binnenlande in Teichen züchten läßt; so wurden schon Schnäpel in den Weihern von Bernried bei München bis zur Geschlechtsreife herangezogen.

Außer diesen atlantischen Binnen- und Küstenformen sind eine ganze Reihe — 10—12 — von arktisch-pazifischen Arten bekannt, von denen ich nicht entscheiden kann, wieweit es sich um echte Arten oder um Rassen handelt. Einige dieser Flußrenken machen zur Laichzeit große Wanderungen die PECHUEL-LOESCHE<sup>1</sup> dramatisch schildert: „Renken, insbesondere die *Njelma*, *Coregonus leucichthys* GÜLD., der *Sirok*. *C. syrok* C. V., *Moksun*, *C. muksun* PALL., *Tschokor*, *C. nasus*, PALL. und *Sjeld*, *C. merkii*, GRTHR. beleben Ob und Irtisch vom Obischen Meerbusen an bis in die oberen Zuflüsse in unendlicher Menge . . . Alljährlich

<sup>1</sup> Zit. nach BREHM.

vor oder nach dem Eisgang beginnen sie ihre Wanderungen, ziehen in unschätzbaren Scharen zu Berge, die einen dem Anschein nach nur bis in die unteren Zuflüsse, die anderen bis in das obere Stromgebiet vordringend, erreichen ihre Laichstätten gegen Ausgang des Sommers, pflanzen sich um diese Zeit fort und kehren nunmehr langsam wiederum nach ihren Winterplätzen zurück. Ob man letztere im Eismeer selbst oder im Obischen Meerbusen zu suchen hat, ist zur Zeit unermittelt . . . Einzelne der genannten Renken legen ungefähr 7000 km zurück. Obwohl die wandernden Renken sich unterwegs nicht der Nahrung enthalten . . . erliegen doch sehr viele von ihnen . . . der Entkräftung infolge des Laichens . . . Der Zug der Fische fällt immer in dieselbe Zeit, richtet sich aber jedenfalls nach der jeweiligen Wärme des Wassers. Taut es früh im Jahr, so geschieht es zuweilen, daß die Renken nicht allein unter, sondern auch über dem Eise, in dem letzteres überströmenden Tauwasser, zu Berge ziehen; in solchem Falle meist aber elend zugrunde gehen, wenn es wieder gefriert . . . Fällt im Frühjahr nach dem Eisgang viel Regen, so verfrüht und beschleunigt sich der Zug . . . regnet es wenig, so findet das Umgekehrte statt. Die stärksten Wanderfische halten sich in der Mitte des Hauptstromes . . . Der Rückzug beginnt im August, meist gegen Ende des Monats, führt die Fische aber nicht in so zahlreichen und gleichartigen Heeren, wie während der Bergwanderung, sondern in kleineren und gemischten Trupps zu den Winterstätten zurück.“

Auf dem amerikanischen Kontinent werden einige 30 verschiedene *Coregonus*-, *Argyrosomus*- *Leucichthys*-Arten unterschieden, von denen wohl die größeren, die als „White-Fish“ bekannt sind, dem *Balleus*-Typ entsprechen und die kleineren „Lake Hering“ dem *Dispersus*-Typ analog sein dürften. Am nächsten kommt der Großen Maräne *C. clupeiiformis* in den „Großen Seen“ und anderen größeren Seen von New England und Kanada bis hinauf zu dem Nordmeer. Der „Common White Fish“ ist der größte aller Coregonen und wird bis 10 kg schwer. Er bringt den größeren Teil des Jahres in beträchtlichen, kühleren Tiefen zu, wo er sich hauptsächlich von Krustaceen und Mollusken nährt. Im Oktober und November steigt er an das flache Ufer empor und dringt mancherorts auch in die Zuflüsse ein. Seine Laichzeit dauert von Oktober bis Dezember und beginnt gewöhnlich, wenn das Wasser auf 7° C abgekühlt ist. Als Laichplatz werden steinige, flache Stellen gewählt. Die Jungen erscheinen im März und April und schwimmen einzeln nahe der Oberfläche umher, suchen aber bald tieferes Wasser auf.

Die anderen häufigsten Arten der Seen von Ost-, Mittel- und Nordamerika und Südkanada sind (*Coregonus*, *Argyrosomus*) *Leucichthys harengus* RICH., *L. arteti*, LA SUEUR, *L. hoyi*, *L. prognathus*, *L. nigripinnis*. Sie alle ähneln in ihrer Biologie dem „Common-White Fish“. Leider sind in den systematischen Werken nur wenig Daten über die Biologie zu finden. *L. (A.) artedi* hält sich nach FORBES und RICHARDSON im Som-

mer und im Winter in größeren Tiefen in Lake-Michigan auf, kommt aber im Frühjahr zwecks Nahrungssuche dem Ufer näher, und dann wieder im November, wenn der Fisch an flachen, sandigen, gelegentlich auch an schlammigen Uferstellen laicht.

*C. labradoricus* in verschiedenen Seen von Ostkanada, New Brunswick und Maine und in den Großen Seen, wandert in Flüsse, so z. B. vom Huron-See den St. Mary River aufwärts nach Lake Superior.

Von den alaskischen Formen wandern sicher einige, wie *C. lauretii* und *C. kennicotti* ähnlich wie ihre sibirischen Verwandten vom Meere in die Flüsse.

#### h) Thymallidae und Osmeridae.

**1. Thymallidae.** Die Familie der *Thymallidae*, der Äschen, leitet von den *Salmoniden* zu den *Osmeriden* über. Ihre Artenzahl und Verbreitung geht aus Abb. 30 hervor. Am besten sind wir über die europäische Form *Th. vulgaris* orientiert. Sie bevorzugt die Region der Fließgewässer, die nach ihr benannt ist, d. h. die nicht mehr rasch strömt, wärmer ist und zahlreiche Kolke besitzt, geht aber gelegentlich auch in Seen und in stark ausgesüßte Meeresabschnitte. Die Äsche ist kein eigentlicher Wanderfisch, aber doch ein unsteter Geselle und kein so ausgesprochener Standfisch wie die Bachforelle. Besonders junge Tiere ziehen oft in Schwärmen umher, ältere sind seßhafter.

Zur Laichzeit — März bis Mai — zu der die Farben beider Geschlechter lebhafter werden, und das Männchen eine Art Schwarte auf dem Rücken zeigt, ziehen die Tiere meist paarweise zur nächsten Sandbank. Aus Seen gehen die Äschen gern in Zuflüsse und die Jungen bleiben ein Jahr im Fluß oder Bach, ehe sie in den See einwandern. Diese Feststellungen beziehen sich besonders auf norwegische Seen<sup>1</sup>, z. B. auf den Lille Korsjö. Aus dem bottnischen Meerbusen wandern die Fische zur Laichzeit in die Flüsse auf.

Die in Kanada und Alaska heimische *Th. signifer* soll ihr Verbreitungsgebiet südlich bis nach Michigan erstrecken und dort eine Zwergrasse *Th. tricolor* bilden; eine andere *Th. ontariensis* soll in Michigan und dem Yellowstone-Park vorkommen, und eine weitere *Th. montana* ist aus West Montana bekannt. Sie alle ähneln biologisch der *Th. vulgaris*. Soweit sie Bewohner von Seen sind, steigen sie zur Laichzeit in die Zuflüsse auf.

**2. Osmeridae.** Die *Osmeriden* sollen hier als Unterfamilie angesehen werden, sie umfassen marine *Salmoniden*, von denen sich aber einzelne Arten und Rassen an einen dauernden Aufenthalt im Brack- oder Süßwasser gewöhnt haben. Wir unterscheiden folgende Gattungen: *Osmerus*,

<sup>1</sup> In diesem wachsen die Äschen auch rascher als in Flüssen, werden aber später laichreif, so auch im Mjösen erst im 4. Jahr. Bei uns erlangt die Äsche ihre Geschlechtsreife mit 2 oder 3 Jahren, bei 20—23 cm Länge; die Gewichte der Laichäschen bewegen sich zwischen 200—1500 g.



Abb. 30. Verbreitung der *Thymallidae* (nach Meeq).



*Mallotus*, *Taleichthys*, *Hypomesus* (*Mesopus*), *Lauroglossus*, *Salanx* (*Salangichthys*) und *Retropinna*.

Der Stint, *Osmerus eperlanus* L kommt an den Küsten des Nordostatlantischen Ozeans von Nord-West-Frankreich — inklusiv des Ostseebeckens<sup>1</sup> — bis zur Murmanküste vor; in Großbritannien reicht jedoch sein Verbreitungsgebiet nicht bis zu den nördlichen Teilen von Caledonien. Außerdem wird er noch im Kaspischen Meer angetroffen.

Der Stint kommt sowohl vorübergehend als dauernd in reinem Süßwasser vor, er wird aber auch in Meeren von ganz verschiedenem Salzgehalt angetroffen. In den unteren Flußläufen der Seine, des Rheins, der Ems, der Weser und der Elbe<sup>2</sup> ist er zu bestimmten Jahreszeiten der gemeinste Fisch; in Strandseen und Haffen kann er in sehr großen Mengen vorkommen — merkwürdigerweise ist er im Frischen Haff spärlich, im Kurischen Haff aber massenhaft vorhanden. — Von Binnenseen werden als Wohnort solche bevorzugt, die gerade im Begriff sind von dem oligotrophen Typ in den eutrophen überzugehen, und nach WILLER hat ein See sein „Stintmaximum“, wenn die Eutrophierung so weit ist, daß die Sichttiefe des Wassers 5—7 m beträgt. NORDQUIST betont ebenfalls, daß der Stint Seen mit nicht ganz klaren, dunklem Wasser bevorzuge. Der Fisch kommt auf jeden Fall auch noch dort vor, wenn auch nicht mehr massenhaft, wo die Seen schon typisch eutroph geworden sind, und in denen im Hypolimnion die Sauerstoffzehrung im Sommer so stark wird, daß die Kleine Maräne in ihnen nicht mehr fortkommt.

Über den Aufenthalt der Stinte im Meer wissen wir noch nicht genügend Bescheid. EHRENBAUM glaubt, daß sie vor den Flußmündungen in mäßiger Tiefe in Scharen zusammenstehen; MOREAU erwähnt sie vor der Mündung der Loire. Im Bottnischen Meerbusen halten sich die Stinte nach NORDQUIST im Winter auch unter dem Eise in 28—30 m Tiefe auf und werden hier von November bis April 0,3 m über dem Boden in etwa 1 m hohen Stellnetzen gefangen. Die größeren Exemplare stehen etwas tiefer (30—33 m), die kleineren gehen bis zu 15 m hinauf. Hauptsächlich werden von den Fischen immer die salzärmeren Teile —

<sup>1</sup> Im Ostseegebiet fällt das Verbreitungsgebiet des Stintes mit der Erstreckung des postglazialen Yoldia-Meeres zusammen, transgrediert aber dieses Areal gelegentlich (vgl. Abb. 31), was NORDQUIST damit erklärt, daß der Fisch ursprünglich ein Bewohner des Salzwassers, durch seine anadromen Wanderungen sein Verbreitungsgebiet ausgedehnt und sich im Süßwasser der Landseen eingebürgert habe. WILLER dagegen glaubt, daß der Stint ursprünglich ein Süßwasserfisch war, der durch erdgeschichtliche Veränderungen ins Brack- und Salzwasser gedrängt sei und deshalb noch anadrome Wanderungen zeige (vgl. hierzu S. 660).

<sup>2</sup> In der Elbe ist der Stint so massenhaft heimisch, daß im Sommer und Herbst nach den Angaben von EHRENBAUM allein täglich 3500 kg junger Stinte = 1000000 Stück als Köder für Aalreusen Verwendung finden.

Salzgehalt 2—6 vT —bevorzugt. Im Sommer halten sich die Stinte wahrscheinlich an den gleichen Stellen auf; jedoch ist unsere Kenntnis durch Fangdaten nicht belegt, da die Stintfischerei, wegen der leichten Verderblichkeit der Fische, nur im Winter ausgeübt wird.

In Binnenseen suchen die Stinte im Sommer hauptsächlich ihre Nahrung am Schaarberg in 12—30 m Tiefe; sie zerstreuen sich dabei ziemlich weit und gehen auch gelegentlich an die Oberfläche, ja sie springen nicht selten über das Wasser, worauf der niederdeutsche Volkspruch „lustig wie ein Stint“ Beziehung hat. Bei Sturm gehen die Stinte tiefer und ballen sich zusammen. Im November, wenn die Gonaden einen bestimmten Entwicklungsgrad haben, massieren sie sich zu Schwärmen und ziehen in der Tiefe umher.

Die Nahrung des Stintes schwankt an den verschiedenen Orten. Die Jungen nehmen hauptsächlich Planktonen, besonders *Entomostraken* (EHRENBAUM, ALM, KUTSCHIN), und in manchen Seen sind *Copepoden* und *Cladoceren* auch die Hauptnahrung der älteren (HEYNEMANN, KUTSCHIN, WILLER); in anderen aber werden auch Insektenlarven, besonders *Corethra*, genommen (NORDQUIST). Größere Exemplare gehen gelegentlich oder auch ausschließlich zu Raubfischgewohnheiten über und stellen jungen Stinten und jungen Zandern und der Kleinen Maräne nach (NORDQUIST, EHRENBAUM, JÄÄSKELÄINEN, HUITFELDT-KAAS, WILLER). Im Meere nährt sich der Stint anscheinend hauptsächlich von *Mysideen* und *Gammariden*.

Das Wachstum und die Lebensdauer der Stinte ist verschieden. HOEK, EHRENBAUM, NORDQUIST und WILLER haben das Wachstum der verschiedenen Jahresklassen im Rhein, in der Elbe, in der östlichen Ostsee, in ostpreußischen und in finnischen Seen verfolgt. Wenn dies nun auch beträchtliche örtliche Schwankungen aufweist, so können doch wohl die von WILLER ermittelten Mittelwerte als ungefähr repräsentativ angesehen werden:

Tabelle 74. Alter und Größe des Stintes (nach WILLER).

Alter des Stintes	1 Jahr	2 Jahre	3 Jahre	4 Jahre	5 Jahre
Länge im mm	82,3	92,7	118,2	126,2	156,5

Die maximale Durchschnittsgröße des dreijährigen Stintes ist wohl 18 cm. Ältere und größere Exemplare sind Ausnahmen (WILLER). Noch größere Längen gibt WIDEGREN aus dem Wenernsee = 37,5 cm, LILLJEBORG aus dem Mälarnsee (27 cm) und LEVANDER aus dem finnischen Meerbusen (22 cm) an; größere „Seestinte“ werden vereinzelt auch in den Haffen gefangen.

Die Laichreife erlangt der Stint wohl meist im 2. Jahr (HOEK, EHRENBAUM, SANDMANN, NORDQUIST, WILLER) in Norwegen, z. B. im Mjøsensee im dritten (HUITFELDT-KAAS). Viele Fische gehen schon nach dem ersten Laichakt ein, und besonders die Weibchen scheinen stärkere Sterblichkeit zu zeigen, wie aus dem Geschlechtsverhältnis von 2- und 3-jährigen Tieren hervorgeht:

$$2\text{ jährige } \delta : \text{♀} = 57 : 43,$$

$$3\text{ jährige } \delta : \text{♀} = 77 : 23.$$

Für die Gesamtpopulation scheint das Verhältnis schwankend zu sein.

$$\text{NORDQUIST findet } \delta : \text{♀} = 67 : 33,$$

$$\text{WILLER findet } \delta : \text{♀} = 55 : 45.$$

Wenn die Scharen der Stinte sich im November zusammenballen beträgt das Gewicht ihrer Ovarien 5—6 vH des Körpergewichtes.

im Februar . . . . 11—12 vH,  
vor dem Laich . . . . 18—19 vH.

Die Männchen besitzen einen deutlichen Laichausschlag.

Das Laichgeschäft erfolgt immer im Süßwasser, meist in einem Fluß, nur in einigen wenigen Seen am Ufer auf Steingrund. Jedoch scheint der Stint nicht sehr wählerisch und nimmt auch mit Schlamm Boden vorlieb, wie NORDQUIST im See Alholcht (Prov. Tawastland) und EHRENBAUM in der Unterelbe feststellten.

Kurz nach der Schmelze des Eises beginnt die Laichwanderung. Gewöhnlich steigt der Stint nicht weit hinauf und macht immer an der ersten Stromschnelle halt. Im Kumoëlf geht er z. B. höchstens 30 km aufwärts (NORDQUIST). Auch in der Memel (KIOK) und dem Pregel (BENECKE) gehen die Stinte nur in den Unterlauf. Wie weit die Schwärme in den großen Strömen bergwärts wandern, ist nicht völlig sicher. Sie sollen in der Seine bis Rouen und selbst bis Pont-de l'Arche (MOREAU), in der Weser bis Minden und in der Elbe bis Anhalt und Sachsen vordringen. Sicher ist auf jeden Fall, daß das Großteil der Stinte schon viel weiter unten laicht. EHRENBAUM hat nachgewiesen, „daß der Stint auch in der Unterelbe, d. h. unterhalb Hamburg in reichlichem Maße seinen Laich absetzt“ und die Hauptlaichgebiete in der Elbe liegen hier bei Köhlbrand zwischen Altona und Hamburg und in der Süderelbe zwischen Hamburg und Harburg.

Das Aufsteigen in die Flüsse erfolgt relativ langsam. EHRENBAUM fand 1891 Ende Februar die ersten Stintzüge in der Nähe der Ostermündung, in der ersten Märzwoche unterhalb von Glückstadt.

Die Laichzeit selber kann sich auf mehrere Wochen erstrecken; in der Elbe von Ende März bis Anfang Mai, in finnischen Seen von Ende April bis Ende Mai und im Norden noch entsprechend später. Sie scheint nicht scharf an bestimmte Temperaturen gebunden zu sein. EHRENBAUM maß zu Beginn der Laichzeit in der Elbe 2—3° C, NORDQUIST während der Laichzeit in finnischen Seen zwischen 3,8—14° C.

Die Eier sind sehr klebrig und haften an Sand, Steinen und lebenden und toten Wasserpflanzen. In den Flußmündungen werden sie häufig durch die Gezeitenströmungen losgerissen und flottieren, da sie Ölkugeln enthalten, über dem Grunde. Die kleinsten Jungen erscheinen in der Elbe in der ersten Maiwoche. Nach den vorliegenden Angaben errechne ich eine Erbrütungszeit von 220—270 Tagesgraden.

Die jungen Larven halten sich manchmal in geradezu fabelhafter Menge in den Flüssen auf. EHRENBAUM zählte in einem Fang — 80 cm Netzdurchmesser, vom verankerten Boot aus 10—15 Minuten im Strom gefischt — 23500 und 10700 Larven. Gegen September und Oktober haben in der Elbe die Larven die Stintform angenommen und gehen nun

langsam ins Meer. Viele von den einjährigen Fischen scheinen im nächsten Frühjahr, wenn auch noch nicht laichreif mit den Laichschwärmen in die Flüsse aufzusteigen, pflegen sogar manchmal diesen vorauszu-gehen.

Verlaichte Fische gehen anscheinend bald nach der Laichablage ins Meer oder in den See zurück.

Dem europäischen Stint ist in seiner Biologie sehr ähnlich der *amerikanische „Smelt“*: „*Osmerus mordax*“, dessen Verbreitungsgebiet sich von New Jersey bis nach Labrador erstreckt (Abb. 31). Er umfaßt ebenfalls eine anadrome, marine Form und mehr stationäre Süßwasser-rassen. Erstere steigt zahlreich auf in alle Flüsse von New Brunswick, Nowa-Scotia, Maine und New Hampshire und in einige von Massachusetts, Rhode-Island, Connecticut, New York State, Long-Island und New Jersey. Die Fische wandern aber nicht sehr hoch hinauf und kehren bald nach der Laichablage — in kleineren Flüssen zum Teil schon in der gleichen Nacht — zum Meer zurück.

In sehr vielen Seen nördlich von Massachusetts ist der Smelt „land-locked“ und steigt von diesen zum Laichen in die Zuflüsse auf, in einigen Seen aber laicht er auch an flachen Ufern über Gras und Pflanzen. Der Stint scheint hier mit seinem Wohnort nicht sehr wählerisch zu sein; er kommt in den ganz großen, tiefen Seen vor, als auch in flachen nur 7—10 m tiefen. Morphologisch, als auch biologisch zeigen die Stinte verschiedener und manchmal auch des gleichen Sees oft beträchtliche Unterschiede, weshalb (COPE) verschiedene Arten aufstellte. — Ich kann hier nicht entscheiden, ob diese zu Recht bestehen, oder ob es sich bei ihnen nur um Stämme und Rassen handelt. — So wird auch die Meerform manchmal den Süßwasserformen als eigene Art gegenübergestellt. In einigen Seen von Maine gibt es Stinte bis zu 30 cm Länge und  $\frac{1}{2}$  kg Gewicht, daneben andere — besonders in den flacheren Seen — die nur 12—15 cm lang sind. In einigen großen, tiefen Seen soll noch eine ganz kleine, durchscheinende Form vorkommen, die mit 5—6 cm Länge schon geschlechtsreif ist. Die großen Formen sind typische Raubfische, die kleineren häufig Planktonfresser, in manchen Seen aber, z. B. im Sunapee-Lake ebenfalls schon bei einer Größe von 8—10 cm räuberisch.

In den großen, tiefen Seen hält sich der Smelt meist in einer Tiefe von 15—25 m auf, kommt aber an trüben Tagen und in der Dämmerung auch in die Nähe der Oberfläche und springt, besonders abends dort nach Flugnahrung. Im Herbst steigen die Stinte in vielen Seen etwas höher und zu dieser Zeit zeigen Magenuntersuchungen, daß sie sich hauptsächlich von Insekten nähren. Die jüngeren und kleineren Tiere werden öfter und zahlreicher in den oberflächlichen Wasserschichten angetroffen, als die großen.

Zum Laichen steigen die Stinte im Frühjahr direkt nach dem Eisgang in die Zuflüsse auf; im nördlichen New York z. B. Mitte April, weiter

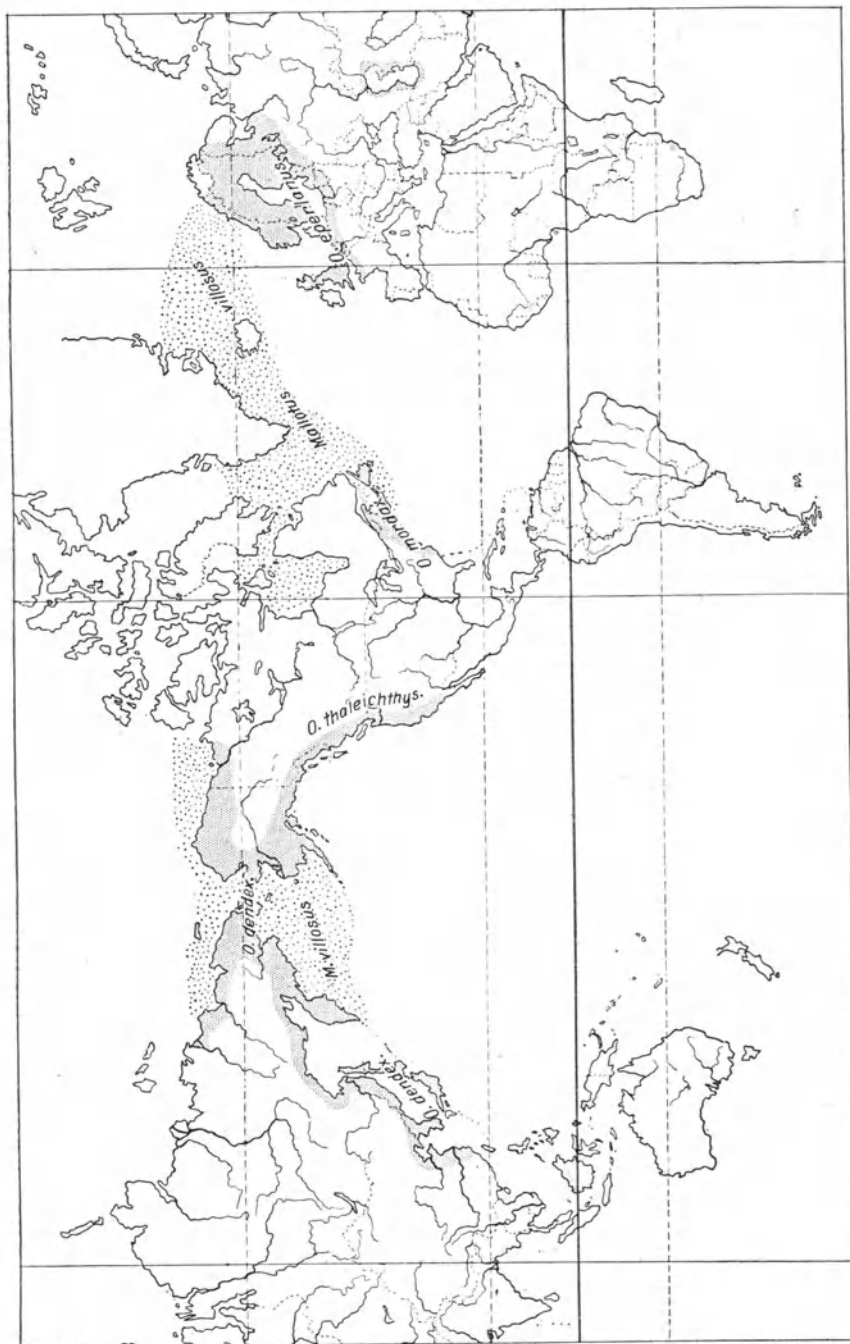


Abb. 31. Verbreitung der Osmeriden (nach Mees).

nördlich entsprechend später. Die großen Formen beginnen mit dem Aufstieg oft schon unter dem Eis. Meist erfolgt der Aufstieg, der nie hoch hinauf geht, bei Nacht. Im Anfang der Laichzeit, die 4—6 Wochen dauert, kommen erst kleinere Schwärme; die größten zu deren Höhepunkt.

Das Laichgeschäft vollzieht sich nach den Beobachtungen von KENDALL und CREASER in Schwärmen, eine Paarung findet nicht statt, wohl aber scheinen sich die Tiere aneinander zu reiben. Das Geschlechtsverhältnis der Laichschwärme wurde meines Wissens nur von KENDALL festgestellt; die Männchen überwiegen sehr stark: ♂ : ♀ = 83 : 17.

Von den verlaichten Fischen bleiben nur wenige einige Tage in der Nähe der Laichplätze; sie beginnen sofort mit dem Fressen und verschonen dabei auch die eigenen Eier nicht. Am längsten halten sich die Männchen an den Laichplätzen auf, wodurch wohl auch das erwähnte, sicher abnorme, Geschlechtsverhältnis vorgetäuscht wird. Von diesen gehen viele, ohne äußere Verletzungen oder Krankheitserscheinungen zu zeigen, ein. Auch später werden in den Seen und an deren Ufer viele tote Stinte beobachtet, so daß wohl, genau wie beim europäischen Stint, viele Tiere nach dem Laichakt eines physiologischen Todes sterben. Eine andere Analogie in dem Verhalten von *O. mordax* und *O. eperlanus* ist, daß die großen Tiere, die einen Monat früher vom Meere in die Flüsse aufsteigen, bei beiden Arten vorwiegend aus Männchen bestehen.

Die jungen amerikanischen Stinte gehen wie die europäischen im Laufe ihres Geburtsjahres in den See oder in das Meer.

Die anderen *Osmerus*-Arten, *O. thaleichthys*, AYRES, von San Francisco bis nach Alaska, *O. dentex*, STEINDACHNER in Alaska, Nordchina, Japan und Ostsibirien, *O. albatrossis*, JORDAN und GILBERT (Abb. 31), sind marine Stinte mit anadromen Laichwanderungen, über die unsere Kenntnis aber noch gering ist.

*Mallotus villosus* (*Lodde* oder *Capelin*) hat eine fast zirkumpolare nördliche Verbreitung und reicht von Spitzbergen und Nova-Semnia und der Murmanküste, längs des nördlichen Teiles von Norwegen bis südlich von Island, findet sich im Osten, Süden und Westen Grönlands, geht an der amerikanischen Küste südlich bis zum Cape Cod, bevölkert die Hudson-Bay und wird wieder angetroffen im Eismeer von Nordalaska, der Beringstraße, der Ostküste von Kamtschatka und der Nordostspitze von Asien (Abb. 31).

Der 14—18 cm lange Fisch ähnelt in seiner Biologie in mancher Beziehung dem Hering und kommt wie dieser zu bestimmten Jahreszeiten in fast unermeßlichen, oft mehrere kilometerlangen Zügen an bestimmte Küsten, um dort zu laichen. Diese Scharen werden dann von großen Mengen von Walen, Seehunden, Möwen, Haifischen und besonders von Dorschen und Köhlern begleitet. Mit den Heringszügen teilen die des

Capelins die Besonderheit, daß sie einige Jahre lang mit großer Regelmäßigkeit an der gleichen Stelle auftreten, dann aber wieder in einem Jahre, oder auch für längere Zeit völlig wegbleiben oder nur spärlich auftreten. In anderen Gegenden wieder zeigen diese Scharen bestimmte, mehrjährige Periodizität.

*Mallotus villosus* scheint, soweit unsere jetzige Kenntnis reicht, sich im Sommer und Herbst mehr in den Tiefen der Eismeere aufzuhalten, wo er gelegentlich von Walfischfängern auch im freien Meer beobachtet wird. Dort stellt er hauptsächlich *Copepoden* und *Schizopoden* nach. Möglicherweise hält er sich aber auch weiter südlich in großer Tiefe auf; wenigstens trifft dies für den Herbst und Winter zu. Dafür sprechen Funde von frisch gefressenen Capelins in den Mägen von Dorschen aus dem Varanger-Fjord und der St. Mary-Bay (Neufundland).

Im Spätwinter und Frühjahr bis in den Sommer hinein erscheinen die Laichschwärme an den Küsten; in Finmarken z. B. von April bis Juni, in Grönland von Mai bis Juli. Jedoch kann der genaue Zeitpunkt ihres Eintreffens stark schwanken. Die Schwärme können so dicht sein, daß sich die Fische aus dem Wasser heraus und an das Land drängen, besonders auf der Flucht vor Verfolgern. Wenn die Fischschwärme auf die Küste stoßen, so wandern sie dieser, meist gegen die Windrichtung, entlang. Landwinde bringen sie dicht ans Ufer heran, Seewinde veranlassen, daß sie weiter in das Meer hinausgehen. Bei diesen Wanderungen zu den Laichplätzen sollen die Weibchen voraus ziehen (FABRICIUS); aber auch das Gegenteil wird behauptet (MEEK).

Das Laichen erfolgt auf steinigem Grund in 4—35 m Tiefe. Zwei Männchen — sie zeigen einen Laichausschlag — sollen beim Laichakt immer ein Weibchen fast ganz bedecken. Mit der Flut gehen die Capelins gelegentlich während ihres Laichgeschäftes bis in das Brackwasser. Die Eier bedecken den Boden in einer gelben Schicht und das Wasser wird trübe von dem ergossenen Samen.

Nach dem Laichen sterben anscheinend sehr viele Tiere ab, besonders die Männchen zeigen starke Sterblichkeit, und JORDAN hält es für möglich, daß sie alle eingehen. Die Laichschwärme bleiben gewöhnlich noch eine Zeitlang in Küstennähe und verschwinden dann wieder in der Tiefe, an der norwegischen Küste anscheinend in südwestlicher Richtung.

Die Brut erscheint 8—10 mm lang ungefähr einen Monat nach dem Laichgeschäft. Sie ist völlig durchsichtig und führt ein pelagisches Leben. In manchen Fjorden von Norwegen, Grönland und Kanada und auch südlich von Island wird sie in ungeheurer Menge gefunden.

Über Alter und Laichreife des Capelins sind mir keine Untersuchungen bekannt. Aus der Tatsache, daß mancherorts, z. B. an der norwegischen Küste der Reichtum und Umfang der Schwärme eine fünfjährige Periodizität zeigen, darf man vielleicht auf einen fünfjährigen Lebenszyklus von *Mallotus villosus* schließen.

*Osmerus thaleichthys* = *Thaleichthys pacificus*, RICH. kommt an der pazifischen Küste von Oregon bis Alaska vor (Abb. 31) und ist unter dem Namen „*Eulachon*, *Ulchen*“ oder „*Candle fish*“ bekannt. Er steigt zwecks Laichen im Frühjahr noch vor dem King Salmon in großen Mengen in die Flüsse nördlich von Columbia bis nach Südalaska, dringt aber meist nur kurze Strecken in den Flußlauf ein. Zu dieser Zeit sind die Fische so fett, daß sie von den Eingeborenen getrocknet als Kerzen benutzt werden sollen, und z. B. am Naß-River dem Haupt-Eulachon-Fluß, zur Ölfabrikation verwandt werden.

*Hypomesus (Mesopus) pretiosus* GIRARD, der „*Kalifornische*“ oder „*Surf (Brandungs) Stint*“, kommt von Kalifornien bis Oregon vor. Diese Art laicht im Spätsommer in der Brandungszone — „They come in with the flood-tide, and when a wave breaks upon the beach they crowd up into the very foam, and as the surf recedes many will be seen flapping on the sand and shingle, but invariably returning with the undertow to deeper water“ (JORDAN).

Über eine andere *Hypomesus*-Art *H. japonicus* sind mir keine Angaben über Wanderungen bekannt. *H. olidus*, PALLAS der „*Pond smelt*“ von Alaska, Japan und Kamtschatka steigt in Seen und Teichen auf um dort zu laichen. Er ist aber auch stellenweise zu einem Süßwasserfisch geworden.

*Leuroglossus stilbius*, GILBERT aus Unalaska und *Retropinna richardsoni* aus Neu Seeland sind nur wenig bekannt.

Das Genus *Salanx (Salangichthys)* lebt in mehreren Arten an der Küste von Ostsibirien, China und Japan. Die kleinen 6—10 cm langen Fische dringen in großen Scharen in die Flüsse ein um dort zu laichen. Einige Stämme oder Arten haben sich ans Süßwasser angepaßt.

i) Galaxiidae, Haplochitonidae, Argentina,  
Plecoglossus und Rückblick.

1. **Galaxiidae und Haplochitonidae.** Die beiden Familien werden in neuerer Zeit von T. REGAN in die Nachbarschaft sowohl der *Salmoniden* im engeren Sinne, als von *Salanx* und *Retropinna* gestellt und sollen ein Bindeglied zu den *Osmeriden* sein. Sie sind auf die südlichen Teile der südlichen Kontinente beschränkt und kommen hier in 4 Gattungen (vgl. Abb. 32) und zahlreichen Arten vor.

Am besten bekannt ist *Galaxias attenuatus*, der in den Flüssen der Südspitze von Südamerika und Feuerland, in Australien und Neuseeland wohnt und wie noch einige andere *Galaxias*-Arten auch im Meere vorkommt (BOULENGER<sup>1</sup>). Nach McCULLOCH<sup>2</sup> soll diese Art eine katadrome Laichwanderung ausführen. Er fand Ende August 38 mm lange Larven

<sup>1</sup> Vgl. Nature 1902 und D. S. JORDAN, S. 205.

<sup>2</sup> McCULLOCH, A. R.: The migration of the Jolly-Tail or Eel-Gudgeon *Galaxias attenuatus*. Austral. Zool. 1, 47. 1915.



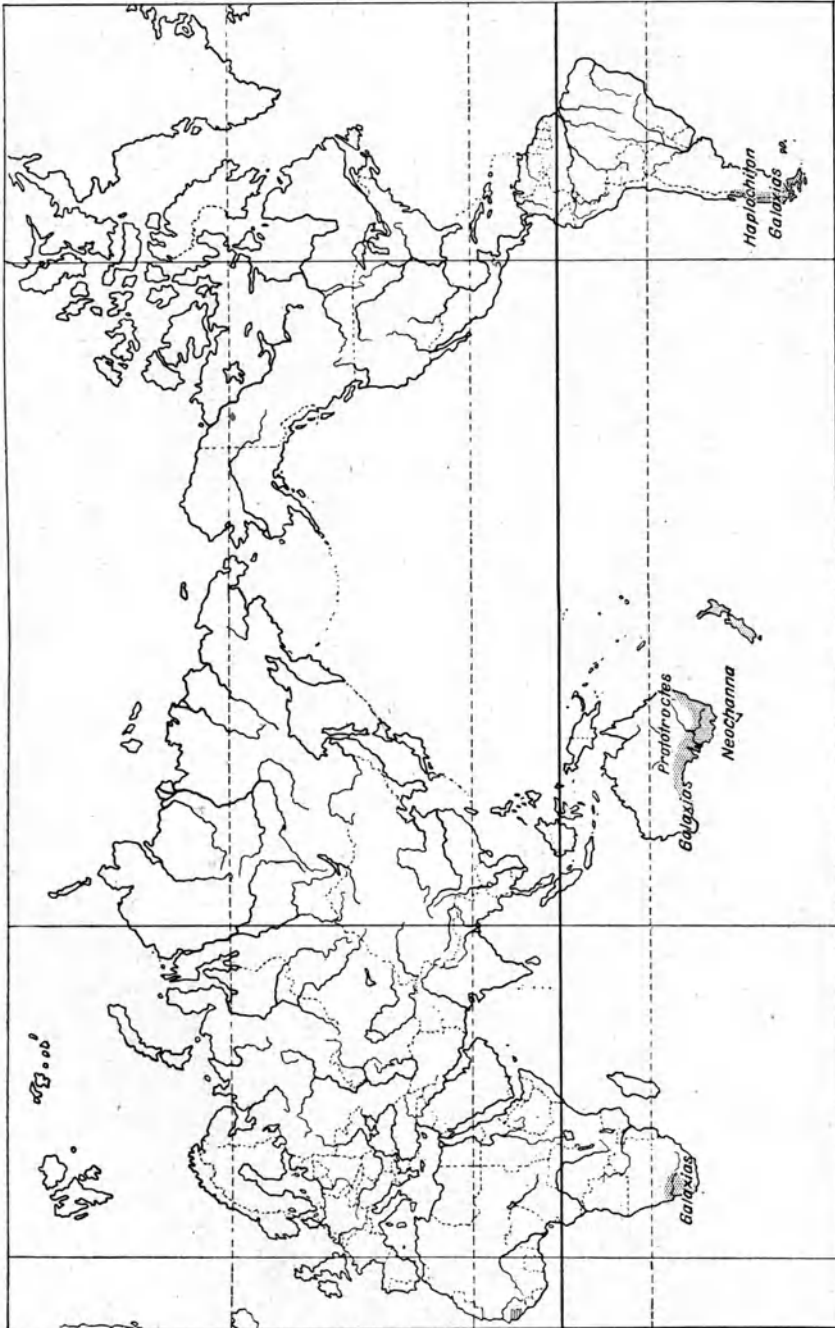


Abb. 32. Verbreitung der Familien Galaxiidae und Haplochromitidae.

dieser Art in der Mündung eines kleinen Flusses bei Sidney, die nach seiner Ansicht beim Aufstieg in den Fluß waren. MEEK (1916)<sup>1</sup> bezweifelt die Richtigkeit dieser Deutung, gegen die das Verhalten der nächstverwandten Arten und Genera spräche, und glaubt, daß *Galaxias*-Arten anadrome Laichwanderungen ausführen, und daß, die von McCULLOCH beobachteten Stadien auf der Abwanderung waren.

Das Genus *Neochanna* umfaßt Schlammfische, die im Schlamm vergraben oft weit entfernt vom Wasser angetroffen werden.

2. Das Genus *Argentina*<sup>2</sup> umfaßt *Tiefsee-Salmoniden*, deren Verbreitung und einzelne Arten aus Kartenskizze Abb. 33 ersichtlich ist. Am besten bekannt sind die beiden europäischen, besser atlantischen Arten: *A. silus* (ASCAND) und *A. sphyraena* L. Erstere kommt im Nordatlantik von Neufundland bis nach Norwegen und von Island bis Irland vor und ist auch in der Nordsee im Sommer nicht selten. Letztere hat etwas mehr südlichere Verbreitung, kommt im Mittelmeer vor, längs der spanisch-atlantischen Küste, reicht aber hinauf bis nach Schottland und wurde nach SMITT auch schon in Norwegen festgestellt.

*A. sphyraena* wird nach RISSO in nahezu laichreifen Exemplaren im westlichen Mittelmeer nicht allzu weit von der Küste im Frühjahr gefunden. Etwas später zeigen sich die Fische in der Nähe der britischen Inseln und im Sommer wurden nach SMITT schon Exemplare im norwegischen Flußmündungen und Flüssen erbeutet.

SCHMIDT hat im Frühjahr und Sommer 1906 die Eier beider Arten an verschiedenen Stellen des Atlantiks und die von *A. sphyraena* auch im Mittelmeer festgestellt. Letztere wurden gefunden zwischen Schottland und den Faröers, in der nördlichen Nordsee und besonders häufig in der Nähe der spanischen Küste. Die großen Eier sind bathypelagisch, gehen jedoch nicht sehr tief; ihre Hauptmenge wurde in Tiefen von 50—100 m gefischt. Die Eier von *A. silus* sind 3—3<sup>1</sup>/<sub>2</sub> mm groß. SCHMIDT fand sie im Sommer im Atlantik hauptsächlich zwischen 1000—1700 m Tiefe von Island bis zur Südwestspitze Irlands, von Mai bis September auch in der Nordsee besonders am Skagerrak. Über ihre dortige Verteilung macht SCHMIDT folgende Angaben:

Tabelle 75. Tiefenverbreitung der Eier von *Argentina silus* (nach SCHMIDT).

Tiefe in m	50	100	150	200	300	400	600	700
Anzahl der Eier	1	2	9	24	126	165	236	918

<sup>1</sup> MEEK, S. 147.

<sup>2</sup> Betreffs Literaturangaben verweise ich auf:

SMITT, F. A.: A history of Scandinavian fishes 2, 912—919. 1895.

SCHMIDT, J.: On the larval and postlarval stages of the Argentines. *Argentina silus* ASCAND. and *A. sphyraena* L. MEDDEL. Kommiss. Havundersögl. Fisk 2, Nr. 4. 1906.

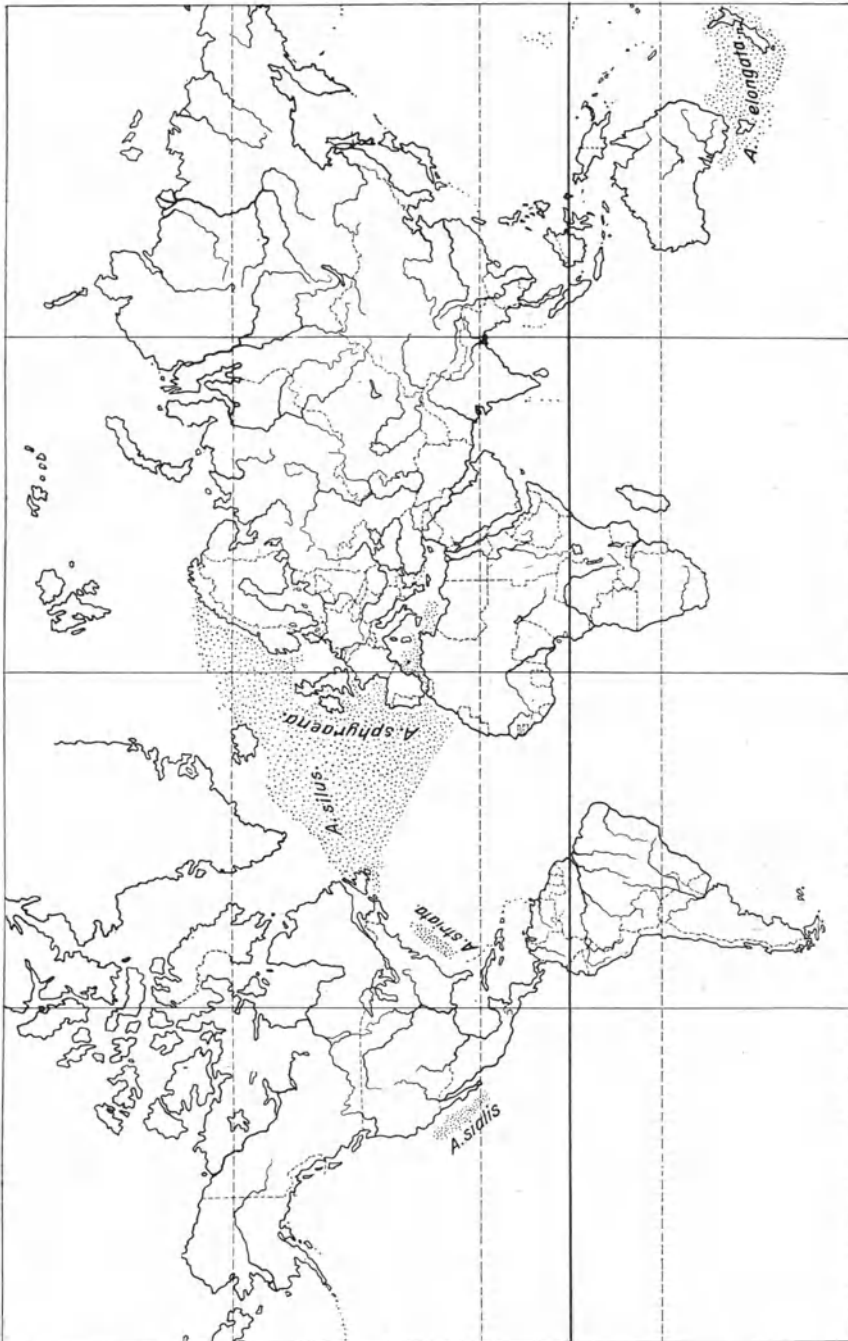


Abb. 33. Verbreitung der Gattung *Argentinus* (nach Meus).

Es scheint als ob beide Arten zur Laichzeit im Frühjahr und Sommer nordwärts und küstenwärts gerichtete Wanderungen unternehmen, um sich später wieder in größere Tiefen zurückzuziehen, ein Verhalten, wie es auch verschiedene makrelenartige Fische zeigen.

**3. Plecoglossus.** Ein *Salmonide* mit katadromer Wanderung ist *Plecoglossus altivelis* TEM. und SCHD., der Ayu in Süd Hokkaido bis Formosa. Er wird 10—30 cm lang und lebt die größere Zeit seines Lebens in dem Mittel- und Oberlauf der Flüsse. Im Herbst zieht er in den unteren Flußlauf und setzt an sandigen Stellen seine Eier nach Art vieler *Coregonen* ab. Die Larven und Jungfische gehen ins Meer bis sie 6—10 cm erreicht haben. Im März und April steigen sie in den Fluß auf. Dabei ändern sie sowohl ihre Freßgewohnheiten als ihr Gebiß. Im Meer Planktonfresser, gehen sie nun hauptsächlich zur Diatomeennahrung über, und verlieren die Larvenzähne. Im Fluß bleiben die Fische bis Herbst, um dann nach der Mündung zu ziehen, zu laichen und zu sterben; denn die meisten werden im ersten Jahre laichreif und gehen ein; 2jährige Fische sind selten.

*Rückblick.* Wenn wir nun nochmals die ganze Gruppe der *Salmonoideen* überblicken, so stellen wir fest, daß weitaus die meisten Genera und Spezies auf der nördlichen Halbkugel verbreitet sind, daß ein großer Teil Süßwasserbewohner sind und daß mit Ausnahme von *Plecoglossus*, alle Arten — für die *Galaxiiden* und *Haplochitoniden* steht diese Tatsache noch nicht sicher fest — zum Laichen anadrome Wanderungen ausführen. Die marinen Formen suchen flachere kühlere Meeresabschnitte oder die Flüsse und Bäche auf, die Süßwasserbewohner wandern zu seichten Uferstellen, oder zu oberhalb ihres gewöhnlichen Aufenthaltsortes gelegenen Plätzen. Immer wird kälteres Wasser aufgesucht und durch diese Tendenz finden auch die Ausnahmen, wo die Fische, wie manche Saiblingsstämme in der Tiefe laichen, ihre Erklärung.

Aus der Verbreitung der *Salmonoideen* und aus der Tatsache, daß sie zum Laichen kaltes Wasser aufsuchen lassen sich Schlüsse auf ihre Herkunft und ihr früheres Verbreitungsgebiet ziehen. Beide Tatsachen deuten auf ein kaltes, nordisches Gebiet (wahrscheinlich nordpazifisch) als ihre Urheimat. Soweit sind sich alle Forscher wohl einig, nicht aber darüber, ob die *Salmonoideen* ursprünglich Süßwasser- oder Salzwassertiere waren.

Die Mehrzahl der Fischsystematiker und -Biologen ist wohl heute noch der Ansicht, daß die Urheimat der *Salmonoideen* im Süßwasser war. Die anadromen Flußwanderungen der *Salmoniden* und *Coregoniden* ist für diese Ansicht eine wichtige Stütze. Nur einzelne Vertreter dieser Familien sollen sich nach dieser Theorie im Laufe der Zeiten aus dem Süßwasser an das Salzwasser, besserer Nahrungsbedingungen halber, angepaßt, sich gewissermaßen trophischer Vorteile zuliebe in dieses verirrt haben. Von dort wandern sie nach einer Freßperiode, wenn der

Fortpflanzungstrieb erwacht, in die Bedingungen zurück, unter denen ihre Vorfahren gelebt haben.

Es spricht vieles für diese Theorie. Ein Beweis für ihre Richtigkeit ist aber noch nicht erbracht und sie kann sich in letzter Zeit nicht mehr der allgemeinen Anerkennung erfreuen. Ich deutete in der Einleitung bereits an, daß wir in diesem oder jenem Falle aus erdgeschichtlichen Geschehen das eine oder andere Motiv für die jetzigen Wanderungen der Fische abzuleiten versuchen können. Ein solcher Versuch ist von einer Reihe von amerikanischen Forschern für die Wanderung der *Salmoniden* gemacht worden, nachdem BOULENGER durch gewichtige Gründe die Annahme, daß die *Salmonoideen* im Süßwasser entstanden seien, erschütterte hatte.

Nach diesen neueren Ansichten, die auch noch nicht bewiesen, jedoch für mich mehr Wahrscheinlichkeit als die alten für sich haben, sind die *Salmonoideen* ursprünglich durchweg marine Fische gewesen und haben in Ufernähe gelaicht — wie die Mehrzahl aller marinen Fische und wie besonders die ihnen am nächsten stehenden *Clupeiden*. Am Ausgang der Trias und im frühen Tertiär, als unsere jetzigen Kontinente sich langsam hoben, wurden die Laichplätze immer mehr an das Ufer heran, ins Brack-, ins Süßwasser und schließlich ins Binnenland verlegt. Im Laufe von Jahrmillionen konnten sich, da die Fische äußerst konservativ an den Laichplätzen festhielten, die Zustände herausbilden, daß heute die Lachse Hunderte von Kilometern vom Meere entfernt tief im Binnenlande ihre Eier in Flüssen und Bächen absetzen<sup>1</sup>. Daß sich dann auch viele Arten an einen dauernden Aufenthalt im Süßwasser anpaßten und ihr Verbreitungsgebiet vergrößerten (vgl. Ostseestint) ist nicht zu verwundern, haben wir doch heute die letzten Relikte der ältesten (ursprünglichsten) Fischfamilien durchweg im Süßwasser.

### Literatur.

#### Cyclostomen.

- BEARD, G.: Notes on lampreys and hags. Rep. Brit. Assoc. Adv. Sc. 1892 und Anat. Anz. 8. 1893.  
 BENECKE, B. (1): Zur Metamorphose des Flußneunauges. Zool. Anz. 3. 1880.  
 — (2): Fische, Fischerei und Fischzucht. 189 S. 1881.  
 BERG, L.: Übersicht der Marsipobranchien des Russischen Reiches. Bull. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg (5) 24. 1906.  
 BUJOR: Contribution à l'étude de la métamorphose de l'*Ammocoetes branchialis* en *Petromyzon planeri*. Rev. biol. Nord, France 3 et 4. 1891.

<sup>1</sup> PRINCE (1920) nimmt an, daß der Lachs seine Gewohnheiten nicht geändert hat, sondern ohne Rücksicht auf geologische und topographische Änderungen der Gegend seine Laichplätze beibehält, trotzdem sich die Umgebung und der Salzgehalt bis zu Süßwasser geändert hat; die Verbindung mit dem Meere ist aber geblieben und deshalb wandert der Lachs in die Flüsse ein.

- BURROUGHS, J.: A lampreys nest. *Century Mag.* 25. 1883.
- CONTRONEI, G. (1): Sulle dimensioni raggiunti dal *Petromyzon fluviatilis* e sul fenomeno dell' accorciamento. *Atti d. Reale Accad. dei Lincei, Rendiconti* (5) 33. 1924.
- (2): Il fenomeno dell' accorciamento in rapporto alla maturità sessuale e alla senescenza dei *Petromyzonti*. *Ebenda* 1924.
- (3): Sulla biologia dei *Petromyzonti*, III. Il fenomeno dell' accorciamento nella maturità sessuale del *Petromyzon marinus*. *Ebenda* (6) 3. 1926.
- (4): Morfologia ed ecologia nello studio dei *Petromyzonti*. *Ebenda* 1926.
- (5): Le affinità nei *Petromyzonti* studiate secondo criteri morfologici-sistematici ed ecologici. *Ebenda* (6) 6. 1927.
- COVENTRY, A. F.: Breeding habits of the land locked sea lamprey *Petromyzon marinus* var. *dorsatus* WILDER. *Univ. Toronto, Stud. Biol.* (207 Fish. Labor.) Nr. 9. 1922.
- CREASER, C. W. and HUBBS, C. L.: A revision of the holarctic lampreys. *Occas. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich. Ann. Arbor.* Nr. 120. 1922.
- CUNNINGHAM, J. T. (1): On the structure and development of the reproduction elements in *Myxine glutinosa* L. *Quart. Journ. of Microscop. Science* (N. S.) 27. 1887.
- (2): The reproduction of *Myxine*. *Zool. Anz.* 10. 1887.
- DEAN, B. (1): On the development of the California hag fish, *Bdellostoma stouti* LOCKINGTON. *Quart. Journ. of Microscop. Science* (N. S.) 40. 1898.
- (2): On the embryology of *Bdellostoma stouti*. A general account of myxinoïd development from the egg and segmentation to hatching. *Festschr. z. 70. Geburtstag v. C. v. KUPFFER.* 1899.
- (3): Notes on the development of a *Myxinoïd*. *Science* (N. S.) 9. 1899.
- (4): The egg of the hag fish *Myxine glutinosa*. *New York Acad. Science* 11. 1900.
- DEAN, B. and SUMNER, F. B.: Notes on the spawning habit of the brook lamprey (*Petromyzon wilderi*) at van Cordtland pond. *Transact. New York Acad. Science* 16. 1897.
- DENDY, A. and OLLIVER: On the New Zealand lamprey. *Transact. of the New Zealand Inst.* 34. 1902.
- DOPLEIN, F. (1): Bericht über eine wissenschaftliche Reise nach Kalifornien. *Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol., München* 14. 1898/99.
- (2): Über die Eibildung und Eiablage von *Bdellostoma stouti* LOCK. *Festschr. z. 70. Geburtstag v. C. v. KUPFFER.* 1899.
- (3): Zur Entwicklungsgeschichte von *Bdellostoma stouti* LOCK. *Verhandl. d. dtsh. zool. Ges.* 1899.
- FERRY, L.: Sur la lamproie marine. *Cpt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences* 96. 1883/84.
- GAGE, S. H. (1): The lake and brook lampreys of New York especially those of Cayuga and Seneca Lakes. *The Wilder Quarter-Century Book* 1893.
- (2): Transformation of the brook lamprey (*Lampreta wilderi*) and parasitism among lampreys. *Proc. of the Americ. Assoc. Adv. Sc.* 47. 1898.
- (3): Further notes on the brook lamprey (*Lampreta wilderi*). *Ebenda* 48. 1899.
- (4): Similarity of the changes in the alimentary canal during transformation from the larval to the adult stage in the parasitic lake lamprey and the non parasitic brook lamprey. *Anat. Record* 32. 1926.
- GLOEDE: Der Neunaugenfang bei Fiddichow. *Dtsch. Fischerei-Zeitg.* 1880.
- GOODE, G. B. and BEAN, T. H.: Report on the results of dredging under supervision of A. AGASSIZ on the east coast of U. S. during the summer of 1880. Report on the fishes. *Bull. Mus. Compar. Zool.* 10. 1881.

- GULLIVER, G.: On certain points in the anatomy and economy of the lamprey. Proc. of the Zool. Soc. London 1870.
- HATTA, S. (1): On the lampreys of Japan, together with notes on a specimen from Siberia. Anat. Zool. Jap. 4. 1901.
- (2): Über Variabilität und den Dimorphismus des japanischen Neunauges. Ebenda 7. 1911.
- HUBBS, C. L.: The life-cycle and growth of lampreys. Pap. Mich. Acad. Science 4. 1925.
- HUSSAKOFF, L.: The spawning habits of the sea lamprey, *Petromyzon marinus*. Americ. Naturalist 44. 1912.
- JENSEN, A. S.: Om Slimaalens Aeg. Vidensk. Meddel. Naturhist. Foren. Kjöbenhavn 1900.
- JÜRGENS, W.: Neigt das Bachneunauge zu Parasitismus? Bl. Aqua. Terr. Kd. 22. 1911.
- KAEHNSCHE, C. C.: Beiträge zur Kenntnis der Metamorphose von *Ammocoetes branchialis* in *Petromyzon*. Schneiders Zool. Beitr. 2. 1890.
- KAMMERER, P.: Das Bachneunauge, *Petromyzon planeri* BLOCH. Wochenschr. Terr. Aqua. Kd. 2. 1905.
- KAWAIRSKY, T. v.: Markierung des Neunauges. Arb. a. d. ichthyol. Laborat. Astrachan 2. 1913.
- LAUTERBORN, R.: Das Laichen des Flußneunauges (*Lampreta fluviatilis*) in den Seitengewässern des Oberrheins. Zool. Anz. 68. 1926.
- LA VALETTE ST. GEORGE, A. J. H.: Über die Wanderfische des Rheins. Fischerei-Zeitg. 4. 1901.
- LEONHARDT, E. E.: Das Flußneunauge, *Petromyzon fluviatilis* L. Ebenda 6. 1903.
- LÖNNBERG, E.: Ichthyologische Notizen. II. Über die Variabilität bei *Petromyzon*. Bihang. Kgl. Vet. Ak. Handling. 18. 1892.
- LOMAN, J. C. C. (1): De copulatie van *Petromyzon planeri*. Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen (2) 12. 1910.
- (2): Über die Naturgeschichte des Bachneunauges, *Petromyzon planeri* BLOCH. Zool. Jahrb. Suppl. 15. 1912.
- LUBOSCH, W.: Einige Mitteilungen über Vorkommen, Fang und Zucht der Neunaugen. Zeitschr. f. Fischerei 9. 1902.
- MALM, A. W.: Göteborgs och Bohusläns Fauna. Rygradsdjuren 1877.
- MEEK, A.: The lampreys of the Tyne. Rep. Dover Mar. Laborat. (N. S.) 6. 1917.
- MÜLLER, A.: Über die Entwicklung der Neunaugen. Müllers Archiv f. Anat. u. Physiol. Wiss. Med. 1856.
- NANSEN, F.: A protandric hermaphrodite (*Myxine glutinosa* L.) amongst the vertebrates. Bergens Mus. Arsber. Nr. 7 und Bull. Sc., Nord (3) 2. 1887.
- NAU: Naturgeschichte der *Lampreta* des Rheins. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin 7. 1787.
- NESTLER, K.: Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Petromyzon planeri*. Arch. f. Naturgesch. 56 und Zool. Anz. 13. 1890.
- OKKELBERG, P.: Notes on the life history of the brook lamprey, *Ichthyomyzon unicolor*. Occas. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich. Ann. Arbor. Nr. 125.
- OWSJANNIKOW, F. V.: Zur Entwicklungsgeschichte des Flußneunauges. Bull. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg (2) 1. 1889. (Russisch.)
- PALMGREN, A.: Aquariumsexperimente with the hagfish (*Myxine glutinosa* L.). Acta zool. 8. 1927.
- PANIZZA, B.: Memoria sulla *Lampreta marina*. Mem. Istit. Lombardo 2. 1845.

- PLATE, L. (1): Über die Eier von *Bdellostoma bischoffii* SCH. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin 1896.
- (2): Studien über *Cyclostomen*. Zool. Jahrb. Suppl. 5. Fauna chilensis 2. 1902.
- PRAWDIN, J. F. (1): Herbstwanderungen des Neunauges (*Caspiomyzon wagneri* KESSL) aus dem kaspischen Meer in die Wolga. Arb. a. d. ichthyol. Laborat. Astrachan 2. 1913. (Russisch.)
- (2): Beobachtungen über das Wolganeunauge im Frühjahr 1912. Ebenda 2. 1913. (Russisch.)
- RAUTHER, M. (1): *Cyclostomi*. Bronns Klassen u. Ordnungen d. Tierreiches. *Pisces*. 1924.
- (2): Fluß- und Bachneunauge. Jahresh. d. Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg 81. 1925.
- REIGHARD, J.: An experimental study of the spawning behaviour of *Lampreta wilderi*. Science 17. 1903.
- REIGHARD, J. and CUMMINS, H.: Description of a new species of the genus *Ichthyomyzon*. Occas. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich. Ann. Arbor. Nr. 31. 1916.
- RETZIUS, G.: Über die Entwicklung der *Myxine glutinosa*. Biol. Fören. Förhandl. 1. 1888/89.
- ROBERTSON, D.: On *Petromyzon fluviatilis* and its mode of preying on *Coregonus clupeoides*. Proc. of the Nat. Soc. Glasgow 2. 1875.
- SCHAFFNER, D. C.: Notes on the occurrence of *Ammocoetes*, the larval form of *Lampreta wilderi* near Ann. Arbor. Rep. Mich. Acad. Sc. Nr. 3. 1902.
- SCHNAKENBECK, W.: *Cyclostomi*. Tierwelt der Nord- und Ostsee von G. GRIMPE u. E. WAGLER. XII<sup>d</sup>. 1927.
- SCHNEIDER, A.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Berlin 1879.
- SCHREITMÜLLER, W. (1): Einiges über Eingewöhnung, Haltung und Pflege des Bachneunauges (*Petromyzon planeri* BL.). Bl. Aqua. Terr. Kd. 20. 1909.
- (2): Biologisches von *Petromyzon planeri*. Wochenschr. Aqua. Terr. Kd. 8. 1911.
- STEENSTRUP, J.: Meddelelse om Slimaalens aeg. Overs. Kgl. Vid. Selsk. Forhandl. 1863.
- SURFACE, H. A.: The lampreys of Central New York. Bull. U. S. Fish. Comm. 17. 1898.
- VEJDOVSKY, F.: Die äußere Befruchtung des Neunauges. Sitzungsber. d. Kgl. Böhm. Ges. d. Wiss. Prag 49. 1893.
- VIEIRA, L.: Sur les mœurs du *Petromyzon marinus* L. et du *Petromyzon fluviatilis* L. Ann. de la Science Nat. Portugal 1. 1894.
- WAJGEL, L.: Die Zusammenziehung der zwei Arten von *Petromyzon* in eine. Verhandl. d. zool. botan. Ges. Wien 33. 1884.
- WEISSENBERG, R. (1): Fluß- und Bachneunauge (*Lampreta fluviatilis* L. und *L. planeri* BLOCH), ein morphologischer biologischer Vergleich. Zool. Anz. 63. 1925.
- (2): Die Lebensgeschichte der Neunaugen. Fischerbote 18. 1926.
- (3): Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Morphologie der Neunaugen. Zeitschr. f. mikroskop.-anat. Forsch. 5. 1926.
- WENGEN, v. DER: Erscheinen der Neunaugen in der mittleren Oder. Zirkular d. dtsh. Fischerei-Ver. Nr. 7. 1871.
- WILD, G.: Einige Mitteilungen über Fische und Fischerei in Heilbronn. Jahresh. d. Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg 59. 1903.



- WITTMACK, L.: Beiträge zur Fischereistatistik des Deutschen Reiches. Zirkular d. dtsh. Fischerei-Ver. 1875.
- WORTHINGTON, J.: Contribution to our knowledge of the *Myxinoids*. Americ. Naturalist 39. 1905.
- YARRELL, W.: Remarks on the eggs and spawning season of *Petromyzon fluviatilis* and *Petromyzon marinus*. Proc. of the Zool. Soc. London 1. 1831.
- YOUNG and COLE: On the nesting habits of the brook lamprey. Americ. Naturalist 34. 1900.

### Elasmobranchii.

Betreffs Literatur über *Elasmobranchii* verweise ich auf die im allgemeinen Teil aufgeführten Zusammenfassungen und auf R. ENGELHARDT: Monographie der Selachier. I. Tiergeographie der Selachier. Abh. d. math.-phys. Kl. d. Bayr. Akad. d. Wiss., München 1913.

### Proostei.

- ANCONA, U. d' (1): Dati per la biologia degli storioni nelle acque italiane. Monit. zool. ital. 35. 1924.
- (2): Contributo alla biologia degli storione nelle acque italiane. Ministro dell' Econom. Naz. Div. 5, 141. 1924.
- ANTIPA, G.: Die Störe und ihre Wanderungen in den europäischen Gewässern, mit besonderer Berücksichtigung der Störe der Donau und des Schwarzen Meeres. Sitzungsber. d. internat. Fischerei-Kongr. Wien 1905. (Hier ältere Literaturangaben.)
- ARNOLD, J.: Die Sterletzucht im Wolgagebiet. Allgem. Fischerei-Zeitg. 37. 1912.
- AYRES, H.: Beiträge zur Anatomie und Physiologie der *Dipnoer*. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 18. 1885.
- BERG, L.: Zur Systematik der *Acipenseriden*. Zool. Anz. 1904.
- BORODIN, N.: Biological observations on the Atlantic sturgeon. Transact. of the Americ. Fish. Soc. 55. 1925.
- BOULENGER, G. A. (1): Les poissons du bassin du Congo. Bruxelles 1901. (Hier ältere Literaturangaben über *Dipnoer* usw.)
- (2): Matériaux pour la faune du Congo. Ann. de Mus. Congo. Zool. (1) 4, (2) 2. 1899—1902.
- BUDGETT, J. S. (1): On the breeding habits of some West-African fishes, with an account of the external features in development of *Protopterus annectens*, and a description of the larva of *Polypterus lapradei*. Transact. of the Zool. Soc. London 15, 16. 1901. (Hier ältere Literaturangaben.)
- (2): On the structure of the larval *Polypterus*. Ebenda 1903.
- DEAN, B. (1): Über die Fortpflanzungsverhältnisse des Störs. Allgem. Fischerei-Zeitg. 18. 1893.
- (2): On the dogfish (*Amia calva*) its habits and breeding. 4. Ann. Rep. Comm. Fish Game Forest, New York 1899.
- (3): Notes on the living specimens of the Australian lungfish. Proc. of the Zool. Soc. London 1906.
- DERJAVINE, A. N.: Der Sternstör, eine biologische Schilderung. (Russisch mit englischer Zusammenfassung.) Bull. ichthyol. Laborat. Baku 1. Dtsch. Ref. von BEHNING in russ. Hydrob. Zeitschr. 3. 1922.
- EHRENBAUM, E. (1): Beiträge zur Naturgeschichte einiger Elbfische. Mitt. d. dtsh. Seefischerei-Ver. und Wiss. Meeresunters. (Helgoland) N. F. 1. 1894.

- EHRENBAUM, E. (2): *Chondrostei*. Grimpe-Wagler, Tierwelt d. Nord-Ostsee, Lief. 9, Teil 12. 1927.
- FILATOW, D. und DUPLAKOW, S.: Materialien zur Kenntnis der Fische des Aralsees. Bull. Univ. Asie Centr. (Taschkent) 17 (1926), Lief. 14 u. 15. 1927.
- FORBES, S. A. und RICHARDSON, R. E.: The fishes of Illinois (2. Ed.). 1920.
- GOELDI, E. A.: On the *Lepidosiren* of the Amazonas. Proc. of the Zool. Soc. London 14. 1898.
- GOLOWATSCHOW, A.: Notice sur quelques espèces de poissons du genre *Acipenser*. Bull. Soc. Nat. Moscou 30. 1857.
- GRIMM, O. v.: (1): Verhandl. d. internat. Fischerei-Kongr. Wien 1882.  
— (2): Fischerei und Jagd in russischen Gewässern. (Deutsch von G. JOSEPHIE.) Arch. f. Naturgesch. 58. 1892.  
— (3): Über den Sterlet. Allgem. Fischerei-Zeitg. 1895.
- HARRINGTON, N. R.: The life habits of *Polypterus*. Science 5. 1898 und Americ. Naturalist 33 b. 1899.
- HOLZMAYER, H.: Zur Altersbestimmung der *Acipenseriden*. Zool. Anz. 59. 1924.
- KERR, J. G. (1): Notes on the dry-season habits of *Lepidosiren*. Commun. to him by Mr. R. J. HUNT. Transact. of the Zool. Soc. of London 1898.  
— (2): The external features in the development of *Lepidosiren paradoxa* FITZ. Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London 192. 1900 und Quart. Journ. of Microscop. Science (2) 45 (1901). 46 (1903) (hier ältere Literatur).  
— (3): The Work of J. S. BUDGETT, London. (Nicht erhalten.) 1908.
- KNOCH: Reise zur Wolga behufs Sterletbefruchtung. Moskau 1871.
- KOWALEWSKY, A. O., OWSJANNIKOW, P. und WAGNER, R.: Die Entwicklungsgeschichte der Störe. Bull. Acad. Imp. Sc. St. Pétersbourg 14. 1870.
- LANKESTER, R. E.: On the *Lepidosiren* of Paraguay and on the external characters of *Lepidosiren* and *Protopterus*. Transact. of the Zool. Soc. of London 14. 1898.
- MILNER, J. W.: Report on the fisheries of the Great Lakes. Rep. U. S. Fish. Comm. 1872/73. 1874.
- MURIE: Thames Estuary Sea fisheries. London 1903.
- NAZAROW, J.: Über den Zug der *Acipenseriden* vom Meer in den Aralfluß und zurück ins Meer. Věst. Rybopr. St. Petersburg 16. 1901. (Russisch, nicht erhalten.)
- NOLL, F. C.: Der Stör im Rhein und Main. Zool. Garten 12. 1871.
- PARKER, W. N.: On the anatomy and physiology of *Protopterus annectens*. Transact. of the Roy. Irish Acad. Dublin 30. 1892. (Hier ältere Literatur.)
- REIGHARD, J.: The natural history of *Amia calva*. Mark's University 1903.
- ROULE, L.: Sur l'écologie de l'esturgeon (*Acipenser sturio* L.) dans les régions atlantiques de notre pays. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences Paris 175. 1922.
- SEMON, R. (1): Verbreitung, Lebensverhältnisse und Fortpflanzung des *Ceratodus forsteri*. Zool. Forschungsreise in Australien und dem Malayischen Archipel 1. 1893.  
— (2): Beobachtungen über den australischen Lungenfisch im Freileben und in der Gefangenschaft. Bl. Aqua. Terr. Kd. 19. 1908.
- VOLKMANN: Mitt. d. dtsch. Seefischerei-Ver. 1893.
- WIEDERSHEIM, R.: Zur Biologie von *Protopterus*. Anat. Anz. 2. 1887.

## Clupeiden.

- ALTNÖDER, K.: Untersuchungen an den Heringen der westlichen Ostsee. Ber. d. dtsh. wiss. Komm. f. Meeresforsch. (N. F.) **4**. 1928.
- ANCONA, U. D' (1): Ricerche sull' accrescimento e sulla maturità sessuale dell' *Alosa finta*. Atti d. Reale Accad. dei Lincei. Rendiconti (6) **1**. 1925.  
— (2): L'accrescimento dell' alosa del Tevere. Ebenda (6) **5**. 1927.
- ANDERSON, K. A.: Undersökningar rörande det Bohuslänske sillfisket. Svensk. Fisk. Tidskr. 1916.
- ANTIPA, G.: Die Clupeinen des westlichen Teiles des Schwarzen Meeres und der Donaumündungen. Denkschr. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. **78**. 1905.
- APSTEIN, C.: Die Verbreitung der pelagischen Eier und Larven in der Beltsee und den angrenzenden Meeresteilen, 1908/09. Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel (N. F.) **13**. 1911.
- ARNOLD, J. (1): Zur Biologie der kaspischen Finte, *Clupea caspia* EICHW. Cpt. rend. congr. internat. zool. Bern 1904.  
— (2): Zur Biologie der kaspischen Finte, *Clupea caspia* EICHW. Arb. d. Kasp. Meer.-Exp. 1905. 1907.
- ATKINS, C. G. and others: A manual of fish culture. Rep. U. S. Fish. Comm. **23**. 1898.
- AWERINZEW, S. (1): Herring of the White Sea. Wiss. Meeresunters., Abt. Helgoland (N. F.) **15**. 1926.  
— (2): Über die Erforschung der Nutzfische und der Fischereibetriebe im Barentsmeer. Ebenda **16**. 1927.  
— (3): Die Heringe des japanischen Meeres. Zool. Anz. **76**. 1928.
- BARFURTH, D.: Über Nahrung und Lebensweise der Salme und Maifische. Arch. f. Naturgesch. **1**. 1874.
- BAZENOW, A.: Über die Wanderungen von *Clupea kessleri* bis oberhalb von Samara im Jahre 1905. Vest. Rybopr., St. Petersburg **21**. 1906. (Russisch, war mir nicht zugänglich.)
- BESANA, G.: Note sugli Agoni. Boll. d. soc. Lombard. pesca e acquicult. **1910**.
- BJERKAN, P. (1): Age, maturity and quantity of North Sea Herring during the years 1910—1913. Rep. Norweg. Fishery and Mar. Invest. **3**. 1917.  
— (2): The young herring of the North Sea, a contribution to the knowledge about the younger age-groups. Ebenda **3**. 1918.
- BIRTWISTLE, W.: Biometric investigations on the herring. Proc. Transact. Liverpool Biol. Soc. **35**. 1922.
- BIRTWISTLE, W. and MABEL, L. H. (1): Biometric investigations on herring. Ebenda **36**. 1923.  
— (2): The age, growth and maturity of Irish Sea herring. Ebenda **38**. 1924.
- BOEK, A.: Det norske sildfiske. Tidskr. Fiskeri **7**. 1877.
- BOEKE, J.: Eier und Jugendformen von Fischen der südlichen Nordsee. Verh. Rijksinst. v. h. Onderz. Zee **1**. 1906.
- BORLEY, J. O. and RUSSEL, E. S.: Report on the herring trawling. Minist. Agric. Fisheries; Scient. Fishs. Invest. II. Sea Fisheries **4**. 1922. (Ref. in Fischerboten 1922.)
- BORODIN, N. (1): Les Clupéides de la Mer Caspienne. Cpt. rend. congr. internat. zool. Bern 1905.  
— (2): Biological study on Caspian shad. St. Petersburg 1904. (Russisch mit deutscher Zusammenfassung.)  
— (3): Age of shad estimated from examination of scales. Science **60**. 1924.
- BOUNHOL: Sur la biologie de l'alose des côtes d'Algérie. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 1917.

- BOWMAN, A.: Spawny haddocks. The occurrence of spawny haddocks and the locus and extent of herring spawning grounds. Fish. Bd. Scotland; Scient. Invest. 1923.
- BROCH, H. (1): Norwegische Heringsuntersuchungen während der Jahre 1904 bis 1906. Bergens Mus. Aarb. 1908.
- (2): Förteckning öfer Göteborgs Museum sillsamlingar. Svensk Hydrogr. Biol. Komm. Skrift. 3. 1908.
- BROOK, G. and CALDERWOOD, W. L.: Report on the food of the herring. 4. Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland 1886.
- BUEN, F. DE (1): La biologie de la sardine en Galicie (Espagne). Cpt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences 178. 1924.
- (2): Estudio de la edad por las escamas en Sardinias (*Clupea pilchardus* WALB.) de Vigo. Not. Res. Inst. Espan. Oceanogr. Madrid (2), Nr. 8. 1925.
- (3): Notas preliminares sobre la biologia de la Sardina. Ebenda Nr. 15. 1927.
- (4): Notes et bibliographie sur la biologie de la sardine. Rapp. Proc. Verb. Cons. Intern. Expl. Mer 44. 1927.
- CARRUTHER, J. N.: The water movements of the North Sea in relation to the geographical distribution of postlarval herring. Minist. Agric. Fisheries; Fishs. Invest. (2) 7. 1924. (Anhang zu W. WALLACE.)
- CLEVE, P. T. EKMAN, G. und HJORT, J. und PETTERSON, O.: Skagerraks tillstand under den unvarende Sillfiskperioden. Göteborg 1897.
- CLIGNY, A. (1): Contribution à l'étude biologique du hareng. Ann. Stat. Aquic. Boulogne sur Mer (N. S.) 1. 1905.
- (2): Les prétendues migrations du hareng. Ebenda 2. 1912.
- (3): Le stationnement du hareng et de Maguereau sur le fond avant la ponte et son importanc pour la pêche en chalut. Ebenda 1912.
- COLLET, R.: Meddelelser om Norges fiske o Aarene 1884—1900. Vidensk Selsk. Forhandl. 1903.
- COUCH, R. Q.: On the migration of the pilchard. Transact. of the Nat. Hist. Soc. Penzance 1. 1851. (Nicht erhältlich.)
- COWAN, D. (1): Herring investigations. Rep. Dove Mar. Lab. (N. S.) 11. 1922.
- (2): Herring investigations. Ebenda 12. 1923.
- CUNNINGHAM, J. T. (1): The migration of the anchovy. Journ. of Mar. Biol. Assoc. (N. S.) 3. 1893.
- (2): The life history of the pilchard. Ebenda 1893.
- (3): The natural history of the marketable marine fishes of the British Islands. London 1896.
- DAHL, K. (1): Sildens skjael som middel til studium of sildens alder, vekst og vandringer. Naturen Bergen 31. 1907.
- (2): The scales of the herring as a means of determining age, growth and migration. Rep. Norweg. Fish. Marin. Invest. 2. 1909.
- (3): The assessment of age and growth in fish. Internat. Rev. ges. Hydrogr. usw. 2. 1909.
- DAMAS, D.: The spawning, eggs and fry of fishes. Rep. Norweg. Fish. Marin. Invest. 2. 1904.
- DANOIS, E. LE: Sur la prévisibilité de la valeur de la pêche du hareng en hiver. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences 175. 1922.
- DANOIS, E. LE et HELDT, H.: Les harengs des „smalls“ et les conditions hydroliques de leurs migrations. Office. Sc. Techn. Pêches. Marit. Nr. 36. 1924. (Nicht erhältlich.)
- DANTAN, L.: Notes ichtthyologiques. Arch. de zool. exp. et gén. (4) 3. 1905.

- DELSMAN, H. C.: Über das Wachstum von Nordseeheringen und Zuiderseehering. Rapp. Verh. Rijkinst. v. Visscherijonderz. 1. 1914.
- DERJAVINE, A. N.: Nutrition des harengs. Trav. Laborat. ichthyol. Astrachan 4. 1918.
- DUGE: Heringseier im Magen der Schellfische. Mitt. d. dtsch. Seefischerei-Ver. 10. 1903.
- EHRENBAUM, E. (1): Die Sardelle. Ebenda. Mitt. d. Sekt. Küsten-Hochseefischerei 1892.
- (2): Über den Elbhering. Fischerboten 1911.
- (3): Untersuchungen über den Trawlhering. Ber. d. dtsch. wiss. Komm. f. Meeresforsch. (N. F.). 1923.
- (4): Entwicklung und jetziger Stand des deutschen Trawlheringfanges. Fischerbote 1923.
- EHRENBAUM, E. und PETERS, E.: Über den Trawlhering. Ebenda 1922.
- EICHELBAUM, E.: Heringsschleppnetzfisherei, mit einem Nachtrag von H. HENKING. Abh. d. dtsch. Seefischerei-Ver. 13. 1922.
- EWART, J. C. (1): On the natural and artificial fertilisation of herring ova. Proc. of the Roy. Soc. of London 34. 1884.
- (2): Natural history of the herring. 2. Rep. Fish. Bd. Scotland 1883. 1884.
- EWART, J. C. and MATTHEWS, J. D.: On the nature of Thames- and Forth-Whitebait. Ebenda 4. Rep. 1886.
- FAGE, L. (1): Recherches sur la biologie de l'anchois (*Engraulis encrasi-cholus* L.). Ann. Inst. ocean. 2. 1911.
- (2): Recherches sur la biologie de la sardine. Arch. de zool. exp. et gén. 5. 1913.
- FRANZ, V.: Fischwanderungen. Himmel und Erde 23. 1911.
- FULTON, T. W. (1): The chief fishing grounds on the east coast of Scotland. 9. Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland 1891.
- (2): The currents of the North Sea and their relation to fisheries. 15. Rep. Ebenda 1897.
- (3): On the growth and age of the herring. 24. Rep. Ebenda 1905.
- (4): Report on herring trawling investigations. Fisheries Scotland. Scient. Invest. 2. 1921.
- GIARD, A.: Notes éthologiques sur le hareng des côtes du Boulonnais. Cpt. rend. mém. soc. biol. 55/56. 1903/04.
- GOODE, G. B.: The natural and economical history of the American menhaden. Rep. U. S. Fish. Comm. 5. 1879.
- GOURRET, P.: Les pêcheries et les poissons de la Méditerranée. Paris 1894.
- GREER: U. S. Dep. Commerce. Bur. Fish. Doc. 811. 1915. (Nur zitiert zugänglich.)
- GRIMM, O.: Die kaspisch-wolgaische Fischerei. Petersburg 1896. (Russisch, nur im Referat zugänglich.)
- HEFFORD, A. E.: Notes on Teleostean ova and larvae. Journ. of Mar. Biol. Assoc. (N. S.) 9. 1910.
- HEIDRICH, H.: Über die Fortpflanzung von *Clupea sprattus* in der Kieler Bucht. Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel (N. F.) 20. 1925.
- HEINCKE, F. (1): Die Varietäten des Herings. I u. II. Jahresber. d. wiss. Komm. f. Unters. d. deutschen Meere 6/11. Kiel 1876—1882.
- (2): Die Naturgeschichte des Herings. I. Die Lokalformen und die Wanderungen des Herings in den europäischen Meeren. Abh. d. dtsch. Seefischerei-Ver. 1898. (Hier vollständiges Literaturverzeichnis bis 1896.)
- HEINEMANN, B.: Der Fischfang an der russischen Ostseeküste. Land-forstwirtschaftl. Zeitg. Riga 1905.

- HEINEN: Die planktonischen Eier und Larven der Ostsee. Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel (N. F.) 14. 1912.
- HENKING, H.: Gesamtbericht über die Arbeit der Periode Juli 1902 bis Juli 1904. Rapp. Proc. Verb. Cons. Intern. Expl. Mer. 1905. Anlage F. 1905.
- HENSEN, V.: Über das Vorkommen und die Menge einiger Ostseefische. 4. Ber. d. Komm. z. wiss. Unters. d. deutschen Meere. Kiel 1892.
- HESLE, C.: The herring along the Baltic coast of Sweden. Publ. Circonst. Cons. Intern. Expl. Mer. Nr. 89. 1925.
- HJORT, J. (1): Some results of the international ocean-researches. Scot. Oceanogr. Laborat. Edinburgh 1908.
- (2): Report regarding the herring. Rapp. Proc. Verb. Cons. Intern. Expl. Mer. 12. 1910.
- (3): Report on herring investigations until January 1910. Publ. Circonst. Cons. Intern. Expl. Mer. Nr. 53. 1910.
- (4): The fluctuations in the great fisheries of Northern Europe. Rapp. Proc. Verb. Cons. Intern. Expl. Mer. 20. 1914.
- HJORT, J. and LEA, E. (1): Some results of the international herring investigations. Publ. Circonst. Cons. Intern. Expl. Mer. Nr. 61. 1911.
- (2): Einige Resultate der internationalen Heringsuntersuchungen. Mitt. d. dtsh. Seefischerei-Ver. 28. 1912.
- HODGSON, W. C. (1): Investigations into the age, length, maturity of the herring of the southern North Sea. I/II. Minist. Agricult. Fisheries; Fish. Invest. (2) 7/8. 1924/25.
- (2): The herrings of the eastern part of the English Channel. Nature 117. London 1926.
- (3): Biological statistics of the stocks of fish. 2. Size and age composition of the east Anglian autumn herring. Journ. of Cons. Intern. Expl. Mer. 2. 1927.
- HOEK, P. P. C. (1): Rapport over Ankerkuil- en Staalbomen-Visscherij. Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. Suppl. 2. Leiden 1888.
- (2): The fishes of the Zuiderzee. Ebenda (2) 3. 1890.
- (3): Mededeelingen omtrent de levenswijze en de voortplanting van de anjovis. Bijlag. Versl. Staat. Nederl. Zeevisscherij 1891. 1892.
- (4): Rapport over het visschen met Ankerkuilen. Ebenda 1896. Bijlag. 5. 1897.
- (5): Neuere Lachs- und Maifischstudien. Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. (2) 6. 1899.
- (6): Les clupéides (le hareng excepté) et leurs migrations. Rapp. Proc. Verb. Cons. Intern. Expl. Mer. 14 und 18. 1912 und 1914.
- HOFFMANN, C. K.: Bijdrag tot de kennis der levenswijze en de voortplanting van de anjovis. Bijlag. 2. Versl. Staat. Nederl. Zeevisscherij 1885. 1886.
- HOLT: Report on the sea and inland fisheries of Iceland for 1904. 1905.
- HORNELL, J. and NAYUDU, M. R.: A contribution to the life-history of the Indian Sardine. Madras fishs. Bull. 17. 1923.
- HUBBS, C. L.: Racial and seasonal variation in Pacific herring, California sardine and California anchovy. Bull. State Calif. Fish. Game. Comm. Nr. 8. 1925.
- JENKINS, J. T. (1): Altersbestimmungen durch Otolithen bei Clupeiden. Wiss. Meeresunters., Abt. Helgoland (N. F.) 8. 1902.
- (2): The herring and the herring fisheries. London 1927. 175 S.
- JESPERSEN, P.: On the occurrence of the postlarval stages of the herring and the „Lodde“ (*Clupea harengus* L. and *Mallotus villosus* O. F. MÜLL.) at Iceland and the Faröes. Meddel. Komm. Havunders (Fisk) 6. 1920.

- JOHANSEN, A. C. (1): Om Sildens vandringar. Dansk. Fiskeritid. 1916.  
 — (2): On the large spring-spawning sea herring in the North-West-European waters. Meddel. Komm. Havunders (Fisk) 5. 1919.  
 — (3): The Atlanto-Scandian spring-herring, spawning at the Faröes. Ebenda 6. 1921.  
 — (4): On the summer spawning herring of Iceland. Ebenda 1921.  
 — (5): Über die Winterheringe des Kattegats. Wiss. Meeresunters., Abt. Helgoland (N. F.) 15. 1923.  
 — (6): On the summer- and autumn-spawning herring of the North Sea. Meddel. Komm. Havunders. (Fisk) 7. 1924.  
 — (7): On a spawning place for winter spawning herring in the northern part of the Belt Sea. Rep. Danish Biol. Stat. 33. 1927.  
 — (8): On the migration of the herring. Journ. of Cons. Intern. Expl. Mer. 2. 1927. (Deutsch von E. FISCHER in: Mitt. d. dtsh. Seefischerei-Ver. 43.)
- KISSELEWITSCH, K. A.: Material zur Biologie der kaspischen Heringe. Rep. Ichthyol. Lab. Astrachan 5. 1923. (Russisch, mit engl. Res.)
- KNIPOWITSCH, N.: Kaspische Meer-Expedition. 1921. (Russisch.)
- KRAMP, P. L.: Report on the fish eggs and larvae, collected by the Danish research steamer „Thor“ in the Langelandsbelt in 1909. Meddel. Komm. Havunders. (Fisk) 4. 1913.
- LEA, E. (1): On the methods used in the herring investigations. Publ. Circ. const. Cons. Intern. Expl. Mer. Nr. 53. 1910.  
 — (2): A study of the growth of herrings. Ebenda Nr. 61. 1911.  
 — (3): Further studies concerning the methods of calculating the growth of herrings. Ebenda Nr. 66. 1913.  
 — (4): Frequency curves in herring investigations. Rep. Norweg. Fish. Mar. Invest. 3. 1924.  
 — (5): Investigations on Norwegian herrings. Rapp. Proc. Verb. Cons. Intern. Expl. Mer 41. 1927.
- LISSNER, H. (1): Die Altersbestimmung beim Hering mit Hilfe der Otolithen. Ber. d. dtsh. wiss. Komm. f. Meeresforsch. (N. F.) 1. 1925. (Hier vollständiges Literaturverzeichnis aller Arbeiten über Altersbestimmung beim Hering.)  
 — (2): Die Nahrungsaufnahme beim Hering. Ebenda 1. 1925.  
 — (3): Neue Heringsuntersuchungen. Fischerbote 1925.  
 — (4): Der Trawlheringsfang. Ebenda 1. 1926.  
 — (5): Untersuchungen an Heringen der westlichen Nordsee. Ber. d. dtsh. wiss. Komm. f. Meeresforsch. (N. F.) 3. 1927.  
 — (6): Die große Heringsfischerei in Deutschland. Ebenda 3. 1927.
- LO BIANCO, S.: Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturita sessuale degli animali del Golfo di Napoli. Mitt. d. Zool. Stat. Neapel 13. 1899.
- LO GIUDICE, P.: Le acciughe dei mari Italiani. Boll. soc. natur. 34. Napoli 1923.
- LÖNNBERG, E.: Contribution to the ichthyology of the Caspian Sea. Bihang Svensk. Vetensk. Akad. Handlg. 26. 1900.
- LYMAN, T.: On the habits of some migratory fishes. Proc. of the Boston Soc. Nat. Hist. 11. 1868.
- MADER, C.: Recherches sur la sardine du Golfe de Gascogne. Bull. stat. biol. d'Arcachon 12. 1905.
- MARION, A. F. (1): Notes sur l'anchois. Ann. Mus. Marseille trav. lab. zool. mar. 3/4. 1889—1893.  
 — (2): Recherches sur la sardine de la Méditerranée. Trav. zool. appliquée. 1889.

- MARION, A. F. (3): Nouvelles recherches sur la sardine de Marseille. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences 112. 1891.
- Mc INTOSH: Salps and the herring fishery. Nature 115. London 1925.
- MEEK, A.: Herring races (und verschiedene andere Arbeiten). Rep. Dove Mar. Lab. 1914—1919.
- MIELCK, W.: Heringslarven, Eier und Larven anderer Fische und die Nahrung der Larven in der westlichen Nordsee im Oktober 1922. Ber. d. dtsh. wiss. Komm. f. Meeresforsch. (N. F.) 1. 1923.
- MITCHELL, J. M. (1): On the migration of the herring. Rep. Brit. Assoc. Advanc. Sc. 31. 1861.
- (2): The herring. Edinburgh 1864.
- MÖBIUS, K.: Untersuchungen über die Nahrung des Herings im Jahre 1875 bis 1876. Jahresber. d. Komm. f. wiss. Unters. deutscher Meere 4—6. Kiel 1878.
- MÖBIUS, K. und HEINCKE, F.: Die Fische der Ostsee. Berlin 1883.
- MOLANDER, A. R.: Studies in the growth of the herring. Svensk. Hydrogr. Biol. Komm. Skrift. 6. 1918.
- MÜHLEN, M. VON ZUR: Die Fischerverhältnisse Estlands, Livlands, Ösels, an der kurländischen Ostseeküste. Baltische Wochenschr. 1897, 1898, 1903.
- NAVARRO, F. P. DE: Estudios sobre los clupeidos de Baleares. I. Estados jóvenes de la sardina (*Clupea pilchardus* WALB.) Not. Res. Espan Oceanogr. Madrid (2). Nr. 9. 1926.
- NORDQUIST, O.: År 1900 verkställda undersökningar rörande några haffiskar lek och förekomsten of deras ägg och yngel in finska viken. Acta Soc. Fauna Flora Fennica 20. 1901.
- ORTON, J. H.: An account of the researches on races of herrings. Journ. of Mar. Biol. Assoc. Plymouth (N. S.) 11. 1916.
- PEARCEY, F. G.: Investigations on the movements and food of the herring, with additions to the marine fauna of the Shetlands and Iceland. Proc. of the Roy. Soc. of Edinburgh 8. 1885.
- PETERSEN, C. G. J. (1): Kritik af Dr. HEINCKES Theorier om Silderacerne. Vidensk. Meddel. naturhist. Foren. Kjöbenhavn 1888.
- (2): Report Dan. Biol. Stat. 11. 1901.
- PETTERSON, O.: Kosmiska orsaker til rörelserna uti hafvets och atmosfärens mellanskikt. Om det Bohuslänska sillfisket periodicitet. Svensk. Hydrogr. Biol. Komm. Skrift. 7. 1922.
- POUCHET, G.: Nouvelles observations sur la sardine océanique. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences 1891.
- PRINCE: 30<sup>th</sup> Ann. Rep. Dep. Mar. Fish. Canada 1907.
- RABINERSON, A. J. (1): Untersuchungen über die Naturgeschichte des Murmanherings. Bull. Bur. Appl. Ichthyol. 3. 1925. (Russisch mit engl. Res.)
- (2): Naturgeschichte des Weißen Meer-Herings. Ebenda 3. 1925.
- RAMALHO, A.: Note sur le Sprat des côtes portugaises. Bull. Soc. Portug. 9. 1921.
- REDEKE, H. C. (1): Zuiderzee-rapport 1907.
- (2): Berichte in Rapport en Verhandl. Uitgeg. Rijkinst. Visscherijonderz 1913/14.
- (3): Bijdrage tot de kennis von de Nordzee haringstammen. Ebenda 1918.
- RÖMER, F.: Die Wanderungen der Fische. Ber. d. Senckenberg. naturforsch. Ges. Frankfurt a. M. 40. 1909.
- ROSSO, R. DEL: Pesche et peschiere antiche e moderne nell' Etruria marittima. Firenze 1905.
- ROTH, E.: Einiges über den Hering. Natur 6. 1915.



- ROULE, L. (1): La migration reproductrice et la protandrie de l'aloise feinte (*Alosa finta* L.). Ann. de la Science nat. (10) 5. Paris 1922.
- (2): Le thermotropisme dans la migration de l'aloise. Cpt. rend. soc. biogéogr. Cong. Liège 1924.
- RUSSEL, E. S.: Report on market measurements in relation to the English haddockfishery during the years 1909—1911. Fishery Invest. (2). Sea Fish. 1. 1914.
- SAEMUNDSON, B.: Oversigt over Islands Fiske. Kopenhagen 1908.
- SANDMAN, J. A.: Übersicht über die Seefischerei Finnlands. Publ. Circonst. Cons. Intern. Expl. Mer. 130. 1926.
- SAUVAGE et CANU: Le hareng des côtes de Normandie en 1891 et 1892. Ann. Stat. aquic. Boulogne s. M. 1. 1893.
- SAVAGE, R. E.: Age determination from scales of young herrings, with special reference to the use of polarized light. Fish. Invest. (Ser. 2) 4. 1919. Bd. Agricult. and Fishs.
- SCHMIDT, J.: Fiskerundersøgelser ved Island og Faerøerne. Kopenhagen 1904.
- SCHNAKENBECK, W.: Rassenuntersuchungen am Hering. Ber. d. dtsh.wiss. Komm. f. Meeresforsch. (N. F.) 3. 1927.
- SCHNEIDER, G. (1): Ichthyologische Beiträge. Acta Soc. Fauna Flora Fennica 20. 1900.
- (2): Über Fortpflanzung von *Clupea sprattus* im finnischen Meerbusen. Zool. Anz. 25. 1901.
- (3): Pelagische Eier und Jugendformen von Ostseefischen (1902—1907). Svensk. Hydrogr. Biol. Komm. Skrift. 3. 1908.
- (4): Clupeiden der Ostsee. Rapp. Proc. Verb. Cons. Intern. Expl. Mer. 9. 1908.
- (5): Über die Altersbestimmungen bei Heringen nach den Zuwachszonen der Schuppen. Svensk. Hydrogr. Biol. Komm. Skrift. 4. 1913.
- SCHNEIDER, G. und LEVANDER, K. M.: Ichthyologische Beiträge. Acta Soc. Fauna Flora Fennica 22. 1900.
- SCOTT, A.: Food of the Irish Herring. Rep. Lancashire Sea Fish Lab. 32. 1924.
- SCOTT, TH.: Notes on the contents of the stomachs of herrings and haddocks. 6. Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland 1888.
- SHELFORD, V. E. and POWERS, E. B.: An experimental study of the movements of the herring and other marine fishes. Biol. Bull. 28. 1915.
- SHERIFF, C.: Herring investigations. Report of random samples of herring, with an introductory note by Prof. D'ARCY THOMPSON. Fish. Scotland. Scient. Invest. 1922.
- SMITH, W. C.: A study of the composition of the Maux herring shoals during season 1923. Rep. of Lancashire Sea Fish Lab. 32 und Proc. of the Transact. Liverpool. Biol. Soc. 38. 1924.
- STORROW, B. (1): Notes suggestive of further work in herring investigations. Rep. of Dove Mar. Lab. 11. 1922.
- (2): The herring fishery and its fluctuations. Nature 110. 1922.
- (3): Herring shoals. Rep. of Dove Mar. Lab. 12—15. 1923—1926.
- STRODTMANN, S. (1): Weitere Untersuchungen über Ostseefische. II. III. Wiss. Meeresunters., Abt. Helgoland (N. F.) 7/14. 1906—1918.
- (2): Die Wanderung der Fische in der Ostsee. Verhandl. d. naturwiss. Ver. Hamburg 3. 1918.
- SUND: Undersökningar over Brislingen. Norske Farvand Aarsber. Vedk. Norges Fiskerier 1911.

- TRYBOM, F.: Sillundersökningar vid Sveriges Vestkust Hösten 1888. Berättelse till Kgl. Civildep. Stockholm 1889.
- VINCENT, P. J. B.: Notes sur l'aloise. Rev. Marit. Coloniale 1894.
- WALLACE, W.: First report on young herring in the Southern North Sea and English Channel. Minist. Agricult. Fisheries. Fish. Scient. Invest. (2) 7. 1924.
- WATKIN, E. E.: Investigations on Cardigan Bay herring. Rep. of Marin. Fish Water Invest. Dep. Zool. Univ. Aberystwyth, Wales (N. S.) 1. 1925.
- WILLIAMSON, H. C. (1): A short résumé of the researches into the European races of herrings and the method of investigation. Fisheries Scotland. Scient. Invest. 1914.
- (2): On the transport of herring spawn to the southern Hemisphere. Ann. Appl. Biol. 5. 1918.
- WOOD, H.: Observations on the Scottish summer herring-fishing of 1922. Fisheries Scotland. Scient. Invest. 1923.
- WORTH, S. G.: Observations on the spawning habits of the shad. Bull. U. S. Fish Comm. 11. 1891.
- ZIEGLER, A.: Beobachtungen über die geographische Verbreitung und die Wanderzüge der Heringe und das Knacken der Renntiere. Petermanns Mitt. 1867.

### Salmo und Oncorhynchus.

- ALM, G. (1): Mörrumsans lax och laxöring. Medd. Kgl. Lantbrukstyr. Nr. 216. 1919.
- (2): Antrag an den internationalen Ausschluß der internationalen Vereinigung der Limnologen betreffs Zusammenarbeit in der Lachsfrage. Verhandl. d. internat. Ver. f. Limnologie 1924.
- (3): Laxen och laxfisket växlingar i Mörrumsan och vandra Östersjöälvar. Medd. Kgl. Landtbruksstyr. Nr. 252. 1924.
- (4): Laxmärkningars betydelse för kannedomen om laxens biologi. Svensk. Fisk. Tidskr. 1925.
- (5): Der Lachs (*Salmo salar* L.) und die Lachszucht in verschiedenen Ländern. Arch. f. Hydrobiol. 19. 1928.
- (6): The Salmon in the Baltic area of Sweden. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Expl. Mer. 1928.
- ARCHER, W. E. (1): Natural history notes on Salmon in Norway. 11. Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland. 1893.
- (2): How far may the Salmon examined be considered typical of their respective classes. Rep. of Roy. Coll. Physic. of Edinburgh 7. 1900. (Siehe bei PATON.)
- ARENS: Beiträge zur Naturgeschichte des Lachses. Fischerei-Zeitg. 29. 1926.
- ARMISTEAD, J. J.: Atmospheric and other influences on the migration of fishes. Bull. U. S. Fish. Comm. 1892/93. 1894.
- ARSENIEW, W. K.: In der ostsibirischen Wildnis; Deutsch von F. DANIEL. 2 Bd.
- ARWIDSSON, J. (1): Zur Kenntnis der Lebensgeschichte der jungen Lachse in den Flüssen vor der Hinabwanderung ins Meer. Publ. Circonst. Cons. Intern. Expl. Mer. Nr. 64. 1910.
- (2): Hållandska låxfisken. Medd. Kgl. Landtbruksstyr. Nr. 266. 1927.
- ATKINS, C. G. (1): On the Salmon of eastern North America, and its artificial culture. Rep. of U. S. Fish. Comm. 1872/73. 2. 1874.
- (2): The biennial spawning of the Salmon. Transact. of the Americ. Fish. Soc. 1885.

- ATKINS, C. G. (3): The landlocked Salmon. BRICE, J. J.: A manual of fish culture. Washington 1897.
- (4): The atlantic Salmon. Ebenda 1897.
- (5): Manipulation of Salmon eggs. Transact. of the Americ. Fish. Soc. 1897.
- (6): Atlantic Salmon in fresh water. Ebenda 1911.
- (7): The Atlantic Salmon. Ebenda 1914.
- ATKINS, C. G. and OTHERS: A manual of fish culture. Rep. of U. S. Fish. Comm. 23. 1898. 340 S.
- AYSON, L. F.: Introduction of American fishes into New Zealand. Bull. U. S. Bur. Fish. 28. 1908.
- BABCOCK, J. P.: Report of the Commissioner of Fisheries for British Columbia for the years 1906 and 1907. Victoria 1907/08.
- BAIRD, S. F.: Marked Salmon on the American coast. Ann. Record Sc. 1873.
- BARFURTH, D.: Über Nahrung und Lebensweise der Salme, Forellen und Maifische. Diss. Bonn. und Arch. f. Naturgesch. 1, 122—158. 1874.
- BARRET-HAMILTON, G. E. H.: Investigations upon the life history of the Salmon. Ann. and Mag. Nat. Hist. (7) 9. 1902.
- BARTON, J. K. (1): A contribution to the anatomy of the digestive tract in *Salmo salar*. Journ. of Anat. Physiol. 34/35. 1900/01.
- (2): The digestive tract in Kelts. Journ. of Anat. Physiol. Norm. Pathol. 16. 1900.
- (3): Notes on the digestive tract of Salmon and Sea Trout kelts from River Tweed. 20. Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland 1903.
- BOULENGER, G. A. (1): On the occurrence of the *Salmo macrostigma* in Sardinia. Ann. and Mag. Nat. Hist. 8.
- (2) Sur l'origine marine du genre *Salmo*. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences 165. 1917.
- BEAN, T. H. (1): Return of Schoodic Salmon. Forest. and Stream 35. 1890.
- (2): Salmon and Salmon rivers in Alaska. Bull. U. S. Fish. Comm. 9, 165—208. 1891.
- (3): The death of Salmon after spawning. Americ. Naturalist 25. 1891.
- (4): Atlantic Salmon in winter. Forest. and Stream 1891.
- (5): The fishes of Pennsylvania. Rep. of State. Comm. Fish. Pennsylvania for 1889—1891. 1892.
- (6): Life history of the Salmon. Bull. U. S. Fish. Comm. 1892. 12. 1894.
- (7): The Pacific Salmon (*Oncorhynchus*) with note on the habits of young. Transact. of the Acad. Sc. New York 15. 1896.
- BENECKE, B.: Beobachtungen über den Aufstieg des Lachses in den Flüssen. Zirkular d. dtsh. Fischerei-Ver. 1886.
- BERG, L. S.: (1) Übersicht der Salmoniden vom Amurgebiet. Zool. Anz. 30, 395—398. 1906.
- (2): Sur le Saumon de la mer d'Aral. *S. trutta aralensis*, subsp. nov. Ann. Mus. Zool. Acad. Sc. St. Petersburg 13. 1908. (Russisch.)
- (3): Vorläufige Mitteilungen über die europäisch-asiatischen Salmoniden, insbesondere die Gattung *Thymallus*. Ebenda 12, 500—514. 1908. (Russisch.)
- (4): Sur le Saumon de la Mer Noire. *Salmo salar labrax* PALL. Ebenda 13, 255—266. 1908. (Russisch.)
- (5): Die Fische des Amurgebietes. 1909.
- (6): Nachtrag zu meiner Arbeit über die europäisch-asiatischen Salmoniden. Mus. Zool. Acad. Sc. St. Pétersbourg 15, II—III. 1910.
- BIELER, G. A.: Über die Lebensweise des Rheinlachs und dessen natürliche und künstliche Vermehrung. Dtsch. Fischerei-Zeitg. 26. 1903.

- BLAZEJOWSKI, J. und KULMATYCKI, W.: Beiträge zur Kenntnis des Lachsfanges in den Binnengewässern Polens im Jahre 1923/24. Arch. Rybact. Polsk. 1. 1924/25. (Polnisch, mit deutscher Zusammenfassung.)
- BOYD, F. D.: The nature of the proteids of Salmon muscle. Rep. of Roy. Coll. Physic. of Edinburgh 7, 107—112. 1900.
- BRASCHNIKOW, S. M.: Angaben über die Physiogeographie und Topographie des Fischereibezirkes Nickolajewsk. Fischerei des fernen Ostens 1904.
- BROCCHI, P.: Le Saumon ordinaire (*Salmo salar*), observations sur ses mœurs. Bull. soc. centr. aquicult. 4. 1892.
- BROWN, A.: Do Salmon feed in fresh water? Zool. Anz. 21. 1898.
- BRÜHL, L. (1): Der Lachs in Europa, Asien und Amerika. Helios 26. Frankfurt a. O. 1910.
- (2) Fischzucht in japanischen Gewässern. Fischerei-Zeitung 1910.
- BUND-WILLIS, J. W. (1): Salmon problems. London 1885. 215 S.
- (2): The influence of weather on the migration of fish. Journ. of Nat. Fish. Cult. Assoc. 1, 26—34. 1887.
- (3): Salmon migration. Cpt. rend. 6. Congr. intern. zool. Bern 1904. 1905.
- (4): Severn Salmon. Salm. Trout. Mag. 3. 1912.
- BURESCH, R.: Studien am Seesaibling mehrerer Alpenseen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Seesaiblingsfauna Österreichs. Zeitschr. f. Fischerei 23, 99—120. 1925.
- CALDERWOOD, W. L. (1): Observations on the migratory movements of Salmonidae during the spawning season. Proc. of the Roy. Soc. of Edinburgh 22, 47—55. 1898.
- (2): Notes on the range of the Salmon spawning season in Scotland. 19. Ann. Rep. of Fish. Bd. Scotland 1901.
- (3): A contribution to the life history of the Salmon, as observed by means of marking adult fish. Ebenda 20. Rep. (1902). 1903.
- (4): Water temperature in relation to the early annual migration of Salmon from the sea to rivers in Scotland. Ebenda 19.—21. Rep. 1901—1903.
- (5): Notes on the relative numbers of grilse and Salmon in the lower waters of the river Tay during the spawning season. Ebenda 22. Rep. 1904.
- (6): Notes on the Tay Bull-Trout, with an analysis of its flesh. Ebenda 1904.
- (7): An estimate of the proportion of the sexes of Salmon in certain Scotland rivers during the winter and spawning months. Ebenda 1904.
- (8): The Bull-Trout of the Tay and Tweed. Proc. of the Roy. Soc. of Edinburgh 25, 27—38. 1904.
- (9): Observations on the seaward migration of the smolts in the estuary of the river Tay. 23. Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland 1904.
- (10): Natural history notes: 1. Smolts reared in fresh water; 2. Spawning of smolts; 3. Salmon caught out at sea. Ebenda 24. Rep. 1905.
- (11): Autumn migration of the Salmon smolts in Scotland. Ebenda 1905.
- (12): Note on the smolt to grilse stage of the Salmon, with exhibition of a marked fish recaptured. Proc. of the Roy. Soc. of Edinburgh 26. 1906.
- (13): A specimen of the Salmon in transition from the smolt to the grilse stage. Ebenda 25. 1906.
- (14): The life of the Salmon. London 1907.
- (15): Report on a male kelt, kept for a year in fresh water and found to be ripe again for spawning, with a statement by D. N. PATON. 27. Ann. of Rep. Fish. Bd. Scotland 1908.
- (16): Infrequency of spawning in the Salmon, as shown by the study of the scales of fish caught in fresh water. Ebenda 29. Rep. 1910.

- CALDERWOOD, W. L. (17): Results of Salmon marking. *Ebenda* 29., 30. Rep. 1912.
- (18): The spawning mark of Salmon scales. *Ebenda* 31. Rep. 1913.
- (19): Results of Salmon marking. *Ebenda* 1913.
- (20): Salmon research. *Ebenda* 1914—1921. 31.—38. Rep. 1913—1920.
- (21): Results of Salmon and Sea-Trout marking in sea and river. *Ebenda* 39. Rep. 1922.
- (22): The artificial and natural breeding of the Salmon. *Ebenda* 41. Rep. 1924.
- (23): The relation of sea-growth and spawning frequency in *Salmo salar*. *Proc. of the Roy. Soc. of Edinburgh* 45. 1925.
- CHAMBERLAIN, F. M.: Some observations on Salmon and Trout in Alaska. *Bull. U. S. Bur. Fish. Docum. Nr. 627.* 1907.
- CHAVANNES, A.: Note sur la naturalisation du Saumon du Rhin dans le Lac Léman. *Bull. de la soc. acclim. Paris* (2) 6. 1869.
- CHEVEY, ROULE, L. et VERRIER: Sur l'interruption de la montée des saumons par la diminution de la teneur du cours d'eau en oxygène dissous. *Cpt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences* 185. 1927.
- CHIDESTER, F. E.: A critical examination of the evidence of physical and chemical influences on fish migration. *Brit. Journ. of Exp. Biol.* 2, 79—118. 1924.
- CLIGNY, A.: Migrations marines de la Truite commune. *Cpt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences* 145, 1302—1304. Paris 1907.
- COBB, J. N.: The King Salmon of Alaska. *Transact. of the Americ. Fish. Soc.* (1909) 124—129. 1910.
- COSTE, J.: Voyage d'exploration sur le littoral de la La France et de l'Italie. Paris 1861. 2. éd.
- CUNNINGHAM, J. T.: Salmonidae. *Encycl. Britan.* London 1886. 9. ed. 1886.
- DAHL, K. (1): Örret og Unglaks samt lovgivningens forhold til dem. *Beretrn. Kgl. Landtbruksdep. Kristiania* 1902.
- (2): Trout and young Salmon. Report on researches on the wanderings of the Salmon. *Kristiania* 1904/05. 51 S. Norwegisch, englische Übersetzung in: *Nyt. Mag. Naturv.* 42, 321—338.
- (3): Nyere oplysninger om unglaks og dens opholdssteder. *Norsk Fisket.* 25, 522—529. Bergen 1906.
- (4): Alder og vekst hos laks og örret belyst ved studiet av deres skjæel. *Kristiania* 1910. *Deutsches Ref. von M. PLEHN in Allgem. Fischerei-Zeitg.* 36, 103—108.
- (5): Age and growth of Salmon and Trout in Norway. London 1911. 141 S.
- (6): Aarlige vekslinger i lakens kvalitet, deras aarsaker og virkninger. *Beretrn. Kgl. Landtbruksdep.* 1912.
- (7): Alder og andre biologiske forhold hos laks fra 14 elve i Sydvest Island. *Norsk Fisk. Tid.* 1913.
- (8): Salmon and Trout, A Handbook. London. Salmon and Trout Assoc. 1914.
- (9): Studier og forsök over Örret og Örretvand. *Kristiania* 1917. 107 S. *Ref. in Arch. f. Hydrobiol.* 14.
- (10): Byglandsfjordens „Blege“ eller Dverglaksen. En reliket laks fra Byglandsfjord i Setesdal. *Fiskeri-inspektörens innberetning om ferskvannsfiskeriene for aaret 1926.* Oslo 1927.
- (11): The „Blege“ or Dwarf-Salmon. A landlocked salmon from Lake Byglandsfjord in Setesdal. *Skrifter utgitt av Det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo. I. Matem.-Naturv. Klasse* 1927. No. 9. Oslo 1927.

- DANNEVIG, A.: Undersökelse over örret og laks i Nidelvens nedre l p 1911 bis 1913. *Nyt. Mag. Naturv.* **52**. 1914.
- DANILEWSKI: Untersuchungen  ber die Fischereiverhltnisse Rulands 6. Petersburg 1862. (Russisch.)
- DAY, T. L. (1): Experiments with Salmon in Scotland. *Bull. U. S. Fish. Comm.* **6**. 1886.
- (2): Migration of the Salmonidae. 1. Notes on „early“ and „late“ Salmon rivers. 2. Periods of migration. *Naturalist* 1886.
- (3): British and Irish Salmonidae.
- DIXON, B.: Pierwsza kampanja lososiowa nu Dunajcu. *Arch. Rybak. Polsk.* 1924. (Deutsches Ref. in SELIGO, A.: Neuere Arbeiten  ber den Weichsel-lachs. *Fischerei-Zeitg.* 1925.)
- DOOSE, W.: Seefische in der Aller. *Fischerei-Zeitg.* **11**. 1908.
- DUNLOP, J. C. (1): The changes in the amount of proteid in the musculature and genitalia of the Salmon in fresh water. *Rep. of Roy. Coll. Physic. of Edinburgh* **7**, 113—120. 1900. (Siehe PATON.)
- (2): The changes in the value of Salmon as a food stuff. *Ebenda* **7**, 160—165. 1900. (Siehe PATON.)
- DUNN, H. D.: Do the spawning Salmon (*Oncorhynchus quinnat*) ascending the Sacramento river all die without returning to sea? *Rep. of U. S. Fish. Comm.* **6**. 1880.
- EHRENBAUM, E. (1): Statistische und biologische Untersuchungen  ber den Rheinlachs von Dr. P. P. C. HOEK. *Mitt. d. dtsh. Seefischerei-Ver.* 1895.
- (2):  ber Regenbogen forellen und Steelhead-Forellen. *Allgem. Fischerei-Zeitg.* **51**, 288—292. 1926.
- EKMAN, S.: Om tornevasks r ding. Stockholm 1912.
- EICHELBAUM, E.: Reifegrad und Nahrung der zur Untersuchung eingesandten Lachse und Meerforellen. Anhang zu HENKING, H. *Ttigkeitsbericht* 1916.
- ESDAILE, P. C. (1): Notes on the scales of Salmon caught in the Wye in 1908—1910. *Salm. Trout. Mag.* **2**. 1911.
- (2): Intensive study of the scales of three specimens of *Salmo salar*. *Mem. Proc. Manchester Litt. Phil. Soc.* **56**. 1912.
- (3): Rapports sur six Saumons pris dans la Vienne et dans la Creuse. *Bull. de la soc. centr. aquicult.* **24**, **26**. 1912—1914.
- (4): The scientific results of the Salmon scale research at Manchester University. *Mem. Proc. Manchester Litt. Phil. Soc.* **57**. 1913.
- EVERMANN, B. W. (1): A report upon Salmon investigations in the headquarters of Columbia River. *Bull. U. S. Fish. Comm.* **16**, 151—202. 1897.
- (2): The golden Trout of the Southern High Sierras. *Bull. U. S. Fish. Comm.* **25**, 1—51. 1906.
- (3): Fisheries and fur industries of Alaska. *U. S. Bur. Fish. Docum. Nr.* 780. 1913.
- EVERMANN, B. W. and GOLDSBOROUGH, E.: The fishes of Alaska. *Bull. U. S. Fish. Comm.* **26**, 219—360. 1907.
- EVERMANN, B. W. and MEEK, S. E.: A report upon the Salmon investigations in the Columbia river basin and elsewhere on the Pacific coast in 1896. *Ebenda* **17**, 15—84. 1897.
- FAGE, L.: Essais d'acclimatization du Saumon dans la bassin de la M diterran e. *Cpt. rend. des s ances de la soc. de biol.* **72**, 851—853. 1912; und in: *Bull. inst. oc anogr. Nr.* 225. 1912.
- FATIO, V.: Faune des vertebres de la Suisse. **6**. Genf 1890.
- FATON: Note sur la question du Saumon dans la circonscription de l'inspection des Eaux et Forts de Lorient. *Journ. offic. Annex.* **2**, **XII**. 1912.

- FEDDERSEN, M.: La pêche du Saumon dans la Baltique. Rev. scient. **43**. 1899.
- FEHLMANN, W. (1): Neuere Forschungsergebnisse über den Rheinlachs. Tagebl. Kanton Schaffhausen 1925.
- (2): Der Heiminstinkt der Lachse. Schweiz. Fischerei-Zeitg. 1926.
- (3): Die Ursachen des Rückganges der Lachsfischerei im Hochrhein. Beil. z. d. Jahresber. d. Kantonsschule Schaffhausen 1926.
- FIEDLER, J.: The migration of Salmon (*Salmo salar* L.) in the Baltic Sea. Bull. U. S. Fish. Comm. **5** und Norsk. Aarskr. Fisker. 1884. 1885.
- FRANCIS, F.: White Trout and Salmon in Galway. Fish. Gaz. **56**. 1878.
- FRASER: Ichthyological notes. Transact. of the Canad. Inst. Toronto **11**. 1915.
- FRIES, B. F.: Om stirren, *Salmo salmulus* RAIJ. Svensk. Vet. Akad. Handl. 1837.
- FRITSCH (ö), A.: Der Elbelachs. Eine biologisch-anatomische Studie. Prag. **113** S. Ref. von B. HOFER in Allgem. Fischerei-Zeitg. **20**. 1894.
- GILBERT, C. H. (1): Age and maturity of the Pacific coast Salmon of the Genus *Oncorhynchus*. Bull. U. S. Bur. Fish. **32**. 1912.
- (2): Reports Commiss. Fishs. British Columbia 1914—1921. (Jährliche Berichte, hauptsächlich über Sockey-Salmon, waren meist nur im Referat zugänglich.)
- (3): Experiments in tagging adult Red Salmon in Alaska peninsula fisheries reservation, summer of 1922. Bull. U. S. Bur. Fish. **39**. 1923/24.
- GILBERT, C. H. and WILLIS, H. R.: Second experiment in tagging Salmon in Alaska peninsula, fisheries reservation, summer 1923. Ebenda **42**. 1926.
- GILLESPIE, A. L.: Bacteriology of the alimentary canal of the Salmon in different conditions. Rep. of Roy. Coll. Physic. of Edinburgh **7**. 1900. (Siehe PATON.)
- GILLESPIE, A. L. and LOCKART: Changes in the digestive activity of the secretions of the alimentary canal of the Salmon in different conditions. Ebenda und **18**. Rep. Fish. Bd. Scotland 1898. (Siehe PATON.)
- GILSER, N.: Rön om Laxens natur och fiskande i de Norrländska Älvarna. Kgl. Svensk. Akad. Handl. 1751. 1752.
- GOODE, G. B.: The fisheries and fishery industries of U. S. Sect. **1**. Nat. Hist. of useful aquatic animals 1884.
- GRACIANOW, V.: Die Wanderung der Fische. Ochotnika Enciklop. Moskau 1908. (Russisch.)
- GREENE, C. W. (1): Physiological studies of the Chinook Salmon. Bull. U. S. Bur. Fish. **24**. 1904.
- (2): The speed of migrating Salmon in the Columbia river. Proc. of the Indiana Acad. Sc. 1910.
- (3): An experimental determination of the speed of migration of the Salmon in the Columbia river. Journ. of Exp. Zool. **9**. 1910.
- (4): The migration of the Salmon in the Columbia river. Bull. U. S. Bur. Fish. **29**, 129—148. 1911.
- (5): The storage of fat in the Salmon muscular tissue and its resorption during the migration fast. Proc. of the Americ. Soc. of Biol. Chemist. **2**. 1912.
- (6): A new type of fat-storing muscle in the Salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. Americ. Journ. of Anat. **18**. 1912.
- (7): Anatomy and histology of the alimentary tract of the King Salmon Bull. U. S. Bur. Fish. **32**. 1912.
- (8): The storage of fat in the muscular tissue of the King Salmon and its resorption during the fast of the spawning migration. Ebenda **33**. 1914.

- GREIG, E. D. W.: The exchange of iron between the muscles and ovaries of the Salmon in fresh water. Rep. of Roy. Coll. Physic. of Edinburgh 7. 1900. (Siehe PATON.)
- GRIMM, O.: Die Fische und Fischerei im Luga-Fluß. Selskoi Hosiastva i Liesovdstvo. Nr. 10. 1889.
- GULLAND, G. (1): The minute structure of the digestive tract of the Salmon, and the changes which occur in it in fresh water. 18. Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland und Anat. Anz. 14. 1889.
- (2): Das Gleiche in: Rep. of Roy. Coll. Physic. of Edinburgh 7. 1900.
- (3): The anatomy of the digestive tract in the Salmon. Journ. of Anat. a. Physiol. (2) 15. 1900.
- HAEMPEL, O. (1): Über das Wachstum des Huchens, *Salmo hucho* L. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 3. 1910.
- (2): Studien am Seesaibling mehrerer österreichischer Alpenseen. Verhandl. d. internat. Verein. f. theoret. u. angew. Limnol. 2. 1924.
- HÄPKE, L.: Gezeichnete Lachse. Beitr. d. naturwiss. Ver. Bremen; auch unter: Die Lachsfischerei in der Weser. Verhandl. d. naturwiss. Ver. Bremen 13. 1896.
- HARDY, A. E. G.: The Salmon. London 1898.
- HARTING, P.: De zalm in zoetwater-meren. Album Natuur. Wetensch. bijblad 1870.
- HARVIE-BROWN, G.: Notes on Salmonidae. Ann. of Scot. Nat. Hist. 1901/02.
- HEITZ, F. A.: *Salmo salar* L. Seine Parasitenfauna und seine Ernährung im Meer und im Süßwasser. Diss. Basel 1917. (Schweizerbarth, Stuttgart). 137 S.
- HENKING, H. (1): Die Lachsfrage im Ostseegebiet. Mit speziellen Berichten von A. C. JOHANSEN und I. A. SANDMAN. Rapp. Proc. Verb. Cons. Intern. Expl. Mer. 16. 1913.
- (2): Die Lachsfrage im Ostseegebiet. II. Tätigkeitsbericht. Ebenda 23. 1916.
- HENNEGUY, L.: Rapport préliminaire sur les modifications à rapporter à la réglementation de la pêche du Saumon, adressé en 1895 au Ministre de la Marine. Mém. de Poitou 2, III. 1901.
- HERBSTER, K.: Die Woogfischerei auf Salm und Lachs im Rhein, oberhalb Basel. Der Angelsport 1925.
- HESSLE, CHR.: Några iakttagelser rörande blanklaxen vid Gotland. Svensk. Fiskeritidskr. 1923.
- HILLAS, B.: Record of Salmon marking experiments in Ireland 1902—1905. Rep. of Fish. Ireland. Sc. Invest. 7. 1905.
- HIND, H. J.: The movements of Salmon in the Sea. Forest and Stream 14. 1880.
- HOEK, P. P. C. (1): De zalm op onze rivieren. Leiden 1891.
- (2): Sur la Truite de mer du Rhin. Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. (2) 3. 243—266. 1892.
- (3): Statistische und biologische Untersuchungen an den in den Niederlanden gefangenen Lachsen. Mitt. d. dtsh. Seefischerei-Ver. 1894.
- (4): Over den toestand waarin de zalm verkeert als hij de rivier begint op te stijgen. Verslagen d. Afdeeling Natuurkunde, Königl. Akad. d. Wiss., Amsterdam 3. 1894.
- (5): Über die Orte, an welchen Lachs und Hering sich ernähren. Medeel. ov. Visscherij 1899.
- (6): Neuere Lachs- und Maifischstudien. Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereen. (2) 6, 156—242. 1899.
- (7): Der Lachs im oberen Moselgebiet. Zeitschr. f. Fischerei 9. 1902.



- HOEK, P. P. C. (8): Over den groei van den Zalmen in de eerste levensjaren. Medeel. ov. Visscherij 1909.
- (9): Over den leeftijd van dem Zalm of te leiden mit der structur der schubben. Verslagen d. Afdeling Natuurkunde, Königl. Akad. d. Wiss., Amsterdam 18. 1909.
- (10): Propagation and protection of the Rhine-Salmon. 7. Internat. Fischerei-Kongr. Washington 1910.
- (11): De verbretering van den Zalm en den elftstand in onze rivieren. Medeel. ov. Visscherij 1922.
- HOEK, P. P. C. and TRYBOM, F.: Entwurf einer Beantwortung der von den Regierungen Dänemarks, Finnlands, Rußlands und Schwedens gestellten, sich auf die Lachsfischerei in der Ostsee beziehenden Fragen. Rapp. Proc. Verb. Cons. Intern. Expl. Mer. 7. 1907.
- HOLMBERG, H. J.: Inspektören för fiskerierne i Finland, H. J. HOLMBERGS under dåniga berättelse om sin verksamhet under år 1862, junte tvenne dertill hörande bilgor. Helsingfors 1863.
- HOLLAND, T.: Die Speitzken an der hinterpommerschen Küste. Dtsch. Fischerei-Zeitg. 1. 1878.
- HORSFALL: Letters on Salmon ladders. Field 1867.
- HUITFELDT-KAAS, H. (1): Vekst og aldersundersökkelser hos vore Ferskvands-salmonider. Beretn. Landbruksdep. 1911. 1913.
- (2): Studier over aldersforholde og veksttyper hos Norske Ferskvand-fisker. Oslo 1927.
- HUTTON, J. A. (1): Salmon scales and its practical utility. London: Sherratt and Hughes 1909.
- (2): Salmon scale examination at Manchester University. Salmon Trout Mag. 1911.
- (3): Reports on Wye-Salmon. Ebenda 1911—1924.
- (4): Mortality among Wye-Salmon after spawning. Ebenda 1922.
- (5): Salmon of the Aberdeenshire Dee. Ebenda 1923/24.
- (6): Salmon of the Derwent. Ebenda 1924.
- (7): Our Salmon fisheries and their development. Manchester Statist. Soc. 1920.
- (8): The life history of the Salmon. Univ. Press. Aberdeen 1924.
- JÄÄSKELÄINEN, V.: Om fiskerna och fisket i Ladoga. Finlands fiskerier. Helsingfors 1917.
- JENKINSON, J. W.: Growth, variability and correlation in young Trout. Biometrika 8. 1911.
- JOHANSEN, A.: Om Gudenaal-Laksens Vaekst. Dansk. Fisk. Tid. 1913.
- JOHANSEN, A. and LÖFTING, J. C.: Über den Gudenaal-Lachs, in: Tätigkeitsbericht von H. HENKING 1916.
- JOHNSTON, W.: The scales of Salmon. 23., 25., 26. Rep. Fish. Bd. Scotland 1905, 1907, 1908.
- JOLY DE SAILLY: La disparition du Saumon. Bull. de la soc. aquicult. 14. 1902.
- JONAS, H. C.: Taw and Torridge Salmon. Salmon Trout. Mag. 1922—1924.
- JORDAN, D. S.: (1) The Salmon and Salmon streams of Alaska. Pop. Sc. Monthly 64. 1903.
- (2): The parent stream theory of the return of the Salmon. Ebenda 1903.
- (3): Note on the Salmon and Trout of Japan. Ann. Zool. Japon. Tokyo 5 und Proc. of the U. S. Nat. Mus. 28. 1905.
- (4): The Red Salmon. A fish with an Instinkt for lake water. Nat. Hist. 19. 1919.

- JORDAN, D. S. and EVERMANN, B. W. (1): The fishes of North and Middle America. Bull. U. S. Nat. Mus. 47. 1896.
- (2): Preliminary report of the Alaska Salmon. U. S. Fish. Bur. Document Nr. 477. 1904.
- JORDAN, D. S. and GILBERT, C. H.: Observations on the Salmon of the Pacific. Americ. Naturalist 15. 1881
- JUDAY, C.: Notes on Lake Tahoe, its Trout and Trout-fishing. Bull. U. S. Bur. Fish. Document Nr. 615. 1906.
- KAWAIRSKY, F. F.: Die Lachse der Kaukasusländer. 1897.
- KEIL, W. M. (1): The domestication of landlocked Salmon breeders. Transact. of the Americ. Fish. Soc. 51. 1921.
- (2): The biological significance of the smolt period in certain Salmonids. Ebenda 52. 1922.
- KENDALL, W. C. (1): Fishes and fishing in Sunapee-Lake. Bull. U. S. Bur. Fish. Document Nr. 783. 1913.
- (2): What are Rainbow trout and Steelhead trout? Transact. of the Americ. Fish. Soc. 50. 1920.
- (3): Some previously unrecognized anatomical facts and their relation to fish cultural practises. Ebenda 50. 1920.
- KIOK: Wanderung und Fang der Fische im Unterlauf der Memel. Zeitschr. f. Fischerei 23. 1925.
- KITAHARA: Preliminary note on the Salmon and Trout of Japan. Annot. Zool. Japon. 5. 1906.
- KNOX, W.: On the food of certain gregarious fishes. Ann. and Mag. Nat. Hist. 16.
- KOEHLER: La migration du Saumon. Naturaliste 12.
- KRAUSS, F. VON: Ein Lachs (*Trutta salar* L.) aus dem Neckar bei Heilbronn. Jahresh. d. Ver. f. vaterl. Naturk. Württemberg 21. 1865.
- KULMATYCKI, W.: Über die Aufzucht der Lachse in den Teichen der Versuchsanstalt für Fischzucht in Wilczak bei Bromberg. Arch. Hydrob. Rybact. Polsk. 1. 1926. (Polnisch, mit deutscher Zusammenfassung.)
- KUNSTLER, J. (1): La reproduction du Saumon. Rev. scient. 43. 1889.
- (2): Recherches sur la reproduction du Saumon de la Dordogne. Cpt. rend. congr. internat. zool. Paris 1889.
- (3): Observations sur le Saumon de Norwège. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences 111. Paris 1890.
- LANDMARK, A. (1): Om de i Norge i de senon aar foretagne forsøg med merkning av Lax og Söörret. Beretn. Landtbruksstyr 1892.
- (2): Über die Wanderung und das Wachstum der Lachse. Dtsch. Fischerei-Zeitg. 1901.
- (3): Merkning av Laks. Norsk. Fisk. Tid. 1905.
- (4): Fiskeri-inspektörens indberetning om ferskvandfiskerierne for aar 1897—1910. Beretn. Landtbruksstyr. Kristiania 1911.
- LANMAN, C.: The Salmonidae of eastern Maine, New Brunswick and Nova Scotia, Rep. Comm. Fish and Fisheries for 1872—1873. II. Washington 1874.
- LATKIN, V. N.: Reisebericht über eine Reise an die Petschora in den Jahren 1840—1843. Sapiski Imp. Russk. Geograph. Obshtshestva 7. St. Petersburg 1853. (Russisch.)
- LEACH, G. C.: Rep. U. S. Fish Bur. Document Nr. 955. 1923 (im Referat zugänglich).
- LEGENDE: Recherches physico-chimiques sur l'eau de la côte à Concarneau. Bull. mus. Océan. Nr. 144. 1909.
- LEONHARDT, E. E. (1): Der Lachs. Fischerei-Zeitg. 8. 1905.
- (2): Zum Wachstum und zur Wanderung des Lachses. Ref. von CALDERWOOD aus Field. Fischerei-Zeitg. 9. 1906.

- LINDES, L.: Eine Endstation der Lachswanderung am Fuße des Tatragebirges. Österr.-ungar. Fischerei-Zeitg. 1880.
- LINSTOW, O. VON: Über die neue Lachsbrutanstalt bei Hameln und die Wanderzeit der Lachse. Zirkular d. dtsh. Fischerei-Ver. 1884.
- LOBERG, N.: Norges Fiskerier. Christiania 1864.
- LÖNNBERG, A. J. E. (1): Zur Biologie des Lachses (*Salmo salar* L.). Zool. Garten 37. 1896.
- (2): Bidrag till laxens biologi. Svensk. Fisk. Tid. 8. 1899.
- (3): Contribution to the ichthyology of the Caspian Sea. Bihang Kgl. Svensk. Vet. Akad. Handl. 26, Nr. 8. 1900.
- LUBECKI, F. E. und DIXON, B.: Sprawozdanie z drugiej kampanij Lososiowej w 1924. Arch. Hydrob. Rybact. Polsk. 1. 1924 (Ref. bei A. SELIGO 1925).
- LUNDBERG, R. (1): Meddelande rörande Sveriges Fiskerier. I. 1888. II. Stockholm 1883.
- (2): Om Svenska insjöfiskarnas utbredning. Medd. Landtbruksstyr. Stockholm 1899.
- LYMAN, T.: On the habit of the migratory fishes. Proc. of the Boston Soc. Nat. Hist. 11. 1868.
- MCINTOSH, W. C. (1): Notes on the food and parasites of the *Salmo salar* of the Tay. Journ. of the Linnean Soc. 7. London 1863.
- (2): Experiments on young Salmon. Brit. Assoc. Advanc. Sc. Dundee 1867.
- (3): Experiments on young Salmon. Quart. Journ. of Microscop. Science (N. S.) 8. 1868.
- (4): The Salmon, Perth. 1882.
- (5): General remarks on some points in the life-history of the Salmon, and a contrast of its oviposition with that of a few other types of teleosteans. Zoologist (4) 18. 1914.
- McKENNIE, M.: Obstructions to the ascent of fish in some of the rivers of Virginia. Rep. U. S. Fish. Comm. 1874.
- McMURRICH, J. P. (1): The life history of the Pacific Salmon. Transact. of the Canad. Inst. Toronto 9. 1911.
- (2): Salmon fisheries of British Columbia. 4. Ann. Rep. Comm. Conserv. Canada, Ottawa 1913.
- (3): On the life cycles of the Pacific coast Salmon belonging to the Genus *Oncorhynchus*, as revealed by their scale and otolith markings. Transact. of the Roy. Soc. of Canada (3) 6. 1913.
- (4): Some further observations on the life history of the Pacific Salmon as revealed by their scale markings. Ebenda (3) 7. 1914.
- MAHALANOBIS, S. C. (1): Microscopical observations on muscle fat of the Salmon. (Siehe PATON.) 18. Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland 1898.
- (2): Histological changes in the muscle-fat of Salmon. (Siehe PATON.) Journ. of Physiol. 22. 1898.
- MAJOR: Does the western Salmon (*Oncorhynchus quinnat*) die after spawning? Field 11. 1879.
- MALLOCH, P. D.: Life history and habits of the Salmon, Sea-Trout, Trout and other fresh water fish. London 1910.
- MALMGREN, A. J. (1): Till Laxens (*Salmo salar* L.) naturalhistoria. Tid. Fisk. Aquicult. 1. 1869.
- (2): Laxens (*Salmo salar* L.) vandringar i Oestersjön. Sporten und Bohuslänska Tidsk. und Bull. U. S. Fish. Comm. 4 und Nature 30. 1884.
- MARION and GUITEL: Dispersion du *Salmo quinnat* sur les côtes méditerranéennes du Sud-Ouest de la France. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences 110. Paris 1890.

- MASTERMAN, A. T.: Report on investigations upon the Salmon with special references to the age determination by study of scales. Fish. Invest. Bd. Agricult. London 1913.
- MAXWELL, H. E. (1): Salmon and Sea-Trout. London 1898.
- (2): The habits of Salmon. Ann. of Scot. Nat. Hist. 1901.
- MENZIES, W. J. M. (1): The infrequency of spawning in the Salmon. Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland 1912.
- (2): Scales of Salmon of the river Add. Ebenda 1912.
- (3): Scales of Salmon. Ebenda 1913.
- (4): Further notes on the percentage of previously spawned Salmon. Ebenda 1914.
- (5): Study of the Salmon of the Murray Firth. Ebenda 1914.
- (6): Salmon of the east coast of Sutherland. Ebenda 1915.
- (7): Notes on the Salmon of Thurso Bay. Ebenda 1920.
- (8): Salmon of the river Dee. Ebenda 1921.
- (9): Salmon of the river Spey. Ebenda 1921.
- (10): Salmon of the Don, Forth and Tweed. Ebenda 1921.
- (11): Summary of results of Salmon investigations in 1921. Ebenda 1921.
- (12): Salmon investigations in Scotland in 1922 und in 1923. Ebenda 1922/23.
- (13): The Salmon, its life story. London and Edinburgh 1926.
- (14): Salmon (*Salmo salar* L.) of the river Moisie (Eastern Canada). Proc. of the Roy. Soc. of Edinburgh 45. 1926.
- MENZIES, W. J. M. and MACFARLAND, P. R. C. (1): Salmon of the river Spey. Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland 1922. 1924.
- (2): Salmon of the River Dee. Ebenda 1924.
- METZGER, A.: Berichte über die Generalversammlungen des Westdeutschen Fischerei-Verbandes. Hannover 1896—1907.
- MEYER, H.: Die Ems als Lachsfluß. Allg. Fischerei-Zeitg. 31. 1906.
- MIESCHER-RUESCH, F. (1): Über die Veränderungen, welche im Körper des Rheinlaches vor sich gehen, während seines bis zu einem Jahre dauernden Aufenthaltes im Süßwasser. Verhandl. d. Schweiz. naturforsch. Ges., 61. Bern 1879.
- (2): Statistische und biologische Beiträge zur Kenntnis vom Leben des Rheinlaches im Süßwasser. Mitt. d. internat. Fischereiausstellung. Berlin 1880.
- MILNE, J.: Pacific Salmon, an attempt to evolve something of their history from examination of their scales. Proc. of the Zool. Soc. 11. 1913.
- MÖBIUS, K. und HEINCKE, F.: Die Fische der Ostsee. Berlin 1883. (Hier ältere Literaturangaben.)
- MOSER, J. F.: The Salmon and salmon fisheries of Alaska. Bull. U. S. Fish. Comm. 18. 1899.
- MOWAT, J.: Movements of Salmon. Forest and Stream 15. 1880.
- MÜHLEN, M. VON ZUR (1): Fischereiverhältnisse Estlands. Baltische Wochenschrift f. Landwirtschaft 1897/98.
- (2): Die Fischereiverhältnisse Livlands und Ösels. Ebenda 1900.
- MURISIER: Tuite de rivière, truite de lac et Truite de mer. Proc. verb. soc. Vaudoise Sc. nat. 1918.
- MURRAY, W.: Statistical evidence regarding the influence of artificial propagation upon the Salmon of the American rivers. Proc. of the Roy. So. of Edinburgh 24. 1903.
- NAVA Y CAVEDA, H.: Consideraciones sobre la pesca del Salmon en España y la legislación especial que debe regir dicha pesca. Anal. soc. Españ. hist. nat. 7. 1878.

- NETTLE, R.: The Salmon fisheries of the St. Lawrence and its tributaries. Montreal 1857.
- NEWBEGIN, M. J. (1): The pigments of the muscle and ovary of the Salmon and their exchanges. (Siehe PATON.) Rep. of Roy. Coll. Physic. 7 und 18. Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland 1900.
- (2): Further observations on the source of the pigment of Salmon muscle. Rep. of the Roy. Coll. Physic. Edinburgh 1900.
- NILSON, S.: Über die Lachsarten Schwedens. Arch. f. Naturgesch. 15. 1849.
- NIRSCHKE, H.: Statistik des Lachsfanges im Königreiche Sachsen. Zeitschr. f. Fischerei 1. 1893.
- NORDQUIST, O. F. (1): Handlingar rörande laxfisket i Torneå elf. Helsingfors 1894. 477 S.
- (2): Breflada, Laxensvandringar. Fisk. Tidsk. Finland 3. 1894.
- (3): Torneå Elfs Laxfiske. Ebenda 7, 8. 1898/99.
- (4): Das Aufsteigen der Lachse in die Flüsse Finnlands. Cpt. rend. congr. natur. med. du Nord. Helsingfors 1902 und Allg. Fischerei-Zeitg. 31. 1903.
- (5): Laxens upptigande i Finlands och Sveriges elfar. Fennia 22. 1906.
- (6): Die Längenmaße der in der südlichen Ostsee gefangenen Lachse. Rapp. Proc. Verb. Cons. Intern. Expl. Mer. 9. 1908.
- (7): Vattendragens överbyggande och fiskeriintressets tillvaratagande. Sver. Vattenkrafforen. Publ. Nr. 90. 1917.
- (8): Times of entering of the Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) in the rivers. Rapp. Proc. Verb. Cons. Intern. Expl. Mer. 33. 1924. 58 S.
- NORDQUIST, O. F. und ALM, G.: Uppfödning av Laxyngel. Medd. Kgl. Landbruksstyr. Nr. 268. Stockholm 1927.
- NORDQUIST, O. F., EKMAN, T. und SCHMIDT, C.: Undersökningar rörande Svenska laxförande vattendrag. Ebenda Nr. 163. 1911.
- NORRIS, T.: On the stocking of the Delaware with *Salmo salar*. Proc. of the Acad. of Natural Sciences of Philadelphia 1872.
- NÜSSLIN, O.: Neues vom Lachs. Verhandl. d. naturwiss. Ver. Karlsruhe 20. 1908.
- OLSEN, B.: Om Mörrums laxfiske. Akad. Avh. Lund 1871.
- OLIVIER, G. (1): Les Saumons. Rev. scient. Bourbon 11. 1898.
- (2): Les deux formes du Saumon. Ebenda 14. 1901.
- O'MALLEY, H.: Artificial propagation of the Salmons of the Pacific coast. Rep. of U. S. Fish. Comm. (1919), Document 879. 1919.
- O'MALLEY, H. and RICH, W. H.: Migration of adult Sockeye Salmon in Puget Sound and Fraser River. Ebenda (1918), Document 873. 1919.
- PATON, D. N. (1): The physiology of the Salmon in fresh water. Journ. of Physiol. 22. 1897.
- (2): Report of the investigations on the life history of the Salmon in fresh water. 18. Ann. Rep. of Fish. Bd. Scotland.
- (3): The phosphorous compounds of the muscle and genitalia of the Salmon and their exchange. Rep. of Roy. Coll. Physic. 7. 1900.
- (4): The fats and proteids stored in the muscle of Salmon considered as a source of muscular energy. Ebenda 1900.
- (5): The changes in the solids and water of muscles and genitalia in the Salmon in fresh water. Ebenda 1900.
- (6): October Salmon in the Sea. Proc. of the Roy. Soc. of Edinburgh 24. 1903.
- (7): Report on a kelt kept for a year in fresh water and found to be again ripe for spawning. 27. Ann. Rep. of Fish. Bd. Scotland 1908.

- PATON, D. N. and DUNLOP, J. C.: Changes in the weight and conditions of Salmon at different seasons in the estuaries and in the upper reaches of the river. Rep. of Roy. Coll. Physic. 7. 1900.
- PATON, D. N. and NEWBIGIN, M. J.: Further investigations on the life history of the Salmon in fresh water. Ebenda 7. 1900.
- PHILLIPS, W. J.: The Atlantic Salmon in New Zealand. Nature 114. 1924.
- PRENTISS, H. M.: Return of Salmon planted in Penobscot river. Bull. U. S. Fish. Comm. 1. 1882.
- PRINCE, E. E. (1): On the red color of the flesh in the Salmon and Trout. Transact. of the Americ. Fish. Soc. 46. 1916.
- (2): Why do Salmon ascend from the sea? Ebenda 49. 1920.
- QUAKERNAAT v. SPIJK: Einige Bemerkungen über unsere Lachsfischerei nach Anleitung der Übereinkunft de dato. Zirkular d. dtsh. Fischerei-Ver. Mannheim 1871.
- RASCH, H.: Om midlerne til at forbedre Norges Laxe og ferskvandfiskerier. Christiania 1857.
- REDEKE, H. C.: Über das Alter der in den Niederlanden gefangenen Lachse. Allg. Fischerei-Zeitg. 52. 1927.
- RICH, W. H.: Early history and seaward migration of Chinook Salmon in the Columbia and Sacramento Rivers. Bull. U. S. Bur. Fishs. 37. 1920.
- ROBERTSON, A. (1): Further proof of the parent stream theory. Transact. of the Americ. Fish. Soc. 51. 1921.
- (2): Some observations on the growth of young Sockeyes. Ebenda 51. 1921.
- ROSEN, N. (1): Om Havslaxöringen i övre Norrland. Medd. Kgl. Landtbruksstyr. Nr. 212. 1918.
- (2): Om laxens och laxfisket i Västerbottens län. Ebenda Nr. 214. 1918.
- (3): Undersökningar over Laxen och Laxfisket i Norrbotten län. Ebenda Nr. 208. 1918.
- ROULE, L. (1): I., II. Rapport à M. le Préfet du Finistère sur le dépeuplement en Saumons des cours d'eau du Département et sur les moyens de repeupler ces derniers. Journ. offic. 1911.
- (2): Remarques concernant la biologie du Saumon de l'Europe (*Salmo salar* L.). Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 72. 1912.
- (3): Contribution à l'étude de la biologie du Saumon. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences 156. Paris 1913.
- (4): Sur l'influence exercée par la fonction reproductrice sur les migrations des Saumons de printemps et d'été. Ebenda 157. 1913.
- (5): Sur les conditions biologiques de la migration démontrée du Saumon. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 76. Paris 1914.
- (6): Sur l'influence exercée sur la migration de montée du Saumon (*Salmo salar* L.) par la proportion d'oxygène dissous dans l'eau des fleuves. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences 158. Paris 1914.
- (7): Sur nouvelles recherches concernant les migrations de montée des Saumons. Ebenda 161. 1915.
- (8): Observations comparatives sur la proportion d'oxygène dissous dans l'eau d'un étang littoral et dans les eaux marines littorales et sur les conséquences quant à la biologie des espèces migratrices de poissons. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 79. Paris 1916.
- (9): Sur la migration de ponte de la Truite des lacs. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences 163. Paris 1916.
- (10): Sur l'état des Saumons reproducteurs pendant leur migration de ponte. Ebenda 167. 1918.

- ROULE, L. (11): Documents pour servir à l'histoire du Saumon dans les eaux douces de notre pays. Bull. mus. hist. nat. 1918—1920.
- (12): Etude sur le Saumon des eaux douces de la France. Paris 1920.
- RUSSEL, A.: The Salmon. Edinburgh 1864.
- RUTTER, C. M. (1): Studies in the natural history of the Sacramento Salmon. Pop. Sc. Monthly 61. 1902.
- (2): The Pacific Salmon. Country Life in America 4. 1903.
- (3): Natural history of the Quinnat Salmon. Bull. U. S. Fish. Comm. 22. 1904.
- SANDMAN, J.: Infangad markt Lax. Fisk. Tid. Finland 1906—1909.
- SCHECHEL, E.: Über den Lachs und die Meerforelle. Rocznik Nauk Rolniczych. Lenych. 14. 1925. (Polnisch, mit deutscher Zusammenfassung.)
- SCHOURING, L.: Beobachtungen über den Lachsfang und die Lachszucht am Oberrhein im Winter 1927/28. Badische Fischerzeitg. 5. 1928.
- SCHOURING, L. und GASCHOTT, O.: Das Verhalten des Darmes beim laichenden Lachs. Allg. Fisch. Zeitg. 1928.
- SCHIEBER, C.: Über den Weserlachs. Zirkular d. dtsh. Fischerei-Ver. 1872.
- SCHMIDT, P. I.: Die Fischerei-Industrie von Sachalin. Die Fische der östlichen Meere.
- SCHNEIDER, G.: Zur Beleuchtung der Lachsfrage. Baltische Wochenschr. f. Landwirtschaft 46. 1908.
- SCHUBART, A.: Zur Laichwanderung der Forelle. Kosmos 7. 1910.
- SCOFIELD, N. B.: Notes on an investigation of the movement and rate of growth of the Quinnat Salmon fry in the Sacramento River. 15th Bienn. Rep. California St. Bd. Fish. Comm. 1900.
- (2): A report on the planting of Quinnat Salmon fry in the shourt coastal streams of Marin Country, California. Ebenda 1900.
- SELIGO, A. (1): Beobachtungen über den Weichsellachs. Mitt. d. westpreuß. Fischerei-Ver. 6. 1894.
- (2): Der Weichsellachs. Ebenda 8. 1896.
- (3): Das Leben im Weichselstrom. Ebenda 32. 1920.
- (4): Neue Arbeiten über den Weichsellachs. Allg. Fischerei-Zeitg. 50. 1925.
- SHAW, J. (1): Account of experimental observations on the development and growth of Salmon fry. Transact. of the Roy. Soc. of Edinburgh 14. 1840.
- (2): On the growth and migration of the Sea-Trout of the Solway. Ebenda 15 und Ann. and Mag. Nat. Hist. 11. 1843.
- SHEA, A.: Newfoundland, its fisheries and general resources. London 1883.
- SIEBOLD, C. T. VON: Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Leipzig 1863. (Hier ältere Literatur.)
- SIMONOES, J. O.: Fiskeriinspektörensens in Aar . . . , Beretninger om Ferskvandfiskerierne. Christiania 1895/96.
- SMITT, F. A.: A history of Skandinavian fishes. Stockholm 1895.
- SMITH, H. N.: Salmon marking experiments on the Pacific coast. Americ. Fish Culturist 1. 1904.
- SÖRENSEN, J.: Om odling av lax och laxöring i fria vatten. Skr. S. Sver. Fiskfören 1918.
- SOLDATOW, V. K.: Untersuchung der Biologie der Lachsarten des Amur. St. Petersburg 1912. 223 S. (Russisch, hier siehe auch weitere russische Literatur, die zitiert und referiert wird.)
- STEINMANN, P. (1): Die Lachsfischerei im Hochrhein. Schweiz. Fischerei-Zeitg. 23. 1925.
- (2): Vom Schicksal der abgelaidchten Rheinlachse. Ebenda 23. 1925.

- STENBÄCK, J.: Om Laxens utbredning i Ijo elf. Fisk. Tid. Finland 7. 1898.
- STENDER, E.: Etwas vom Lachs. Wochenschr. Aquar. Terr. Kd. 9. 1912.
- STONE, L. (1): The Salmon fisheries of the Columbia river. Rep. U. S. Fish. Comm. 1878.
- (2): Do the spawning Salmon ascending the Sacramento river, all die without returning to the sea? Ebenda 6. 1880.
- (3): Mortality of McCloud river Salmon in 1881. Bull. U. S. Fish. Comm. 1. 1882.
- (4): The Quinnat or Californian Salmon, in GOODE, G. B. 1884.
- TOSH, J.: On the internal parasites of the Tweed Salmon. Ann. Mag. Nat. Hist. 16. 1905.
- TRAHERNE, J. P.: The habits of the Salmon. London 1889.
- TRYBOM, F. (1): Om huru ofta, eller med twilka meelantider leken brukar forsiggja hos laxen och en del andra fiskarter. Förhandl. vid Första Allmänna Svensk. Fisk. Konfer. Göteborg 1891. Stockholm 1892.
- (2): Fiskevard och fiskodling. Stockholm 1893.
- (3): Ichthyologische Beobachtungen auf den Laichplätzen der Lachse und Meerforellen im Unterlauf des Dalälv in Schweden. Svensk. Hydrogr. Biol. Komm. Skr. 1. 1905.
- (4): Bericht über die Anstalten zur Aufzucht des Lachses und der Meerforellen in den Flüssen der Ostsee. Publ. Circonst. Cons. Intern. Expl. Mer. Nr. 28. 1905.
- (5): Markieren von Lachsen im Ostseegebiet. Rapp. Proc. Verb. Cons. Intern. Expl. Mer. 9. 1908.
- (6): Undersökningar rörande Svenska Laxförande vattendrag. Medd. Kgl. Landtbruksstyr. Nr. 156. 1910.
- (7): Bericht über die Aufzucht, die Markierungen und den Fang von Lachsen und Meerforellen im Ostseegebiet während der Jahre 1904—1908. Rapp. Proc. Verb. Cons. Intern. Expl. Mer. 12 und 13. 1910/11.
- TRYBOM, F. und HOEK, P. P. C.: Über die Lachsarten und deren Wanderungen. Verhandl. d. internat. Fischerei-Kongr. Wien 1905.
- TRYBOM, F. und SMEDBERG, R.: Undersökningar rörande Svenska laxförande vattendrag. Medd. Kgl. Landtbruksstyr. Nr. 156. 1910.
- TSCHERNAWIN, V. V.: The nuptial changes of the skeleton of the Salmon Bur. Fisch. Petrograd 1919. (Russisch mit englischer Zusammenfassung.)
- TURNBULL, H.: The scales of Salmon. Field 1910.
- VACHER: De la migration du Saumon et de la Grande Truite de mer dans le bassin de la Seine. Bull. soc. centr. aquicult. 4. 1892.
- VARFAHOVSKI, N. (1): Angaben über die Fischfauna des Obi Tales. Ann. Mus. Zool. Acad. St. Petersburg 1899. (Russisch.)
- (2): Die Fischerei im Mittellauf der Petchora. St. Petersburg 1900. (Russisch.)
- (3): Die Fischerei im Regierungsbezirk Archangelsk. St. Petersburg 1902. (Russisch.)
- VINCIQUERRA: *Oncorhynchus chouicha* WALB. nel' Italia. Boll. d. soc. Rom. stud. zool. 5. 1893.
- VIOLETTE, A.: La question du Saumon. Bull. de la soc. centr. aquicult. 1912.
- VIRCHOW, R. und HENSEN, V.: Über die Markierung von Lachsen. Zirkular d. dtsh. Fischerei-Ver. 1872.
- WARD, H. B. (1): The leaping of the Pacific Salmon. Science 31. 1910.
- (2): The factors which control the leaping of the Pacific Salmon. Ebenda 1910.
- (3): Notes on the leaping of the Pacific Salmon. Transact. of the Americ. Fish. Soc. 1910.



- WARD, H. B. (4): Some points in the migration of Pacific Salmon as shown by its parasites. Ebenda 1908.
- (5): Internal Parasites of the Sebago Salmon. Bull. U. S. Bur. Fish. **28**. 1908.
- (6): Some features in the migration of the Sockeye Salmon and their practical significance. Transact. of the Americ. Fish. Soc. 1920.
- (7): The influence of a power dam modifying conditions affecting the migration of the salmon. Proc. of the Nat. Acad. of Sciences (U. S. A.) **13**. 1927.
- WENGEN, VON DER: Die Lachsfischerei des Emsgebietes. Zirkular d. dtsh. Fischerei-Ver. 1884.
- WIDEGREN, H.: Bitrag til kannedomen om sveriges Salmonider. Öfv. Svensk. Vet. Akad. Förhandl. 1862.
- WILLIS, W. A.: The Hampshire Avon. Salmon Trout Mag. 1921.
- WOLLBAEK, A.: Om Mörrums och Ätraarnas Laxfiske. Medd. Kgl. Landtbruksstyr. Nr. 94. 1904.
- YARREL: British fishes. London 1841.
- ZSCHOKKE, F. (1): Die Parasitenfauna von *Trutta salar* L. Zentralbl. f. Bakteriol., Parasitenk. u. Infektionskrankh. **10**. 1901.
- (2): Der Lachs und seine Wanderungen. Stuttgart 1905. 32 S.

## Coregoniden.

- ARWIDSSON, J.: Om siklofisket med vinternot i haparanda skägard. Svensk. Fisk. Tidskr. **21**. 1912.
- BAYERSDÖRFFER, K. und SCHEFFELT, E.: Der Blaufelchenfang von 1922. Allg. Fischerei-Zeitg. **48**. 1923.
- BENECKE, B.: Das Laichen der Kleinen Maräne und die Gewinnung ihres Laiches. Ber. d. Fischerei-Ver. Prov. Ost-Westpreußen 1882/83.
- EGLIT, P. J.: Über den Fang von *Coregonus maraena* und *Coregonus albula* im fiskalischen See Wigry in den letzten 12 Jahren. Wiestnik Rybopromyschleunosti **27**. 1912.
- HUITFELD-KAAS, H.: Mjösens fisker og fiskerier. Kgl. Norsk. Vidensk. Selsk. Skrift. N. R. **2** (1916) 1917.
- JÄRVI, T. H. (1): Die Kleine Maräne (*Coregonus albula* L.) im Keitelsee. Ann. Acad. Sc. Fennica, Ser. A. **14**. 1920.
- (2): (Die Kleine Maräne (*Coregonus albula* L.) im Nilakka und Pielavesi. Ebenda **21**. 1926.
- JORDAN, D. S. and EVERMANN, B. W.: A review of the salmonoid fishes of the Great Lakes, with notes on the Whitefishes of other regions. Bull. U. S. Bur. Fish. **31** (1909). 1911.
- KRINNER, A.: Mageninhaltsuntersuchungen an Fischen aus dem Kochel- und Walchensee. Arch. f. Hydrobiol. 1922.
- KULMATYCKI, W. J.: Studien an Coregonen Polens. Arch. d'Hydrobiol. Ichthyol. **1**, **2**. 1926/27.
- NORDQUIST, O.: Om mujkan och mujkfisket i Vitsaari socken. Fisk. Tidskr. Finland **6**. 1897.
- OTTERSTRÖM, C. v.: Heltling (*Coregonus albula* L.) og Helt (*Coregonus lavaretus*) i Danmark. Undersögl. Forske van des Fiskeriforhold **2**. 1922.
- SCHEFFELT, E.: Die Fischereiverhältnisse im Bodensee. Schriften f. Süßwasser- u. Meeresk. **2**. 1926.
- SCHEFFELT, E. und KOPFMÜLLER, A.: Blaufelchenlaich und klimatische Faktoren. Schriften d. Ver. f. Geschichte d. Bodensees **53**. 1925.

- SCHIEFFELT, E. und SCHWEIZER, W.: Fische und Fischerei im Bodensee. Stuttgart 1926.
- SCHILLINGER, A.: Über den Kilch des Bodensees und seine Beziehungen zum Blaufelchen. Allg. Fischerei-Zeitg. 1897.
- SCHNEIDER, G. (1): Vörläufige Mitteilung über den Beginn der Erforschung des Birzjerw-Sees im Sommer 1911. Jahrb. Abt. K. Russ. Ges. f. Fischzucht u. Fischfang in Est-, Liv- u. Kurland 4. 1912.
- (2): Zur Lebensweise der Zwergmaräne (*Coregonus albula*). Allg. Fischerei-Zeitg. 1923.
- SELIGO, A. (1): Das Wachstum der Kleinen Maräne. Hydrobiologische Untersuchungen. Mitt. d. westpreuß. Fischerei-Ver. 20. 1908.
- (2): Die Salmoniden in den Seen. Ebenda 24. 1912.
- SEIDLITZ, G.: Die Fische der Ostseeprovinzen. Fauna baltica 1877.
- THIENEMANN, A.: Über die Edelmaränen (*Coregonus lavaretus forma generosus* PETERS) und die von ihr bewohnten Seen. Arch. f. Hydrobiol. 19. 1928. (Hier ein ausgedehntes Literaturverzeichnis.)
- WAGLER, E.: Der Blaufelchen des Bodensees, *Coregonus wartmanni* BLOCH. Versuch einer Monographie. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrog. 18, 129—230. 1927. (Hier Literaturnachweis sämtlicher früherer Arbeiten.)
- WASMUND, E.: Bemerkungen zur Felchenlaichperiode 1926 am bayrischen Bodenseeufer. Schweiz. Fisch.-Zeitg. 1927.
- WILLER, A. (1): Zur Biologie der Kleinen Maräne. Fischerei-Zeitg. 25. 1922.
- (2): Beiträge zur Kenntnis der Kleinen Maräne in Ostpreußen. I. u. II. Mitt. d. Fischerei-Ver. d. Prov. Brandenburg, Ostpreußen u. Pommern 14 u. 15. 1922/23.
- (3): Zur Lebensweise der Kleinen Maräne (*Coregonus albula* L.). Allg. Fischerei-Zeitg. 1923.
- (4): Welche Seen sollen wir mit der Kleinen Maräne bewirtschaften? Mitt. d. Fischerei-Ver. d. Prov. Brandenburg, Ostpreußen, Pommern u. d. Grenzmark 16. 1924.
- (5): Biologische Beobachtungen an der Kleinen Maräne (*Coregonus albula* L.). Fischerei-Zeitg. 27. 1924.
- (6): Die Verbreitung von *Coregonus albula* und die Frage der Seetypen in Ostpreußen. Verhandl. d. internat. Ver. f. theoret. u. angew. Limnologie 2. 1924.
- (7): Fischereiwirtschaftliche Untersuchungen über die Kleine Maräne (*Coregonus albula* L.) im Mauerseegebiet. Widmungsschr. f. M. BRAUN. Beitr. a. d. Tierk. 1924.
- (8): Die Kleine Maräne (*Coregonus albula* L.) in Ostpreußen. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 12, 248—265. 1925.
- (9): Das Laichgeschäft der Kleinen Maräne in Ostpreußen. Ebenda 1926. S. 313—332.

#### Osmerus und Mallotus.

- ALM, G.: Undersökningar rörande Hjälmarens Naturförhallanden och Fiske. Medd. Kgl. Landtbruksstyr. Nr. 204. 1917.
- AMEMIYA, J.: Effect of salinity on the development of the egg of land locked salmonoid fishes, *Hypomesus* and *Salanx*. Suisan Gakkei Nr. 3. 1921. S. 182—183.
- CREASER, C. W.: The establishment of the Atlantic smelt in the upper waters of the Great Lakes. Pap. Mich. Acad. Sc. 5. 1925.
- CUNNINGHAM, J. T.: On the mode of attachment of the ovum of *Osmerus eperlanus*. Proc. of the Zool. Soc. of London 1886. S. 292—95.

- EHRENBAUM, E.: Beiträge zur Naturgeschichte einiger Elbfische. Wiss. Meeresunters., Abt. Helgoland (N. F.) 1 und Mitt. d. dtsch. Seefischerei-Ver., Beilage Nr. 10. 1894. (Hier siehe auch Literatur vor 1894.)
- HEYNEMANN, B.: Die Naturgeschichte einiger Fischarten in verschiedenem Alter. Arb. a. d. Fischzucht Nikolsk, Nr. 6. St. Petersburg 1902. (Russisch, ref. bei NORDQUIST.)
- HUITFELDT-KAAS, H. (1): Einwanderung und Verbreitung der Fische in Norwegen. Arch. f. Hydrobiol. 14. 1923.
- (2): Mjøsens fisker og fiskerier. Kgl. Norske videnskab. selsk. Skrift. N. R. 2. 1916. 1917.
- KENDALL, W. C.: Fishes and fishing in Sunapee Lake. U. S. Bur. Fish. Document Nr. 783. 1913.
- KIÖK: Wanderung und Fang der Fische im Unterlauf der Memel. Zeitschr. f. Fischerei 23. 1925.
- KUTSCHIN, J.: Beobachtungen über das Leben des Stintes im Ilmensee. Arb. a. d. Fischzucht Nikolsk, Nr. 7. St. Petersburg 1903. (Russisch, ref. bei NORDQUIST.)
- LEVANDER, K. M.: Beobachtungen über die Nahrung und die Parasiten der Fische des finnischen Meerbusens. Finnländ. hydrograph.-biol. Unters. Nr. 5. Helsingfors 1909.
- LILLJEBORG: Sveriges och Norges Fiskar. 2. Uppsala 1891.
- NORDQUIST, O. (1): Some biological reasons for the present distribution of fresh-water-fish in Finland. Fennia 20, Nr. 8. 1903.
- (2): Zur Biologie des Stintes (*Osmerus eperlanus* L.). Acta Soc. Fauna Flora Fennica 33. 1910. 21 S.
- SANDMAN, J. A. (1): Om hos fisket vintertid i Säkkijärvi och kringliggande trakter. Fisk. Tidskr. Finland 3. 1894.
- (2): Die Ostseefischerei in ihrer jetzigen Lage. IV. Übersicht der Seefischerei Finnlands. Publ. Circonst. Cons. Intern. Expl. Mer. Nr. 13. 1906.
- SCHNEIDER, G.: Ichthyologische Beiträge I und II. Acta Soc. Fauna Flora Fennica 20, Nr. 1; 21, Nr. 1. 1898/99.
- SELIGO, A.: Der Stint in den Landseen. Mitt. d. westpreuß. Fischerei-Ver. 25. 1913.
- WILLER, A.: Untersuchungen über den Stint (*Osmerus eperlanus* L.) in Ostpreußen. Zeitschr. f. Fischerei 24. 531—558. 1926.

# Vergleichende Pathologie der Geschwülste.

Von **K. WINKLER**, Breslau.

Mit 15 Abbildungen.

## Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Vorkommen und Besonderheiten der tierischen Geschwülste . . . . .	692
A. Bindegewebsgeschwülste . . . . .	694
1. Reife Geschwülste der Bindegewebe . . . . .	695
a) Fibrome . . . . .	695
b) Myxoblastome . . . . .	697
c) Elastome . . . . .	698
d) Lipoblastome . . . . .	698
e) Chondrome . . . . .	699
f) Osteome . . . . .	703
g) Gewächse des muskelbildenden Gewebes . . . . .	705
h) Geschwülste des Gefäßgewebes . . . . .	705
Hämangiome 709. — Lymphangiome 710.	
i) Endo- und Peritheliome . . . . .	711
k) Geschwülste des Nervengewebes . . . . .	711
Gliome 712. — Neurome 713.	
2. Unreife Geschwülste der Bindegewebe . . . . .	713
B. Epitheliale Geschwülste . . . . .	720
1. Reife epitheliale Geschwülste . . . . .	721
a) Epithelioma papillare (Papillome) . . . . .	721
b) Adenome . . . . .	723
2. Unreife epitheliale Geschwülste . . . . .	728
C. Melanoblastome . . . . .	735
D. Teratome . . . . .	736
II. Experimentelle Geschwulsterzeugung . . . . .	740
a) Geschwulsterzeugung durch chemische Reize (Teercrebs) . . . . .	740
b) Geschwulsterzeugung durch Transplantation . . . . .	756
c) Geschwulstbildung durch Parasiten . . . . .	766
d) Beeinflussung der Geschwulstbildung durch verschiedene Faktoren . . . . .	770
e) Biologie der Geschwulstzellen . . . . .	773
Literatur . . . . .	776

## I. Vorkommen und Besonderheiten der tierischen Geschwülste.

Geschwülste sind bei allen Klassen der Wirbeltiere, mit Ausnahme der niedersten (Akranier und Cyclostomen), angetroffen worden, am häufigsten bei Säugetieren, Vögeln und Fischen, selten bei Reptilien und Am-

phibien. Bei den Haustieren finden sich auch die meisten der beim Menschen vorkommenden Geschwulstarten vertreten. Im Verhältnis zu Menschen sind Karzinome des Verdauungstraktus (besonders des Schlundes, Magens, Darmes), sowie des Uterus und auch der Mamma bei Pferden, Rindern und Schweinen sehr selten (R. HARTL). Schon eine allgemeine Betrachtung lehrt sonach, daß bei den verschiedensten Klassen der Wirbeltiere gut- und bösartige Blastome beobachtet sind. Zwischen dem Menschen und den höheren Wirbeltieren bestehen bezüglich des Auftretens von Geschwülsten eine Reihe von Übereinstimmungen, manche Tierarten sind besonders häufig Träger von Tumoren (auch malignen Formen), wie Maus, Ratte, Hund, Katze, Pferd, Rind, bei den Vögeln die Hühner (BORST). Die bei Menschen gemachten Erfahrungen, daß die Sarkome mehr das jugendliche Alter, die Karzinome mehr die späteren Lebensjahre bevorzugen, haben auch für die Tiere Gültigkeit (BASHFORD, BORST). Dagegen sehen wir, daß gerade beim Krebs die für den Menschen als Prädilektionsstelle geltenden Körperteile (z. B. Uterus, Magen, Lippen) bei den Tieren nur selten von derartigen Neubildungen ergriffen werden, daß auf der anderen Seite die Milchdrüse des Hundes bezüglich des Karzinoms sich völlig analog der Mamma des Menschen verhält (JOST und KOCH).

Manche Tiere zeigen auch noch eine gewisse Prädisposition für bestimmte Geschwulstformen; wie CASPER nachwies, sind Sarkome relativ häufig bei Schweinen, Karzinome bei Hunden, Sarkome bei Pferden, die auch recht oft an Melanosarkom erkranken; während die Mäuse besondere Neigung zu den epithelialen Blastomen besitzen (EHRlich), ist dies bei Ratten für die Sarkome der Fall. Krebsbildungen werden zahlreich unter den Carni- und Herbivoren angetroffen.

Die Vergleiche zwischen Menschen- und Tiergeschwülsten sind dadurch eingeschränkt, daß eine große Reihe unserer Haustiere — die weit aus die Hauptmenge des Beobachtungsmaterials liefern — schon in frühen Altersstufen geschlachtet werden. Wir treffen die meisten Neoplasmen bei solchen Tierarten, die am längsten und besten beobachtet, sowie die längste Zeit am Leben erhalten werden, wie Hund, Rind, Pferd im Gegensatz zu Huhn, Katze usw. Bei einem Vergleiche der Lebensalter von Mensch und Tieren ergibt sich, daß zwischen der Dauer des jugendlichen Alters, als dessen endlichen Abschluß wir die Vollendung des definitiven Gebisses ansehen, und dem jeweilig höchst erreichbaren Lebensalter der verschiedenen Spezies, kein konstantes Verhältnis besteht; so verhalten sich beide Perioden beim Menschen wie 1:5, dagegen beim Hunde (der bezüglich der Beziehungen von Zahnwechsel und Geschlechtsreife dem Menschen analoge Zahlen aufweist), wie 1:33. Diese Verschiedenheiten in den Altersperioden beim Mensch und Tier spielen auch bei der Frequenz der Geschwülste eine nicht unwesentliche Rolle. Wir sehen, daß bestimmte Tumorarten bei Mensch und Tier in gleicher

Weise auftreten, daß andere dagegen beim Menschen häufig, bei den Tieren oder einzelnen Klassen selten vorkommen, ferner auch die Lokalisation der Blastome im tierischen Organismus nicht immer übereinstimmt mit deren Sitz im menschlichen Körper. Unter Berücksichtigung dieser und noch weiterer Verschiedenheiten, die zwischen Geschwülsten von Menschen und Tieren festgestellt sind, hat TEUTSCHLÄNDER die Tiergeschwülste eingeteilt in gewöhnliche und besondere Gewächse; zur ersten Gruppe gehören die bei Menschen und Tieren häufig beobachteten Geschwülste, zur zweiten Gattung jene Neubildungen die den humanen Blastomen gegenüber Eigentümlichkeiten besitzen, und zwar in ätiologischer, histologischer und biologischer Hinsicht („ätiologisch oder klinisch biologisch besondere Geschwülste“, ferner „histogenetisch besondere“ oder „typische Organgeschwülste“, sowie schließlich „histologisch und biologisch besondere Geschwülste“). Die hierzu gehörenden Formen werden weiter unten an entsprechender Stelle erwähnt. Der folgenden Abhandlung soll die jetzt allgemein geltende Einteilung der Gewächse zugrunde gelegt werden, wie sie auf den Grundlagen ihrer Histogenese von BORST aufgestellt worden ist, indem die Klassifizierung der Blastome nach ihren Muttergeweben geschieht, mit Unterscheidung von reifen (typischen, homoio-homologen) und unreifen (heterotypischen, heterologen) und gemischten — aus verschiedenen Bindsesubstanzen und Epithelgeweben zusammengesetzten — Geschwülsten (Teratoide oder Teratome). Im Anschluß an die spontan auftretenden Blastome wird eine Übersicht über die für die vergleichende Onkologie besonders wichtigen artefiziellen Neoplasmen folgen.

Hierbei sind in der Hauptsache die Geschwülste unserer Haustiere zu berücksichtigen und die in Zoologischen Gärten der Beobachtung zugänglichen wilden Tiere. Unter diesen zeigen (nach Untersuchungen des Zoologischen Laboratoriums zu Philadelphia) etwa 24 Arten von Säugetieren und Vögeln Blastome, und zwar weniger die Affen, häufiger die Nage- und Beuteltiere, Fleischfresser und Papageien, während die niederen Tiere in größerer Menge Gewächse innerer Organe (Tumoren ektodermaler Herkunft seltener wie solche meso- und entodermalen Ursprungs) darbieten. Die wilden Säugetiere erkranken öfter an Neoplasmen wie die Vögel, wobei namentlich Leber, Uterus, Thyreoidea und Mamma befallen sind, ferner männlich-Individuen die Mehrzahl bilden. Die Gewächse der wilden Vögel bevorzugt die Harn- und Geschlechtsorgane, die Papageien sind häufiger wie alle anderen Vogelarten als Geschwulstträger erkannt worden (ZIEGLER).

### A. Bindsesubstanzgeschwülste.

In diesem Abschnitte sollen zunächst die Gewächse behandelt werden die ihren Ausgang nehmen von dem fibrillären Bindegewebe, dem Schleim- und Fettgewebe, sowie dem Knorpel- und Knochengewebe die als „Bindsesubstanzgeschwülste“ im engeren Sinne bezeichnet zu werden pflegen (BORST, 4). Darauf folgen die Blastome der Gefäße, des blut- und pigmentbildenden, schließlich jene des Muskel- und Nervengewebes

die als „reife“ (homologe, homoiotypische) und als „unreife“ (heterologe, heterotypische) Formen auftreten.

Zu den reifen Neoplasmen rechnen wir demnach die Fibrome, Myxome, Lipome, Chondrome und Osteome, ferner die Angiome, Lymphome, Myelome, die Melanome, Myome, Neurome.

## I. Reife Geschwülste der Binde-substanzen.

### a) Fibrome (Fi.)

Die Neubildung besteht aus Fibroblasten mit mehr oder weniger stark entwickelter Zwischensubstanz die aus feinen Fasern sich zusammensetzt, sie kann deshalb auch als „Fibroblastastom“ bezeichnet werden. Je nach der größeren oder geringeren Menge dieser Zwischensubstanz und der sie begleitenden Blutgefäße lassen sich harte und weiche Fibrome (Fibroma durum und Fibroma molle) unterscheiden. Beide Formen sind beim Menschen wie den Tieren sehr verbreitet.

Sie kommen bei den Säugern meistens in dem Unterhautgewebe, bei den Vögeln dagegen am häufigsten in der Bauchhöhle vor, zuweilen in großer Menge, so daß der Prozeß als „Fibromatosis“ bezeichnet werden kann. Bei einigen Haustieren gibt es Prädilektionsstellen für die Fibroblastome; so werden von W. FREI (3) genannt beim Pferde die Vorbrust (harte Fi.), beim Rinde der Triel und das Schweifende, beim Hunde der Ellenbogen. (harte Fi.).

Von Bedeutung ist bei *Tieren* das Vorkommen der Fibrome am *Herzen*, wo sie, vom sub- und endokardialen Bindegewebe ausgehend, besonders bei *Rindern*, die häufigsten Gewächse darstellen (KIRK 1); sie finden sich auch bei Pferden im Gegensatz zum Menschen, der nur in selteneren Fällen solche Tumoren am Herzen darbietet. Sie treten am Perikard und dem Myokard auf, zum Teil auch gestielt in den Herzbeutel oder die Herzhöhlen hineinhängend. KAUFMANN beobachtete einen gestielten fibrösen Polypen an der Hinterwand des Perikards, der fingerartig verzweigt, drei Lappen hatte (einer von der Größe eines Apfels vorn an der Umschlagfalte gelegen).

Bei Tieren erreichen solche Gebilde oft beträchtliche Größe, so daß sie den Herzbeutel oder die Herzhöhlen zum größten Teile erfüllen.

Die weiteren Beziehungen zwischen den Fibromen beim Menschen und den Tieren sind in der nachstehenden Tabelle zusammengestellt:

Bei S. finden sich, wie beim M., häufiger Fi. der Mamma verschiedener Art, die solitär oder multipel, inter- und intrakanalikulär auftreten, öfters bedeutende Größe erreichen, auch in Verbindung mit Adenomen vorkommen. Beim M. treten sie auch neben Karzinomen auf oder mitten in diese eingeschlossen (KAUFMANN 1). Wenn auch bei Tieren diese Kombinationen nicht genauer beschrieben sind, so kommen hier auch (besonders bei Hunden) Anklänge an solche Mischgewächse vor, wie Verfasser sich überzeugen konnte; ebenso trifft man Umwandlung des Fibromgewebes in Sarkom, oder des Adenomanteiles in Karzinom! Die Blastome sind hier sehr oft „Mischgeschwülste“; neben typischen homologen Wucherungen des Bindegewebes erscheinen auch Beimengungen, die diesen Typus stören (KIRK 1). Besonders ist dies zu sehen bei älteren Hündinnen. FRESE führt diese Veränderungen darauf zurück, daß infolge des Ausfalles der inneren Sekretion des Genitalorgans eine Ungleichheit eintritt im Proliferationsvermögen der Organe, ferner daß

Tabelle I. Fibrome (Fi.).

Organ	Mensch (M.), Säugetiere (S.), Pferd (Pf.), Rind (Rd.), Hund (Hd.), Vögel (V.), Huhn (H.)
1. Herz	Selten, bei S. dagegen öfters (Rd., Pf.), im Peri- und Myokard. Endokardial gestielt, sehr groß, kongenital (ödema- und myxomatös). JOEST, BRIE, W. FREI, BECK. Gestielte Polypen: „Fi.-Myx. pendulans“.
2. Gefäße	Nur bei M. bekannt. LANGENBECK.
3. Mund, Rachen	M. Gaumen, Tonsillen. S. Zunge, Lippe, Zahnfleisch. KAUFMANN, ROLOFF, PETIT, WIESNER, KITT, LOTTERMOSER. S. „periodontale Fi.“ Pf.: Epulis.
4. Ösophagus	Bei M. und S. gestielte Fi. (papillär), Fi. polyposum und Fi. molle. KAUFMANN, KITT, JOEST. THORLYRUSEN: Fi. molle und Fi. durum.
5. Magen	Bei M. und S. submukös und serös, reine Fi., Myxo- und Neuro-Fi. Im Vormagen (S.) selten. JOEST.
6. Darm	Bei M. und S. selten, nur im Rektum (Polypen), bei Vögeln subserös. Reste von Dotterkugeln (EHRENPREIS und MICHAELIS).
7. Nase	Bei S. im Gegensatz zu M. selten, ebenso in Luftröhre und Kehlkopf (polypöse Fi.), Fi. molle bei Pf. 0,017 vH, auch am Stimmband und bei Rd.
8. Lunge	Selten bei M. und S., an der Pleura. Multiple Fi. (Pf.). JOEST.
9. Mamma	M. und S.: Häufig solitär und multipel, intra- und interkanalikulär, auch Mischformen mit Ca., Sa., Ad., besonders bei Hd. KITT, FREESE. Bei alten Rd. häufig (LUBARSCH), ferner Pf., Rd. Bei Pf. bis 12 kg schwer! Ad. und Fi.-Sa. Fi. auch bei Schw.
10. Ovarium	Seltener als epith. Tu. bei M. und S. H. FREI, BUCHHOLZ. Fi. cyst. dpl. SEUBERT.
11. Uterus	Im Gegensatz zu M. bei S. sehr wenig: Rd. und Pf. Bei Pf. 2: 5000. FUCHS.
12. Vagina	Im Gegensatz zu M. bei S. sehr häufig (Konzeptions- und Geburtshindernis (Pyometra, Hydronephrose). Submuköse Fi. Pf., Rd., Hd. CASPER.
13. Tube	Bei M. auch mit Ad. und My. gemischt. Multipl. zirkulär. Fi. Uteri. PEREZ.
14. Hoden	M. und S. selten: Pf., H., Esel. GALLI.
15. Penis	Multipel bei Pf. LLOYD.
16. Niere	M. häufig, „Hamartome“. ALBRECHT.
17. Harnblase	Bei Rd., Pf., H., solitär und multipel.
18. Harnröhre	M. gestielt: Polypen.
19. Haut	M. und S. sehr verbreitet, flach, gestielt, glatt, gelappt, solitär und multipel: Rd., Hd., Pf., H. Pf.: Fi. dur. und molle an Euter und Schweif.



Tabelle 1 (Fortsetzung).

Organ	Mensch (M.), Säugetiere (S.), Pferd (Pf.), Rind (Rd.), Hund (Hd.), Vögel (V.), Huhn (H.)
20. Meningen	Bei S. seltener als bei M.! (Fi. psammos. und vascul.).
21. Hirn, Rückenmark	Bei Tieren sehr selten, nur Fi. Plexus chorioid.
22. Nerven	Bei S. häufig! intrakranielle und periphere Nerven-Fi. mit glösen und neuroglösen Elementen. Reine Fi., „Rankenneurome“ wie bei M., doch bei S. mit riesigen Dimensionen (Abb. 1 und 2).

embryonale Keimversprengungen hierbei mitwirken: abgekapselte Zelleinlagerungen in dem Tumor und Auftreten epidermoidaler Elemente in der Tiefe. Es finden sich bei den Haustieren die verschiedenen Formen der Fibrome in ihren Beziehungen zum Kanalsystem wie beim Menschen, desgleichen die Myxo- und Adenofibrome als Gewächse von beträchtlicher Größe.

Die Muskulatur zeigt bei M. und S. Bildung von Fi., die aus dem Bindegewebe der Muskeln wie der Faszie herkommen (bei M. besonders in der geraden *Bauchmuskulatur*), bei S. in der *Kaumuskulatur* (Masseter). Bei *Fischen* werden sie seltener gefunden als reine Fi. (linke Bauchwand der Brachsen), als Lipo-Fi. (in der Muskulatur, Hecht), als Myxolipom am Kopfe (Flunder), in der Haut „Narbenkeloid“ (Forelle), schließlich Fi. der Bauchhöhle (vom dorsalen Bindegewebe abstammend) mit den Därmen verwachsen (PLEHN 4, WINOKUROFF, SCHMEY 3).

#### b) Myxoblastome,

d. h. nur aus *Schleimgewebe* und Gefäßen bestehende Gewächse, sind nicht sehr häufig.

Wir sehen sie beim Menschen namentlich im subkutanen Gewebe (besonders der Nabelgegend), in der Subserosa (vornehmlich des Mesenteriums), im submukösen Bindegewebe (z. B. Harnblase, auch multipel), am Periost, Knochenmark, der Mamma (Myxoadenom), an den peripheren Nerven (multiple, auch Rankenmyxome) (BORST 1). Außerdem trifft man derartige Blastome in der Nase, dem Larynx, an den Herzklappen (und zwar an den Semilunarklappen ventrikelwärts, an den Segelklappen atrialwärts gelagert, BERGSTRAND) am Endokard. Allerdings werden auch hier manche Fälle von ödematösen Fibromen oder „Herzthromben“ zu den Myxomen gezählt. Dies gilt auch für die Herzmyxome der Tiere (namentlich die weichen Fibrome können mit Myxomen verwechselt werden). Solche myxomatöse oder gelatinöse Fibrome werden recht häufig am Myokard der Rinder beobachtet, meist subseröse Blastome, auch intramuskulär bei sehr jungen Tieren (4 Wochen alten Kälbern), in die Höhlen vorragende Tumoren („Fibromyxoma pendulum“ oder „planum“ an den Öffnungen der Atrioventrikulärklappen, den Klappenoberflächen, Sehnenfäden und Trabekeln, fleck- oder gruppenweise, z. T. nur aus Granulationsmassen bestehend (KITT 1, ACKERKNECHT 1, 2).

Dagegen sind in der *Mamma* die Myxome beim *Tiere* — im Gegensatz zum Menschen — äußerst selten, kaum sicher festgestellt (W. FREI 2). Bei Hunden werden mitunter Myxome des Euters erwähnt, doch ist nicht immer ausgeschlossen, daß hier ödematös oder myxomatös veränderte Fibrome, „Adenomyxome“, vorliegen. Dagegen sind — ähnlich wie beim Menschen —

die Nasenhöhlen der Pferde und Rinder der Sitz von Myxomen bzw. Fibromyxomen. Ferner werden diese Blastome in der Speiseröhre, sowie im Darm gefunden bei Pferden (bis zum Gewicht von 25 kg), mit Verlegung der Lichtung (Umfang der Geschwulst bis 75:45 cm, REICHENBACH). Auch gestielt als „Darmpolypen“, und im Rektum in Form des Myxofibroms, sogar schon beim Fohlen (FRÖHNER 3, TRUELSEN). REICHENBACH sah im Grimmdarme des Pferdes ein 25 kg schweres Myxom, das 50 cm Länge aufwies.

Beim Menschen sind Myxome im Gehirn und der Dura spinalis beobachtet mit zentraler Erweichung (mucinöse Flüssigkeit enthaltend), aber nur als seltene Vorkommnisse. Bei Tieren sind an diesen Stellen die Myxome gleichfalls sehr selten. TRAUTMANN (1, 2) stellt ein solches Schleimgewächs in der Hypophyse des Rindes, VALENTA in der Neurohypophyse beim gleichen Tiere fest.

Die in der Vagina bei Kindern öfters erscheinenden papillären Myxome, „Myxosarkome“ (teils auch als Mischgeschwülste, die noch quergestreifte Muskulatur enthalten), fehlen bisher bei Tieren, ebenso wie die Myxome der Sehnenscheiden und Schleimbeutel.

#### c) Elastome.

Wucherungen elastischer Fasern sind beim Menschen als isolierte Gewächsbildungen nicht bekannt, vielmehr bleibt der größte Teil aller benignen und malignen Tumoren gänzlich frei von elastischen Elementen, ferner wird das bereits in einem Neoplasma präformierte elastische Material durch mechanische Einflüsse oder Auflösung zum Schwinden gebracht (B. FISCHER, KINK). Anders verhält es sich bei den Gewächsen der Tiere, wenigstens ist von KINK ein solches Blastom beim Rinde (in der Nackengegend) festgestellt und damit der Beweis erbracht worden, daß die elastische Substanz nicht allein in Form einer funktionellen Hyperplasie oder in vikariierender Weise für gewöhnliches Bindegewebe, gehäuft in Tumoren erscheinen kann, sondern daß sie auch durch eigenes, selbsttätiges blastomatöses Wachstum zum spezifischen Neoplasma, dem „Elastoblastom“ oder „Elastom“ zu führen vermag. Wir dürfen sonach in der Tierpathologie unter den homoiologen Gewächsen der Bindesubstanzen neben den Fibromen auch die „Elastome“ schildern.

#### d) Lipoblastome.

haben ihren Sitz an den Körperstellen, die schon normalerweise Fettgewebe enthalten, ferner aber auch an solchen Partien, die als fettarm gelten können (Submucosa). Sie sind außerordentlich verbreitet, symmetrisch und multipel angeordnet (BORST, 1). Bei den Tieren sind diese Blastome nicht häufiger und umfangreicher als bei den Menschen entwickelt (bei einigen Arten wahrscheinlich noch begünstigt in der Entstehung durch Fettmast).

Beim Menschen sehen wir die Lipome häufig in der Haut, solitär oder multipel, auch gestielt, als weiche, reine Fettgewächse oder festere, derbe „Fibrolipome“, daneben auch noch solche mit Schleimgewebe („Myxolipome“), häufig schon kongenital (namentlich die mehrfach entwickelten

Formen, besonders als Begleiterscheinung von Spina bifida). Bei den erworbenen Fettgeschwülsten werden mechanische Momente als Ursachen angegeben, wie Reibungen, Druckwirkung (KAUFMANN 1), in manchen Fällen zeigt die Hautdecke des Blastoms Pigmentierung und Behaarung, so daß es sich um „*lipomatöse Nävi*“ handelt. Die Tiere zeigen diese Gewächse bei Pferden und Hunden, gleichfalls als Einzel- oder Massentumoren, erstere namentlich in der Gegend der Kniegelenke und am Biceps femoris, als „*Lipoma subcutaneum*“, „*pendulum*“, „*durum*“ oder „*fibrosum*“, auch schon bei recht jungen Individuen (FRÖHNER sah Fohlen mit Fettgewächsen von mehr als 1 kg Gewicht an den Hüft- und Kniegelenken) beim Hunde in der Zirkumanalgegend und Schenkelinnenfläche). Manche derartige Neoplasmen erreichen sehr bedeutenden Umfang und ein Gewicht bis zu 26,5 kg, z. B. am Biceps femoris (MÖLLER), andere sitzen in der Regio praepatellaris des Pferdes (Tumoren bis 5 kg, subkutan an der Vorderfläche des linken Kniegelenkes herabhängend, beschreibt MESA beim 9jährigen Pferde), auch Kombination der Hautlipome mit Atheromen der Kutis sind beobachtet, gleichfalls bei Pferden (MÖRKEBERG).

In der folgenden Tabelle 2 sind die *Lipome* des Menschen mit denen der Tiere verglichen bezüglich ihres Vorkommens in den einzelnen Organ-systemen und ihrer Formen.

Fettgeschwülste sind ferner auch bei *Fischen* gefunden worden. BERGMANN sah bei *Pleuronectes platessa* L. (Goldbutt) im Unterhautgewebe ein solches Blastom (25 g schwer), das insofern bemerkenswert sein dürfte, als die Fische — im Gegensatze zu den warmblütigen Tieren — ein subkutanes Fettpolster nicht besitzen. Nur die Aale lassen dort wenige Fettzellen wahrnehmen, auch Flundern zeigen ähnliche Befunde, dagegen jedoch reichliche Fettansammlungen intramuskulär, in der Gegend des Stützskelettes der Flossenstrahlen, die auch im vorliegenden Falle als Ausgangsstelle des Fett-tumors zu gelten haben. Ein weiteres *Lipom* hat BERGMANN bei *Esox lucius* gefunden an der seitlichen Bauchwand subkutan, nahe dem Anus (160 g schweres Gewächs).

#### e) Chondrome.

Diese von Chondroblasten gebildeten Gewächse treffen wir bei Menschen und Tieren reichlich, und in den gleichen Formen vertreten, meist ausgehend von dem Skelett, nämlich den perichondralen und ostealen Geweben, von den Weichteilen, den Gelenkkapseln, sowie — wenn auch allerdings seltener — von den Geweben der inneren Organe (BORST, 1,2). Derartige Neubildungen kommen angeboren vor, auch im jugendlichen Alter sind sie öfters zu finden, ferner erscheinen sie mehrfach als Begleitungs-vorgänge von Entwicklungsstörungen.

Mit Rücksicht auf den Ausgangspunkt sind die Chondrome von KITTE eingeteilt worden in zwei Hauptgruppen: 1. in *hyperplastische Chondrome*, „Chondrosen“, die von einem knorpeligen Standorte herkommen, nämlich den Gelenkflächen der Epiphysen, von den Rippenknorpeln, dem Perichondrium des Kehlkopfes, der Luftröhre oder Ohrmuschel, und 2. in *heterotope Chondrome*, „Enchondrome“, welche in Weichteilen oder aus dem Periost, oder der Marksubstanz des Skelettes sich entwickeln, sich herleiten aus embryonaler Zeit, bei Bildung der Kiemenbögen, Urwirbel, Rippenanlagen, von versprengten Knorpelteilen gebildet.

Tabelle 2. Lipome (Li.).

Organ	Mensch (M.), Säugetiere (S.), Pferd (Pf.), Rind (Rd.), Schwein (Schw.), Hund (Hd.), Vögel (V.), Huhn (H.)
1. Haut	M. und S. häufig (solitär und vielfach), L. pendul., durum, fibrosum bei Pf. (Hüft- und Kniegelenkgegend, Hd. (Zirkumanalregion!, Schenkelinnenfläche), Mischtumoren, Pf. (Atherom und Lipom). FRÖHNER, MÖLLER, MÖRKEBERG. Hahn: Kamm, Hämangiolipom. Bei Pf. schon in der Jugend. Fohlen mit Li. von mehreren Kilogramm Gewicht!
2. Mamma	Selten bei M. und S. (nur Hd.!), auch paramammär! STOCKFLEHT, BANG, MONTFALLET. Intraglandulär mit Zysten!
3. Herz	Häufiger als peri- und myokardiale Li. (M. und S.). Intraperikardiale gestielte Li. bei S., weit öfter wie bei M. CASPER. In den Herzhöhlen (Pf., Schw., Esel). RIEVEL.
4. Nase	Besonders bei Pf. (reine Li., Fi. und Ch.-Li.), von Septum oder Siebbein ausgehend. KITZ, BRUCKMÜLLER.
5. Kehlkopf, Lunge	Selten bei M. und S. (kugelig oder gestielt), subpleural und im Parenchym (Pf.). Li. der Pleura diaphragmat.
6. Mund, Rachen	M. (Gaumen, Tonsillen), Zunge und Lippe, ebenso bei S., im Hypopharynx (M.).
7. Magen	S. häufiger als bei M.
8. Mesenterium	Bei S. häufig, auch im Bauchfelle (Pf., Rd.). „Strangulat. Li.“
9. Darm	Submuköse Li. bei M. und S., auch freie Li. WIEDEMANN, FRÖHNER, JOEST. H., Gans: Federzysten-Li. Zirkulär subserös und submukös. H. ACHILLES.
10. Leber	Bei Hd. Li. bis zu Kinderkopfgröße!
11. Niere	M. und S. perirenale und intrarenale Li., Mischformen, Li., Myom und Angiom, selten Sa.
12. Hoden	M. und S. sehr selten, öfter an Nebenhoden und Vas defer. (M. und Hd.).
13. Uterus	Bei Rd. bis zu 75 kg! Selten in Vagina (Pf.). Submuköse Vaginallipome.
14. Gehirn	Nur bei Schw. im Seitenventrikel. KITZ.

## Anmerkungen zu Tab. 2.

Zu 2. Die *Milchdrüse* ist beim Menschen wie bei den Tieren selten der Sitz von Lipombildung, die bis jetzt nur bei Hunden festgestellt ist als weicher, lappiger, oft recht großer (vielfach aber nur paramammär liegender) Tumor (auch kommt intraglanduläre Fettwucherung vor mit Zystenbildungen, die die Fettkristalle enthalten (STOCKFLEHT, BANG, MONTFALLET). Solche Mammalipome zeigen öfters auch noch Fett und Bindegewebe, das Drüsenläppchen enthält; das bindegewebige Stroma liefert Fächer, die das eigentliche Lipomgewebe einschließen (JOEST 1). Die menschliche Milchdrüse zeigt ebenfalls solche abgegrenzte Fettgewächse, außerdem diffuse Hyperplasien des Fettgewebes, sowie analog den beim Hunde gefundenen

Bildungen — subkutane neben oder hinter dem Organ lokalisierte paramammäre Lipome.

Zu 10. Solche „Lipome“ der Leber werden auch bei Vögeln erwähnt (RATZ) doch hat JOEST (1) darauf hingewiesen, daß stark verfettete Leberzellenadenome auch für Lipome gehalten werden können, eine Diagnose ist hier erst durch den histologischen Befund zu sichern. Das Gekröse der Pferde enthält öfter neben Lipomen auch noch lappige Fettgewebshyperplasien, die auch gestielt und bei der Peristaltik durch Abdringung frei werden können, dann aber nicht den vorhin angeführten Appendices epiploicae des Menschen entsprechen (sie erreichen die Größe einer Walnuß oder eines Hühneries, selten noch höhere Maße). Bei stark gemästeten Tieren treten im Netze, am Darm und dem perirenaln Gewebe, zuweilen sehr harte, umfangreiche, abgegrenzte Fettmassen auf, die als „Fettsteine“ bezeichnet werden, aber nicht immer den Lipomen gleichzustellen sind. Die Größe intraabdominaler Lipome führt beim Tier mehrfach zu schweren Kompressionserscheinungen der Eingeweide (besonders des Magens der Pferde), wie sie beim Menschen nicht bekannt sind. Seltener liegen die Lipome im Becken, doch sind auch hier, z. B. auf der Harnblase, Gewächse bis zu 700 g Schwere gesehen (von MAUDERER mit Erfolg per vaginam exstirpiert) worden.

Zu 11. Die *perirenaln Gewebe* zeigen — entsprechend der schon normalerweise reichlichen Fettsammlung — öfters Neigung zur Lipomentstehung, außerdem treten im *Nierenparenchym* der Tiere (Hund), wie auch des Menschen, multiple kleine Fettumoren auf mit fibröser Hülle im Mark; wir sehen daselbst auch Mischformen (Lipome mit Myomen, Angiomen von benignem Charakter, (nur selten sarkomatöse Typen), aber im Gegensatz zu den anderen Nierenmischgewächsen wenig oder keine epitheliale Elemente enthaltend (KAUFMANN).

Neben den reinen, nur aus Knorpelgewebe bestehenden Tumoren kommen auch solche vor, die noch andere Bestandteile enthalten, wie Binde-, Fett-, Schleim-, Knochengewebe und demnach als „Chondrofibrome, -lipome, -myxome, -osteome“ zu bezeichnen sind.

Tabelle 3. Chondrom (Ch.).

Organ	Mensch (M.), Säugetiere (S.), Pferd (Pf.), Rind (Rd.), Schwein (Schw.), Hund (Hd.), Vögel (V.), Huhn (H.)
1. Skelett	Sehr verbreitet bei M. und S. als Ek- und Enchondrome, auch multipel, besonders kleinen Röhrenknochen (M.), Becken und Rippen. Ober- und Unterkiefer bei T. wie bei M., besonders Pf. Ch. mit Lungenmetastasen (Rd.) am Sternum. KATAGOSCHTSCHEW.
2. Weichteile	Aus Gewebismetaplasie oder verlagerten Keimen, bei M. und S. Bei S. Perforation der Haut und Metastasen. KITT, JANSON, GURLT. Haut-Ch. bei Schw., H., Pf. Stöss.
3. Mamma	Besonders bei Hd., auch Rd. Reines Ch. oder Fi.-Ch. mit Kalk- und Knochenbildung. Ch. mamillae. BIANCHI.
4. Nase	Bei M. im oberen Teile (auch vom Oberkiefer und den Nebenhöhlen her). Bei Pf. am Septum.
5. Larynx	M. selten (Fi., Myxo., Ch.) bei S.?
6. Lunge und Bronchien	Bei Rd., Hd., Esel, Tumoren der Bronchien, Mischformen bei Pf. (Adeno-Ch.).

Tabelle 3 (Fortsetzung).

Organ	Mensch (M.), Säugetiere (S.), Pferd (Pf.), Rind (Rd.), Schwein (Schw.), Hund (Hd.), Vögel (V.), Huhn (H.)
7. Zunge, Magen	Ebenso in Gaumen und Tonsillen bei M. kongenital, bei S. fehlend, dagegen im Magen, besonders Jungtiere (Kälber). Inklusionen fötalen Knorpels im Magen (Kalb). KITT.
8. Darm	Besonders bei Pf. als Mischformen, Fi., Ch. (Darminvag.)
9. Pankreas	Bei M. beobachtet, bei S.?
10. Niere und Urethra	Öfter bei M. und S.
11. Hoden	Solide und zystische Tumoren. Mischformen in retinierten Hoden bei M. und S. (Pf.).
12. Ovarium	Bei M. auch in der Vulva. KAUFMANN. Schw. und Rd. auch mit Fi. und Li. vermischt (Abb. 1).
13. Zentrales Nervensystem	M. selten (Plexus chorioid.). Ausgang bildet das Primordialekranium. Auch an der Pia von den Wirbeln her. S.?
14. Muskel	Selten bei M. und S., von abgesprengten Knorpelkeimen benachbarter Skeletteile.



Abb. 1. *Chondrofibrom des Eierstocks beim Schafe* (links Uterus) nach KITT (Lehrbuch der Allgemeinen Pathologie S. 451, Fig. 133, 1918. Stuttgart, F. Enke).

#### Anmerkungen zu Tab. 3.

Zu 6. Beim M. statt der selteneren Ch. öfters Mischformen (Fi., Myx., Ch.). Bei S. in *Bronchien* und *Lungen* (Rd., Hd., Esel, Ch. bis 5,5 kg!, an Stelle der Lungen den Brustraum erfüllend) (KITT bei Rd.); bei Pf. besonders Ad., Ch. (SCHMIDT: Tumor beider Lungen, 31 kg! aus Drüsenschläuchen, mit Knorpelinseln). Bei M. ähnlich, solitäre Knoten, aber weniger wahre Ch., als Hamar- bzw. Choristome (versprengte Knorpelkeime), Netzknorpel mit Verknöcherung, auch Mischtumoren mit quer gestreifter Muskulatur und

rudimentären Respirationskanälen, ausgehend vom Bronchial- oder Rippenknorpel (KAUFMANN, SIEGERT, BORST). Analoge Tiergewächse würden gleicher Herkunft sein (JOEST 1). Pleurale Ch. könnten noch von posttraumatischer Callusbildung stammen, auch die multiplen, verkalkten und verknocherten Ch. des Lungenfelles.

Wie die histologischen Befunde ergeben, handelt es sich bei solchen Gewächsen in *Hoden* und *Eierstöcken* nicht immer um „reine Chondrome“, sondern es finden sich außer dem Knorpel noch andere Gewebsbestandteile, die dafür sprechen, daß wir es mit „*teratoiden Neoplasmen*“ zu tun haben, wobei allerdings, wie man sich öfters überzeugen kann, die Wucherungen der Knorpelzellen ganz oder teilweise in dem Vordergrund stehen. Während bei den menschlichen Ovarien die Enchondrome seltener sind, kann man sie bei Mensch und Tier im Hoden öfters beobachten in den gleichen Formen als solide oder zystische Gebilde, besonders bei Pferden; je genauer diese Gewächse untersucht werden, desto eher gelingt es, noch andere Strukturen außer dem Knorpel zu entdecken, so daß der Charakter des Mischtumors immer wahrscheinlicher wird. Verfasser hat mehrere solcher Geschwülste bei retinierten Hoden beobachtet.

In den *Ovarien* von Schafen und Kälbern sind Chondrome in Gemeinschaft mit Fibrom- und Lipombildung beschrieben worden (KIRK 1). Sehr selten kommen die vorliegenden Blastome in den äußeren Geschlechtsteilen vor. KAUFMANN (1) erwähnt ein Chondrom in der Vulva beim Menschen.

#### f) Osteom.

Die Gewächse des knochenbildenden Gewebes sind in ihren reinen Formen seltener anzutreffen, häufiger sieht man Verbindungen des Osteoblastoms mit Fibromen und Chondromen, zum Teil auch mit osteoidem Gewebe. Diese Neoplasmen treten vornehmlich am Skelett auf, in den Weichteilen entstehen sie aus verlagerten Knorpelkeimen, die sich weiter entwickeln, ebenso wie auch verschiedentlich die vorher geschilderten Chondrome sich differenzieren zu Knochengewächsen. In der äußeren Form, wie auch dem histologischen Bilde, stimmen die Osteome des Menschen mit denen der Wirbeltiere überein. Nur bezüglich der Lokalisation, der Frequenz, sowie der eventuellen Beziehungen zu den übrigen Organen, bestehen manche Unterschiede.

Die *Osteome* der *Tiere* kommen vor als *Ost. spongiosum* oder *eburneum*, die Herkunft solcher Knochengewächse ist noch nicht vollkommen einwandfrei erklärt. Es wird ein phylogenetischer und embryogener Zusammenhang angenommen. Bei Krokodilen zeigen die *Inscriptiones tendineae* zentrale Verknöcherungen, bei *Hund* und *Fuchs* sind am *POUPARTSchen* Bande Bildungen vorhanden, die mit den Beutelknochen der Marsupialier verglichen werden können. Chondrome der *Mamma* beim Menschen werden zurückgeführt auf Gewebsteile der Rippen und Schlüsselbeine (BORST), „aus solchen Chondromen könnten sich die Osteome entwickeln. Die Rippenbildung durchläuft ja auch erst bestimmte Stufen (häutiges, knorpeliges, knöchernes Stadium)“. Andere Autoren weisen auf Knochenbildungen aus dem Hautbindegewebe hin, in Analogie mit den „*Deckknochen*“, dem „*Exoskelett*“. Die histologischen Bilder dieser Vorgänge könnten für die Richtigkeit einer solchen Anschauung sprechen. Man trifft in der Milchdrüse in den vorliegenden Fällen Spindelzellen und faseriges Bindegewebe, dazwischen Inseln von faserigem und hyalinem Knorpel, zum Teil konfluierend mit Petrifikation

(Kalkknorpel) und Ossifikation (enchondral, metaplastisch, Auftreten von Knochenkörperchen). An vielen Stellen lassen sich Übergänge finden vom Bindegewebe zum Knorpel (KITT).

Tabelle 4. Osteom (Ost.).

Organ	Mensch (M.), Säugetiere (S.), Pferd (Pf.), Rind (Rd.), Hund (Hd.), Vögel (V.), Huhn (H.)
1. Schädel	M. kortikale Ost., bei S. am Sieb- und Keilbein (Pf., Rd.).
2. Nase und Nebenhöhlen	Bei M.: „Höhlen-“ und tote „Ost.“ KAUFMANN. S. ebenfalls, festsitzende, gestielte, freie Ost. (Pf., Rd.). KITT, MEDERLE. Ost. spongios. fibros. (Pf.). HENKEL. Besonders bei Jungtieren, mit Einbruch in die Schädelhöhle.
3. Kiefer	Bei M. und Pf. (besonders Unter- und Zwischenkiefer). „Latente intramaxilläre (zentrale) Osteome“ (Pf.). JOEST. „Diskontinuierliche Zementosteome“. „Latente Polyodontie“. „Odontoma verum“. GLÜCK.
4. Haut	Bei M. sind kutane Ost. sehr selten, bei S. nur kutane Ost., beim Hd. LEISERING, (DIHLMANN beim Pf.), Ost. der Skrotalhaut (Rd.). SCHLEGEL. Subkutanes Ost. am Hals (H.). HIERONYMI. Intra- und intermuskuläre Knochenbildung, entzündliche Ost.-Bildung.
5. Mamma	Im Gegensatz zu M. bei S. häufig (Hd., Rd.). Im Gegensatz zu M., bei S. keine Verkalkung nach chronischer Entzündung, dagegen „verknöcherte Hämatome“. HAHN, KITT. „Ossificatio plana racemosa“ bei Hd. und Rd.
6. Zentralnervensystem	Bei M. Verkalkung und Verknöcherung an Dura und Pia, bei S. reine Ost. hier sehr selten. Psammome der Dura nur bei M.
7. Lungen	Petrifikationen bei M. und S. nach Entzündung (Tuberkulose), reine Ost. bei M. sehr selten; bei S.? LUBARSCHE, SIMMONDS, POLLACK.
8. Muskulatur	M.: Ost. der Zunge bei Kindern (selten), in anderen Muskeln bei M. und S. nach Erkrankungen oder sekundär von benachbarten Skeletteilen her. Versprengte Knorpel-Knochenkeime als Ursache.
9. Hoden	Bei Pf. auch verbunden mit Ch. und Teratomen, ebenso bei M.
10. Auge	Spongiose Ost. im Corp. vitreum (Pf.).

#### Anmerkungen zu Tabelle 4.

Zu 1. Bei den *Fischen* sind die Ost. bisher nur wenig gefunden worden. BEATTI sah multiple Ost. bei *Chromis* (aus der Gruppe *Corvina*) längs der Wirbelsäule mit glatter Oberfläche, ausgehend von den Wirbeln. PLEHN fand die gleichen Gewächse an der Schwanzflosse des Hechtes, beim Karpfen, SCHRÖDER an der Haut der Flunder.

Zu 4. Osteombildung in der *Haut* muß als Seltenheit gelten, JOEST fand sie einmal beim Hunde (LEISERING), auch bei *Vögeln* ist ein solches Gewächs beobachtet von HIERONYMI als kugeliges Tumor (von 6 cm Durchmesser und 110 g Gewicht), beim Huhn in dem Unterhautgewebe des Halses. Beim Menschen sind „kutane Osteome“ gleichfalls als große Seltenheit zu bezeich-



nen; manche hierfür angesprochenen Knochenbildungen gehören wohl nicht in die Gruppe der Blastome; vielmehr dürfte es sich hierbei um ähnliche Gebilde handeln, wie sie auch in den Skelettmuskeln als „intra- und intermuskuläre Knochenbildung“ oder „entzündliche Osteombildung“ gefunden werden, bei denen teils Traumen, teils chronische Entzündungsvorgänge als Ursache gelten. Die lokalisierten oder multiplen Knochenwucherungen im Muskelgewebe oder zwischen den einzelnen Muskeln („Myositis ossificans circumscripta“ oder „multiplex“) zeigen sehr mannigfache Formen, z. B. platte, zackige Spangen, walzenartige Knochenmassen, Knochenbrücken, geweihtartige, auch lange strangartige „griffel“förmige Knochenmassen (KAUFMANN J).

Verschiedene der bei Tieren gefundenen subkutanen oder intramuskulären Osteome dürften solcher Neubildung beim Menschen entsprechen. So ein an der *Skrotalhaut* des Pferdes von KITT (I) erwähntes Osteom, das 1180 g schwer und 17:13! cm groß war.

DIHLMANN sah bei Pf. solche Knochengewächse, schwer verschieblich, dicht unter der Haut der Hinterbacke (20:8:9 cm! 200 g Gewicht!), durchlöchert von über 40 Foram. nutrit., sowie in der Tiefe des Musculus semitendinos., rings um diesen entwickelt (4 cm dickes, scharfrandiges Knochenstück mit spitzen Fortsätzen) und nimmt, im Anschluß an KITT, als Entstehungsursache die Metaplasie fibrillären Bindegewebes in kalkhaltige Grundsubstanz mit Umwandlung von Knochenkörperchen in Bindegewebe an. Die Präparate zeigen große Ähnlichkeit mit den von KAUFMANN beim Menschen im Musculus ileopsoas gefundenen zackigen, entzündlichen Osteomen (Psoasabszeß, Karies der Lenden, Wirbelsäule und des Os sacr.). SCHLEGEL fand Osteombildung (Knochengrundsubstanz mit wenig Knorpel) in der Skrotalhaut beim Rd., C. HAHN eine sehr harte Knochenplatte (5 cm dick) an gleicher Stelle beim Pf.

Zu 5. Die *Milchdrüse* ist bei Hunden und Rindern nicht selten der Sitz von Osteombildung in Gestalt knolliger Tumoren, die sehr bedeutende Größe (bei Kühen bis 2 kg Gewicht) erreichen, die Haut nur verdrängen, nicht durchbrechen und vielfach aus den schon oben erwähnten Chondromen durch Ossifikation, in gleicher Art wie bei der normalen Knochenbildung, entstehen. Dagegen trifft man — im Gegensatze zum Menschen — bei Tieren eine Verkalkung nicht an, sie erscheint dort nach chronischen Entzündungen, in den epithelialen Auskleidungen alter Zysten und in bestimmten Gewächsen, namentlich Karzinomen — den „scirrhösen“ Formen — zuweilen in recht reichlichem Ausmaße.

### g) Gewächse des muskelbildenden Gewebes.

Die *Myoblastome* — Myome — treten zunächst und am häufigsten auf als die von den Elementen der glatten Muskulatur herstammenden *Leiomyome*, die beim Menschen — im Gegensatze zu den Tieren — sehr zahlreich im Uterus vorkommen als zirkumskripte, recht häufig auch, multiple Gewächse, teils unter Schleimhaut und Serosa, teils in dem muskulären Abschnitte der Wand gelagert. Es kommen schließlich auch hier, ganz diffus ausgebreitet, Gewächse zum Vorschein — allerdings nur selten —, die als *Myomatosis uteri* bezeichnet werden.

Diese Tumoren zeigen eine ganz bestimmte Gruppierung ihrer Zellen die wir auch in pflanzlichen Geweben, im menschlichen und tierischen Organismus beobachten können: Rhythmische Strukturen.

Solche Strukturen kommen vor bei der *Maserung des Holzes*, bedingt durch die mit den Jahreszeiten wechselnden Lebensbedingungen, bei der Ruhestellung der Kerne in der *Muskulatur verödeter Wurmfortsätze* (hier stehen die Kernreihen der Muscularis um die verödete Achse des Appendix wie die Schaufeln eines Wasserrades), ferner bei den *Neurinomen*, *Myomen*, *Sarkomen* wegen des *perivaskulären Baues* der Gewächse (zentrales Gefäß als Achse, auf dem abwechselnd kernreiche und kernärmere Schichten aufgereiht sind), in Gliomen, wo aufeinander gereimte, plattgerückte Rosetten vorliegen (PICK).

In Spindelzellensarkomen tritt die perivaskuläre Form besonders hervor, ebenso auch in Myomen.

LAUCHE bezeichnet als „*rhythmische Struktur*“ einen Aufbau aus verschieden gebauten Bestandteilen, die in gleichmäßiger Weise miteinander abwechseln. Die äußere Form dieser Gebilde und ihr äußerer Bau kann ganz verschieden sein. Der rhythmische Bau ist bedingt durch eine rhythmische Verteilung der Kerne und gilt als Folge eines *rhythmischen Wachstums* (primäre Form) oder *rhythmischer Kernteilung* (sekundäre Form), die von mechanischen Einflüssen abhängig und nur nach Aufhebung der mechanischen Funktion des Gewebes (der glatten Muskulatur) möglich wird. Für das Auftreten rhythmischer und gleichzeitiger Kernteilungen wird als wesentlich eine perivaskuläre Zellanordnung angesprochen und ein Gefäß mit seinem perivaskulären Zellmantel als ein Baustein höherer Ordnung in den Geschwülsten aufgefaßt.

Die nachstehende Tabelle bringt eine vergleichende Übersicht der Verbreitung des Myoms im menschlichen und tierischen Organismus

Tabelle 5. Myome (My.).

Organ	Mensch (M.), Säugetiere (S.), Pferd (Pf.), Rind (Rd.), Hund (Hd.), Vögel (V.), Huhn (H.)
1. Uterus	Bei M. sehr häufig, bei S. selten (mehr fibröse als rein muskuläre Gewächse), Rd., Pf., Hd., Maus, Kaninchen, Nashorn, Schw., Katze, Löwe, Elefant, als Leio-My. ferner — wie beim M. — als Fi.-Li.-My., zystische und skleromyxomatöse My. EBER, FREI, MALVIANI, JOEST, HENSCHEN. Bei S. wie bei M. auch multiple My. (bei Elefanten bis 100). (Abb. 2.)
2. Vagina	Bei M. selten, häufiger bei Hd.
3. Ovarium	Sehr selten. Bei Rd. (SEUBERT) doppelseitig, zugleich Uterus-My.
4. Hoden und Nebenhoden	Bei M. und S. selten. Adeno- und Zysto-My. (M. und Pf.).
5. Ösophagus	Leio- oder Fi.-My. bei M. und S. von allen drei Muskelstammungen abstammend. Im Verdauungsschlauche sind My. bei M. und S. häufig.
6. Magen	Bei M. intramural, submukös und serös, auch bei Kindern (an Kardial, Mittelteil und Pylorus). Bei Rd. an der Pars cardiaca, an der großen Kurvatur des Hd., an der Ösophaguseinmündung des Pf. Auch bei Kaninchen. COLELLA. Pylorus (H.). My. verschiedener Lage und Größe. Bei S. ist der Sitz des My., je nach dem Bau des Magens, verschieden.

Tabelle 5 (Fortsetzung).

Organ	Mensch (M.), Säugetiere (S.), Pferd (Pf.), Rind (Rd.), Hund (Hd.), Vögel (V.), Huhn (H.)
7. Darm	Bei M. und S. verbreitet in gleicher Lokalisation und ähnlichen Folgen (Invagination!). Am Rektum (Hd. Schw., Pf.) <sup>1</sup> . Adeno-My. (H.).
8. Leber	Bisher nur beim Hd. gefunden.
9. Gallenblase	Wie beim M., teils polypös in der Blase, teils nach dem Cavum abdominis hin ausgebreitet, an den Gallenwegen (Adeno-My.-Fi.) und sarkomatöse Formen. LUND und ARENDS (Hd.).
10. Harnblase	Zeigt gleiches Verhalten, bei S. erreichen die My. öfters bedeutende Größe, z. B. Gewicht bis 3 kg bei Hd.
11. Herz	Leio-My. hier selten bei M. und S. dagegen öfter die Rh.-My. Kongenitales Rhabd.-My. bei Schw. (HIERONYMI).
12. Muskulatur	Bei M. und S. selten, an den Extremitäten (Pf.). My. der Rumpfmuskulatur der Taube, auch infiltrierend wachsend.
13. Haut	My. von Gefäßmuskeln, den Musc. arrect. pil. und Schweißdrüsen (M. kongenital und bei Kindern, selten), bei S. häufig: Pf. und Katze. KAUFMANN, KITT Boll.

## Anmerkungen zu Tab. 5.

Zu 7. *Myome* der *Darmwand*, die in das Lumen einwachsen, führen mitunter bei Tieren wie bei Menschen zu Invaginationen, in anderen Fällen kommt es zu weiteren schweren Krankheitserscheinungen, so beschreibt M. LEHMANN ein *Leiomyom* am *Hüft Darm* des Pferdes, das zu intermittierender Kolik geführt hatte, ferner ist (ebenfalls beim Pferde) völlig *zirkuläre Myombildung* gefunden worden, die zu Darmstenose und infolge der hochgradigen Chymusstauung, zu Magenruptur Anlaß gegeben hatte.

Auch *Fische* bleiben von dieser Geschwulst nicht verschont, es wird berichtet über ein *Leiomyom* im *Magen* einer *Bachforelle*, das Übergänge zu *Fibrombildung* darbot.

Zu 11. Die solitären, multiplen und diffusen *Rhabdomyome* (Rhb. My.) des *Herzens* bilden (nach UEHLINGER): 1. selbständige, große, der Wand aufsitzende Tumoren, auch zwischen die Trabekelmaschen gelagerte Knötchen, vom übrigen Myokard geschieden durch zarte Bindegewebszüge, auch Zirkulationshindernisse (Ostienstenose, PONFICK), 2. das Myokard ersetzende Blastome (ohne seine Gestalt zu verändern), sämtliche Herzmuskelfasern aus Rhb. My.- Fasern gebildet. Multiple Rhb. My. sind oft begleitet von tuberöser Hirnsklerose und Nierenmischgeschwülsten, stellen sonach wahrscheinlich lokale Gewebsmißbildungen dar, während bei 1. eher Störungen der Gesamtanlagen vorliegen, wofür die Kombinationen: Hirnsklerose, Nierengewächse, multiple Darmpolypen, Ang., Li. der Leber (MITTASCH) und Pankreasmißbildungen (KAMMURA) sprechen dürften.

## h) Geschwülste des Gefäßgewebes.

*Hämangiome*. Die *Angiome* zeigen bei Mensch und Tier große Übereinstimmung bezüglich ihres Vorkommens, der Lokalisation und

<sup>1</sup> Auch Fi.-My. (Pf.). TETZNER.

histologischen Struktur, doch sind auch bei dieser Tumorart gewisse Verschiedenheiten festzustellen. So zeigt sich, daß bei den Haustieren die *Haut* seltener von den Angiomen befallen ist wie beim Menschen, wo sie als „*Naevi vasculosi*“ recht häufig zu sein pflegen.

Sie stellen hier kongenitale oder erst zur Wachstumsperiode hervortretende Bildungen dar, in den oberen Schichten oder im ganzen Corium, zuweilen in den tieferen Hautlagen oder dem subkutanen Gewebe, dem Fett, einzeln oder mehrfach auftretend, wobei die Haut unverändert bleibt oder Vermehrung der fibrösen Bestandteile erleidet, in Gestalt der fibrösen Hyperplasie, ja selbst elefantiasischer Verdickungen mächtigen Grades, „*Elephantiasis haemangiomatosa*“ oder „*Naevus vasculosus giganteus*“. Es kann das Hämangiom derartigen Umfang erreichen, daß es auch, z. B. bei Sitz am Halse, ein Geburtshindernis bildet (KAUFMANN). Allerdings handelt es sich bei als „*Angiome*“ gemeinhin bezeichneten Gebilden nicht immer um wahre Autblastome, sondern vielfach liegen hier statt einer Neubildung

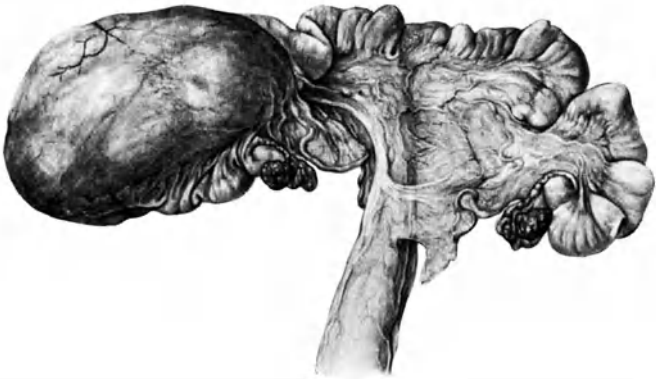


Abb. 2. Leiomyom in der Wand eines Tragsackhorns vom Schwein. Aus KIRTT: Allgemeine Pathologie 1918, 4. Aufl., Fig. 139, S. 457.

von Gefäßgewebe nur präformierte Arterien, Venen oder Kapillaren vor, die stark erweitert, auch gewuchert und, wie RIBBERT, ALBRECHT u. a. gezeigt haben, in die Gruppe der Gewebsmiß- oder Fehlbildungen, der „*Hamartien*“, zu rechnen sind, aber schließlich infolge mächtiger Dilatation der Lumina, zuweilen auch unter Wucherung der Wandung sowie des angrenzenden Bindegewebes, ganz erhebliche Ausdehnung erreichen, schwammig-knotige Formen erhalten und deswegen zu den „*Hamartoblastomen*“ gehören. Solche „*Teleangiektasien*“ werden bei den Haustieren weniger beobachtet als der *Naevus flammeus s. vasculosus* des Menschen, sie werden leicht verdeckt durch die Behaarung und Färbung der tierischen Haut, aber öfters gefunden bei Hunden, vereinzelt bei Pferden, als blauschwarze, durch die Haut schimmernde Blutgefäßknoten bis zur Größe von Hühnereiern, besonders an der Unterseite der Schwanzwurzel (KIRTT 1).

Ebenso wie beim Mensch ist auch beim Tier die *Leber* besonders oft von *Angiomen* besetzt, und zwar sowohl den einfachen (teleangiektatischen, wie den kavernösen).

Diese Teleangiektasien sind, wie KIRTT hervorhebt, namentlich häufig bei Rindern, wo sie zahlreiche, rundliche oder zackige, bis markstückgroße

dunkelrote, bei längerem Liegen violett bis blauschwarz werdende Flecken bilden, die seicht vertieft liegen, einen fein lakunären, netzartigen Bau zeigen und nur flüssiges Blut enthalten („Angioectasia maculosa“). Hierbei gibt es auch Übergangsformen von kapillaren Teleangiektasien zu Kavernomen, auch diese werden von RIBBERT (1) — wie die Teleangiektasien — zurückgeführt auf embryonal abgeschlossene Gefäßgebiete, würden also aus Kapillarektasien hervorgehende Hamartome vorstellen (KITT).

Tabelle 6. Hämangiom (HAg).

Organ	Mensch (M.), Säugetiere (S.), Pferd (Pf.), Rind (Rd.), Hund (Hd.), Vögel (V.), Huhn (H.)
1. Haut	HAg. bei S., seltener wie bei M. Naevus vasculosus beim Hd., weniger beim Pf. Teleangiektasien bei S., seltener wie bei M.
2. Mund und Rachen	Bei M. häufiger, auch in der Zunge, beim Pf. am Gaumen (Ag. cavernosum). Bei Vögeln Ag.-Li. bis in den Kropf hineinreichend.
3. Darmkanal und Leber	Beim M. als Ag. cavernosum, ebenso im Mesenterium (Ileus), beim Pf. im Kolon (Inversio Coeci). Ag. diffusum Recti. KAUFMANN, KAUSCH.
4. Nasenhöhle	Besonders Ag. plexiforme (Pf.) mit tödlichen Blutungen. KITT. Ag. der Nase können „Rotzknoten“ ähnlich sehen.
5. Kehlkopf	Beim M. Ag. cavernos., öfters bei S.?
6. Lunge	Bei M. und S. besonders an der Pleura (Rd., Pf.). Zugleich Ag. in Leber und Milz.
7. Milz	Bei S. zugleich Haut- und Leber-Ag. M. zeigt öfters die gleiche Kombination.
8. Niere, Blase u. Urethra	M. und S. vertreten, auch polypöse Form, doch nicht immer sicher, ob reines Ag.? oder Teleangiectasia cavernosa?
9. Vagina	M.: selten, vorhanden bei Pf. und Rd. „Ag. fibrosum“. KITT. Bei älteren Pf. auch große kapillare Angiektasien. „Ag. pulsans“, bei Rd. mit tödlicher Ruptur intra partum. EGGELING.
10. Zentralnervensystem	M.: Ag. cavernos., racemosum et serpentinum oder Ag. arteriovenosum an Pia und Hirnrinde, bei S.?
11. Periphere Nerven	Bei M. in größerer Ausbreitung, bei S.? Ag. der Hypophysis bei Pf. STIETZ.
12. Mamma	S. wie M.: Ag. simplex, cavernos. (mit Kompression der Drüsenalveolen (und Ausfall der Milchproduktion!)).
13. Herz	Ag.-Leio-My. im Septum cordis beim Rd. beobachtet. KITT.

## Anmerkungen zu Tab. 6.

Zu 3. Bei M. und S. erscheinen auch in Gewächsen verschiedenster Herkunft sehr ausgebreitete Gefäßbildungen mit weiten Bluträumen (infolge mechanischer Einwirkungen), die Ähnlichkeit mit Hg. besitzen, aber nicht ihnen zugehören. Das Hervortreten derartiger kaverneröser oder teleangiektatischer Gefäßveränderungen kann auch bedingt sein durch die Beschaffenheit des Mutterbodens solcher Blastome (KITT, BORST). Sie finden sich öfters

in der *Leber*, die auch häufig Sitz echter Hg. beim M. und den S. ist, besonders bei Rd. (in 7—8 vH, seltener bei Kälbern), sehr wenig bei Pf., Sch. und Katzen, gar nicht bei Schw.! Die fibrösen Kavernome (d. h. Kavernome im engeren Sinne), die bald mehr wie Geschwülste, bald mehr wie einfache Kapillarektasien aussehen, meist multipel, seltener vereinzelt erscheinen, trifft man fast nur bei erwachsenen Rd., Pf., Hd., Katzen, auch Rehen (JOEST). Ihre Entstehung wird zurückgeführt auf „neugebildete“ oder „erweiterte“ Gefäße, zwischen beiden Typen treten auch Mischformen auf (ausgiebige oder beschränkte Verbindung der Kavernome mit den Kapillaren des benachbarten Lebergewebes), eine vollständige Abgeschlossenheit wurde bei dieser Form noch nie gefunden (JOEST). Hier bestehen Gegensätze zur Humanpathologie: Die Kapillarektasien werden als erworbene Bildungen angesehen, teils lokal (durch Leberzellembolie oder Zirrhose), teils die ganze Leber betreffend (abnorme Vergrößerung oder Verlagerung). Nach KITT wären die Leberteangiektasien die Folgen embryonaler Fehlbildungen, inselförmig mangelhaft gebliebener Entwicklung der Leberzellbalken, durch welche die zwischenliegenden Kapillaren ausdehnungsfähiger geworden sind, gewissermaßen die leeren Räume einnehmen. Durch Stauung (zeitweilige Magenblähung und Überfüllung) werden die Kapillaren zu größeren Blutlakunen umgestaltet.

Zu 13. Hg. des Herzens sind selten bei S., bisher bei Pf. und Rd. (Hg.-Leiomyom des Septum cordis) beobachtet.

Die Hg. kommen noch vor in Verbindung mit Wucherungen von Fibro-Libroblasten oder Myoblasten als „Fibro-, Lipo-, Myoangiome“, erstere bei Pf.; Fi.-Ag. sitzen am Myokard des Kalbes (siebartig von Arterien und Venen durchsetzte Tumoren).

Tabelle 7. Lymphangiom (LAg.).

Organ	Mensch (M.), Säugetiere (S.), Pferd (Pf.), Rind (Rd.), Hund (Hd.), Vögel (V.), Huhn (H.)
1. Haut	M. häufig in Kutis und Subkutis, solitär und multipel, als „kavernöse und hyperplastische LAg. Ebenso Kombinationen (Hämangio-LAg.), pigmentierte Nävi und kongenitale Warzen. Bei S. sehr selten, dagegen öfter Lymphangiektasien, besonders in der Mammaregion (Katze) und Skrotalhaut (Hd.). LAg. der Subkutis (Hd.) in der Schwanzwurzelgegend. HIERONYMI.
2. Seröse Häute	M. besonders am Mesenterium („Chyluszysten“), seltener an der Pleura, hier dagegen bei Pf. multipel. MARKUS, v. HARREVELT. Lymphangiektasien bei S. häufig! MARKUS, SCHINDELKA.
3. Darmkanal	Selten bei M. und S.: im Rektum (M. und Pf.) „LAg. cystii“. (KAUFMANN.) „LAg. myxomatosum“ (Pf., Kolik!). ROUAND.
4. Harnblase	Submukös und intramural (Rd.). KITT.
5. Muskulatur	In der Zunge (M.) „LAg. cysticum“ (Makroglossie und -cheilie); bei S.?

Am *Mesenterium* des Menschen (WINKLER 4) und der Tiere kommen zystische Gebilde vor, die nicht zu den Lymph- oder Chylangiomen gehören, sondern als „*Retentionszysten*“ zu gelten haben, vielleicht auch zurückzuführen sind auf Entwicklungsstörungen am Lymphgefäßapparate. Der-

artige multiple Lymphzysten mit sehr zarten Wandungen wurden von BERTOLINI bei Rindern beobachtet, sie können die Größe eines Hühnereies erreichen. JOEST beschreibt diese Zysten beim Kalbe, beim Jaguar und beim Huhn (JOEST 1, KITT 1).

Das *Lymphangioma cavernosum* zeigt bei Tieren Formen, die der Makrocheilie bzw. -glossie entsprechen, an der *Haut* — ähnlich wie „kongenitale Elephantiasis“ des Menschen — z. B. bei Hunden in der Gegend des Perineums, ferner am Präputium, sowie in der Umgebung der Vena saphena und der Subkutis am Hüftgelenk der Pferde (KITT 1). An den *serösen Häuten* sind die Lymphangiome beim Menschen öfters im Bereiche des *Mesenteriums* vorhanden („Chyluszysten“), seltener an der Pleura. Hier sind solche Gebilde in großer Anzahl beim Pferde festgestellt worden, zum erstenmal von MARKUS.

### i) Endo- und Peritheliom.

Die von den Blut- und Lymphgefäßendothelien, zum Teil vielleicht auch von „indifferenten Mesenchymzellen“ abstammenden *Endotheliome* werden ebenso wie die von den Adventitiaelementen abgeleiteten *Peritheliome* zu den unreifen Angioblastomen gerechnet, obgleich sie häufig nur lokale Verdrängung oder Destruktion, manchmal auch Rezidive, jedoch nur sehr selten Generalisation der Neubildung bewirken (BORST 5, 1, 3).

Sie sind bei den Tieren weniger häufig als beim Menschen an den serösen Häuten der Brust- und Bauchhöhle, den Meningen; die histologischen Bilder stimmen im wesentlichen mit den in der Humanpathologie bekannten Strukturen überein, indem neben soliden auch kanalisierte Zellstränge, intra- und perivaskuläre Zellproliferationen auftreten. Je nach deren Zusammensetzung, nach der Gruppierung, der Form jener Zellen, kann mehr oder weniger starke Ähnlichkeit mit karzinomatösen Neoplasmen vorhanden sein. Es findet sich ferner hyaline Entartung, so daß Bilder entstehen, die an „*Zylindrome*“ erinnern oder auch Kalkablagerungen (*psammöse Endotheliome*). Stärkere Beteiligung des Bindegewebes liefert Tumoren, die als *Fibroendotheliome* zu bezeichnen wären oder selbst sarkomähnlichen Bau zeigen. Beim Menschen sind die Endotheliome der *Dura mater* weit häufiger als bei den Tieren, als alveoläre oder plexiforme, ferner als zirkumskripte Gewächse (*Psammome*), als Hämangioendotheliome oder als Peritheliome; derartige Blastome sind bei Pferden, Rindern, Schafen, aber nur in geringer Zahl, gefunden worden. An der Pleura trifft man sie namentlich bei Hunden. KITT erwähnt Villositäten, die nach Pleuritis erscheinen als massige traubenförmige Behänge, die das Perikard, Zwerchfell, die Lungen bedecken, Bau und Aussehen endothelialer Papillome aufweisen, oder als platte, wie auch gestielte, Gewächse erscheinen („*endotheliale Papillomatose*“, nach SCHLEGEL), auch im Herzbeutel lokalisiert sind, in Gestalt hühnereigroßer, in den Kammern sitzender, mit den Gefäßstämmen verbundener Blastome; sie finden sich auch gleichzeitig am Brust- und Bauchfelle, aber im Vergleich zum Menschen selten. Die an der *Dura* befindlichen Tumoren können auch das Krankheitsbild der JACKSONSchen Epilepsie auslösen (Beobachtung von STADLER beim 10jährigen Hunde).

### k) Geschwülste des Nervengewebes (Neuroblastome).

Diese treten in zwei Formen auf als Blastome der *gliösen* und der *nervösen* Gewebe.

Die erste Art, die Gliome oder Glioblastome, besteht aus Gliazellen und Fasern, die Ausläufer dieser sehr verschieden aussehenden Elemente darstellen, von teils lang- oder kurzstrahliger, pinselartiger oder spinnenähnlicher Struktur oder auch vielfach sternförmige Gebilde liefern, „Astrocyten“, weshalb die vorliegenden Geschwülste auch als „Astrocytome“ bezeichnet werden (BORST 1). Da sie schon im frühesten Kindesalter, sowie angeboren, auftreten, mit lokalen Mißbildungen des Zentralnervensystems vereint sind, wird auch eine kongenitale Anlage dieser Gliome sehr wahrscheinlich (BORST 1, 3). Sie kommen am Gehirn, dem Knochenmark, der Retina, seltener an den Hirn- und Rückenmarksnerven vor, zeigen wechselnden Gehalt an fibrösem (mesenchymalem) Stützgewebe und Gefäßen („teleangiektatische“, „kavernöse“, „apoplektische“ Gliome, BORST 1).

**1. Gliome.** Bei Tieren kommen diese Neoplasmen intrazerebral und intramedullär vor als reine Gliome (am Gehirn, Rückenmark, Auge), wie auch als sehr zellreiche Form, die den Sarkomen nahesteht oder zugehört;

Tabelle 8. Neuroblastome. a) Gliome (Gl.).

Organ	Mensch (M.), Säugetiere (S.), Pferd (Pf.), Rind (Rd.), Hund (Hd.), Vögel (V.), Huhn (H.)
1. Zentralnervensystem	Reine Gl. bei M. und S. intrazerebral und intramedullär, am Auge, besonders bei Hd. (Rückenmark). KITT, MARCHAND und PETIT, GRATIA und PIANA, PECARD, JOEST. Retrokuläres G. beim Wellensittich. H. ANDERS. Ependym-Gl. nur beim M. beobachtet. KAUFMANN, MUTHMANN, SAUERBECK.
2. Nerven	Rd. (Cauda equina). JOEST. Pf. (Trigeminus). GMELIN. Rd. Bei S. sah KITT „Syringomyelia gliomatosis“.
b) Neurome (N.).	
1. Haut	Solitäre und kutane oder subkutane N., besonders M.
2. Plexus sympathicus	Bei M. am linken Sympathikusstrang, Ggl. coel. und uterin., bei S. häufig und sehr stark entwickelt: am Plexus hepaticus (JOEST und SCHLEGEL), solaris, mesenter., cranial., namentlich beim Rd., auch doppelseitig (Pl. brachial., intercostal., lumbal., cardial.) (Basis und große Gefäße) als „Neurofibromatosis multiplex“ oder „Neurofibroma racemos.“, wie die RECKLINGHAUSENSCHE Krankheit bei M.! Bei Rd. am Peritoneum und Niere. Bei S. zum Teil Fi.-Neurom, zum Teil Myxoneurom (SCHLEGEL). Bei S. selten intrakranial (Rd.) HENSCHEN, wie beim M. Übergänge zu Sa. (Abb. 3 u. 4).
3. Spinale Wurzeln	Neuromyxome bei Haustieren öfters. Ganglioneurome nur beim M.!
	Typisches „Neurinom“ mit den charakteristischen „rhythmischen Strukturen“ wurde — wie beim M. (VEROKAY, ANTONI, NESTMANN) — am Plexuslumbal. des Rd. gesehen. GLOMBICK. Neurinom mit räumlicher Anordnung in kernreiche und kernarme Zonen. LAUCHE.
4. Hirnnerven	Bei Rd. am Nerv. oculomotorius. STENSTRÖM. Exophthalmus, Atrophie der Kaumuskeln!



alle derartigen Gewächse sind hier weit seltener als beim Menschen.

**2. Neurome.** Diese aus marklosen („Neuroma amyelinicum“) oder aus markhaltigen („Neuroma myelinicum“) Nerven bestehenden Blastome kommen als reine Formen zur Beobachtung, oder enthalten auch Ganglien, deren Menge recht schwankend bleibt („Neuroma ganglionare“ oder „Ganglioneurom“). Außer diesen Tumoren tritt noch eine dritte Art von Nervengewächsen auf, die aus Nervenfasern besteht und demnach als „Neurinom“ bezeichnet wird. Alle drei Arten sieht man nicht selten beim Menschen, dagegen bei den Haustieren nur in geringem Maße vertreten.

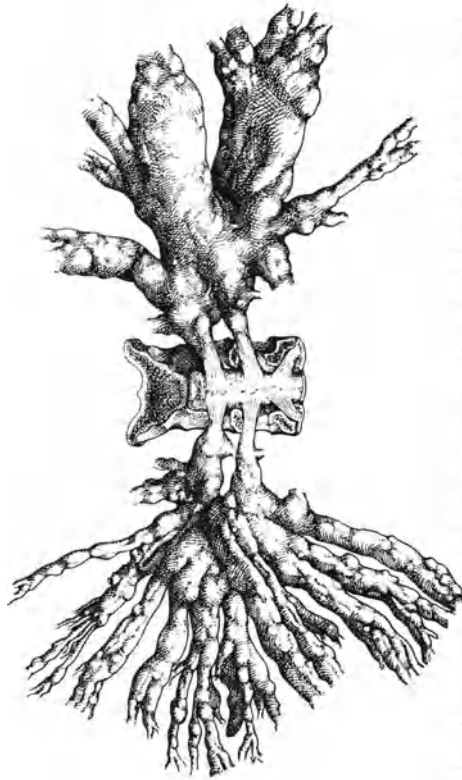


Abb. 4. Neurofibromatose an den Achselblättern eines Kindes. Nach Kurr: Lehrbuch der Allgemeinen Pathologie, Stuttgart, 4. Aufl. 1918. F. Enke, S. 469, Fig. 141.

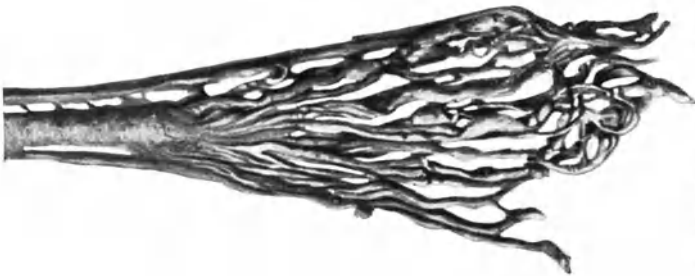


Abb. 3. Multiple Fibrome (falsche Neurome) der Nerven der Cauda equina Menschen (Vergr.  $\frac{1}{2}$  der natürl. Größe) nach Borst: Echte Geschwülste in Aschoff: Pathologische Anatomie, Bd. 1, 7. Aufl. 1928.

## 2. Unreife Geschwülste der Binde-substanzen.

Diese als „Sarkome“ bezeichneten Gewächse sind charakterisiert durch mangelhafte Gewebsreife, die in einer mehr oder weniger weit gehenden Abweichung von den Strukturen des normalen Muttergewebes zum Ausdruck kommt, wobei die zelligen Elemente überwiegen und das Parenchym der Blastome darstellen, während die Bildung von sogenannter „Grundsubstanz“ sich sowohl quantitativ als qualitativ mehr oder weniger unvollkommen erweist (BORST, 1, 2, 3).

Die Sarkome sind außerordentlich verbreitet, nicht allein beim Menschen und Säugetieren, sondern auch bei den Vögeln, besonders den Hühnern, aber auch unter den niederen Wirbeltieren, bis zu den Fischen hinab, sind sie beobachtet worden.

Die Tabellen enthalten eine Gesamtübersicht über das Verhalten der vorliegenden Geschwulstarten. In den darauffolgenden Anmerkungen soll auf besonders auffallende Verschiedenheiten in dem Auftreten einzelner Sarkome bei den Tieren im Vergleich zu den menschlichen Gewachsen näher eingegangen werden.

Tabelle 9. Sarkome (Sa.).

Organ	Mensch (M.), Säugetiere (S.), Pferd (Pf.), Rind (Rd.), Schwein (Schw.), Hund (Hd.), Vogel (V.), Huhn (H.), Rz. (Riesenzellen-), Spz. (Spindelzellen-), Rdz. (Rundzellensarkome)
1. Mund-, Rachenhöhle	Bei M. und S. im Gegensatz zum Ca. selten!, besonders in der Zunge: Rz.-, Spz.-Sa. (Pf.) und Implantations-Sa. der Wange, sekundär: Melano-Sa. (Zunge) bei S. Sa. mixt. Rachen beim H. GUERRINI.
2. Kiefer	Häufiger bei M. und S. („Epulis“) als Fi., Sa., Myxo-, Ch.-, Ag.-Sa. und Fi., Ost., Sa.! „Periodontale Epulis sarcomatosa“ (Hd.). Auch bei S. (wie beim M.) periostale und myelogene Rz.-Sa. Bei Pf. und Hd. Epulis-Sa., bei Rd.: Myxomy-Sa. ossific. ROLLOFF, SCHLEGEL. Osteoblastisches Rz.-Sa. beim Schw. W. MEYER.
3. Speicheldrüsen	Selten, bei M. und S. mit gleichem Bau.
4. Ösophagus	M.: meist Spz.- und Rdz.-Sa., selten Melano- oder Lympho-Sa. Bei S., besonders Rd. (submukös, intramuskulär mit Perforation und Stenose). SCHLEGEL. Auch „primäre Multiplizität“. JOEST. Bei M. Ca. und Sa. gleichzeitig und Ca.-Sa. REITH, HERXHEIMER, FRANGENHEIM. Sekundär bei M. selten, bei S. öfters Melano-Sa.
5. Magen	Bei M. in 10 vH aller Magentumoren (besonders Pylorus und große Kurvatur), bei Wiederkäuern in allen drei Vormagen. „Sa. capsulare omasi“, „Pansen-Panzer-Sa.“. KITT. Rd. und Maus (transplantabel!). HANAU. Im Drüsen- und Muskelmagen, Rdz.- und Spz.-Sa., besonders H. Auch submuköse Sa. mit Zerstörung der Keratohyalinschicht. SCHLEGEL.
6. Darm	Seltener bei M. und S. Bei Pf. besonders Dickdarm-Sa. Bei Hd., Rd., Schw., Rdz.-Sa., bei Pf. (auch Rektum) und Hd. Spz.-Sa., Rz.-Sa., Sa. mixt und alveolare. Lympho-Sa. (wie bei M.), besonders Pf. (Blinddarm), Melano-Sa. (Schimmel). Metastas.: regionär und Leber. ACHILLES, JOEST, CSOKOR. Im Gegensatze zum M. ist Darm-Sa. der Tiere häufiger als Ca. des Darmes. Nicht so häufig wie bei S. am Dünn-, Dickdarm und Gekröse.

Tabelle 9 (Fortsetzung).

Organ	Mensch (M.), Säugetiere (S.), Pferd (Pf.), Rind (Rd.), Schwein (Schw.), Hund (Hd.), Vögel (V.), Huhn (H.), Rz. (Riesenzellen-), Spz. (Spindelzellen-), Rdz. (Rundzellensarkome)
7. Peritoneum	<p>Primär bei M. selten (auch Li.-Sa.), bei S. Ly.-Sa. öfter wie Sa. simplex (Pf. bis 20 kg!). Auch Lymphomatosis (Ähnlichkeit mit Ly.-Sa.), Spz.-Sa. am Netz (Hd.), auch retroperitoneal wie bei M. Bei H. „Leukomyelose“ mit sehr großen Tumoren. Mit Lageveränderung und Atrophie der Nieren. Bei Hd. öfters Spz.-Sa. und verschiedene Sa.-Typen gleichzeitig. JOEST, BROOKE und VOGEL. Ferner Perithel-Sa., Angio-Sa. plexiforme. ZIETSCHMANN, JOHANNIMLOH. (Fi., Sa. myxoma-teleangiectodes) bei Rd.</p> <p><i>Sekundäre Sa.:</i> (Ähnlichkeit mit Perlsucht) als Fi.-Sa. bei Pf. „Implantationsmetastasen“ bei Pf. CHRISTIAN, GÖHRE, FRANKE. Bei Vögeln am Pleuroperitoneum in 13,5 vH, seltener wie Ca.! „Implantationsmetastasen“ bei S. häufig, auch bei der „Lymphosarkomatose“ (Pf.), namentlich auch Melano-Sa. JOEST. Bei Vögeln nicht so oft wie Ca., aber häufig wie bei S.</p>
8. Leber	<p>Im Gegensatz zum M. bei S. häufiger, solitär und multipel (bis 283 Tumoren!) und als große diffuse Infiltrate. Bei Rd., Pf., Hd.: Spz.-, Rdz.-Sa., ferner Rz.- und Ang.-Sa., Melano-Sa. (Pf.), „Mischtumoren“, Radiär-Sa. Auch in zirrhotischer Leber (LUND), wie bei M. Bei Vögeln polymorph. Sa., großzelliges Sa. STICKER.</p>
9. Pankreas	<p>Bei M. und S. sehr selten!, bei Hd. und Rd. OTTO, HUNTERMANN.</p>
10. Herz und Herzbeutel	<p>Bei M. seltener, bei S. häufiger: Rdz.-Sa. (Rd.), Ly.-Sa. und Spz.-Sa. (Hd.), Osteo-Sa. (Pf.), sehr große Gewächse, endo-, epi- und myokardiale Sa., besonders an der Basis und Spitze! Myokard-Sa. bei Hd., auch an den Klappen mit Stenose, ferner bei Rd. und Schaf. MAGNUSSEN, BARTH, KITT.</p> <p><i>Sekundäre Sa.</i> bei M. und S. häufig, besonders bei Hd. und Rd. an den Klappen, Endo- und Myokard (zirkumskript und diffus). Bei Vögeln sehr selten; bei Fischen Spz.-Sa. (Scorpaena porcus). SCHMEY.</p>
11. Nase und Nebenhöhlen	<p>Bei M. und S. nicht häufig. Bei Pf. und Maultier. AGHION.</p>
12. Kehlkopf und Luftröhre	<p>Bei S. noch seltener wie bei M.! Pf., Rd. HARMS, KITT.</p>
13. Lungen	<p>Selten bei M. und S. (Pf., Hd., Schaf, Rd.). BRIEG, PAINE, LOMBARD, LUND. Schwimmblasen-Sa., Spz.-Sa. <i>Gadus morrhua</i>.</p>
14. Niere	<p>M. selten (kongenital und Kindesalter), Ad.-My.-Sa., Spz.-, Rdz.-Sa. bei S. ähnlich, <i>sekundär</i> häufig (M. und S., besonders bei Generalisation der Sa.), bei Rd. mit sehr ungleicher Verteilung auf gewisse Lappen!, ebenso bei Schaf, bei Schw. mit Hunderten von Sa.-Knoten! Lympho-Sa. bei Schw. LEBENDER,</p>

Tabelle 9 (Fortsetzung).

Organ	Mensch (M.), Säugetiere (S.), Pferd (Pf.), Rind (Rd.), Schwein (Schw.), Hund (Hd.), Vögel (V.), Huhn (H.), Rz.) (Riesenzellen-), Spz. (Spindelzellen-), Rdz. (Rundzellensarkome)
15. Harnblase	HENSCHEN, HANDSCHUH. Bei Vögeln selten. Rdz.-Sa. FLORSCHÜTZ. Sa. bei H. Sekundär öfters. Beim Hecht. SCHMEY, PLEHN. M.: Mischgeschwülste (embryonale Entwicklungsstörungen), reine Sa. (tuberös und infiltrierend), selten. ASCHOFF, KAUFMANN. Bei S. noch wenig bekannt, bei Pf. (pymorph. Sa.). FRIIS. Sekundär: Pf., Rd., Schw., Hd.
16. Hoden	M.: Sa. im Gegensatz zu Ca., im Jugend- und frühen Mannesalter; bei M. und S. auch in verlagerten Hoden (Pf.), auch bei Rd. mit mächtigen Metastasen. Bei Vögeln selten. BARIAG, SMITH, KITT. „Zwischenzelltumoren“ (Hd.). KAUFMANN, BERBLINGER, DÜRCK, POLL, A. FRANK, STOPPATO. Zwischenzelltumoren bei Vogelmischlingen.
17. Samenblasenstrang und Prostata	Bei M. selten, bei S.? Bei M. (Jugendliche) Sa. und Mischgeschwülste (Rhabdo-My.). W. H. SCHULTZE, SOCIN, KAUFMANN. Bei S.?
18. Äußere Genitalien	Bei M. und S. an Penis, Präputium, Skrotum: Rd.: Spz.-Sa., Ang.- und Melano-Sa., besonders Pf.!
19. Ovarium	Zahlreich bei M. und S., verschiedenste Formen (Rdz.-, Spz.-, Rz.-Sa., Myxo-Sa., Osteo-, Ch.- und Melano-Sa. (Alle bekannten Arten mit ihren Variationen.) Zysto-Sa., Sa. luteinicum (SPARAPANI). Besonders Rd., Pf., Schw. (ein- und doppelseitig), große Analogie zwischen M. und S.! „Granulosazelltumoren.“ R. MEYER, ASCHNER, v. WERDT. Bei Vögeln: alle Sa.-Formen des M. und der S. (besonders Rdz.-Sa.), Implantationsmetastasen an dem Peritoneum!, hämatogene Ausbreitung. SEUBERT. Rupturen mit tödlicher Hämorrhagie, vorwiegend Spz.-Sa., Mischformen.
20. Tube	Im Gegensatz zu M. sind bei S. hier Sa. nicht bekannt.
21. Uterus	Bei M. verschiedenste Sa.-Formen bekannt. Bei S. bilden sie größte Seltenheiten!
22. Vagina	Bei S. nicht selten (wie bei M.), Pf., Rd., Hd. (Rdz.-, Spz.-, Misch-Sa.).
23. Äußere Genitalien	Seltener bei M. und S., nur Melano-Sa. öfters bei Pf. (Vulva-Sa. in 11,1 vH gegen 55,5 vH Ca!), an der Klitoris des Pf. bilden Sa. den Hauptanteil (85 vH der Tumoren).
24. Mamma	Bei Hd. häufiger wie bei M. und anderen S., als Ch.- und Osteo-Sa.! Adenomatöse Mischtumoren bei M. und S. öfters! Bei S. besonders: Hd., Pf., Rd. (Spz.-Sa.), Metastasen in Leber und Uterus, auch doppelseitig, seltener bei Katzen. HORST, FREI, CINOTTI, RAVENNA. Osteoblast. Sa. (primär multipel). JOEST. Daneben zystische Formen: „Cystosarcoma papilliferum“, Melano-Sa. Sekundäre Sa. bei M. selten, bei S.?

Tabelle 9 (Fortsetzung).

Organ	Mensch (M.), Säugetiere (S.), Pferd (Pf.), Rind (Rd.), Schwein (Schw.), Hund (Hd.), Vögel (V.), Huhn (H.), Rz. (Riesenzellen-), Spz. (Spindelzellen-), Rdz. (Rundzellensarkome)
25. Zentralnervensystem, Meningen, Gehirn, Medulla und	Bei S. bedeutend seltener als bei M.: Dura-Sa. (Spz.- und Fi.-Sa. öfters), dagegen seltener Rdz.-Sa. und polymorph. Sa. wie beim M., Fortschreiten auf Gehirn und Schädel (bzw. Medulla und Wirbelsäule), meist bei Hd., Pf., Rd.
	Am Gehirn bei diesen auch in allen Teilen. Melano-Sa. primär (wie bei M.), sehr selten! Auch von Pigmentierung der Pia her (Rd. und Schaf). JOEST. Psammo-Sa. bei M. und S. <i>Sekundäre Sa.</i> sehr häufig bei S. und M., auch „miliare Melano-Sa.“
Nerven	Primär von den fibrösen Hüllen (bei S. selten), meist sekundär von der Umgebung aus (ähnliche Verhältnisse bei M. und S.). Bei Vögeln: Glio-Sa. des Gehirns (Papagei), Rdz.-Sa. ebendort. Rdz.-Sa. in der Orbita.
26. Auge	Die beim M. häufigen Melano-Sa. sind bei S. seltener! Primäre Rdz.-Sa. beim Pf. (von der Retina aus), Sa. mit sub- und epichorioidealer Ausbreitung. Bulbus-Sa. recht selten (Pf. und Rd.). <i>Sekundäre Sa.</i> auch beim S. (Hd.), kleinzellige medulläre Rdz.-Sa. HUEBNER. Spz.-Sa. (Tauben).
27. Schilddrüse	Öfters wie bei M. unter den S. zu finden: Pf., Rd., Hd. (Rdz.-Sa., Misch-Sa., Ch.-, Osteo-Sa., besonders Hd., auch Sa. und Ca. an verschiedenen Stellen und Sa.-Ca. (analog den Tumoren des M.), Sa.-Zellen neben Ca.-Zellen gelagert. Verbreitung und Metastasen wie bei M. HOCK, JOEST.
28. Thymus	Bei M. nur Spz.-Sa. als Thymus-Sa. anzusehen, Rdz.-Sa. gehören zu den Lympho-Sa. Bei S.? „Thymogene“ Sa. nicht sicher, wahrscheinlich handelt es sich bei solchen Gewächsen um Sa. des Mediastinums.
29. Hypo- undEpi-physe	Primär bei M. und S. selten, meist von der Nachbarschaft übergreifend. Rdz.-Sa. der Hypophyse beim Pf. (Pars gland.). WOLFF.
30. Nebennieren, akzessorische Nebennieren	Beim M.: pigmentlose und melanotische Sa. bei Pf. und Hd.: Spz.-, Myxo-, Angio-Sa. mit ausgedehnter Metastasierung. Bei M. und S.: teleangiektatische und kavernöse Rdz.- und Spz.-Sa.
31. Milz	<i>Sekundäre Sa.</i> in den Nebennieren auch doppelseitig (meist hämatogen), nicht selten!, bei M. und S in gleichen Formen. Primär bei S., noch seltener wie beim M., meist Rdz. und Spz.-Sa.! Bei Pf. besonders Melano-Sa., dagegen sekundäre Sa. häufiger als sekundäre Ca. (M. und S.). Primäre Spz.-Sa. (Hd.). LIPPMANN. Bei

Tabelle 9 (Fortsetzung).

Organ	Mensch (M.), Säugetiere (S.), Pferd (Pf.), Rind (Rd.), Schwein (Schw.), Hund (Hd.), Vögel (V.), Huhn (H.), Rz. (Riesenzellen-), Spz. (Spindelzellen-), Rdz. (Rundzellensarkome)
32. Lymphknoten und lymphadenoides Gewebe	<p>Hd. und besonders Rd. multiple Tumoren (im Gegensatze zum M.), „Splenom“, „Myeloidom“, „Lymphom“. Rdz.-Sa. beim H. primär und metastatisch!</p> <p>Seltener als beim Ca. Bei M. und S. sekundär, dann in erster Linie primär: bei M. als regionäres und generalisierendes Ly.-Sa., weit häufiger bei S., besonders Rd. (Kälber!), Hd., Schw., Ziegen. „Malignes Lymphom“ mit Beteiligung von Herz, Leber, Niere, viel mehr ausgebreitet wie beim M. Häufiger als die einfachen Sa. sind im Gegensatze zum M. bei den S. die Lympho-Sa., besonders bei Hd. (bis 7 kg Gewicht) und Pf. (KITT), mit Tumoren von 20 kg. Bei der „progressiven Lymphomatose“ der Hd. und Kälber treten ähnliche Gewächse der <i>Lymphknoten</i> auf. Ebenso liefert bei Hühnern die „Leukomyelose“ große weiche Gewächse in der Bauchhöhle, die oft von Sa. kaum zu unterscheiden sind. Auch bei S. zeigt die Peritonealhöhle mitunter Blastome, die große Ähnlichkeit mit „Lympho-Sa.“ besitzen, aber als „Lymphome“ anzusehen sind. Die Lymphomatose ist charakterisiert dadurch, daß auch die Follikel der Milz, wie die Darmlymphknoten, die noduli lymphat. der Haut, des Mediastinums, stark vergrößert, in kleinere und größere Knoten umgewandelt sind. Auch beim M. können die bei Leukämie auftretenden Knotenbildungen eine gewisse Übereinstimmung mit primären, besonders aber mit sekundären, multiplen Gewächsen aufweisen.</p>

## Anmerkungen zu Tab. 9.

Zu 5. Das *Sa. capsulare* vereinigt massenhaft vorhandene Tumorknoten in zusammenhängende Geschwulstlager, so daß schon äußerliche sichtbare Blastome entstehen, die, ebenso wie beim M., große Neigung zu regressiven Metamorphosen haben (zentrale Höhlenbildung unter starker Vermehrung noch erhaltener äußerer Muskelschichten). Die Sa. der S. sind in der Mehrzahl Spz.-Gewächse, seltener Rdz.-Tumoren, die dann recht gefäßreich, weich, „hirnmarkähnlich“ sind. Hierbei erfährt die Magenwand noch mächtigere Verdickungen wie beim M.! (bis 6 cm Durchmesser!). Der *Drüsenmagen* der S. zeigt submuköse (vom Bindegewebe oder den Lymphfollikeln gebildete), auch knollig lappige, subseröse Sa. (weiche teigige Beschaffenheit) mit stark hypertrophischer Muscularis, die schalenartig das Gewächs umgibt; zugleich finden sich Verkalkungen oder Ulzerationen wie beim menschlichen Magen, ebenso reichliche Metastasierung nach Leber und Lungen. Meistens sind Spz.-Sa. bei Pf. und Hd. (große Tumoren der Curvat. maj. bis in den Pylorus reichend). Bei Hd. auch multiple Rdz.-Sa., auch Myo- und Lympho-Sa. Beim M. sind die Metastasen stärker verbreitet in fast allen Organen, auch der Haut, als beim S.

*Sekundäre Sa.* bei M. sehr selten (Rdz.-Sa. und Melano-Sa.), bei S. ungewiß. Bei M. kann Leukämie ein Sa. vortäuschen, ähnlich beim Rd.: im Labmagen starke, oft diffuse Verdickungen der Wand durch „Lympho-

matose“; auch Ly.-Sa.tose (gehört wohl eher zur Lymphadenose wie zu den Blastomen. JOEST).

Zu 8. Sa. der *Leber* bei M., im Gegensatz zu S., selten und bei Jugendlichen, um so häufiger Früh- und Spätmetastasen! Sa. sind meist von mangelnder Gewebsreife (Rdz.-, Spz.- und Polymorphz.-Sa.) zum Teil sind es angioplastische Gewächse (Angio-Sa. und Peritheliome. ASCHOFF). Bei S. häufiger multiple und diffus infiltrierende Geschwülste, doch auch weniger als andere Tumoren (wegen des geringeren Bindegewebsgehaltes der Leber), Spz.-Sa., Rdz.-Sa., Angio-Sa. (Ähnlichkeit mit Chorionepitheliomen), pigmentierte Sa. (bei Pf.), Ly.-Sa. (besonders sekundär), Mischtumoren, sowie Radiär-Sa. Bei S. wie bei M. große Neigung zu Invasion nach den Blutbahnen. Sa. myxomatos., wie bei M., so auch bei S. (LUND, BERGHINZ).

Zu 10. Sa. am *Herzen* sind bei S. häufiger als bei M. (unreife Rdz.-, Spz.- und Rz.-Sa.), bei Hd. in Vorhof und Kammer (FRÖHNER, auch am Subendocard.), auch mit Klappenstenose (Hd., JOHNE). Fi.-Sa. der Mitralis (Rd., GOLZEN), Sekundär-Sa. bei S. weit häufiger als Ca.! (MAGNUSSEN, ACKERKNECHT).

Zu 13. Im *Respirationstraktus* sind Sa. bei M. und S. selten, besonders in den *Lungen* ist Primär-Sa. weit weniger vertreten bei S. als bei M. (bei Pf., Rd., Schw., Hd., FRÖHNER, BRIEG, PAINE), ohne Metastasen bei Hd. (LOMBARD). LUND sah primäres Alveolär-Sa. in Blutgefäße perforierend, nur Lokalmetastasen!, bei Hd.

Zu 14. *Kongenitale Nieren-Sa.* bei M. und S. meist Mischtumoren, gebildet vom Mesoderm vor seiner Differenzierung in das Myo-, Sklero-, Nephrotom, sehr selten sind reine Formen (Spz.-Sa.). JOEST und HENSCHEN sahen sekundäres osteoplastisches Sa. (Hd. nach primärem Eutergewächs). O. EWALD fand sekundäres Rdz.-Sa. der Katzenniere (nach Halsgeschwulst). Die beim M. bekannte retrograde Sa.-Bildung ist bei S. noch nicht nachgewiesen.

Zu 16. *Zwischenzellentumoren* des *Hodens* bei S., wie beim M., von Bedeutung (bei älteren Hd. in 50 vH aller Blastome), oft doppelseitig, in atrophischen Hoden mit Untergang des Drüsenparenchyms, ohne Organvergrößerung. KUNZE). Nach KUNZE bilden diese Tumoren zusammen mit den großzelligen Hodenblastomen eine autochthone, nur auf die Hoden beschränkte Gruppe in Analogie mit dem M. Bei V. Mischlingen gleichfalls Zwischenzellentumoren der Hoden (POLL, STOPPATO, FRANK).

Zu 19. Sa. der *Ovarien* bei S. und V. reichlich vertreten, wie beim M., mit allen Variationen (perivaskuläre Hämangiosa-Sa., Endotheliome, Zylindrome, auch an Ca. erinnernde Strukturen, besonders Alveolar-Sa. WOLFF, KAUFMANN). Zystenbildung (mukinöser und hämorrhagischer Inhalt). Ebenso ist Sa. luteinicum (SPARAPANI) bekannt. Bei S. haben besonders Rd., Pf., Schw. (auch sehr junge Individuen), analog dem M., sehr große Ovarien-Sa. (10 bis 122 kg!) mit verschiedenster Metastasierung. Ebenso auch Mischformen (wie bei M.), besonders Myxo-Sa., Fi.-Myxo-Sa. (ABTS, SEUBERT, JOEST).

*Granulosazellblastome* bei M. und S. vertreten. Reichlich sind regressive Prozesse bei M., S. und V., besonders Hämorrhagien nach Erweichung mit Rupturen (Hämaskos!), Implantationsmetastasen sehr oft bei V., bei ihnen auch hämatogene Aussaat, analog den S. und M. und exquisit destruktives Wachstum mit schrankenlosem infiltrativem Vordringen der Sa.-Zellen (SEUBERT) und generalisierter Sarkomatose. Bei Hd. sind Rdz.-Sa. seltener als Spz.-Sa. (JOEST und ERNESTI, ELSNER, SCHÖPPLER). Am Eileiter der V. fehlen, im Gegensatz zum M., die Sa.! (dagegen ist Myombildung bekannt).

Zu 21. Sa. des *Uterus*, im Gegensatz zum M., bei S. äußerst selten!, dagegen sind in der Vagina bei Pf., Rd., Hd., wenn auch selten, Sa. gefunden (Rdz., Spz., Myo-, Angio-Sa.), isoliert, multipel, konfluierend, auch polypös, gestielt! Melano-Sa. bei Pf. bekannt (Sa. sind hier, wie beim M., weit seltener als Krebs).

Zu 24. *Mamma* zeigt bei M. und allen S. Sa. (rein und Mischformen, aber weniger oft wie die Krebse). Bei M. sind Sa. mit chondroiden und osteoiden Elementen selten, bei Hd. sehr häufig; dagegen sind „adenomatische Mischtumoren“ bei M. und S. (besonders Hd.) häufig (bei Pf. und Rd. auch Fi.-, Osteo- und Chondro-Sa.). Bei männlichen S. ist Sa. sehr selten (bei Hd. CINOTTI). Doppelte Sa. beim M. selten (BORST), bei S. multiple Sa., bei Hd. (Zwei gleichgroße Osteoblast-Sa. bei Hd. mit Metastasen in Leber, Nieren, Blase, Ly.-Knoten sah JOEST („Mischgeschwulst als sporadische atavistische Skelettanlage“.) Die Variationen im Bau des Sa. sind beim M. größer (Sa. und Ca. zugleich, „Sarkokarzinom“, „Chondrosarcoma pseudocysticum“, KAUFMANN) wie bei S., dagegen sind Zystenbildungen bei M. und S. gleich mit allen Kombinationen (Cysto-Sa. papilliferum, Fi.-, Chondro-, Myxo-, Osteosarcoma). Melano-Sa. bei S. selten (bei Schw., WOLSELEY). FREESE sah bei S. Gewächse mit Zwischengewebe aus unverbraucht liegendebliebenen Mesenchymkeimen und epithelialen Zellen aus Ektodermanlagen: „kongenitale abgekapselte Mischgeschwülste“ (Zystofibrochondrome mit Papillen und hyalinem Knorpel, papilläre Blastome mit teils sarkoma-, teils myxomatösem Grundgewebe, Myxofibrosa-Sa. und Zystofibroadenome, Kombinationen von Chondro-Sa.-Fibroma myxomatodes und Cystadenoma proliferans). Beim Hd. kommen in verschiedenen Eutern Angiofibro-Sa. und Osteo-, Chondro-, Fibro-Sa. myxomatodes mit adenomatösen Wucherungen vor. Somit finden sich auch bei S. typische histioide Blastome mit Gewebsbeimengungen, die den reinen Typus stören und Metaplasien mit Sekretretentionen, dadurch mannigfache Umgestaltung des äußeren Bildes, wie der Strukturen (KITZ).

## B. Epitheliale Geschwülste.

Diese nehmen ihren Ausgang von den Deckzellen der Haut und Schleimhäute, wie der Drüsen, das Stroma ist mehr oder weniger gefäßreiches Bindegewebe, dessen Beziehungen zum Epithel von großer Bedeutung für den Aufbau und die weitere Entwicklung der epithelialen Blastome werden. Wenn auch bei ihnen der Gegensatz zwischen Parenchym und Stroma in der Neubildung weit weniger deutlich zum Ausdruck kommt, wie dies der Fall war bei den früher betrachteten Formen, den von Binde-substanzen herstammenden Tumoren, namentlich manchen Sarkomen. Das Epithel ist verschiedenartig, so daß Pflasterepithel, auch mehrfach geschichtet, ferner Zylinder- und Flimmerepithelien, oder auch Übergangsformen zwischen diesen Zellarten in den epithelialen Blastomen gefunden werden. Der weitere Aufbau dieser Neoplasmen ist abhängig von den Beziehungen zwischen dem Bindegewebe und dem Epithel. Durch deren geordnetes Zusammenwirken entstehen organoide Bildungen, die einerseits den Papillarkörper der äußeren Haut oder die zottige Struktur einer Darmschleimhaut, andererseits den Typus der tubulösen, alveolären, follikulären Drüsen — allerdings oft in sehr



grotesker Form — kopieren (BORST, 1, 3). Wir können demnach unterscheiden bei den fibroepithelialen Geschwülsten einmal das „*Epithelioma papillare*“ oder „*Papillom*“ und zweitens das „*Epithelioma adenomatousum*“ oder „*Adenom*“.

**1. Reife epitheliale Geschwülste.**

a) Epithelioma papillare (Papillome).

Die Gestalt dieser, bei Mensch und Tier sehr verbreiteten Gewächse ist ebenso mannigfaltig wie ihre Zahl und Größe, sie bilden knollige, breitbasige oder keulenförmige, zum Teil gestielte Wucherungen, deren Oberfläche mehr oder weniger tiefe Einziehungen, Buchten und Vertiefungen aufweist und damit dem ganzen Gebilde zottige, traubige oder an „Blumenkohl“ erinnernde Formen verleiht.

Je nach dem Gehalt an Bindegewebsfasern ist die Konsistenz fester oder weicher („*Papilloma durum*“ und „*Papilloma molle*“), in manchen Fällen sind die Blutgefäße nicht bloß reichlich vorhanden, sondern auch noch stark erweitert („*Papilloma angiomatousum*“ oder „*teleangiectaticum*“, „*cavernosum*“).

Für die vergleichende Darstellung der bei Mensch und Tier vorkommenden Papillome ist hier ebenfalls die Tabellenform gewählt worden.

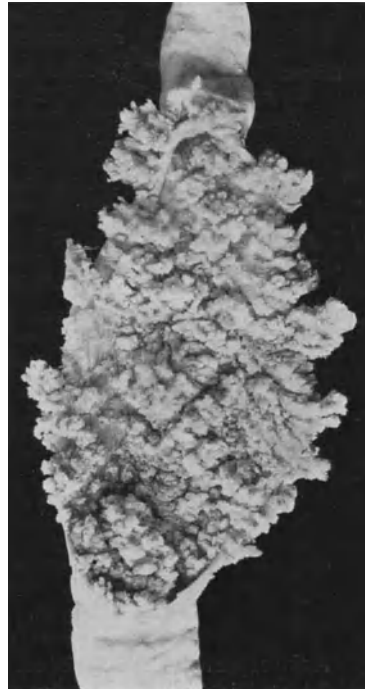


Abb. 5. Papillom des Ösophagus des Rinds.  
Nach KITT: Allgemeine Pathologie 1918.  
4. Aufl., Fig. 159, S. 490.

Tabelle 10. Papillome (P.).

Organ	Mensch (M.), Säugetiere (S.), Pferd (Pf.), Rind (Rd.), Schwein (Schw.), Hund (Hd.), Vögel (V.), Huhn (H.)
1. Mund	Bei M. Mundschleimhaut, Zunge, Lippen (auch mit Verhornung: P. durum), Ähnlichkeit mit Ca. Weit häufiger bei S. und in großer Menge an Zunge und Wange (Rd., Hd., Schw.), knollig, zottig (P. „coralliforme“), P. durch mechanische (Pf.) oder infektiöse Ursachen (Hd.) im Gegensatz zum M. Epitheliom der Lippen bei Barben. SCHMEY.
2. Ösophagus	Bei M. gestielte „polypöse P.“, selten auch solitär. Bei S. häufig und multipel auf der ganzen Wand ver-

Tabelle 10 (Fortsetzung).

Organ	Mensch (M.), Säugetiere (S.), Pferd (Pf.), Rind (Rd.), Schwein (Schw.), Hund (Hd.), Vögel (V.), Huhn (H.)
3. Magen	breitet, als P. „tuberosum“, „myxomatodes“, „fili-“ und „coralliforme“ und P. „sarcomatosum“ (Abb. 5). F. SCHMIDT. Nur im von Plattenepithel bekleideten Vormagen der S., dagegen im Drüsenmagen bei M. und S. nur Adenome! P. tuberosum häufig bei Rd. (50 und noch mehr Geschwülste), polypöse myxomatöse P. am Omasus (Rd.).
4. Nierenbecken, Ureter und Blase	Bei M. besonders im Nierenbecken und der Blase, auch multipel, solide oder zottige Formen, ebenso beim Hd., in der Blase, auch Übergänge in Ca., wie beim M.; ebenso bei Pf. Auch Rd. zeigen große Blasen-P. (blumenkohlartig) mit Hämaturie (akute Verblutung!), selten bei Schw. (P. fungosum oder villosum). HENSCHEN, KITZ.
5. Penis und Präput.	Besonders bei Pf., Maultier, Hd., Rd., bis zu 2,4 kg Gewicht (ohne Beteiligung der Glans, wie beim M.). HENSCHEN.
6. Vagina und äußere weibliche Genitalien, Mamma	Spontan und nach Infektionen bei M. (Kondylome) und S. (Fibro-P.); bei M. auch karzinomatöse Formen (bei Rezidiven, bei S.?).
7. Haut	Sehr häufig: Bei M. entweder solitär (kutan und subkutan) oder weiche P., bei S. mehr papillomatöse und verruköse P. (blaß oder pigmentiert), kongenital oder auf infektiöser Basis, beim Rd. (Kälbern), besonders am Euter, Pf. am Unterfuß, Hd. äußere Genitalien und Lippen, Schw. und Ziege (Euter). „Dystrophia papillaris et pigmentosa cutis“ der S. entspricht der „Akanthosis nigra“. UNNA, HIERNYMI. Bei Fischen: an Kopf- und Rumpfhaut bei Karpfen, Barben, Labyrinthfischen, Schleien „Pocken“. PLEHN, SCHMEY.

## Anmerkungen zu Tab. 10.

Zu 1. Die *Zunge* von Rd. und Katzen zeigt öfters borstenartige Umwandlung der Papill. filiform., ähnlich der „schwarzen Haarzunge“ beim M., doch liegen hier verschiedene Prozesse vor, da beim M. Wucherung, Verhornung des Epithels und Färbung dieser Zellen durch Nahrungsbestandteile (chemischer Prozeß) auftreten.

Zu 2. Das Papill. coralliform. liefert im *Ösophagus* der Rd. auf 1 qdcm 90 bis 600 P. mit großer Varietät der Formen (nach F. SCHMIDT 7 Typen!), analog der bei Epithelwucherung an der Rattenzunge vorkommenden Wucherungen (STAHR) des Epithels.

Zu 3. In der *Haube* bei Rd. finden sich (besonders an der Vorderwand, an der Schlundrinne und Cardia), im *Psalter* an der Haubenpsalteröffnung und dem Blättergrunde auch noch symmetrische „rosettenförmige“ P. (JOEST, DE JONG). Am *Vormagen* der Pf. zeigen die P. häufig Verhornung des Plattenepithels (warzige polypöse Proliferationen am Margo plicatus).

Zu 6. Die *Milchdrüse* der S. ist, im Gegensatz zum M., häufig besetzt von P. in recht verschiedener Verbreitung, an der äußeren Haut, wie der *Mucosa cysternae*.

Zu 7. Die warzenartigen P. der *Haut* sind (in Analogie zum M.) häufiger bei älteren S. (Pf., Hd.), die reine Warzenbildung ist jedoch bei S. seltener wie beim M. HIERONYMI unterscheidet hier reine epitheliale Bildungen (Beteiligung der Stachelzellen (akanthoide Warzen), oder der Hornzellen (keratoide Warzen).

Die P. der Jungtiere kommen wieder zur Rückbildung, sie entstehen meist im 3. und 4. Lebensmonate und sitzen bei Tieren von  $\frac{1}{2}$  bis 2 Jahren besonders am Hals, Unterbauch und Euter, als vergängliche Warzen (meist nach chronischen Hautreizen entstehend bei einigen besonders empfänglichen Rd.-Rassen, schwinden aber völlig mit Pubertätsbeginn. WIRSCHING, WEBER). Ebenso treten im Klauenspalt der Rd. auch „endemische“ Papillomatosen auf (SCEJELETBJERG).

### b) Adenome (Ad.).

Bei einer zweiten Gruppe von *Epitheliomen* besteht das Stützgerüst ebenfalls aus Bindegewebe und Gefäßen, dagegen ist der Oberflächenbelag gebildet von *Zylinderzellen*, *Flimmerepithelien* oder *Übergangsformen* zwischen diesen Elementen und den Plattenepithelien.

Wir finden solche Neubildungen an den Schleimhäuten des *Magen-Darmkanals*, der *Atmungsorgane*, des *Uterus*, der *Gallenblase* und *Gallenwege* als meist weiche, zottige, mehr flache oder gestielte polypöse Neoplasmen, die aber im allgemeinen seltener sind als die reinen Schleimhautwucherungen, die als einfache Schleimhautpolypen oder als adenomatöse Polypen bezeichnet und oft in größerer Menge als mutiple Neubildungen gesehen werden („*Polylyposis adenomatosa*“).

In den folgenden Tabellen ist eine Übersicht der beim Menschen und den Tieren vorkommenden Adenome gegeben, Formen, die für die vergleichende Pathologie besonderes Interesse darbieten, so namentlich die Gewächse der Leber, Schilddrüse, Nieren und Geschlechtsorgane.

Tabelle II. Adenome (Ad.).

Organ	Mensch (M.), Säugetiere (S.), Pferd (Pf.), Rind (Rd.), Schwein (Schw.), Hund (Hd.), Vögel (V.), Huhn (H.)
1. Mund und Rachen	Bei M. an der Zunge, der Lippen- und Wangenschleimhaut, auch gestielt, ebenso in den Speicheldrüsen (Cystadenoma papilliferum), bei S. dagegen?
2. Ösophagus	Bei M. kleine gelappte Tumoren. KAUFMANN. Bei S. nicht beobachtet.
3. Magen	Bei S. im Drüsenmagen und Darm wie beim M. nicht selten (isoliert, multipel, flach, beetartig, erhaben und gestielt, „polypös“): Pf., Hd., Schw., weniger im Labmagen der kleinen Wiederkäuerl, bei Schafen. „Polylyposis adenomatosa“ nach chronischer Entzündung bei M. und S., besonders bei S. infolge parasitärer Reizung („Adenoma verminosum“ bei Pf.). KAUFMANN, ZIETSCHMANN, PETIT und GERMAIN. Noch häufiger Ad. im Darm bei allen Haustieren, besonders Pf. und Schw. Bei M.: Fi-Ad. papillare als „präkanzeröses Stadium“, ferner neben Ad. auch Ca. Ad. tubulosum oder Ad. Papillom durch Dispharagus uncinatus bei Tauben.
4. Darm	

Tabelle II (Fortsetzung).

Organ	Mensch (M.), Säugetiere (S.), Pferd (Pf.), Rind (Rd.), Schwein (Schw.), Hund (Hd.), Vögel (V.), Huhn (H.)
5. Leber	1. Leberzellen- und 2. Gallengangs-Ad. bei M. und S., Gallengangs-Ad. bei Lachsforellen, Leber-Ad. beim Hai beobachtet. SCHMEY, PLEHN.
6. Pankreas	Bei S. weit seltener wie bei M., ältere Rd. zeigen in wenigen Fällen multiple Tumoren. Bei S. fehlen die Ad. der LANGERHANSschen Inseln und die Zystadenome des M. gänzlich. Reine Ad. können mächtigen Umfang (bis 45 kg Gewicht bei Rd.) erreichen. KURTZWEG, LANG.
7. Nase, Larynx, Lunge	Im Respirationstraktus sind Ad. bei M. und S. selten, bei S. weniger wie bei M. bekannt: Hd. (Ad.-Fi. und ödematöse Fi.-Ad.). STÖBENER. Adenomatöse Polypen in Larynx und Trachealsystem bei S. weit seltener als bei M. Bei Schafen „Polyad. bronchiale“, auch bei Katzen (infolge parasitärer Einwirkungen?). Adenomartige Bildungen an den Bronchien bei Meer-schweinchen.
8. Thyreoidea	Bei M. und S. nicht selten („Struma adenomatosa“). Bei S. (Pf. und Rd.) im Gegensatz zum M. keine Metastasen!  Struma colloides und cystica bei M. und S. häufig, auch kongenital (bei sämtlichen Tieren des gleichen Wur-fes). Bei Löwen und Tigern (bis 368), Kamelen, Dromedaren, Giraffen, Maultieren (sehr häufig!), Biberratten, Waschbären. Aneurysmatische, kavernöse, variköse Strumen und Struma basedowificata (Pf., Rd., Schaf, Hd., besonders weibliche S.). Amyloidstruma des M. fehlt bei S.! Struma cystica (Hahn). HALASZ. H. mit Struma basedowificata. TRAUTMANN, KITT. (Abb. 6, S. 727.)
9. Thyreoidea accessoria	Bei M. öfters, bei S. selten (Hyperplasie, zystischer oder Kolloidkropf: Hd., Pf., Ziege, Schw.). HENSCHEN. „Struma intrathoracica“ bei M. und Hd. („Ad. gland. thyreoid. juxta aorticae“ und „Ad. parathyreoidea intrathoracale“). MÖLLER-SÖRENSEN.
10. Thymus	Im Gegensatz zur Schilddrüse bei S. sehr selten Ad.-Bildung! Thymom (Hd., zum Teil sarkomatös und epitheliale Proliferation). JOEST.
11. Hypophysis	Im Gegensatz zu M. bei S. sehr selten (bei Pf. und Hd.). TRAUTMANN, LUKSCH.
12. Epiphysis	Höchst selten, bei S. weniger wie bei M. bekannt (Ad. bei Ziegen). TRAUTMANN.
13. Nebennieren	Wie bei M., auch bei S. häufiger: „Ad. adrenale“, „Hyper-nephrom“, „Adrenalom“ bei Rd., Pf., Hd., weniger bei Ziegen und Kälbern, „medulläre“ und „kortikale“ Ad. (wie bei M.!). SCHLEGEL, BECK, KITT. Hypernephrom der retroperitonealen Beizwischen-nieren und pararenalen Organe bei Pf., Hd., „medulläre“ Ad. bei Pf., Rd., Schw., weniger bei Kalb und Ziege. SCHLEGEL, KLAWITTER, PAWLOWITSCH, CESARI.

Tabelle 11 (Fortsetzung).

Organ	Mensch (M.), Säugetiere (S.), Pferd (Pf.), Rind (Rd.), Schwein (Schw.), Hund (Hd.), Vögel (V.), Huhn (H.)
14. Niere	Bei M. und S. solitär und multipel, einfach oder papillär, bei Hd. und Schafen, sehr große Ad. bei Rd., Pf., weniger bei Katzen, Schwein, Maus, Ratte, Kaninchen, mit Übergängen in Ad.-Ca.! Bei Finken und Hennen. Im Nierenbecken papillomatöse Ad. (Rd.), teils gut-, teils bösartig!, bei Pf. diffuse Ad. und adenomatöse Hyperplasien. HENSCHEN. Ad. medullare cystic. beim Aal. SCHMEY 3.
15. Hoden	Bei M. und S. im skrotalen und ektopischen Testis, auch beim S. Neigung zu zystischen und malignen Adenombildungen, ebenso am Nebenhoden, schon in frühen Stadien Übergang in „Ad. malignum“ (Ca. adenomatosum). SCHLEGEL.
16. Ovarium	Häufig (M. und S.) Cystadenom. glandularis oder papillaris (ein- und doppelseitig), auch carcinomatosum. SEUBERT. Rd., Pf., Schw., Hd. (bis 50 kg Gewicht), Ratte (Ad. papillaris). SECHER. Ad. ovarii bei H. (bis 135 g!). JOEST, ERNESTI.
17. Prostata	Bei älteren Hd. wie beim M.! als reines Ad. oder als Fi.-My.-Ad. (analog den Tumoren des M.).
18. Uterus	Bei M. häufig, auch diffuse Ad. (öfters Ausgangsstellen von Ca.!), bei S. höchst selten, nur bei Kaninchen als „Hyperplasia glandularis“ oder „Adenomyomatosis“. Ad.-My. auch bei Hd. STILLING und BEITZKE, G. A. WAGNER, PASKAL, JOEST, KITZ.
19. Mamma	Bei M. noch größere Rarität wie bei S., auch als Kombinationsformen: Cystad. papilliferum oder proliferans und Myxo-, Ch.-Ad., Fi.-Ad. mit Zystenbildungen. Pf., Katze, Rd. SCHLEGEL.
20. Haut	Talg- oder Schweißdrüsenblastome häufig (M. und S.), bei Hd. „Ad. sebaceum“, Ad. der Zirkumanaldrüsen (Hd.), „Trichoepitheliom“ (Pf.). DORNES, HIRO-NYMI, SIEDAMGROTZKY.

## Anmerkungen zu Tab. 11.

Zu 3. u. 4. Ad. der S. sind, ebenso wie beim M., von den malignen *Magen-tumoren* unterschieden dadurch, daß sie keine Neigung zeigen zu Degenerations- und Zerfallserscheinungen. Die tubulären und polypösen Ad. des *Darmes* bei Pf. und Schw. treten multipel auf oder in Gruppen vereint, mit größeren oder kleineren Abständen; an der Oberfläche erscheint die Lappung oder der zottig-papilläre Bau mehr oder weniger deutlich, bei M. finden sich gleichfalls beide Formen sehr zahlreich und in verschiedensten Größen, als einfache Drüsenwucherung mit Zerrung der Mukosa oder mit fibrösem vaskularisiertem Stroma, so daß mehr der Typ des „Fibroadenoma“ hervortritt.

Zu 5. 1. *Leberzellen-Ad.* (Ad. simplex, icterosum, viride, flavidum hepatis), besonders bei Rd. und Pf. (isoliert und multipel), zum Teil auch als Fi.-Ad. Die soliden Leberzellen-Ad. zeigen, wie beim M., auch bei S. zwar Neubildung von Leberzellenbalken, aber nicht von Leberläppchen, die Balken sind zusammengefügt zu verschiedenen großen Haufen mit wenig Gefäßen,

ohne Gallengänge, auch hier öfters so reichliche Bindegewebsfasern, daß Fi.-Ad. entstehen (JOEST).

2. *Gallengangs-Ad.* als kompakte Gebilde in das gesunde Gewebe eindringend oder (wie beim M.) als poröse Neoplasmen, aus einer Menge lakunärer, mit Zylinderzellen bekleideter Hohlräume bestehend.

Schließlich treten bei Tieren (analog dem M.) neben festen auch kaveröse Neubildungen als „Mischformen“ beider Arten auf, schon in frühem Alter (besonders bei Kälbern). Zuweilen zeigen die Gallengangs-Ad. der Tiere auch infiltrierendes Wachstum mit Übergängen in Krebs („Ad. cystic. hepatis malignum“) neben dem Zystadenom auch Ca. solid. (bei Hd. JOFFE). Das Gallengangs-Ad. hat Ähnlichkeit mit den Gallengangswucherungen in cirrhotischen Lebern (wie beim M.!) oder bei Coccidiose der Kaninchen (Entzündungsprodukt). Die Leber-Ad. können als dysontogenetische Bildungen gelten, da die Leber besondere Disposition besitzt zu örtlichen Entwicklungsstörungen. Bei der Katze sah JOEST Lebertumoren, teils einfaches Gallengangs-Ad., teils Zyst-Ad., mit kleinen Zystadenomen (in der ganzen Leber und auf dem Bauchfelle verstreut. Metastasen?).

Zu 7. Bei Meerschweinchen treten im chronisch entzündeten Lungengewebe ähnliche Umwandlungen des Bronchialepithels auf, wie solche unter ähnlichen und gleichen Verhältnissen beim M. beobachtet sind („präkanzeröse Veränderungen“): atypische Wucherungen eines dem Plattenepithel nahestehenden Übergangsepithels der Bronchiolen mit Bildung von Hornmassen bei Bronchiektasien, die als echte „metaplastische“ Vorgänge, jedenfalls nicht als „Pseudometaplasien“ (BRACK) und als Etappen auf dem Wege von der einfachen Epithelmetaplasie zur Ausbildung des Basalzell- bzw. verhornenden Plattenepithelkrebses gelten. Dagegen sind „adenomartige“ Bildungen der Meerschweinchenlungen als „akzessorische Lungen“ bzw. infolge Dreiteilung der Luftröhre (CHIARI) entstanden und finden ihre Analogie in der Humanpathologie („echte Überschubbildungen“ der Bronchien, „akzessorische Lungenlappen“, Verlagerungen des rechten eparteriellen Seitenbronchus auf die Luftröhre, „Dreiteilung der Trachea“), um so mehr, als die „Nebenlungen“ des Meerschweinchens überwiegend der rechten Lunge angehören (CHIARI, HERXHEIMER, STERNBERG, PAGEL).

Zu 8. Das Ad. fetale der *Thyreoidea* der S. wird zu der Struma nodosa des M. gerechnet (JOEST, WÖFLER); sie tritt auf bei Pf., Hd., Rd., Zg. (LITTY, HEDIN, HAMMER) und zeigt die netzförmig angeordneten Bläschenstränge, an Perlenschnüre erinnernd (LANGHANS, KAUFMANN).

Die als *parenchymatöse* oder *kolloide Typen* auftretenden *Adenome* zeigen bei älteren Tieren nach JOEST auch diese beiden Formen nebeneinander, bei Pf. und Rd. häufig die kolloide Umwandlung „*Adenoma gelatinosum*“ oder auch „*cysticum*“ mit *blasiger Bildung* ganzer Knoten, ebenso die *fibröse Struktur* („*Adenoma fibrosum*“), wie sie beim Menschen auftritt, auch bei Hd. und Rd., schließlich desgleichen das Bild des „*Adenoma calcificatum*“, „*petrosum*“ oder „*osseum*“.

Die Herkunft des Adenoms wird zurückgeführt entweder auf unentwickelte Zellen, die, wie bei normaler Schilddrüsenentwicklung (auch beim M. in der Pubertät und Gravidität), zwischen den Follikeln liegen oder auf deren Epithel (JOEST).

Dieses „*Adenoma fetalis*“ bildet bei Pf. die häufigste gutartige Struma, gewöhnlich erst im 10. Lebensjahre hervortretend (LITTY) und dann — wie beim M. — mit dem weiteren Alter wachsend. Ebenso beobachtet man dieses Blastom bei älteren Rd., Zg. und Hd. ohne bedeutende Vermehrung der Maße und Gewichte. Die beim M. nicht seltenen Fälle von „*Struma acces-*

*soria gland. Thyr.*“, die an recht verschiedenen, in der Nachbarschaft der Schilddrüse liegenden Stellen zu finden sind, werden bei Tieren nur in wenigen Beobachtungen erwähnt als „Hyperplasien“ oder „kolloide“, auch „zystische Kröpfe“ (Hd., Pf., Rd., Zickel, Schw., JOEST). A. MÖLLER-SÖRENSEN berichtet über zwei intrathorakale Strumen beim Hd., und zwar ein *Adenoma gland. Thyr. juxta aorticae* (7 : 5 : 5 cm) und ein *Adenoma parathyreoidea intrathoracale* (3 : 2 cm) bei einem 11jährigen Colley.

Im Gegensatz zu der menschlichen Geschwulst bleiben die Tieradenome der Thyreoidea ohne Metastasen (bei Pf. und Rd.), treten auch weit häufiger auf als jene und können darum auch nicht — wie KIRK hervorhebt — als die Vorstufen der malignen Neubildung (Adenokarzinom) gelten (JOEST).

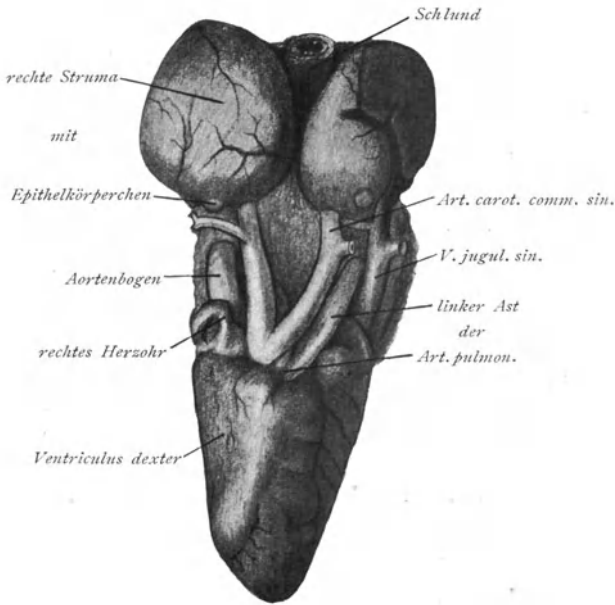


Abb. 6. Schilddrüsengeschwulst beim Huhn (Struma: *Adenoma angiomasum*). Nach E. FRITSCH: Beitrag zur Strumafrage beim Huhn (Virchows Archiv, Bd. 260, S. 428, Abb. 2).

Zu 16. Ad. des *Ovariums* sind bei S. wie bei M. häufiger, allerdings die reinen Formen seltener, dagegen die weiteren Stadien Zyst.-Ad. vom Oberflächenfollikel epithel oder Urnierenresten (SEUBERT). Nicht selten (wie bei M.) zystische Umbildung des gesamten Ovariums!

Zu 18. *Ad.-Myome* des Hd. zeigen Neubildung von Drüenschläuchen, die durch die verdickte Muskulatur bis zur Seroa reichen (mit vielen intramuskulären Zysten) als heterotope Schleimhautwucherung mit Muskelhypertrophie (Entwicklungsstörung nach JOEST). Bei Lymphadenosis general. tritt symmetrische Verdickung des Uterus (Hd.) auf, besonders subserös, bis in die Vagina hinab, mit starken Leukozyteninfiltraten zwischen geringem Retikulum.

Die beim M. häufigen papillären Fi.-Ad. sind bei S. selten (z. B. Fi.-Ad. Pf., KIRK), Ad. pericanaliculare myxomatos. (Katze, SCHLEGEL), Ad. papillare cystic. (Rd., SCHLEGEL, BOUCEK).

Bei Hydrometra und Endometritis chron. proliferans von Katzen treten symmetrisch in den stark dilatierten Uterushörnern, direkt an der Stelle der Plazentarzone (wo die Mukosa während des Ovarialzyklus, der Gravidität und Geburt am meisten in Anspruch genommen wird), Ad. macro- und microcystic. auf (UŽUPIS).

## **2. Unreife epitheliale Geschwülste.**

Im Gegensatz zu den vorher geschilderten typischen Epithelblastomen



Tabelle 12 (Fortsetzung).

Organ	Mensch (M.), Säugetiere (S.), Pferd (Pf.), Rind (Rd.), Schwein (Schw.), Hund (Hd.), Vögel (V.), Huhn (H.), Fische (F.)
5. Leber	Im Enddarm (wie beim M.) Plattenepithel-Ca. Multiples Ca. bei M. und S. Anal-Ca. bei Hd. und Katze (von den Gld. circumanal.). Bei der Maus nur ein Fall von Ca. des Darmes bekannt. TEUTSCHLÄNDER, V.: wenig Ca. bekannt: Adeno-Ca. im Blinddarm, Duodenum, Dünn- und Dickdarm bei H., Peritoneal-Ca.!
6. Gallenblase und -gänge	Im Gegensatz zu den seltenen Krebsen des M. bei S. öfters als Ca. hepato- und cholangocellulare. Beim S. ist „Cirrhosis carcinomatosa“ der Leber?
7. Pankreas	Bei S. umgekehrtes Verhalten wie bei M (Fehlen der Cholelithiasis beim S.), bei Rd. Adeno-Ca. SCHLEGEL.
8. Nase und Nebenhöhlen	Im Vergleich mit dem M. beim S. sehr selten: Ca. solidum oder adenomatosum bei Rd., Hd., Katze. Auch Skirrhus des Pankreas ist beobachtet. KITT.
9. Kehlkopf	Bei S. öfter als bei M., besonders bei Pf. EBERLEIN, FRÖHNER.
10. Lunge	Bei S. fehlt das Ca. im Gegensatz zum häufigen Ca. bei M.
11. Thyreoidea	Selten bei M. und S.: Plattenepithel-Ca. der Bronchialschleimhaut bei Pf. und Rd. TROTTER, TRABUSSO. Zylinderzellkrebs der Bronchialschleimhaut bei Pf. FRÖHNER. Ca. solidum bei Hd., Rd., Maus. NIEBERLE, SCHMORL Ca. bei Kaninchen, bei Ratten (mit Verhornung, TEUTSCHLÄNDER) nach chronisch bronchiektatischer Pneumonie.
12. Nebennieren	Bei M. und S., besonders Hd., Schaf. Bei F. (Salmoniden) (Abb. 7 und 8 S. 732).
13. Niere	Adeno-Ca. bei S., wie bei M., bei Rd. TRAUTMANN, SCHLEGEL, KITT. Pf. und Rd. zeigen gleiche Verbreitung der Nebennieren-Ca. wie der M. Dagegen sekundäre Ca. im Gegensatz zum M., bei S. sehr selten.
14. Ureter und Blase	Frequenz und Formen bei M. und S. gleich (Pf., Hd., Katze, Rd., Schw., Schaf, Kaninchen, Ratte, Maus), mit hämato- und lymphogener Metastasierung und Peritoneal-Ca. KRIEGBAUM, SIEDAMGROTZKY, FRANCO. Transplantable Ca. bei Ratten! (NICHOLSON).
15. Hoden	Bei S. selten (Hd.), ebenso die Nierenbecken-Ca. Blasenkrebs häufig wie bei M.: Zottenkrebs (Pf., Hd., Ziege), auch mit starker Hämaturie (SÜSTMANN bei Pf.).
16. Prostata	Bei M. nicht häufig, bei S., besonders bei Pf. und Hd., mit starker Metastasierung wie beim M. SCHLEGEL, KITT. Das Ca. ist seltener als Sa. (Ca. in II vH, Sa. in 44 vH). KÜNNEMANN.
	Bei Hd. wie bei M., aber ohne die Skelettmetastasen, namentlich als Adeno-Ca.

Tabelle 12 (Fortsetzung).

Organ	Mensch (M.), Säugetiere (S.), Pferd (Pf.), Rind (Rd.), Schwein (Schw.), Hund (Hd.), Vögel (V.), Huhn (H.), Fische (F.)
17. Penis und Präputium	Häufiger als bei M., als papillomatöse, skirrhöse Gewächse mit Ulzeration, besonders bei Wallachen („Kastration schafft Krebsdisposition“. TEUTSCHLÄNDER). Ca. der Glans penis bei Pf. und Rd., seltener bei Hd. (Implantations-Ca. auf der Präputiumschleimhaut und Metastasen in regionären Lymphknoten), häufiger als bei M.
18. Uterus	Bei S., im Gegensatz zum M., recht selten (Pf., Rd., Hd., Katze, Kaninchen), meist Adeno-Ca., dagegen der (bei M.) so häufige Plattenepithelkrebs der Portio vaginalis nur einmal (Katze) gefunden.
19. Ovarium	Wie bei M. häufig, besonders bei Rd., (auch Ca. psammomum), ferner bei Pf., Katzen, Hd., Schw., sodann Mischformen (Adeno-Ca. sehr häufig), Rd., Katze, Maus. FREI, SEUBERT. Auch doppelseitig und mit peritonealer Metastasierung. V.: häufig (medullär und zirrhös), solid und zystisch (papillär) und zystopsammös. Am normalen rechten und rudimentären linken Ovarium mit Hämorrhagien und Spontanrupturen.
20. Vagina	Bei S. seltener wie bei M., als „Ca. papillomatodes“, als verhornendes Plattenepithelgewächs oder „Ulcus rodens carcinomatosum“.
21. Äußere Genitalien	Ähnlich wie beim M., Ca. der Klitoris und Vulva (Pf., Rd.). Ca. scirrhosum, sowie Sa.-Ca.-Kombinationen bei Rd. (KÜST, JOEST und BIEDERMANN, FREI, SCHENKL) mit „Kontaktinfektionen“ an der Schweißhaut.
22. Mamma	Im Gegensatz zum M. bei S. selten, ausgenommen der Hd. und Maus. Katze und Meerschweinchen „starke Disposition“ nach TEUTSCHLÄNDER, dagegen bei Ratten und Kaninchen äußerst selten! Bei Rd. und Hd. meist Adeno-Ca. Skirrhus bei Hd., Rd., Katze (Löwin), Maus. Gallertkrebs, im Gegensatz zum M., bei S. selten. Ca. der Mamma virilis bei S.? Knorpel-Kalk-Knochenbildung bei Hd. (in ähnlicher Form wie in der Parotis des M.), die Ca. der Maus sind transplantabel.

Tabelle 12 (Fortsetzung).

Organ	Mensch (M.), Säugetiere (S.), Pferd (Pf.), Rind (Rd.), Schwein (Schw.), Hund (Hd.), Vögel (V.), Huhn (H.), Fische (F.)
	<p>hier das Fi.-Epitheliom Pocken (namentlich bei Schleien) durch tief infiltrierendes Wachstum des Epithels, Ähnlichkeit mit Ca. PLEHN, LÖWENTHAL. Benigne Epithelverdickungen der Fischhaut unterscheiden sich bloß graduell vom echten Krebs! (SCHMEY), dieser ist auch beim Meeresstichling (<i>Spinachia</i>) vertreten, ebenso auch Epitheliombildungen beim Zingel (<i>Aspro zingel</i> L.). PLEHN.</p> <p>Ca. <i>adenomatos</i>. der Haut der S. und Amphibien fehlt den V. und Reptilien. Reichtum der Drüsen schafft „histologische Disposition“, deshalb Hd. ein Ca.-Tier mit familien- oder sippentypischen Drüsenblastomen (Ca. der Glandul. circumanal.) (TEUTSCHLÄNDER). Der vollwertige Organbau dieser Drüsen kann durch „sekundäre Anaplasie verloren gehen, bei überstürztem Wachstum eine Ausdifferenzierung der verfetteten Talgdrüsen nicht mehr eintreten; die dann entstehende Geschwulst wäre ein ‚Basalzellenkrebs‘ der wie Sa. infiltrierend vordringt, deshalb auch als Ca. sarcomatodes angesehen werden kann“ (JÄGER). Die Drüsenkrebse sind bei Hd. und Katze häufiger als Plattenepithelblastome, die, wie beim M. und anderen S., an den Berührungstellen von Mukosa und Epidermis auftreten (Lippen, äußere Genitalien usw.). Bei Mäusen sind bloß drei orthoplastische Hautkankroide, bei Kaninchen und Meerweinchen keine Haut-Ca. bekannt.</p> <p>Bei V. sind Haut-Ca. sehr zahlreich (beim H. am Mittelfuß in 25 vH, Analregion in 18,4 vH, Schnabelwinkel in 4 vH, Brusthaut in 3,5 vH aller malignen epithelialen Gewächse); sie stimmen auch histologisch überein mit dem Krebs oder Kankroid des M., doch besteht geringere Mannigfaltigkeit der Form, es fehlen nicht verhornte Ca., dagegen tritt Bildung von „Hauthörnern“ über dem Blastom auf (TEUTSCHLÄNDER). Die Hautdrüsen gewächse der Amphibien erinnern an die adenomatösen oder medullären Zylinderezellentumoren des Säugerdarmes. Adeno-Ca. sind bisher weder bei Amphibien und Reptilien, noch bei Fischen (deren Haut nicht ganz ohne Drüsen ist) festgestellt worden, ebensowenig bei den V., die außer Ohrschmalz- und Bürzeldrüsen keine drüsigen Organe der Haut aufweisen (TEUTSCHLÄNDER).</p>

## Anmerkungen zu Tab. 12.

Zu 3. Ca. des *Digestionstraktus* sind bei Tieren, im Gegensatz zum M., sehr selten, weil nach TEUTSCHLÄNDER jene von diesem Organ einen natürlicheren, zweckmäßigeren Gebrauch machen, weshalb diese Befunde auch gegen die Ansicht, daß mechanische Reize, denen die Tiermägen häufig ausgesetzt sind, oder einmalige Traumen imstande seien, Ca. zu erzeugen. Die Formen des Magenkrebses sind von denen beim M. häufig unterschieden.

Z. B. der Pansenkrebs (Rd.), *Ca. scirrhos. omasi*, bildet ulzeröse oder luxuriöse Wucherungen, „gelappte Tumoren“ (Wandperforation und lymphogene Peritoneal-Ca.). Beim Pf. zeigt der Cardiakrebs stark prominierende blumenkohlähnliche Massen oder tiefe Geschwürskrater mit wallartigem Rand, wie beim M. Hier sind Plattenepithel-Ca. (auch mit Verhornung) bekannt, doch selten. Beim S. fehlen Metastasen oder sind sehr zahlreich in fast allen Organen (TROTTER). Ferner tritt am *Vormagen* auch das Ca.

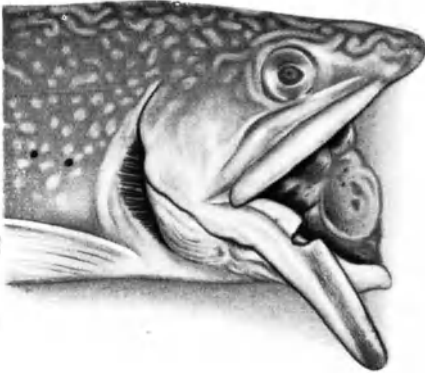


Abb. 7. *Ca. thyx.* (Bachforelle), die ganze Mund- und Rachenhöhle ausfüllend. (Nach GAYLORD, Fig. 26).

papilliferum“, als „*Ca. cavernos.*“ und „mixtum“. Die kavernösen Typen zeigen Analogie mit den *Ca. hep.* beim M. (Ruptur und *Hämaskos!*).

Zu 10. Während *Ca. laryngis* bei S. fehlt, ist der *Lungenkrebs* hier (im Gegensatz zum M.) häufiger, nach TEUTSCHLÄNDER infolge der Trockenahrung (Pf., Rd., Schw.), Aspiration rauher Pflanzenteile mit dauernder Reizung, ferner Parasiten (Maus, Kaninchen, Meerschweinchen).



Abb. 8. *Ca. thyx.* (Bachforelle), die ganze Kiemengegend ausfüllend. (Nach GAYLORD, Fig. 27).

(„lokale generelle Schädigung durch Wasser“ (PICK) und infolge „hereditärer Disposition“ (PLEHN).

Das *Schilddrüsen-Ca.* zeigt bei M. und Tier verschiedene Analogien: Kongenitale Kröpfe, embryonale Struma als Geburtshindernis (Hd.), hereditäre Struma, enzootisch, auch bei kropffreien Eltern! und Individuen gleichen Wurfs (KITZ, besonders Zicklein), tiefsitzender Tumor (intra-

papillare fungosum lobatum, alle Wandschichten durchdringend (KITZ, JOEST, TROTTER) ein.

Zu 5. *Sekundäres Ca.* der Leber stammt (wie beim M.) aus dem Magen-Darmkanal oder Pankreas, hämatogen (mit Phlebitis carcinomatosa); sie zeigen beim M. mehr Variationen als bei Tieren, ebenso Auftreten in früher Jugend („embryonales Ca.“!) (ROSENBUSCH). Bei Tieren, besonders Hd., Katze, Schw. ergriffen.

*Leberkrebs* der S. zeigt, wie beim M., frühzeitig Perforation in *Vena portae*, hepat. und cava, auch als „*Cysto-Ca. papilliferum*“, als „*Ca. cavernos.*“ und „mixtum“. Die kavernösen Typen zeigen Analogie mit den *Ca. hep.* beim M. (Ruptur und *Hämaskos!*).

Zu 11. *Schilddrüsenkrebs* ist besonders beim Hd. vertreten (auch in akzessorischen Strumen), wobei die Metastasen (wie beim M.) neben Krebs auch funktionierendes Gewebe enthalten können (EWALD). Bei den F. sind außer den Salmoniden auch noch Cyprinodonten, Haie, Meeresperciden und Kletterfische als Träger der *Thyreoidaea*. gefunden (PLEHN)

thorakal), zirkuläre Geschwulst, Zystenbildung (außer bei Katzen) sehr verbreitet; kolloide, kavernöse, variköse, aneurysmatische Tumoren.

Der *Schilddrüsenkrebs* bietet noch in vielerlei Hinsicht Übereinstimmungen zwischen M. und S., besonders beim Hd., sowohl in der Struktur (Ca. simplex, adenomatousum, fibrosum), wie auch in der Verbreitung (sehr ausgedehnte Metastasierung), Einbrüche in die Halsvenen mit Ca.-Thromben, darauf massenhafte Tochtergewächse auf hämatogenem Wege, besonders Lungenherde, ferner Krebsknoten in der Milz, Niere, Herz, Leber, Hoden, selten in Haut, Nebenniere, Mamma, Darm und regionären Lymphknoten.

Zu 12. Die *Nebennierenkrebs*e zeigen bei M. und S. gleichen Bau (reines Ca. oder Ad. malignum. Während beim M. Tumoren der Niere aus verlagerten Nebennierenkeimen (hypernephroide „GRAWITZsche Gewächse“) vorkommen, fehlen sie in der Niere der Tiere ganz, sind aber, im Gegensatz zum M., in den Nebennieren häufiger wie in den Nieren (STEINKE). Beim S. haben die Ad.-Ca. der Nebennieren gleichen Bau wie die adenomatösen Adrenalome (КИТТ), die durch Atypie als maligne Blastome sich erweisen. Beim M. ist der Unterschied zwischen den homo- und heterologen Nebennierenblastomen nicht immer deutlich ausgeprägt, auch hier gibt es Übergangstypen. Wie beim M. haben auch bei S. die Nebennieren-Ca. Neigung zum Einbruch nach den venösen Gefäßen. Vergleichende Untersuchungen über die Hypernephrome bei Rd. und M. ergeben, daß die großen Hypernephrome der Nebennierenrinde bei jenen mit denen des M. übereinstimmen im Bau, den regressiven Veränderungen, wie im Glykogen- und Lezithingehalt. Da es in den Nebennieren der Haustiere versprengte Nieren- und Nebennierenkeime nicht gibt, ebensowenig wie „GRAWITZsche Tumoren“, dagegen beim M. angeblich Nebennierenkeime in der Nierensubstanz und GRAWITZsche Blastome häufig sind, würde dies für die hypernephrogene Abstammung dieser Gewächse sprechen (STEINKE, BECK).

Zu 13. Die *Nieren-Ca.* zeigen öfters starke Atypie, weitgehenden Polymorphismus, wobei die soliden und tubulären Strukturen immer weiter schwinden und Ähnlichkeit mit Spindelzellformen entsteht. Manche Nieren-Ca. bei Ratten sind transplantabel (NICHOLSON), sie zeigen, wie beim M., auch bei S. oft riesige Größe (bei Pf. bis 10, bei Schw. bis 18 kg!). Bei *Vögeln* sind die epithelialen Nierenblastome im allgemeinen selten. SCHMEY fand beim Aal ein destruierendes Nierenadenom, das aber, wie die Ca. thyræoideae der Salmoniden, ohne Metastasen blieb. Da die Nieren der Fische mit den Urnieren identisch sind, handelt es sich hier um ein Gewächs des WOLFFSchen Körpers.

Zu 18 und 19. Im *männlichen Sexualapparat* zeigt das Ca. keine wesentlichen Unterschiede zwischen M. und S., um so mehr dagegen im *weiblichen*. Hier variiert nach TEUTSCHLÄNDER die Krebsfrequenz, entsprechend der phylogenetischen Entwicklung und der Beziehung zwischen Mutter und Kind, so ist das Ovarium des Hd. (im Gegensatz zum Eileiter) („Durchgangsschlauch“), entsprechend seiner außerordentlichen und künstlich gesteigerten Inanspruchnahme, ein Prädilektionsort für Ca.; bei S. zeigt umgekehrt der funktionell viel mehr belastete Uterus weit öfter das Ca. wie der Eierstock. Doch bildet diese „funktionelle Inanspruchnahme“ keinen unbedingt wesentlichen Faktor, denn bei Kuh („Milchkuh“) und Maus ist Ca. uteri, bei Rd. und Pf. ist Ca. mammae sehr selten. Die Uterus-Ca. der S. haben nicht die histologische Mannigfaltigkeit wie beim M., beim S. überwiegt das beim M. seltenere Ca. corporis.

Zu 22. *Ca. mammae* bei Hd. bis 50 vH aller Krebse. Bei M. ist Gravidität als „Schutzfaktor“ *anzusehen* (PELLER). Die Häufigkeit des Mamma-

Ca. ist um so größer, je zahlreicher und schlechter geschützt die Milchdrüsen sind (Hd. und Maus) und um so geringer, je geschützter lokalisiert (Pf., Rd.) die Drüse, je geringer die Exposition ist (TEUTSCHLÄNDER).

Schließlich sei an dieser Stelle noch eine der *Mäusehaut* eigentümliche Geschwulstform geschildert, die TEUTSCHLÄNDER zuerst gefunden und bisher neunmal beobachtet hat, nicht als besondere Wachstumsform eines gewöhnlichen Karzinoms, sondern als biologisch, morphologisch — vielleicht auch histogenetisch — eigenartigen Plattenepitheltumor, der bisher nur bei *Mäusen* gefunden wurde und sich auszeichnet durch lappigen, sehr regelmäßigen radiären Bau, dichotomisch verzweigte Hornstrahlen mit peripheren Blindsackbildungen. Zweifellos gehört das Gewächs in die Gruppe der *Choristoblastome* (E. ALBRECHT).

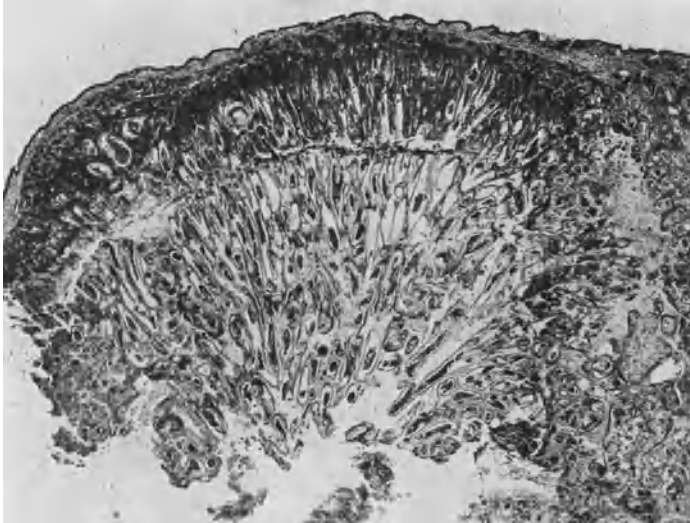


Abb. 9. *Trichokoleom der Maus*, Strahlen fast gleichmäßig dünn. Aus TEUTSCHLÄNDER: Zeitschrift für Krebsforschung, Bd. 23, 1926, S. 214, Bild 2. „Hornstrahlentumor der Maus“.

Sein Ausgang ist nicht sicher (ob von den Ausführungsgängen der Mamma oder einem Haarfollikelkeim?), deshalb als „*Hornstrahlengeschwulst*“ oder „*Trichokoleom*“, „*Haarscheidentumor*“ bezeichnet. Sein Wachstum ist planmäßig korrelativ und kompliziert organotyp, wie es bei bösartigen Blastomen bisher noch nicht beschrieben wurde; ferner dichotomisch, wie bei den Speicheldrüsen (HEIDENHAIN), auch bei niederen Tieren und Pflanzen, z. B. *Dichyota dichotoma* und *Fucus serratus*, also mancher Braunalgen, ferner Polypen: *Bongainvillea ramosa*.

Dieses gesetzmäßige Wachstum „*Organotypie*“ ist bei epithelialen malignen Blastomen bisher noch nicht, oder nur in Spuren gefunden, stets destruierend. Es kann deshalb auch als „*Karzinom*“ bezeichnet werden, wenn es sich auch durch dieses charakteristische Wachstum unterscheidet von den Adenokankroiden der Maus.

Der *Hornstrahlentumor* zeigt, daß es auch bösartige epitheliale Geschwülste mit verhältnismäßig kompliziertem planmäßigem Wachstum gibt,

deren Wachstumsweise sich nicht einfach durch die Richtung der geringsten Widerstände (Lymphbahnen) und ähnliche Ursachen erklären läßt, sondern nur durch die dem Keime von Hause aus innewohnende „*organoplastische Wachstumsenergie*“, die sich allen Widerständen zum Trotz geltend macht (Abb. 9).

### C. Melanoblastome.

Die Gewächse des pigmentbildenden Gewebes finden wir an erster Stelle in der Haut, beim Menschen häufig als Naevi pigmentosi (*Unna*). Beim Tier sind dagegen die von kutanen Pigmentzellen gelieferten Neubildungen weit seltener, es kommen hier vielmehr weit öfter deren ganz unreife Formen vor als „Melanosarkome“, besonders bei Pferden.

Tabelle 13. Melanoblastome (Mb.).

Organ	Mensch (M.), Säugetiere (S.), Pferd (Pf.), Rind (Rd.), Schwein (Schw.), Hund (Hd.), Vögel (V.), Huhn (H.)
i. Haut	<p>„<i>Naevi pigmentosi</i>“ beim M. häufig, bei S. weit seltener, meistens dann als Melano-Sa., besonders bei Schimmeln (Mohren-, Rot-, Braunschimmeln), sehr selten bei Braunen und Rappen. Sitz: Schweifrübe, äußere Genitalien, Euter, Lippe, Gehörgang. Metastasierung weit reichlicher wie bei M. Ferner bei Hd. und Rd. Bei Vögeln: Tauben. BECK.</p> <p>Pigmentmäler der Tiere liegen in der Haut oder ragen über sie empor, zeigen entweder nesterartige Gruppierungen der Zellen oder diffuse Ausbreitung, daneben sieht man auch Chromatophoren im Stratum papillare oder reticulare mit längeren, auch verzweigten Fortsätzen, mit groben Pigmentkörnern (im Gegensatz zu den Melanoblasten). Die Naevi pigmentosi oder pilosi sind als lokale Entwicklungsstörungen aufzufassen, zuweilen ausgezeichnet durch sehr reichliche Zellwucherung, die ihnen den Charakter blastomatöser Gebilde verleihen kann. Die Pigmentzellen treten in zwei Arten auf: als <i>Epidermiskeimzellen</i> („epitheliale Melanoblasten“), sowie als spindelige und verästelte <i>Chromatophoren</i> des Papillarkörpers und Stratum reticulare (BORST 1, 3, 5). Demnach werden epitheliale und bindegewebige Formen der Melanome bei diesen von LUBARSCH als „<i>Melanozytoblastome</i>“ bezeichneten Gewächsen unterschieden. Da über die Frage der Pigmentbildung und der Natur der Naevuszellen eine Einigung bis jetzt noch nicht erfolgt ist, wird man bei den unreifen malignen Formen dieser Neoplasmen nach KAUFMANN an der Scheidung in <i>epitheliale</i> („<i>melanotische Karzinome</i>“) und <i>bindegewebige</i> („<i>melanotische Sarkome</i>“) Melanoblastome festhalten müssen.</p> <p>Nach Untersuchungen von FLECHNER über die Lage des Pigmentes in der Haut der Pf. („Dopareaktion“) liegt dieses bei normal farbiger Haut in den Zylinderzellen des Stratum germinativum, wo es im Protoplasma dieser Zellen <i>autogen</i> entsteht, wahrschein-</p>

Tabelle 13 (Fortsetzung).

Organ	Mensch (M.), Säugetiere (S.), Pferd (Pf.), Rind (Rd.), Schwein (Schw.), Hund (Hd.), Vögel (V.), Huhn (H.)
	lich als <i>Produkt</i> eines <i>fermentativen Prozesses</i> . Zur Pigmentbildung in der normal farbigen Haut sind alle Zellen des Rete Malpighi befähigt, doch ist nicht sicher festzustellen, ob den eigentümlichen „dendritischen“ Zellen eine besondere Rolle bei diesem Vorgange zukommt. Das Haarpigment entsteht ebenfalls autogen, wahrscheinlich auf fermentativem Wege in den Zellen der Haarmatrix selbst, außerdem sind die äußeren Haarwurzelscheiden und Follikeltrichter zur Pigmentbildung befähigt. Albinotischen Haaren und albinotischer Haut fehlt wahrscheinlich in ihren Zellen das Ferment, deshalb kann kein Pigment gebildet werden.
2. Zentralnervensystem	Bei M. weit mehr verbreitet als bei S., namentlich an der Pia (Einwachsen in die Hirnsubstanzen).
3. Milz	Bei S. ist Pigmentverbreitung normalerweise stärker wie bei M., deshalb sind Primärtumoren innerer Organe dort nicht selten.
4. Leber	Bei S. öfters, im Gegensatze zum M., namentlich bei Pf., Rd., Schafen.
5. Magen	Am Pansen des Rd. GÖRIG.
6. Niere, Pankreas Pleura und Lymphknoten	Bei M. nur sekundär, dagegen primäre Mb. bei Pf., Rd., Schafen.
7. Schädel	Beim Saugkalbe mit Metastasen (Lunge, Leber, Endokard, Muskel). Primär an der Schädelbasis. BOL-LINGER.

## D. Teratome.

*Teratome* sind bei den *Haussäugetieren* öfters zu finden, sie bilden nach SCHLEGEL, nächst den Karzinomen und Sarkomen, die am häufigsten auftretenden Blastome, ausgezeichnet durch sehr bunte Zusammensetzung (kongenital entstanden, aber meistens erst im späteren Alter weiter auswachsend) und zwar vom Entoderm gelieferte, mit Zylinderepithel ausgekleidete Kanäle und Zysten, ferner finden sich daselbst mesodermale Bestandteile (Muskulatur, Bindegewebe, Knorpel, Knochen) und epidermoidale Bildungen, die vom äußeren Keimblatte geliefert werden. Solche Teratome sind auch experimentell erzeugt worden (vgl. die später zu erwähnenden Untersuchungen ASKANAZYS); es gelang anderen Autoren (WILMS, v. HANSEMANN, RÖSSLE, PETROW u. a.) Gewächse zu erzeugen, in denen Abkömmlinge von zwei, oder auch allen drei Keimblättern nachweisbar waren.

Für die Entstehung der *hochkomplizierten Teratome* kann nur ein *totipotentes*, der Eizelle annähernd entsprechendes Material, in Betracht kom-



men, also Zellen der ersten Furchungsstadien des befruchteten Eies (Blastomeren) und Urgeschlechtszellen. Der Rekurs auf letztere ist vor allem für die Teratome der Keimdrüsen und des Cöloms (Brust-Bauchhöhle) gerechtfertigt; er erklärt vor allem das multiple Vorkommen von Teratomen („komplizierten Dermoidzysten“) in den Generationsdrüsen, besonders im Ovarium. Ferner kann für diese Ansicht das Fehlen der Geschlechtsorgane (Mangel von Hoden und Ovarium) und fetaler Ernährungsorgane (Mangel von Eihäuten) in diesen Teratomen angeführt werden (BORST 2, 3).

Die *Teratome* sind nach BORST (4) „*organismoide Bildungen*“ (zusammengesetzt aus Produkten aller drei Keimblätter nach Art eines fehlgegangenen Organismus), die so gut wie immer Organe oder Körperteile in ausgeprägter oder mehr angedeuteter Form enthalten, als „*Teratoma adultum s. coetaneum*“ (mit Geweben, die ausschließlich denen des Trägers gleichaltrig erscheinen) und „*Teratoma embryonale*“ (fast bloß embryonale oder frühfetale Gewebe enthaltend), die beide im ganzen menschlichen Körper von den Beinen bis zum Kopfe, von der Bauchwand bis zum Wirbelkanal verbreitet sind.

V. HIPPEL hat am Kaninchenauge einen (1: 0,6 cm großen) knochenharten episkleralen Tumor hervorgerufen, zusammengesetzt aus Knorpel, Knochen (mit Kanälchen und Mark), einem Zahn, Muskel, lymphoidem Gewebe, Haare, Epidermiszellen (in Zysten, mit Haarbalgwurzeln und Riesenzellen), Pigmentepithel, Ganglienzellen?, so daß bloß die Elemente des Entoderms vermißt wurden. PETROW konnte am Meerschweinchenhoden (selbst bei Benutzung eines vollentwickelten Embryos von 1 cm Größe) ein „*Tridermom*“ (Teratom mit Beteiligung aller drei Keimblätter) erzeugen.

Im Hoden des Menschen treten solide, klein- und vielzystische *Teratome* auf, daneben Mischformen „*Zystochondromyome*“, „*Zystokarzinome*“, dagegen sind einfache Dermoidzysten selten (KAUFMANN 1). Bei Tieren sehen wir derartige Blastome im Hoden von *Rindern* („*malignes Myxolipomyoadenom*“, bei einem 3 Wochen alten Kalb) (KITZ 1) und von *Pferden* (namentlich Kryptorchiden) mit Beteiligung der Gewebe aller Keimblätter; teilweise überwiegen bestimmte Formen vom Typus der Adenome, Adenokystome, Chondrokarzinome, Zystokarzinome (KITZ 1, JOEST 1), ebenso kommen im *Eterstock* des *Pferdes* und anderer Säuger Teratome vor, z. B. beim *Pferde* (H. SONNENBERG).

Die auf eine dreikeimblättrige Anlage zurückzuführenden systematoiden Gewächse sind die „wahren“ echten Teratome (auch „*Embryome*“ genannt), sofern sie in der *unreifen Form* als eigentliche „*Blastome*“ auftreten, nennt man sie auch „*Teratoide*“, „*Embryoide*“ oder embryonale *blastomatische Teratome* („*Teratoblastome*“), im Gegensatz zum *Teratoma simplex s. parasiticum s. adultum, s. coetaneum*. Es kommen hier die mannigfachsten Kombinationen der reifen und unreifen Form, die also teils Mißbildungen, teils echte Geschwülste sind, ebenso wie partielle krebssige und sarkomatöse Entartungen, z. B. Krebsbildung in komplizierten Dermoidzysten (BORST) zur Beobachtung.

Reichlich sind die genannten Tumoren beim *Hahn* vertreten als „*Hodenembryome*“ mit sehr mannigfacher Struktur (lockeres, myxomatöses, gefäßreiches Bindegewebe, mit Inseln hyalinen Knorpels, Knochenbälkchen, glatten Muskeln, kleinen Herden von Plattenepithel auch mit Hornperlen und kleinen Zysten. SCHLEGEL). WINOKUROFF. COHRS sah beim *Haushahn* ein *Hodenteratom* mit *Kankroidcharakter* (monogerminales, dreikeimblät-

riges, solides Teratom, „Tridermom“, mit Drüsen- und Bindegewebe, Herden aus verhornendem Plattenepithel, über die Hälfte des Tumors wird gebildet von ektodermalen Bestandteilen mit karzinomatöser Differenzierung („Kankroid“).

Die bisherigen Beobachtungen lehren, daß der *Hoden* beim *Menschen*, den *Haussäugetieren* und *Vögeln* der *Lieblingssitz* von *Teratomen* ist, die meist entstehen aus Genitalzellen, die nicht in die Genitalstränge eingedrungen und darum aus dem natürlichen Verbande ausgeschaltet geblieben sind.

Die andere Gruppe der vorstehenden Neubildungen, die als „*teratoide zystische Blastome*“ („*Balggeschwülste*“) bezeichnet werden, treten auf: einmal als *Atherome* und zwar entweder als postnatale „*Retentionszysten* der *Talgdrüsenausführungsgänge*“ (VIRCHOW, ORTH, ASCHOFF), auch „*Haarbalgzysten*“ oder „*Talgdrüsenzysten*“ auch „*Follikelzysten*“, echte einfache Atherome, deren größere Formen meist aus Haarbälgen entstehen (KAUFMANN). Ferner kommen solche Gebilde vor als „*richtige Neubildungsatherome*“ (KAUFMANN), „*Dermoide*“ und „*Epidermoide*“ (aus versprengten Epidermiskeimen) (JESIONEK, FRANKE). Sie finden sich beim Tier wie beim Menschen häufig an der Kopfhaut (von Hund und Pferd am blinden Ende der Nasentrompete, bei Rindern am Vordersehenkel), im Corium wie der Unterhaut gelegen, und haben zum Unterschiede von den Dermoiden (deren Wand Papillen, Epithel und Drüsen zeigt) nur eine dünne Epithellage in der Zystenhülle.

Eine *zweite Art* der *teratoiden Blastome* stellen die „*Dermoide*“ dar, die kongenital entstehen durch Abschnürung von Kiemengangsresten oder Inklusion von Haut oder epithelialen Teilen in der Tiefe des Coriums oder dem subkutanen Gewebe; ihre fissurale Lage deutet auf Beziehungen zu den „*Schlußlinien*“ der Leibesoberfläche hin (KAUFMANN). Sie erscheinen beim Menschen tatsächlich auch besonders an den Körperstellen, die während der Entwicklungsperiode Sitz derartiger Einstülpungen sind. Beim Menschen findet man sie am Kopfe, Nacken, Gesäß, und besonders den „*Schlußlinien*“, ebenso bei Tieren, z. B. Rindern (Hals-, Trier-, Nabelgegend), bei anderen Tieren, namentlich Hunden und Schweinen, kommen solche Dermoide äußerst selten vor, auch sind die bei Menschen festgestellten karzinomatösen Atherome und Dermoide bei Tieren nicht bekannt.

Die *Dermoidzysten* sind unter den *Haustieren* besonders bei Pferden und Rindern zu treffen als *branchiogene* oder an den *embryonalen Nahtstellen* (wie beim Menschen) lokalisierte Blastome, am Auge, der Hornhaut finden sie sich beim Rinde am häufigsten, dann bei Hunden, Schafen, Pferden, Schweinen (KITZ) auch mitunter doppelseitig als halbkuglige Vorrugungen, mit Linsenbildungen bis zur Größe eines Taubeneies, mit hautähnlichen Resten amniotischer Stränge, am Bulbus, an der Hornhaut oder auch an Cornea und Conjunctiva ausgebildet (bei Pferden,

Rindern, Schafen, Hunden, Schweinen, Katzen). Dabei treten im histologischen Bilde alle Bestandteile der Haut auf, Schweiß- und Talgdrüsen, Knorpel und Haare, die immer die spezifische Form der betreffenden Tierart zeigen, so daß z. B. bei Schafen typische Wolle vorkommt; auch sind solche *Dermoide multipel* vertreten bei mehreren oder allen Tieren des gleichen Wurfes an Cornea und Conjunctiva beider Augen (KITZ).

Andere Dermoide sitzen intrakraniell, zeigen Binde-Fettgewebe, quer-gestreifte Muskulatur, Augenrudimente usw. (JOEST). *Dermoidzysten* mit *Zahnbildungen* sind am Hoden beobachtet, bestehend aus Lederhaut mit Haaren, sowie verunstalteten Backzähnen (nach WINOKUROFF handelt es hier sich um teratoide Tumoren, um „rudimentäre Embryome“). Besonders reichlich finden derartige Zysten sich im Eierstock und zwar beim Menschen in komplizierterer Gestaltung als „zusammengesetzte Dermoidzysten“ oder „zystische Teratome“, die entweder völlig ausgebildete Gewebe („Embryome“, auch „rudimentäre Parasiten“) oder „solide Teratome“ („embryoide Tumoren“) sind, mit regellosem Wachstum der einmal differenzierten embryonalen Gewebe unter Beibehaltung dieses fötalen Charakters, ohne zu fertigen Organen auszuwachsen (WILMS, KAUFMANN). Die *Ovarialdermoide* der Tiere zeigen, ähnlich wie die menschlichen Gewächse, einen derben fibrösen Balg mit Verknöcherungsinselfen, auch Haaren und Talgdrüsen, „*Dermoidcystis pilifera*“.

Bei den Vögeln treffen wir ebensolche Bildungen als „*Federbalgzysten*“, in denen die Federn in einer Richtung oder an beiden Polen des Sackes stehen (vis à vis und sich kreuzweise berührend), oft freiliegend, von der Nachbarschaft oder dem Ovarium selbst stammend und später sich ablösend, in die Brusthöhle vordringend. Neben den Federn sind in diesen Blastomen noch weitere verschiedene Bestandteile vorhanden: Fett, Knorpel, Muskulatur, Schleimgewebe („*Teratoma dermoides penniferum*“).

In der Veterinärpathologie finden wir die „*teratoiden Tumoren*“ stärker verbreitet wie beim Menschen, namentlich was die von den Zahnanlagen herstammenden Blastome betrifft, ferner sehen wir solche Neubildungen, die von dem Hautgewebe abzuleiten sind und — in ähnlicher Form wie beim Menschen auftreten — als meist „zystische Blastome“, „*Balgeschwülste*“, als „*Atherome*“, „*Dermoide*“ oder „*Dermoidzysten*“ und schließlich als „*traumatische Epithelzysten*“. Die erste Gruppe umfaßt die „*Adamantinome*“, „*Odontome*“ und „*Zementome*“.

Die von Rudimenten des Schmelzorganes gelieferten (teils soliden, teils zystischen) *Adamantinome* kommen beim Menschen angeboren, wie auch im früheren Kindesalter vor („*differenzierte Basaliome*“), sie sind auch beim Tier relativ seltene Geschwülste: Unter den Tieren sind gewöhnlich Rinder und Katzen von der Neubildung befallen, die in der Gegend der unteren Schneidezähne (selten am Oberkiefer) sich ausbildet, zuweilen erhebliche Ausdehnung erlangt (Tumor im Unterkiefer einer Kuh von 10 : 12 : 17 cm Größe). Zwischen derartigen einfachsten, lediglich in einer Wucherung von undifferenzierten Keimen (ohne Schmelzbildung!) bestehenden Adamantinomen gibt es Übergänge bis zu den zahnartigen, aus Dentin und Schmelz bestehenden, Hartgebilde erzeugenden, „*multidentiferen proliferierenden Odontomen*“ („höher differenzierten Adamantinomen“), die alle diese teratoiden Zahngeschwülste als Produkte ähnlicher Entwicklungsstörungen der

Zahnanlage oder des odontogenen Gewebes erscheinen lassen (JOEST I). Diese *Odontome* gelten zum Teil als einfache Mißbildungen, zum Teil als *Teratoide* (TEUTSCHLÄNDER I) und finden sich besonders bei Pferden, Rindern, Ziegen, Schweinen, ferner dem Nilpferd (Beobachtung eines *Incisivus* mit blätteriger Kronenwucherung), am Stoßzahn des Elefanten mit Bildung umfangreicher mamellonierter Auswüchse, beim Murmeltier und dem Aguti (TEUTSCHLÄNDER I). Diese Blastome erscheinen als „nichtidentifizierendes *Odontoma molle und durum*“, mit Dentifikation als „*Odontoma simplex partiale s. adhaerens*“ (coronar. vel radiculare) oder als „*totales Odontom*“. Die erste Art findet sich meist bei Pferden (an Backen- und Schneidezähnen), die zweite auch als „odontogenes Pseudoosteom“. Schließlich wird noch ein „*Odontoma multidentiferum proliferans*“ beschrieben, weiche, halbharte und harte Form infolge von Dentin- und Schmelzbildung sowohl bei Menschen wie bei Tieren, doch hier selten auftretend (JOEST).

Bei Tieren kommen noch intrakranielle branchiogene Zahnheterotypien und daraus entstehende Gewächse vor bei Pferden („intrakranielle Dentalostosen“, ROTH), „versteinertes Gehirn“. Im *Gehirn der Tiere* sind die *Teratome* im Verhältnis zu den bindegewebigen Tumoren selten, ebenso die Mischgeschwülste, jedoch im ganzen noch häufiger wie beim Menschen (in 4—5 vH, nach GIEGRICHIN 0,4 vH aller Gewächse) (TEUTSCHLÄNDER). JOEST sah beim Rinde in der Kleinhirngegend ein solches Blastom (mit rudimentärem Auge, Binde-Fettgewebe, quergestreifter Muskulatur, Haaren). Beim Menschen finden sich diese Neubildungen an der Hypo- und Epiphyse, bei Tieren hier nicht bekannt, außer der Beobachtung von MARGLIES (Teratoid der Kaninchenhypophyse), auch an der Dura spinalis des Menschen wurden solche Geschwülste festgestellt aus Knorpel- und Fettgewebe (in der sacral-coccygealregion), kongenital, meist median gelegen. Während beim Menschen auch die Brusthöhle, besonders das vordere Mediastinum und die Thymusregion, als Sitz der vorliegenden Neoplasmen in Betracht kommt, sind sie daselbst bei Tieren selten, dagegen ist Hoden und Eierstock als besondere Entwicklungsstelle sowohl beim Menschen wie den Tieren (auch den *Vögeln*) zu bezeichnen.

## II. Experimentale Geschwulsterzeugung.

### a) Geschwulsterzeugung durch chemische Reize („Teerkrebs“).

Während der letzten Jahre sind eine große Reihe experimenteller Untersuchungen ausgeführt worden über die Fähigkeiten lokaler chemischer Reize, atypische Epithelwucherungen zu erzeugen. Hierzu wurden in erster Linie Teerpräparate verwendet bei weißen Mäusen und Kaninchen, deren Haut sich als besonders empfänglich für derartige Einflüsse erwies, so daß es in der Tat gelang, Zellproliferationen zu erzeugen, die mehr oder weniger deutliche Übereinstimmung in ihrem äußeren Verhalten wie dem histologischen Bilde mit den bei den genannten Tieren, und selbst den bei Menschen vorkommenden natürlichen Hautkarzinomen darboten. Besonders YAMAGIWA, TSUTSUI und ISHIKAWA ist es gelungen, sowohl an der Rückenhaut der Mäuse, wie den Ohren des Kaninchens, epitheliale Neubildungen zu erzeugen, die schließlich nicht bloß das Bild papillärer Epitheliome zeigten, sondern auch in ihrem ganzen

Charakter (namentlich bei längerer Dauer der Teerapplikationen) den Typus des Plattenepithelkarzinoms erkennen ließen und auch verschiedenartige Metastasen lieferten. Es konnten auch die einzelnen Zwischenstadien von der einfachen Epithelvermehrung (Hyperkeratose) zum Papillom und später dem ausgesprochenen Hautkrebs verfolgt werden. So vermochte auch DEELMANN die Entwicklung derartiger Teerkrebse an der Mäusehaut in allen Phasen zu verfolgen, und festzustellen, daß bereits in der I.—II. Versuchswoche Epidermisverdickungen auftreten, aus denen in fortlaufender Ausbildung zunächst typische Papillome entstanden, die sich schließlich weiter differenzierten bis zum karzinomatösen Ulcus, wobei etwa folgende drei Stadien festzustellen waren: im Anfange nur Prozesse allgemeiner Hypertrophie und Hyperplasie, sodann Bildung lokaler Auswüchse, die nach gewisser Zeit zur Krebsbildung führen:

I. *Gutartige lokale Wucherungen.*

1. Rein papillomatöses Wachstum.
2. Wucherung des Epithels und der Haarsäckchen.
3. Wucherung des Epithels der Talgdrüsen.

II. *Zwischenstadium.*

a) Zellenvergrößerung, Protoplasma und Kern sind proportional beteiligt.

b) Verlust der gleichmäßigen Färbefähigkeit des Protoplasmas.

c) Basalzellen werden unregelmäßig, gleichmäßige Zellreihen werden unterbrochen durch Abschnitte ordnungsloser Zellverteilung.

d) Der Bildungsprozeß der Zellkomplexe entwickelt sich nicht ausschließlich zentral, die Hornsubstanz wird unregelmäßig zwischen die Eiweißzellen verteilt, auch Auftreten von Hornsubstanz im Protoplasma. Diese atypischen Erscheinungen sind als „präcanceröser Zustand“ zu bezeichnen.

e) Energische Neubildung der Gefäße in diesen Bezirken der Zellatypie und dem tiefer gelegenen Bindegewebe.

Bei der Kohlenteeerwirkung ist multizentrale Krebsentstehung anzuerkennen.

III. *Hautänderungen, die als ursprüngliche Stadien der Karzinombildung gelten.* Ferner Fälle mit so starkem Fortschritt des Karzinomprozesses, daß kein Bild der Geschwulsthistogenese vorliegt.

TEUTSCHLÄNDER und SCHUSTER haben die Histopathogenese derartiger artefizieller Mäusekarzinome studiert und verschiedene Vorstadien der Krebsentwicklung angenommen mit bestimmten Veränderungen der Tumorzellen: In dem durch einfache Hyperplasie charakterisierten, durch Pachydermie und Haarausfall (BANG, MERTENS) ausgezeichneten ersten Stadium waren im allgemeinen nur sehr wenige, sowie unsichere unregelmäßige Teilungsbilder oder gar keine Zeichen von Mitose vorhanden. Ähnlich verhielt sich die zweite Phase (unterstützungsbedürftiges Wachstum mit herdförmigen Wucherungen, Papillomen

„Folliculoepitheliomen“ nach YAMAGIWA, aber mit guter Heilungstendenz), die auch fehlen kann. Sie lieferte weder pluripolare noch asymmetrische Mitosen, oder überhaupt Bilder, die man für unregelmäßige Karyokinesen halten könnte oder gleiche Befunde wie vorher. Dagegen waren in dem nun folgenden Entwicklungsvorgang der „latenten Malignität“ oder des „Präcancers“ hochgradige Anisozytose, Atypie der Epithelzellen und zahlreiche Mitosen zu finden, die Epithelien größer, die Basalzellen meistens mehrschichtig, die Zellverbände gelockert, unscharfe Abgrenzung gegen das Bindegewebe, Übergänge zum fertigen Karzinom. Schließlich bot der fertige Krebs (letztes Stadium der ausgesprochenen Malignität mit offensichtlich bösartigem autonomen Wachstum), größere Tumoren von wechselnden Ausmaßen wie vorher (kleiner bei Cancroiden, größer bei Basaliomen), wobei die Atypie abhängt vom Differenzierungsgrade, der Zellen (kein Charakteristikum, sondern Sekundärerscheinung, LUBARSCH). Durch diese Untersuchungen ist auch erwiesen, daß den Mitosen im präcancerösen Stadium — entgegen der Annahme BOVERIS und v. HANSEMANNs — bezüglich ihres Verhaltens keine Bedeutung zukommt, da Unregelmäßigkeit und Asymmetrien der Mitosen sich auch bei reparatorischen und entzündlichen Vorgängen am Epithel ebenso wie im Karzinomgewebe, nachweisen lassen.

Andere Studien über die Histogenese des artefiziellen Hautkarzinoms liefern eine Reihe von Beiträgen zu der Frage „wie verhalten sich die bindegewebigen Elemente der Epidermis zu dem wuchernden Epithel?“; es lassen sich nach den Erfahrungen von STEFKO hierbei in der Wirkung des aufgepinselten Teers zweierlei Phasen unterscheiden, die erste — etwa 80 Tage umfassend — ist charakterisiert durch energisches Oberflächenwachstum des Epithels mit Hyperkeratose, zeigt sonach eine bedeutende Steigerung seines physiologischen Wachstums, während in der zweiten Periode — die zirka 130 Tage einschließt — das Wachstum der Plattenepithelien nach dem Inneren beginnt, also die „infiltrative Form“ der Zellproliferation hervortritt, die, wie beim Menschen, als Zeichen des malignen Charakters gelten darf.

Die histologische Untersuchung ergab an den Invasionsstellen des Epithels Zunahme von Elastin, nicht selten entstanden durch Abbau der normalen Gewebseiweiße. Die elastischen Fasern und die Mastzellen verschwinden, die Grenzen des Epithels breiten sich aus wie nach Durchbrechung einer schwer überwindbaren Schranke, ungehemmt im Bindegewebe. Mit dem karzinomatösen Wuchse in das Bindegewebe schwindet allmählich die Reaktion des letzteren. Nach BIERICH hängt die allgemeine, allmählich seitens des Epithels und Bindegewebes eintretende Reaktion davon ab, daß unter dem Einfluß des Kohlenteers in den Bindegewebs- und Epithelzellen Änderungen der früheren und die Erwerbung neuer biologischer Eigenschaften vor sich gehen, was wieder eine Änderung der Funktion und Struktur der Zellbildungen beider Schichten zur Folge hat.

BORST hat an den *elastischen Systemen* der Mäusehaut im Verlaufe der Teerung die gleichen Veränderungen gefunden, hält es jedoch für

unbewiesen, daß die Zu- bzw. Abnahme der elastischen Fasern in einem kausalen Zusammenhange mit dem Epithelwachstum steht. Sie dürfte eher eine Folge der gleichen Einwirkung sein, die auch die Ursache der Epithelwucherung darstellt, wobei die chronische Entzündung eine große Rolle zu spielen scheint. Die Wirkung der genannten Tierversuche wird durch verschiedene Faktoren mehr oder weniger stark beeinträchtigt, hierher gehören die Nahrung, ferner die Einflüsse bestimmter Hormone. Dahingehende Studien führten zu der Annahme, daß die „*Hormonkarzinome*“ der Mäuse dem Menschenkrebs viel näher ständen als reine Teerblastome<sup>1</sup>.

BORZA und MELLY haben Mäuse bloß in der üblichen Weise mit Teer, eine zweite Gruppe noch mit *Adrenalin*, *Glanduitrin*, *Testikulin* und *Schilddrüsenextrakten* behandelt:

Bei den mit Adrenalin, Testiculin, Extr. Thyreoideae und Teer behandelten Tieren entstanden die Teerkarzinome in bedeutend kürzerer Zeit; etwas später, doch immerhin früher als bei der einfachen Teerpinselung, bei Mäusen, die Glanduitrin erhalten hatten. Diese Tiere zeigen viel stärkere Ausprägung der Bösartigkeitsmerkmale als bei dem einfachen Teerkrebs, denn dieser besteht zum größten Teile aus Hornmassen und weist große Hornretentionen auf, wogegen den Hauptbestandteil der Hormongeschwülste die alle Zeichen der Bösartigkeit zeigenden, atypisch gewucherten Epithelzellen tragen (Anaplasie, atypische Mitosen, Riesenzellen, vielkernige Zellen usw.). Beim Teerkarzinom ist die Zellvermehrung gering neben den großen Hornmassen. Eine „*Stammdisposition*“ spielte bei diesen Untersuchungen keine Rolle, denn Mäuse aus der gleichen Zucht brachten bei den Teerpinselungen (MELLY und ORNSTEIN) nach 6 Monaten bloß in 10 vH Krebs, ausgezeichnet durch enorme Verhornung. Bei Mäusen des gleichen Stammes bekamen BORZA und MELLY aber schon in 2 $\frac{1}{2}$  Monaten Karzinom.

Die Tiere werden sonach durch Darreichung von Hormonen zur Entstehung des Krebses weit empfindlicher gemacht, ebenso zeigte der qualitative Unterschied der gewonnenen Gewächse, daß der ungünstige Umsturz des endokrinen Gleichgewichtes eine wichtige Rolle bei der Entstehung des Krebses spielt.

SEEL konnte bei Teerversuchen am Kaninchenohr das Auftreten der Epithelgeschwulst wesentlich verzögern durch gleichzeitige Gaben von

<sup>1</sup> BORST hat im Anschluß an seine Untersuchungen über die Entstehung des bindegewebigen Stromas in Teerkarzinoiden die Möglichkeit betont, daß auch postembryonal sich jene Vorgänge wiederholen können, die im Embryo zur Entstehung von Stützgeweben aus Verbänden epithelialer Natur führen, mit dem Hinweise, daß Parenchym und Stroma dieser Neubildungen, jedenfalls in gewissen Phasen ihrer Entwicklung, eine Einheit in der Form eines protoplasmatischen Syncytiums darstellen und sich unterscheidbare Grenzen erst bei fortschreitender Differenzierung ausbilden. Die hier vorliegenden Bilder würden noch dafür sprechen, daß auch bei postembryonalen Neubildungen Blutgefäße selbständig, also ohne Zusammenhang mit präformierten Syncytien, in ähnlicher Weise entstehen können wie im Embryo.

*Hypophysenhinterlappenextrakt (Pituglandol ROCHE)*, sowohl der gutartigen Papillome, wie der Karzinome; auch kamen die malignen Blastome seltener zustande als bei den Kontrolltieren. SEEL nimmt an, daß der Hautstoffwechsel durch das Pituglandol verlangsamt, sowie auch das Allgemeinbefinden des Tieres beeinflußt wird; die Bildung der Geschwulst trat mitunter erst einen Monat nach Aufhören der Teergaben (300 Tage hindurch fortgesetzt) ein, als Ulcus mit aufgeworfenen harten Rändern, das als Karzinom mikroskopisch sichergestellt wurde.

Die weiteren Untersuchungen lehrten jedoch, daß Papillome (Warzenbildungen usw.) keine Vorbedingung darstellen für die Karzinomgenese bei Teermäusen, vielmehr konnte MERTENS nachweisen, daß Teerkrebs auch im Anschluß an Nekrosen der Haut entsteht, daß gekappte Warzen glatt heilen, daß aber an den Stellen, wo eine noch gutartige Warze entfernt wurde, sich ein Karzinom entwickeln kann, welche Erscheinungen in Zusammenhang mit Vorgängen im Bindegewebe gebracht wurden; ferner, daß bei demselben Tier während der Versuchsdauer an drei verschiedenen Stellen das Karzinom sich ausbilden kann, auch an Gegenden, die niemals von der Teerapplikation betroffen wurden. Es ergaben sich sonach eine Reihe von Resultaten, die für ein verschiedenartiges Verhalten der Haut sowie dafür sprachen, daß auch noch andere Momente als wie eine direkte Einwirkung des chemischen Reizes an der Krebsbildung mitwirken müssen. Ebenso wurde gefunden, daß nur eine sehr eng begrenzte Gruppe von Tieren für diese Untersuchungen brauchbar ist. STEFKO hat nachgewiesen, daß die experimentelle Krebserzeugung durch Kohlentee nur bei manchen Säugetieren möglich ist, dagegen bei Amphibien derartige Versuche völlig negativ bleiben; deren phylogenetisch junge Epidermis erweist sich vielmehr durchaus nicht fähig, der Giftwirkung des Präparates sich anzupassen, ihr zu widerstehen; vielmehr gehen die Tiere nach kurzer Zeit an der Intoxikation zugrunde unter Auftreten schwerer Schädigungen an Herz, Leber, Lungen. Die Haut läßt Neubildungen der Schleimdrüsen in der Basalschicht erkennen, namentlich scharf ausgeprägte Änderungen der Basalmenbran, und — in manchen Fällen — Entwicklung von Lymphangiomen; zugleich werden beobachtet Neubildungen von Hautdrüsen und Lymphspalten an vielen Hautbezirken in einer fortlaufenden Reihe von Stadien. Durch das Entwicklungsbild des Lymphangioms wird bewiesen, daß echte Neubildungen vorliegen (STEFKO).

Bisher zeigt sich, daß die Empfänglichkeit der Tiere für die Teerpinselungen sehr beschränkt ist, also eine bestimmte „Disposition“ vorhanden sein muß, wenn die Teerwirkung Erfolge bewirken soll. Auch der Ort der Behandlung ist nicht gleichgültig; bei Mäusen gelingen die Versuche an der Rückenhaut am besten, beim Kaninchen am Ohr. Natürlich sind auch nicht alle Teerarten gleichwertig in dieser Beziehung: sie enthalten eine ganze Anzahl karzinogener Substanzen (teils regelmäßig,



teils bloß ausnahmsweise vorhanden); ihre krebserrregende Wirkung ist abhängig von der Herkunft und Herstellungsart, sie ist eine komplizierte, lokale und allgemeine, indirekt relativ spezifisch (TEUTSCHLÄNDER). Weitere Untersuchungen ergeben, daß verschiedene Prozesse bei der Krebsentwicklung im Teerexperiment zu berücksichtigen sind. TEUTSCHLÄNDER konnte bei seinen Studien über den Nachweis karzinogener Komponenten im Heidelberger Gasteer nachweisen, daß die Krebsbildung das Resultat des Zusammenwirkens dreier, sehr variabler gleichwichtiger ätiologischer Faktoren ist, des „relativ spezifischen exogenen Agens“, der „Exposition“ und der „Disposition“, wobei die beiden letzteren streng zu unterscheiden sind.

Die *Exposition* umfaßt daher nicht nur die Gelegenheiten, die sich durch zufällige Lebensbedingungen (Beruf, Lebensweise, Experiment) ergeben oder aber konstitutionell bedingt sind (Wassertiere, Landtiere, Carnivoren, Herbivoren u. ä.), sondern auch anatomische (Engen des Ösophagus, taschen- oder sackartige Vertiefungen des Ösophagus, der Körperoberfläche oder sonstige Aufenthaltsangelegenheiten für Reizstoffe, wie Präputialsack oder Circumanalbeutel des Hundes), physiologische (Laktation, Stillungsgeschäft, Smegmaretention beim Wallach im Gegensatz zum Hengst u. a.), histologische: (Zahl und Art der das Stratum germinativum überdeckenden Epithelschichten) und endlich chemisch-physikalische Momente (Hornbildung, Fettgehalt bzw. Permeabilität der Epidermis).

Alle drei sind gleichwertig. Das Moment der Exposition wird zu sehr unterschätzt, meist wohl deshalb, weil die Exposition von der Disposition nicht streng genug geschieden wird. TEUTSCHLÄNDER versteht unter „Disposition“ alle endogenen Faktoren, welche schrankenloses Wachstum normalerweise bloß regenerationsfähiger Zellen ermöglichen, unter „Exposition“ die Gelegenheit zur Einwirkung des karzinogenen Agens auf die regenerationsfähigen Zellen, von denen die Krebsbildung ausgeht.

„Konstitutionsanomalien und chronischer Reiz“ sind die Faktoren, die nach den Untersuchungen LEWINS die Umwandlung der normalen Zelle zur malignen Zelle bewirken. Bei der Transplantation reagieren z. B. nur wenige Tiere auf die Reizung durch überimpfte Tumorzellen mit der Bildung eines eigenen malignen neuen Tumors. Daß gerade diese Tiere allein eine angeborene Keimanlage an der Stelle der Impfung besitzen, wäre eine nur sehr willkürliche Annahme. Aber daß die allgemeinen konstitutionellen Bedingungen für die blastomatöse Umwandlung normaler Zellen nur bei relativ wenigen Individuen vorhanden sind, das ist eine sinnfällige Erscheinung, die wir ganz klar an der geringen Zahl jugendlicher Individuen beobachten, die zu karzinomatöser Erkrankung neigen. Erst das Studium der konstitutionellen Verhältnisse neben der Betrachtung der Einwirkung äußerer Faktoren wird uns in der Frage der Entstehung primärer maligner Geschwülste neue Wege weisen.

Eine bestimmte *Einwirkung* auf die *Genese* und *Weiterentwicklung* *artefizieller Karzinome* wohnt dem *Arsen* inne und zwar können kleine, dauernd verabreichte Gaben die Entstehung des Blastoms hinausschieben, aber nicht verhindern, sein Wachstum wird vielmehr sogar beschleunigt; die Förderung des Organismus durch das Präparat vermag die des Krebses zu übertreffen, aber nur in beschränktem Maße, denn sobald dieser Vorteil durch eine raschere Entwicklung des malignen Gewächses kompensiert wird, ist die Lebensdauer des Geschwulstträgers nicht mehr zu verlängern (W. SCHILLER).

Wenn es auch bis heute noch keinerlei chemische oder physikalische Vorstellungen über die Wirkung des Teers auf die Tierzellen gibt, so scheint doch nach B. FISCHER-WASELS die „*Lipoidlöslichkeit*“ der wirksamen Teersubstanzen von Bedeutung, so daß wir wohl annehmen können, es spiele eine Beeinflussung des Grenzflächensystems, eine „Umwandlung der Metastruktur der Zelle“, eine Rolle, dadurch erzeugt, daß der Teer in geeigneter Konzentration an undifferenzierten und sich entwickelnden Zellen eine Erkrankung des Kernes, eine wesentliche Änderung seiner Metastruktur hervorruft.

Die Umwandlung der empfindlichen Zellen in Geschwulstelemente könnte erklärt werden durch seine Fähigkeit, *oxydationshemmende* Wirkungen auszulösen, unter Berücksichtigung des Umstandes, daß die erwähnten empfindlichen Zellen, die in ihrem biologischen Verhalten den Blastomzellen nahestehen (Gährungsstoffwechsel zum Unterschiede von Normalzellen), durch die Oxydationshemmung in Geschwulstzellen umgewandelt werden (B. FISCHER-WASELS).

Andere Versuche, die am *Ohr* des *Kaninchens* vorgenommen wurden, haben ähnliche Ergebnisse geliefert wie sie vorher erwähnt sind. Daneben fanden sich auch Fälle, in denen die Wirkung des Teers rascher und weit umfangreicher auftrat wie dort, so gelang es BITTMANN bereits nach 14—36 Tagen sehr zahlreiche atypische Zellwucherung zu erzielen: basozelluläre adenoide Karzinome, wie sie von RIBBERT und KROMPECHER beim Menschen beschrieben sind, ferner Fibroepitheliome (auch in Kombination mit dem Carzinoma spinocellulare keratodes, zugleich mit Metastasen in den regionären Lymphknoten, mit Krebszellen in deren Sinus).

Die Teerwirkung erfolgt nach dem Autor an den Zellenzentrosomen, öfters sind diese, bevor die Teilung der Zellen auftritt, verändert; es finden sich mehr als zwei von ungleicher Größe und Färbbarkeit; es ist möglich, daß sie durch die chemischen Einwirkungen des Prozesses beeinflusst werden.

Am *Kaninchenohr* lassen sich, wie KROTKINAS Mitteilungen zeigen, auch Tumoren von sehr beträchtlicher Ausdehnung erzielen, z. B. (Abb. 10) nach 20 Monaten ein atypisches verhornendes Plattenepithelkarzinom, das bis auf den Kiefer, die regionären Lymphknoten weitergewachsen war und Lungenmetastasen erzeugte; insbesondere hat hier die zweimalige Probeexzision stark beschleunigend gewirkt. Ähnlichen Einfluß des Traumas auf

die Epithelproliferation sah BORST: Bei einem Kaninchen waren nach Pinselung mit verschiedenen Teerpräparaten an den Stellen, wo die Erkennungsmetallmarken im Ohr befestigt wurden, zuerst Fibrome aufgetreten, außerdem am ganzen Ohr Papillome. In der Folgezeit wandelten sich diese Fibrome in Papillome um und diese wiederum zu mächtigen Gewächsen mit Ulzeration zu Karzinomen; ferner bildete sich noch ein selbständiges Karzinom an der Rückenhaut, also an Stellen, die nicht von dem Teer berührt wurden. Dieser letzte Befund ist insofern interessant, als er zeigt, daß die Wirkung des angewandten Präparates nicht lokal bleibt; dies konnte auch MERTENS nachweisen, der annimmt, daß zur Krebsbildung ein „Wirkstoff“ gehört, der entstehen und wieder verschwinden kann und daß die Tumorzelle nur solange Tumorzelle bleibt, als sie im Tumorphlasma gezüchtet wird, demnach ein unbekanntes Plus besitzt, das sie verlieren kann, worauf sie



Abb. 10. Teerkrebs beim Kaninchen. Mächtiges geschwürig zerfallendes krebssiges Infiltrat. Das Wachstum wird durch 2 Probeexcisionen stark beschleunigt. 20 Monate und 7 Tage nach Anfang des Versuches. Aus N. KRÖTKINA: Ein außergewöhnliches experimentelles Teercarcinom beim Kaninchen. Zeitschrift für Krebsforschung, Bd. 22, 1925, S. 127, Bild 3.

wieder zugrunde geht. Die Annahme eines solchen „Wirkstoffes“ erklärt auf einfache Weise die beim Menschen beobachteten wirklichen Heilungen und Rückfälle, die dann neue Erkrankungen sind, so daß das Krebsproblem auch ein „Stoffwechselproblem“ darstellt (BLUMENTHAL).

Bei *parakutaner Teerwirkung* sah MERTENS zunächst — wie bei der Hautteerung — Haarausfall, Vermehrung der Mastzellen, Schädigung innerer Organe in derselben Form, sodann Herabsetzung der Widerstandsfähigkeit und Heilneigung gegenüber gesunder Haut, womit sich die Entstehung von Karzinom auch auf teerferner Haut erklärt. Das subkutan eingebrachte Teeröl wird von vornherein überaus langsam, das intraabdominell angewandte zuerst schnell, dann auch bald langsamer resorbiert.

Die Teerbehandlung wurde nicht bloß an der Haut, sondern auch den *Schleimhäuten*, namentlich des *Magens* und des *Uterus* in Anwendung gebracht, besonders bei Tieren, deren Decke sich gegenüber solchen Ein-

wirkungen völlig negativ verhält wie die Ratte, deren Magen Plattenepithel (im Vormagen mehrschichtig mit Stachelzellen), Verhornung, Papillenbildung, im Fundus Zylinderzellen mit Drüsen besitzt. BUSCHKE und LANGER fanden nach Teergaben hier entzündliche tumorartige Epithelwucherungen mit überaus starker Hyperkeratose („maligne Hyperkeratose“), die große Ähnlichkeit erkennen ließ mit den durch Nematodenfütterung erzeugten Magenveränderungen (doch ohne Destruktion und Metastasierung), wie solche FIBIGER feststellen konnte. PUHR berichtet über solche experimentelle geschwulstartige Plattenepithelwucherungen, Hyperplasie (nach 26 Tagen), Papillome nach 32 Tagen, Erosionen (nach 44 Tagen).



Abb. 11. Teerkrebs im Uterus der Ratte: In beiden Uterushörnern ortsungehöriges verhornendes Plattenepithel, rechts hochgradig verhornende Papillome, mitten in diesen ein in die Bauchhöhle durchgebrochenes Cancroid: 173 Tage nach der letzten (14.) Teerinjektion und 70 Pinselungen. Versuchsdauer 242 Tage. TEUTSCHLÄNDER: Zeitschrift für Krebsforschung, Bd. 23, 1926, S. 167, Bild 2.

TEUTSCHLÄNDER gelang es am *Rattenuterus* nach intravaginaler Teerinjektion ausgedehnte Plattenepithelneubildungen zu erzeugen, die auch nach Aufhören der Teergaben sich weiter entwickelten, so daß 173 Tage nach der letzten Einspritzung (242 Tage nach Versuchsbeginn) beide Uterushörner mit verhornendem Plattenepithel fast vollständig ausgekleidet waren, das auch ein Papillom und ein Cancroid gebildet hatte, mit Durchbruch in die Bauchhöhle (Abb. 11 u. 12).

Die zahlreichen Tierversuche, von denen nur einige hier Erwähnung finden durften, zeigen Epithelwucherungen in verschiedener Ausdehnung und mannigfachem Verhalten zur Nachbarschaft, so daß sich die Frage aufdrängt: haben wir es hier zu tun mit echten Karzinomen oder nur mit Epithelwucherungen, die in gewissen Fällen große Ähnlichkeit mit Krebsbildung, aber nicht deren typische Charaktere erkennen lassen? Sind diese Gebilde den spontanen, bei Mensch und Tier vorkommenden malignen epithelialen Blastomen gleichzustellen, oder handelt es sich bloß um Epitheliome ohne die Eigenschaften der bösartigen Gewächse?<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Die als *Karzinome der Tiere* bezeichneten Neubildungen bedürfen in jedem Falle einer sorgfältigen Prüfung, da es hier nicht immer ganz sicher ist, daß tatsächlich wahre Krebse (und Sarkome) vorliegen. Dies gilt besonders auch für die artefiziellen Karzinome der Tiere. BORST mahnt bei deren Beurteilung zu größter Vorsicht und Skepsis, namentlich bei den krebsartigen Tumoren der Mäuse und Ratten: „das Wachstum ist bei ihnen mehr expansiv, weniger infiltrierend und destruierend, obwohl dies auch vorkommt, ebenso sind echte (besonders makroskopische) Metastasen seltener, Rezidive finden sich, dagegen fehlt bei nicht ulzerierten Gewächsen die dem Menschenkrebs eigene Kachexie; ferner haben Tierkarzinome häufig

DÖDERLEIN hat in einer besonderen Studie über den Teerkrebs der Maus festgestellt, daß ein derartiges Teerkarzinom der Maus ein völlig undifferenziertes Karzinomwachstum besitzt, ebenso das Karzinom des Menschen, so daß zwischen beiden weder morphologisch noch biologisch ein Unterschied besteht. Das Mäusekarzinom zeigt, daß der Krebs seinen Weg nimmt stets aus dem normalen Epithel der Haut und ihrer Anhänge über die typisch gebaute Hyperplasie, sowie daß dieser Krebsbildung selbst stets eine durch Atypischwerden und Auflösung des Gewebsverbandes gekennzeichnete gründliche Änderung und Auflösung des Ge-



Abb. 12. Verhornte Papillome im rechten Uterushorn der Ratte nach Teerapplikation (wie vorher mitten in diesen ein nach der Bauchhöhle durchgebrochenes Cancroid). Nach TEUTSCHLÄNDER (wie Abb. 11).

websverbandes vorangeht. Diese Tatsache ist für die vergleichende Pathologie der Gewächse von weittragender Bedeutung; sie zeigt, daß eine Reihe von Gewebswandlungen erst zur Entstehung des typischen malignen epithelialen Blastoms erforderlich sind. Wie auch die Erfahrung ergibt, ist es bei vielen Versuchen nicht bis zu der letzten Ausdifferenzierung der Tumorelemente gekommen, so daß nur Vorstadien des Kar-

Neigung zu spontaner Rückbildung, die beim Menschen recht selten auftritt, auch besitzen sie weit stärkere Resistenz gegenüber der Strahlenbehandlung (PENTIMALLI) wie die Maustumoren“ (BORST). Dies gilt namentlich für Kaninchen, das bei Cholesterinfütterung nach Teerpinselung am Ohre, schon 4 Wochen später ein typisches Plattenepithelkarzinom darbot. Nach Probeexzision ist dieses Blastom jedoch ganz spontan spurlos geschwunden. Wie die Versuche von B. FISCHER, BORST und ihren Schülern zeigen, neigen Kaninchen besonders leicht zu atypischen Epithelproliferationen. BORST bezweifelt die Möglichkeit, dort wahre Karzinome zu erzeugen und lehnt es ab, die histologisch dem Plattenepithelkarzinom völlig gleichenden Epithelwucherungen der Kaninchen als „Karzinome“ zu bezeichnen, da sie spontan zurückgehen und nicht mit Erfolg transplantabel sind.

zinoms erzielt wurden, die vielfach große Ähnlichkeit, aber keine völlige Gleichheit mit dem Krebs des Menschen erkennen lassen. Es kann trotz gewaltiger Atypie des Epithels der neugebildete Tumor nur als „Cancroid“ bezeichnet werden, wie auch

DÖDERLEIN sah, da ihm das infiltrierende Wachstum in die subkutane Muskulatur fehlt. Bei längerem Leben könnte gewiß ein Karzinom (auch mit Metastasen) aus dem Cancroid entstanden sein, wozu leichtes Trauma oder ein anderer Insult mitwirken kann, um das schon „krebsbereite“ Epithel zu Karzinomzellen mit allen ihren typischen malignen Eigenschaften werden zu lassen. Auch das gleichzeitige Vorkommen von Cancroid und Karzinom bei demselben Tier — wie von DÖDERLEIN beobachtet — würde gegen die Vermutung sprechen, daß chemische Besonderheiten der angewandten Teerpräparate die Ursachen für das, im Sinne der Malignität, verschieden biologische Verhalten der erzeugten Neubildung sein möchten.

Bereits vorhin ist gezeigt worden, daß auch bei den artefiziellen Tierkarzinomen die Neubildung eine Reihe von verschiedenen Entwicklungsstufen darbietet, die allmählich den Übergang von der einfachen Hyperplasie der Epithelien bis zum vollendeten Blastom vermitteln, und daß derartige Vorgänge als „präcanceröse Stadien“ angesehen werden. Da diese Gewebsformen auch bei histologischer Begutachtung epithelialer Neoplasmen des Menschen öfters von nicht geringer Bedeutung sein können, ist es von Interesse, jene Ergebnisse des Tierversuches näher zu betrachten. Die Untersuchungen von BORST und seinen Schülern ergeben nun, daß jene morphologischen Vorstadien, jene verschiedenen Grade von „Atypie“ der neugebildeten Zellen, die unter dem Namen „präcanceröse Veränderungen“ bekannt sind, keineswegs bei jedem Karzinom vorhanden zu sein brauchen, daß sie aber in den meisten Fällen überhaupt gar nicht zur Krebsbildung führen. Wie die Erfahrung lehrt, liegen hier auch tat-

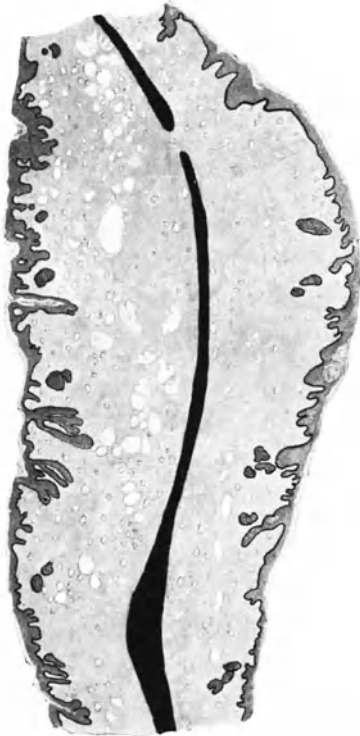


Abb. 13. Leichte Epithelverdickung am Kaninchenohr nach subcutaner Injektion von Olivenöl, 16 Tage alt. Lupenvergrößerung (LEITZ, Objektiv 1). Aus B. FISCHER: Über experimentelle Erzeugung großer Flimmerepithelcysten der Lunge usw. Frankfurter Zeitschrift für Pathologie, Bd. 27, 1922.

selbst die Erfahrung lehrt, liegen hier auch tat-

sächlich nicht immer wirklich „Vorstadien“ eines Karzinoms vor, in vielen Fällen sehen wir auf Grund der experimentellen Einwirkungen die verschiedensten Arten der Zellproliferationen (als einfache Hyperkera-



Abb. 14. Epithelwucherung am Kaninchenohr nach subcutaner Scharlachinjektion, 16 Tage alt. (Lupenvergrößerung, LEITZ Objektiv 1.) Aus B. FISCHER (wie vorher).

tosen bis zur Entwicklung von Warzen, Papillomen und dergleichen), ohne daß tatsächlich ein Karzinom entsteht wie beim Spontantumor vom Mensch und Tier. BORST hält den Ausdruck „präcancerös“ darum auch für irreführend, da man nie weiß, was aus solchen „präcarzinomatösen Veränderungen“ wird, bis sie tatsächlich in Krebs übergegangen sind, und dieser Übergang nicht immer stattfindet, sogar Rückbildungen der sogenannten präcancerösen Veränderungen auftreten.

B. FISCHER hat bereits vor 20 Jahren, also lange ehe die „Teerexperimente“ begonnen wurden, *Wucherungen des Hautepithels am Kaninchenohr* erzeugt durch Injektion von Scharlachöl, und hat diese Versuche mit seinen Schülern weiter durchgeführt mit günstigen Erfolgen (Abb. 13 und 14); es gelang bei Injektion in die Gewebe schon nach 8—14 Tagen akute Epithelwucherungen zu erzielen — im Gegensatz zu den Teerpinselungen —, die jedoch noch nicht die Spuren der malignen Neubildung trugen. Zu deren Entstehung gehört die Mitwirkung anderer Faktoren, die unten näher geschildert werden sollen. Weitere Experimente ergaben in den *Lungen* (bei Injektion von Granugenol) an den Rändern der mit Ölinjektion erzeugten Infarkte *Epithelwucherung* mit deutlicher Riesenzellenbildung und in derartigem Umfange, daß dort, wo die typische Lungenstruktur zugrunde ging, zellreiche und mehrschichtige Zylinderzellenschläuche auftreten. Außerdem — besonders bei Gebrauch von Granugenol — regelmäßig Epithelblasen mit mehrschichtigem Zylinderepithel ausgekleidet und völlig mit Luft gefüllt, mit mehreren größeren oder kleineren Bronchien im Zusammenhange.

Wie das Scharlachöl, gibt es noch eine ganze Anzahl von lipoidlöslichen Substanzen, welche die Epithelwucherung hier auslösen und stark begünstigen; besonders geeignet ist das „*Granugenol*“. Sehr bald nach Ausbildung der Nekrose erfolgt Wucherung des Alveolar- und Bronchialepithels. Bei Eindringen der Luft wird der nach Resorption und Verflüssigung des Infarktgewebes entstandene Spalt vom einwachsenden Epithel ausgekleidet, woran sich beide Arten (Bronchial- und Alveolar-) Epithel beteiligen (Abb. 15).

Diese Ergebnisse haben zu der Überzeugung geführt, daß beim Zustandekommen des Karzinoms außer der Einwirkung der betreffenden Substanzen (Scharlachöl, Granugenol, Teer), noch ein anderer Faktor von großer Bedeutung sein muß, nämlich die an jener Stelle sich abspielenden *regenerativen Entwicklungsvorgänge* bzw. *Störungen*. Nachdem DEELMANN und VAN ERP die Teerapplikation kombiniert hatten mit Scarifikationen der behandelten Hautstellen, sahen sie im Bereiche der daselbst auftretenden Narbenbildung außer einfachen Papillomen; auch echte Karzinome sich entwickeln und zwar in weit kürzerer Frist, als bei Tieren ohne Läsionen der Haut zu erwarten war. FISCHER nahm an, daß in solchen Fällen kein rein lokaler Vorgang in Betracht käme, sondern einmal die lokale schwere Schädigung der Haut durch den Teer, der aber außerdem noch die betreffende Partie zu immer wiederholter Regeneration zwingt, und zudem eine besondere *Allgemeindisposition* für die *Geschwulstbildung* schafft. Demnach kommt dem „Latenzstadium der experimentellen Karzinombildung“ eine besondere Bedeutung zu, d. h. „die wiederholte Epithelschädigung und die dauernde Schädigung der Regeneration züchten die Krebszelle heran“ (MASAO, YAMAUCHI, B. FISCHER). Diese Auffassung findet in den neueren Mitteilungen des genannten Autors eine weitere Stütze; denn es gelang bei Kombination der Teerpinselungen mit Hautläsion (durch thermische Einflüsse)



innerhalb 3—5—10 Wochen bei Mäusen Tumorbildung zu erhalten und zwar bei dem gleichen Regenerationsprozeß und demselben Tiere sowohl ein gutartiges Papillom als auch ein Karzinom (verhornendes Platten-

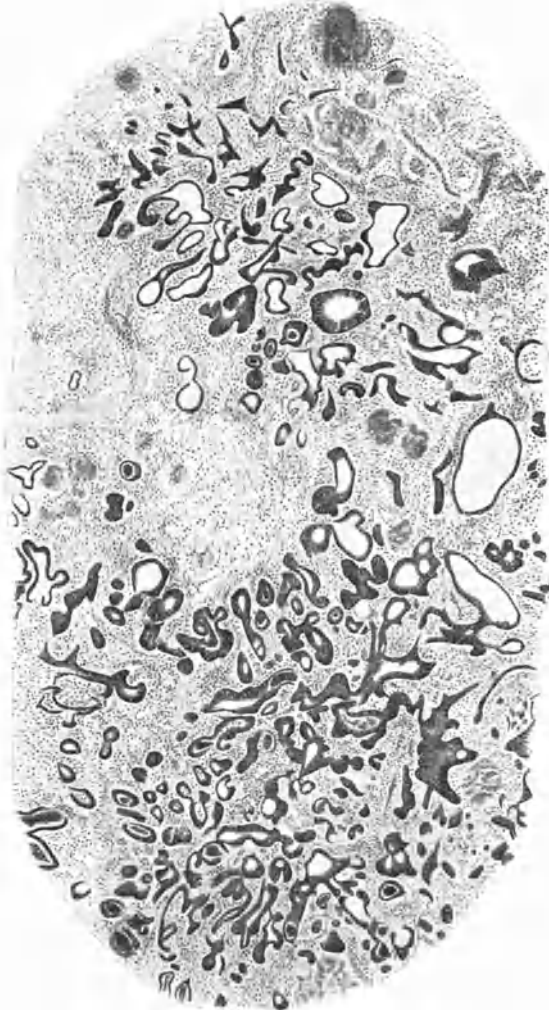


Abb. 15. Krebsähnliche Wucherung in der Umgebung eines anämischen Lungen-Infarctes beim Kaninchen nach 8 Injektionen Kreosotalgranugenol. Versuchsdauer 25 Tage. Schwache Vergrößerung, LEITZ Objektiv 3. Zwei Gesichtsfelder kombiniert. Aus B. FISCHER: Über experimentelle Erzeugung großer Flimmerepithelcysten der Lunge usw. Frankfurter Zeitschrift für Pathologie, Bd. 27, 1922.

epithelkarzinom); bei einem anderen Tier zuerst ein Papillom, auf seinem Boden ein Karzinom und in einem dritten Falle gleich ein Karzinom nach anfänglicher Geschwürsbildung. Die Zellen am Regenerationsorte verhalten sich hier — ähnlich wie embryonale Zellen — in lebhafter Vermehrung und Neudifferenzierung („Dislokation der Mitosen“, DEEL-

MANN und ERP). Da die embryonale Zelle in ihrem Stoffwechsel sich nur graduell von demjenigen der Krebszelle unterscheidet (WARBURG und A. FISCHER), mag es kommen, daß gerade diese Zellen leicht in Geschwulstzellen umgeprägt werden können. In ähnlicher Weise müssen wir uns die Entstehung eines Tumors am Orte der Regeneration vorstellen; durch Umstimmung des Organismus (infolge monatelanger Teeraufnahme) entwickeln im Zustande lebhafter Vermehrung befindliche Zellen sich zu Tumorzellen (B. FISCHER).

Während B. FISCHER die Entstehung der experimentellen Tierkarzinome in Zusammenhang bringt mit *pathologischen Regenerationsvorgängen*, vertritt BORST die Anschauung, daß die Teerwirkung allein nicht genügt zur Karzinomgenese. Es läßt sich in diesen Experimenten bei der Maus nur dann Krebs erzeugen, wenn die natürliche Resistenzkraft des Tierkörpers gegen Tumorbildungen von Anfang an zu schwach und auch keiner solchen Steigerung fähig ist, daß den einwirkenden Reizen ein Gegengewicht geboten werden könnte. Halten sich die Kräfte wenigstens annähernd die Wage, dann sehen wir vielleicht eine Neubildung sich entwickeln, die wir als „Karzinoid“ zu bezeichnen pflegen. Verfügt der Tierorganismus jedoch über ein gut entwickeltes Wachstum, über ein regulierendes System, dann verläuft das Tierexperiment — wie mehrfach zu beobachten ist — völlig negativ (DÖDERLEIN). Die Untersuchungen von BORST und seinen Schülern ergeben aber, daß zu der direkten Wirkung des Teerpräparates noch ein zweiter, nicht weniger mächtiger Faktor, hinzutritt: „der Reiz der chronischen Entzündung“. Sie schafft im Verein mit dem Teer aus der normalen Epidermis ein Organ, das zwar wohl noch aus Bindegewebe und bedeckendem Epithel besteht, deren Hauptbestandteile aber so von Grund aus umgewandelt sind, daß von normaler Gewebekorrelation, von normaler Lebensfunktion keine Rede mehr sein kann. Immer wird bei dem Mäusekarzinom das unter den morphologischen Zeichen der Atypie zur biologischen Malignität sich umwandelnde Epithel über einem schwer alterierten Bindegewebe entarten (BORST, DÖDERLEIN). Ebenso wie es sich bei den Ergebnissen FISCHERS um Wucherungen von Zellen handelte, die durch den länger dauernden und immer wieder von neuem angeregten, sowie mannigfaltig beeinflussten pathologischen Regenerationsvorgang verändert waren, sehen wir bei den Resultaten BORSTS und seiner Schüler, wie ein chronischer Entzündungsprozeß an dem Epithel und dem Bindegewebe so schwere Umwandlungen der Zellcharaktere zustande bringt, daß schließlich jene Entartung zur Ausbildung gelangt, die sich in der Karzinomstruktur darstellt. Hierbei gleichen auch die Zellformen des Plattenepithelkarzinoms nicht immer völlig den Elementen der Epidermis; es kommen auch mitunter bei diesen artefiziellen Blastomen mehr längliche Gebilde vor, die eine gewisse Ähnlichkeit mit den Spindelzellen der mesoderma- len Neoplasmen erkennen lassen, wie sie auch in den als „Carcinosar-

komen“ bezeichneten Tumoren zutage tritt. Es kann sich aber auch hier noch um reine Karzinome handeln, bei denen, wie DÖDERLEIN angibt, verschieden gereifte und unreife Teile vorhanden sind. Die Geschwulstzellen nehmen eine Sonderstellung ein, die sich kennzeichnet durch ihr biologisches Verhalten, besonders bei der experimentellen Züchtung und Verpflanzung, in ihrem autonomen Wachstum, ihrem Mangel an Regulations- und Anpassungsfähigkeit. Sie ordnen sich weder dem normalen noch dem regenerativen, weder dem funktionellen, noch dem Stoffwechselbauplan des Organismus ein und zeigen ihre weitere Besonderheit in ihrem morphologischen, chemischen und physikalischen Verhalten, wie in ihrem Gährungsstoffwechsel. Diese *Kataplasie* der Zelle ist letzten Endes auf eine besondere Änderung ihrer *Metastruktur* zurückzuführen, deren spezifischer Charakter bis heute in seinem Wesen noch nicht erkannt oder nachgewiesen ist (B. FISCHER-WASELS und BÜNGELER). Der Tierversuch an der Teermaus hat eine schon lange für den Menschen bekannte Tatsache bestätigt, die Bedeutung der chronischen Reize für die Krebsgenese, und auch gelehrt, daß der äußere Reiz allein noch nicht ausreicht, um ein Karzinom herbeizuführen, sondern daß hierbei stets der Körper als Ganzes zu betrachten ist; die Bedingungen sind eben in jedem Organ und jedem Organismus verschieden; kein Karzinom gleicht in seiner Genese, seinem Wesen, seiner Wachstumsart und nicht zuletzt seiner Heilungstendenz völlig dem anderen (DÖDERLEIN). Der modernen Geschwulstforschung ist es gelungen, bösartige Primärgeschwülste bei Tieren willkürlich zu erzeugen und, wie die Erfahrungen aus der menschlichen Pathologie lehren, mit den aller verschiedensten Reizen, die nicht spezifisch sind, aber die gleichen Resultate bewirken; die Entstehung der malignen Geschwulstzelle bleibt nach wie vor ein Rätsel (BORST).

LIPSHÜTZ sieht auf Grund seiner Untersuchungen „über die Entstehung des experimentellen Teerkarzinoms der Maus“ das maßgebende Moment für die *Karzinombildung* in der überragenden Rolle, die dem *Gesamtorganismus* bei der Krebsentstehung zukommt: die „*Causa essentialis*“ scheint demnach beim Teerkarzinom dieser Tiere der durch die Vorbehandlung ausgelöste, allgemeine, den Stoffwechsel des Organismus beeinflussende Krankheitsvorgang im Mäusekörper darzustellen. Das Blastom dürfte sonach in Zukunft als ein „allgemeiner Krankheitsvorgang des Organismus“ gedeutet werden, für den die Wachstumsvorgänge der Zellen bloß das „biologisch-zytologische Signal“ abgeben. Für die Genese des Teerkrebses der Maus scheint nach LIPSHÜTZ die synergetische Wirkung des kausal wichtigen endogenen Faktors eigenartiger, experimentell erzeugter allgemeiner Krankheitszustände des Organismus, infolge der chronischen Teervergiftung mit dem als Reizmittel in Betracht kommenden exogenen Faktor (Entzündung und Regeneration) ausschlaggebend zu sein.

## b) Geschwulsterzeugung durch Transplantation.

Für die vergleichende Pathologie der Geschwülste dürften auch die Versuche, *künstliche Gewächse* bei Tieren durch *Transplantation* zu erzeugen, von Interesse sein. Auch auf diesem Gebiete ist in den beiden letzten Jahrzehnten eine große Reihe von Erfahrungen gesammelt worden, die hier nur in den wesentlichsten Punkten angeführt werden können. Es sind sowohl typische wie atypische Blastome zu diesen Experimenten benutzt worden mit wechselnden Erfolgen; bei den malignen Gewächsen gelingen die Übertragungen leichter wie bei anderen Tumoren. Hierfür besitzen wir eine Reihe von Beispielen beim Tier, aber auch beim Menschen, es sei nur erinnert an die günstige Entwicklung von Tumorzellen in Stichkanälen, Operationsnarben („*Impf-*“, „*Punktions-*“-*Geschwülste*), wie auch an die Ausbreitung von namentlich Karzinomen auf benachbarte und gegenüberliegende sich berührende Stellen („*Abklatsch-*“- oder „*Kontakt-*“-*blastome*). Für homo- und heterologe Neoplasmen kann als Regel gelten das biologische Gesetz:<sup>1</sup> Artfremde Zellen gehen im Organismus zugrunde, da sie den gegen die einzelnen Zellarten (wie gegen artfremde Eiweißsubstanzen überhaupt) sich bildenden spezifischen Antikörpern auf dem auch sonst für ihre Existenz ungeeigneten fremden Boden (Athrepsie nach EHRlich), früher oder später unterliegen, weshalb die Impfung mit heterologem Material von ungezählten Mißerfolgen begleitet wird (TEUTSCHLÄNDER). Bei solchen Versuchen wurden zur Übertragung Gewebsteile von embryonalen, jungen und ausgewachsenen Tieren benutzt. Gutartige Geschwülste konnten bei Hunden und Ratten übertragen werden, unter den malignen Epitheliomen, besonders oft die Mammakrebse der weißen Mäuse (vereinzelt auch der japanischen Tanzmaus und der grauen Maus), Plattenepithelkarzinome; bei Ratten gelang es FIBIGER die in seinen Versuchen mit *Spiroptera* erzeugten *Karzinome* zu transplantieren, andere Autoren hatten gleiche Erfolge bei Experimenten mit *Mischgeschwülsten*, bei Kaninchen mit Sarkomen. GAYLORD und MARSH haben das Schilddrüsenkarzinom der Salmoniden bei diesen Fischen durch Implantation verbreitet. TEUTSCHLÄNDER konnte die *Homoioplastik* mit positiven Ergebnissen bei *Hühnern* durch-

<sup>1</sup> Die Erfolge mit *Transplantation embryonaler Zellen* sprechen nicht gegen dieses biologische Gesetz, denn nach TEUTSCHLÄNDER ist der unausgereifte oder embryonale Organismus nicht so spezialisiert in bezug auf die hierbei in Frage kommenden biologischen Eigenschaften; er besitzt noch nicht die ausgesprochene Spezifität wie der reife, es kommt sonach das Moment der Artfremdheit hier weniger zur Geltung. Auch sind solche Versuche bisher auf die heterogene, daher zweideutige Gruppe der Sarkome beschränkt. Dasselbe würde gelten für die Sarkominokulationserfolge bei nahverwandten Arten. Die *Heteroplastik* gelingt im allgemeinen auch nicht mit Geschwulstgewebe, hier besteht zwischen Mensch und Tier völlige Übereinstimmung, nur die *Homoioplastik* zeigt Unterschiede; denn den zahlreichen Impferfolgen, besonders bei Nagern, stehen beim Menschen keine einwandfreien Resultate zur Seite (TEUTSCHLÄNDER).

führen (Spindelzellensarkom in drei Generationen), NOWINSKI hatte gleiche Resultate am Hund mit Nasenkrebs (in zwei Generationen), BASHFORD hat ein derartiges Mammakarzinom des Hundes durch drei Generationen hindurch verfolgen können.

Die *Transplantation embryonaler* oder *fetaler Gewebe* auf ein Tier der gleichen oder einer fremden Art stellt die experimentelle Prüfung der von COHNHEIM stammenden Erklärung der Geschwulstgenese dar und ist in zahllosen Versuchen studiert worden, sowohl bei Säugetieren, wie Amphibien (Tritonen, Fröschen, Kröten), wobei öfters Frühstadien der Entwicklung (Morulä, Gastrulä) benutzt wurden, ohne daß es gelang, sichere maligne Gewächse zu erzeugen. Bessere Erfolge erzielte ASKANAZY mit Injektion von breiartigen Gewebspartikeln aus Rattenembryonen bei Ratten, indem „teratoide Neubildungen“ entstanden, in recht verschiedener Zusammensetzung („Dermoid“- und „Epidermoidzysten“, Knochen, Knorpel, glatte Muskulatur, auch Gebilde, die mehr oder weniger an Organanlagen erinnern). Bei Verwendung sehr junger Feten konnte ASKANAZY durch lange Ausdehnung der Versuchsdauer (bis gegen  $2\frac{1}{2}$  Jahre!) maligne Blastome entstehen sehen (Sarkom, in anderen Fällen Plattenepithelkarzinom). Diese extreme Seltenheit der Bildung des malignen Neoplasmas mahnt schon zur Vorsicht in der Beurteilung solcher Ergebnisse, und spricht dafür daß, wie BORST (4) angibt, dem Moment der Transplantation eine ausschlaggebende Bedeutung nicht innewohnt, da auch obendrein nicht einmal festzustellen ist, ob die bösartige Geschwulst auch tatsächlich von dem verpflanzten Embryonalgewebe selbst her stammt. Die COHNHEIMSche Theorie dürfte hierbei weniger oder gar nicht in Betracht kommen.

Die COHNHEIMSche Theorie der versprengten Keime ist ja überhaupt keine Theorie der kausalen Genese der Geschwülste. Weshalb die embryonalen Zellen sich nicht einfach ausdifferenzieren, sondern in atypisches, geschwulstmäßiges Wachstum geraten, diese Frage bleibt offen. Sie können von pathologischen Reizen getroffen werden, aber dieser Rekurs auf die Reize läßt auch bei den embryonalen Keimen das Rätsel ungelöst, auf welche Weise die Reize die Entstehung der Geschwulstzelle bewirken.

ASKANAZY hat nun in jüngster Zeit die Veranlagung ausgeschalteten fetalen Gewebes zum Stammaterial für Blastoide und Blastome kombiniert mit der Wachstum anregenden Wirkung des Arsens, und hat nach Fütterung mit kleinen Dosen dieses Präparates Sarkombildung feststellen können; in einem Falle nach Injektion des Arsens unter die Haut ein großes Spindelzellensarkom des Peritoneums mit Metastasen; in seinem Inneren lag eingekapselt ein *Cysticercus fasciolaris*.

ASKANAZY nimmt auf Grund der Ergebnisse seiner Versuche an, daß zur Genese eines Blastoms vier Faktoren wirksam sind, nämlich einmal die *allgemeine Körperbereitschaft* des betreffenden Tieres (z. B. weiße Maus,

Ratte usw.), ferner eine *örtliche Bereitschaft*, bedingt durch ein vegetativ aktiviertes, in Vermehrung begriffenes Gewebe (embryonal oder durch pathologische Proliferation entstanden bei chronischer Entzündung — die keine unentbehrliche Vorbedingung ist —, bei Hyper- oder Metaplasie), drittens ein unter der Schwelle der Entzündung bleibender, *lange wirkender Reiz*, ein Stoff von oligodynamischer Wirkung (z. B. kleinste Arsendosen). Bei der Blastomatose wird dieser primäre von einem sekundären Reiz ersetzt, der den wichtigsten Faktor darstellt, aber, bezüglich seiner Persönlichkeit (ob endogen oder exogen?), noch nicht näher bekannt ist, mit Ausnahme des von ROUS aus Hühnersarkomen gewonnenen „filtrierbaren Agens“. Nach ASKANAZY bleibt es noch eine offene Frage, ob der entzündliche Reiz bei der chronischen Entzündung durch seine Abschwächung zum primären Geschwulstreiz werden kann, da spezifische und nicht spezifische Entzündungen doch nur sehr selten zur Blastomatose Anlaß geben.

Die Experimente mit *Spontantumoren* zeigen, daß die *Transplantation* von Mensch zu Mensch, aber nicht von Mensch auf Tier oder von diesem auf artfremde Individuen gelingt. Falls solche Versuche auch zunächst Erfolg versprechen, ergibt sich doch, daß die „übertragene“ Geschwulst sich in kurzer Zeit zurückbildet. Dagegen sind öfters positive Resultate verzeichnet worden bei Verwendung von Tieren der gleichen Art und Rasse, auch mit Weiterverbreitung durch mehrere Generationen (BORST, UHLENHUT und WEIDANZ). Diese auf ein gesundes Tier überpflanzten Tumoren behalten nicht immer regelmäßig ihre ursprüngliche Struktur bei, sondern zeigen öfters Veränderungen in der Form und Anordnung ihrer Zellen und weitere Modifikationen, die den Charakter des Gewächses sehr erheblich verändern können. In ähnlicher Weise wie bei Mensch und Tier die Metastasen eines Blastoms nicht stets alle Eigenschaften des Muttergewebes dauernd festhalten, sondern — durch ihr Wachsen auf neuem Boden — diese umwandeln oder verlieren, sehen wir auch bei Trans- und Implantationsgewächsen Modifikationen, besonders des histologischen Bildes, eintreten, die so weit reichen, daß statt eines Karzinoms Gebilde entstehen, die sich dem Sarkom nähern oder ihm völlig gleich werden, auch umgekehrt, daß Drüsenkrebse den Bau des verhornenden Plattenepithelgewächses darbieten. Durch geeignete Einwirkung auf das Tumormaterial vor der Überimpfung gelingt es die verschiedenen Gewebskomponenten eines Mischtumors getrennt zur Entwicklung zu bringen, oder auch künstliche Tumormischungen herzustellen (Karzinom und Sarkom, Sarkom und Chondrom) und bei weiterer Verimpfung dieser Gewebe entweder Mischtumoren zu erzeugen, oder (z. B. durch Kälteeinwirkung) eine der beiden Komponenten des Mischtumors zu unterdrücken (BORST 1, 3). Diese Vorgänge lehren, daß äußere Momente (wie Temperaturänderungen usw.) nicht bloß für die Ausbildung des Transplantates, sondern auch dessen histologischen Bau und Charakter von Bedeutung sind<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Vorhin wurde erwähnt, welchen großen Einfluß chemische Alterationen des Organismus auf die Entstehung, Form und Struktur der aus implan-

Eine besondere Stellung unter den transplantablen Blastomen nehmen die *Sarkome* der *Hühner* ein, da bei diesen zur Erzeugung der Gewächse bei anderen Tieren der gleichen Art, nicht lebende Tumorelemente nötig sind, sondern auch positive Ergebnisse erzielt werden, wenn zu den Versuchen Material benutzt wird, das (durch Filtration, Hitze Wirkung usw.) von Geschwulstbestandteilen befreit ist, oder in vitro erzeugte Zellen, ferner Bestandteile des Blutes, der Milz, schließlich auch embryonale Zellgruppen. Es haben verschiedene Forscher mit zellfreiem Tumorbrei, sowie mit Geschwulstpartikeln gearbeitet, die vorher gefroren oder im Exsikator getrocknet waren, mit Glyzerin- und Alkoholextrakten derartiger Pulver, mit dem Blut sowie den Preßsäften der Niere, und doch positive Resultate erhalten (ROUS und MURPHY, BÜRGER, FUJINAMI, INAMOTO, TYTLER, TEUTSCHLÄNDER u. a.) (REINHARDT). So gelang es Spindelzellen-, Myxo- und Osteochondrome bei dem Versuchstier zu erzeugen. PENTIMALLI sah auch bei der Metastasierung ähnliche Vorgänge, nämlich zunächst die gleiche Entstehungsart wie beim Menschen auf hämatogene oder lymphogene Weise, dann aber auch dadurch, daß das von den Geschwulstzellen getrennte Virus in den Säftekreislauf eintrat und somit Verbreitung fand. Die Tumor-

---

tiertem Embryonenbri gezüchteten Blastome haben (Versuche ASKANAZYS mit Arsenpräparaten). Der Einfluß solcher chronischer Intoxikationen des Transplantatträgers auf das Zustandekommen, noch mehr aber auf die spezifische Entwicklung des artefiziellen Blastoms, mußte zu neuen Untersuchungen anregen über die Rolle derartiger Beeinflussungen des Organismus bei anderen Entstehungsweisen der artefiziellen Neoplasmen. B. FISCHER hat mit BÜNGELER Versuche angestellt über die Richtigkeit der Auffassung, daß das Gemeinsame all der postembryonal entstehenden, gewöhnlich als „Reiztumoren“ bezeichneten Geschwülste darin gegeben ist, „daß ein meist lange dauernder, regenerativer Prozeß in Verbindung mit einer weiteren Schädigung, insbesondere einer Allgemeenschädigung, zur Bildung der Geschwulstkeimanlage und damit zur Entwicklung auch der bösartigen Geschwülste führt“

B. FISCHER-WASELS ist es gelungen, unter Mitwirkung von BÜNGELER bei Mäusen durch Verbindung der „Allgemeenschädigung des Tierkörpers“ („chronische Vergiftung mit geringen Arsengaben“) und eines „Regenerationsreizes“ zugleich mit Einwirkung des *Scharlachrotgranugenols* an der so behandelten Milchdrüse, *typische Adenokarzinome* zu erzeugen (Metastasen in regionären Lymphknoten und den Lungen), die — trotz der beim Mammakarzinom bekannten Buntheit des histologischen Bildes — in allen fünf Fällen die gleiche Struktur darboten, wobei — ebenso wie bei den in Verbrennungsnarben durch Teer herbeigeführten Regenerationskarzinomen — die hohe Bedeutung der sensiblen Periode für die Blastomgenese deutlich hervortrat. Denn die erwungene Regeneration geht um so häufiger in Geschwulstbildung über, je länger die Allgemeenschädigung andauert. Womit wiederum ein experimenteller Beweis erbracht ist für den engen Zusammenhang zwischen Allgemeenschädigung und in besonderer Weise gestörter Regeneration auf der einen Seite und der Entstehung echter, auch bösartiger Geschwülste auf der anderen Seite.

verbreitung wurde in beiden Fällen durch besondere Disposition der Gewebe begünstigt wie sie (nach früheren Untersuchungen des Autors über Gewebsverletzungen als Faktoren der Tumorentwicklung und über die Elektivität der Wirkung des Hühnersarkoms) das Proliferationsstadium zelliger Elemente infolge einer erlittenen Verletzung darbietet. So fielen die Impfungen in den Brustmuskeln bedeutend leichter positiv aus, sobald das Berkfeld-Sarkomfiltrat kleine Mengen Kieselgur enthielt<sup>1</sup>.

Die Ergebnisse des Experimentes lassen sich nur erklären durch ein von den Tumorzellen trennbares, belebtes oder unbelebtes, wahrscheinlich nicht fermentartiges Agens (REINHARDT). Einige Autoren nahmen an, daß die Übertragung des Blastoms vermittelt wird durch Protozoen (Chlamydozoen). Wenn dies der Fall sein und die Chlamydozoenhypothese zu Recht bestehen sollte, dann wäre, wie TEUTSCHLÄNDER erklärt, mit dem Roussarkom endlich eine Bresche in den heterogenen Block der Sarkome gelegt. Die Hühnersarkome könnten als „Sarkosen“ bzw. „Blastosen“ eine neue Gruppe bilden als Bindeglied zwischen Blastomen und Granulomen. Der Block „Sarkome“ würde in folgende wohl zu unterscheidende Gruppen zerfallen.

1. *Sarkome*: bösartige mesenchymale Blastome.

2. *Sarkosen*: von ersteren vielleicht durch ihre infektiöse Natur unterschiedene Sarkome (durch Filtrat übertragbare Hühnersarkome, Hühnerleukämie).

3. *Pseudosarkome*: verkannte epitheliale Geschwülste, manche Fälle von Spindelzellenkarzinom und Karzinoma sarkomatodes, wenig differenziertes Blastem in Mischgeschwülsten, epitheliale Rundzellentumoren.

4. *Pseudoblastome*: „Granulome“.

Falls tatsächlich eine Zellübertragung vorliegen sollte, so wäre gezeigt, daß Tumorzellen ganz überraschende Eigenschaften besitzen können, wie solche bisher nur von niederen, besonders einzelligen Tieren bekannt sind und durch die sich diese Sarkomzellen kaum noch unterscheiden von körperfremden einzelligen Parasiten.

TEUTSCHLÄNDER und JUNG konnten in solchen zur Impfung benutzten Filtraten auch noch Fragmente von Zellen bzw. Kernen nachweisen, so daß eine „subzelluläre Transplantation“ nicht ausgeschlossen ist, d. h. Verimpfung von Bioblasten, von Zellteilen, die später sich zu vollkommenen Zellen entwickeln.

<sup>1</sup> Die zur Erzeugung von *Hühnersarkomen* (in vitro) brauchbaren Zellen haben den Charakter der „undifferenzierten Embryonalzelle“ oder anderer undifferenzierter Elemente (z. B. die großen Monocyten im Blute und der Milz); sie stimmen mit der Blastomzelle auch noch insofern überein, als sie einen *Gährungsstoffwechsel* haben können, ebenso wie Regenerationszellen; außerdem besitzen sie Beweglichkeit, isolierte Teilungsfähigkeit, Phagocytose, Fähigkeit der Plasmolyse, der Ausdifferenzierung usw. (ALB. FISCHER, B. FISCHER-WASELS).



PENTIMALLI fand bei seinen Studien über die elektive Wirkung des Virus des Hühnersarkoms, daß Zellen, die infolge einer Läsion in Proliferation geraten sind, sich im Zustande der Entdifferenzierung befinden, und nur diese, nicht die normalen Zellen, werden von dem Virus beeinflußt, weil dieses sich nur an ihnen fixiert. Eine solche Affinität für bestimmte Zellarten scheint nach dem Autor eine charakteristische Eigenschaft vieler filtrierbarer, pathogener Agentien zu sein und stellt vielleicht nur einen Sonderfall jener allgemeinen Eigenschaft vieler pathogener Mikroorganismen dar, sich leichter an ein Gewebe anzupassen, als an andere. Unter den filtrierbaren Virus, die sozusagen spezifisch auf bestimmte Zellterritorien wirken, üben einige die Affinität auf nervöse Gewebe (Lyssa, Polymyelitis) aus, andere auf blutbildende (Hühnerleukämie, perniziöse Anämie der Pferde), andere endlich auf die Kutis (dermotropes Virus nach LIPSCHÜTZ). „Es ist interessant, hervorzuheben, daß man analog meinen Befunden am Sarkomvirus durch intravenöse Injektion von Vaccinevirus in Kaninchen oder des Virus des kontagiösen Vogelepithelioms in Tauben, die Krankheit an den Stellen der Kutis hervorrufen kann, die vorher in verschiedener Weise (Rasieren, Skarifizieren, einfaches Rupfen) verletzt worden waren, wie die Untersuchungen von CALMETTE und GUERINI, v. PROWAZEK und YAMAMOTO (2) u. a. beweisen“ (PENTIMALL I).

Es sei noch kurz erwähnt, daß es gelang, auch durch Filtrate von Tumoren anderer Tiere bei Hühnern Sarkome zu erzeugen: Mäuseadenokarzinomfiltrate mit Brei von Hühnerembryonen bewirkten bei Hühnern Sarkome mit Metastasenbildung (Rundzellensarkome), diese konnten aber nicht weiter übertragen werden; bei Mäusen dagegen völlig negativer Erfolg! BISCEGLIE, der diese Versuche anstellte, betont: Tumorfiltrate enthalten kein filtrierbares, kultivierbares Virus, das Tumorentwicklung hervorrufen konnte. Bei den Versuchen von GYE kann diese Möglichkeit vorgetäuscht worden sein, da das von ihm isolierte Virus von Sarkomen und Karzinomen der Mäuse, Ratten und Menschen nicht imstande ist, von sich selber Tumor zu erzeugen, während diese Fähigkeit gleich entsteht, sobald es mit inaktiviertem Rous-Sarkomextrakt vereinigt wird. Daher ist anzunehmen, daß dieses Virus bloß das inaktivierte Rous-Sarkomextrakt aktiviert. Nach all dem wird die onkogene Umwandlung der normalen Zellen durch aktiv blastische Substanzen verursacht, die durch den alterierten Stoffwechsel der neoplastischen Zellen entstehen, wie in Italien zuerst CENTANNI behauptet hat. Dieser „alterierte Metabolismus“ der Zellen, d. h. der Träger der onkogenen Substanzen, würde nicht der Effekt spezifischer, sondern verschiedenster aspezifischer Ursachen sein, wie es die Versuche, Tumoren mit Teer, Arsen, Röntgenstrahlen, Spiropteren, Bact. Blumenthali zu erzeugen, vermuten lassen. Während einerseits die im Tumor vorhandenen wachstumsfördernden Substanzen oder „Blastine“ diejenigen Agentien sind, die das unbegrenzte Wachstum des Tumors hervorrufen, können sie andererseits — wie es auf Grund der hier vorliegenden Versuche zu vermuten ist — den Embryonalzellen einer bestimmten Tierrasse und Zellform in einer bestimmten Periode ihres Lebens den malignen Charakter

verleihen. Es ist also notwendig, daß das Tumorfiltrat seine Aktion auf die Zellen ausüben kann, die die Prädisposition für die onkogene Umwandlung besitzen sollen, und daß diese Disposition, welche höchstwahrscheinlich in einem bestimmten biologischen Zustande der Zellen besteht, vorhanden ist. Ob diese Aktion sich an allen Embryonal-, Fetal-, Erwachsenen-, Epithelial- und Bindegeweben auswirken kann, denen in irgendeiner Weise die Prädisposition zur onkogenen Umwandlung experimentell eingeflößt wird, soll durch spätere Versuche geprüft werden (CENTANNI).

Nach einer Zusammenstellung von B. FISCHER-WASELS ist es bisher gelungen, im Reagenzglasversuche aus den nachstehenden Zellarten Sarkome beim Huhn zu erzeugen. Zunächst aus den *Monzyten* des *Hühnerblutes* mit Zusatz von Filtraten spontanen Hühnersarkoms, ferner von *Filtraten* von *Teerkarzinomen*, schließlich durch *Filtrate* von *Säugetiertumoren*. Diese Experimente stammen von CARREL und ALB. FISCHER. In anderen Versuchen wurden angewendet: Embryonalzellen des Huhns mit Zusatz von arseniger Säure (CARREL) oder Beimengung von Indol (CARREL), Teer (MURPHY und LANDSTEINER) oder Zusatz von Mäusekarzinomfiltraten (BISCEGLIE). Außerdem hat noch ALB. FISCHER die gleichen Resultate erzielt aus den *Makrophagen* der *Milz* mit Zusatz von *Arsen* oder *Teer*. Schon die oben erwähnte Beurteilung der vorliegenden Gewächse durch TEUTSCHLÄNDER läßt Zweifel aufkommen, ob hier tatsächlich in allen Fällen wahre Sarkome vorliegen. Auch andere Autoren sind nicht von der Sarkomnatur dieser Neubildungen überzeugt. So hält TILP sie für „Granulome“, ähnlich wie auch manche durch bestimmte Parasiten hervorgerufenen Neoplasmen, die zunächst zu den Sarkomen gezählt wurden, sich als Granulome erwiesen (z. B. „infektiöses Hundesarkom“ von STICKER).

Es lassen sich die beim *Hühnersarkom* gefundenen Verhältnisse nicht ohne jede Einschränkung übertragen auf die malignen Neoplasmen der Säugetiere, doch sind gewisse Analogien nicht von der Hand zu weisen. Auch würde, wie B. FISCHER-WASELS annimmt, der wesentlichste Unterschied bisher nur darin bestehen, daß bei diesen die Tumorzelle zwar auch besondere Wuchsstoffe liefert, daß diese Produkte, dieses „*Ens malignitatis*“ aber hier weder so einfach von der Zelle zu trennen, noch so leicht auf andere Zellen zu übertragen ist, wie wir dies beim Hühnersarkom kennen gelernt haben. Wie ASKANAZYs Experimente (Implantation von Embryonalbrei) beweisen, gelingt es auch hier bei genügend langer Arsenintoxikation, statt der benignen Neubildungen auch bösartige Sarkome hervorzurufen, als Folge einer Kombination der chemischen Wirkung (Oxydationshemmung durch Arsen) mit Verlagerung der hochempfindlichen Embryonalzelle (ASKANAZY, B. FISCHER-WASELS).

BORST warnt — gerade auf Grund der mit den *Hühnersarkomen* gemachten Erfahrungen — zur Vorsicht bei Identifizierung der malignen

Tumoren von Tieren und Menschen; da wir auch in der Humanpathologie noch lange nicht soweit sind, daß wir alle Neubildungen sicher und unbestritten in das System einreihen können, um wieviel schwieriger ist die Klassifikation der tierischen Gewächse. Das Karzinom der Maus unterscheidet sich morphologisch und erst recht biologisch nicht unwesentlich vom menschlichen Krebs. Sobald wir auch noch die Krebskrankheit als Ganzes betrachten, dann treten die Differenzen noch viel eindrucksvoller hervor, und wenn solche Unterschiede schon in der Säugetierklasse bestehen, um wieviel schwieriger wird es dann sein, Geschwülste bei Vögeln und Fischen mit dem menschlichen Karzinom und Sarkom zu identifizieren!

Die Metastasenbildung der Hühnersarcome ist von TADENUMA eingehender untersucht worden bei *Spindelzellengewächsen*, dem „zweiten Typus“ von FUJINAMI und KATO mit folgenden Ergebnissen:

1. Es bilden sich bei wiederholten starken Blutungen Metastasen.
2. Es gibt viele Fälle von Metastasen bei infizierten Hühnern, auch wenn der übertragene Tumor durch Amputation vollständig entfernt wird. Metastase kann bei langsamem Wachstum des Tumors entstehen, ohne daß dieser beseitigt wird.
3. Metastase entsteht durch intravenöse Injektion von Tumorzellen, auch bei starkem Wachstum des überpflanzten Tumors.
4. Metastase entsteht beim gesunden Huhn durch intravenöse Injektion einer Emulsion von Tumorzellen.
5. Die Lage der Metastase bei Injektionen ist von der bei Blutungen oder Amputationen sehr verschieden.

Die Bildung von Metastasen in nur einigen Fällen, während sie in anderen vollständig ausbleibt, auch wenn größere Mengen von Tumorzellen in die Blutbahn eingedrungen sind, zeigt, daß diese Unterschiede auf Verschiedenheit der Wachstumsbedingungen des Tumors und der Widerstandsfähigkeit des Körpers beruhen. Die Gründe, weshalb in einigen Fällen eine bösartige Geschwulst keine Metastase bildet, mögen nicht nur darin zu suchen sein, daß die Zellen in der Blutbahn zerstört werden, sondern auch darin, daß einige Zellen sich an Stellen festsetzen, die ihre Vermehrung nicht zulassen.

Ebenso wie die Metastasenbildung ist auch die *Zytologie* der *Hühnersarkome* in mehrfacher Hinsicht von Interesse, ROSKIN fand bei seinen Untersuchungen über die Riesenzellen in diesen Gewächsen, daß ihre Bildung und ihr Wachstum in engem Zusammenhange stehen mit bestimmten Veränderungen in der Struktur ihres Plasmas.

Die beiden charakteristischen Schichten verlieren ihre deutlichen Umrisse; man kann zuweilen noch die Reste der Innenschicht bemerken; je größer aber die Zelle wird, um so eintöniger wird ihre und ihres Plasmas Struktur. Zugleich verändert sich auch die Struktur der durchsichtigen äußeren Schicht der Zelle. Die Bildung einer homogenen plasmatischen Masse, die sowohl in ihren äußeren wie auch den inneren Schichten sich fast ganz gleichmäßig färben läßt, beendet den Prozeß der Riesenzellbildung. An der äußeren Schicht ist nur eine merkliche Vakuolisierung festzustellen, aber die Wände dieser zahlreichen Vakuolen bestehen aus demselben Plasma wie auch der Innenteil der Zelle (soweit die Präparate dies beurteilen lassen). Diese Vorgänge sind von CASTREN auch bei *tuberkulösen Riesenzellen* beobachtet worden: Hier ist die perizentrische Plasmadifferenzierung der

Hauptsache nach von gleicher Beschaffenheit wie in den Epitheloidzellen, wird aber mit zunehmender Zellgröße und Kernzahl immer undeutlicher, indem der Gegensatz zwischen den verschiedenen Plasmaschichten sich abschwächt und die Abgrenzung diffuser wird.

Das *Protoplasma* der „abgerundeten Sarkomzelle“ („Makrophag“, CARRELS) besteht aus zwei plasmatischen Zonen: der inneren dichten und der äußeren durchsichtigen, wahrscheinlich hydratisierten und hochdispersoiden Eiweiße.

Der normale *Makrophag*, d. h. die nicht abgerundete Zelle, besteht, wie auch jede andere Zelle, aus einem System der Eiweiße von verschiedenem Dispersionsgrade. Man kann sich denken, daß ein gewisser Faktor, der die Umwandlung eines normalen Makrophagen in eine Sarkomzelle bewirkt, das plasmatische Gleichgewicht in der Zelle stärker stört, was sich morphologisch in der Bildung einer besonderen äußeren Plasmaschicht äußert. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die besonders hohe Aktivität der Sarkomzelle im Zusammenhange steht mit der Bildung dieser plasmatischen Schicht auf ihrer Oberfläche.

Für die abgerundeten Sarkomzellen erscheint als besonders charakteristisch ihre Eigenschaft, sich mit Hilfe von aus hellem flüssigem Plasma bestehenden „*Pseudopodien*“ zu bewegen. Das Geschwulststroma wird von Fibroblasten gebildet, sie stellen aber keine normalen Zellen dar und deren fädig körnige Struktur spricht dafür, daß sie nichts anderes als „*gereizte Fibroblasten*“ bedeuten.

Das *Mitochondriensystem* zeigt sowohl im Makrophagen, als auch im Fibroblasten, nichts besonderes in seiner Struktur im Vergleich mit dem, was sonst über die Mitochondrien bekannt ist.

Interessante Einblicke in die *Biologie der Transplantationstumoren*, namentlich des Mäusekrebses, gewinnen wir aus den Studien über die Bedeutung von *Geschwulstfiltraten* für die Entwicklung des artefiziellen Karzinoms sowohl an Tieren, wie im Reagenzglas (Züchtung des Blastoms *in vitro*). BISCEGLIE hat bei einer Reihe derartiger Experimente, die mit dem Adenokarzinom der weißen Maus vorgenommen wurden, festgestellt, daß bei der Übertragung auf mit Filtrat behandelte und nachher mit Karzinom geimpfte Mäuse der Tumor in einer sehr kurzen „*Latenzperiode*“ gedeihen und sich stark entwickeln kann. Die Evolution und Entwicklung des Neoplasmas bekommt einen ausgeprägten Charakter und große Malignität: Frühzeitige Ulceration, infiltrativer Charakter des Neoplasmas, zahlreiche Metastasen, alles Eigenschaften, die bei den Kontrolltieren fehlten oder nur sehr spärlich auftraten.

Andere Versuche bei Geschwulstkulturen der gleichen Mäuseadenokarzinome *in vitro* ergaben Resultate, die für die erste Anlage der Gewächse, sowie deren weitere Ausbildung lehrreiche Aufschlüsse enthalten dürften. BISCEGLIE sah, daß derartige Krebsfiltrate auf die in den ersten Lebensstunden emigrierten Zellelemente eine positive „*blastotrophische*“ Reaktion ausüben, daß ferner die Neubildung an der dem Filtrat gegenüberliegenden Seite viel früher entsteht und sich viel lebhafter, und üppiger entwickelt, als an den übrigen Stellen des Fragmentes. Demnach muß in den Krebszellen ein Substrat vorhanden sein, das die Tumorzellen ständig reizt. Dieser Reizzustand ist mit dem an normalem Embryonal- und Erwichsenengewebe vorhandenen nicht zu verwechseln, die — wie bekannt — auf die Tumor-

entwicklung einen hemmenden Einfluß haben. Die vom Tumor erzeugte blastische Substanz muß eine elektive Aktion („Autoblastine“) auf das eigene Gewebe ausüben. Die neoplastische Zelle würde sonach die Fähigkeit besitzen, den Reiz selber erzeugen zu können, der sie zu unbegrenzter Proliferation anregt; dadurch wird die schon entstandene Transformation der normalen Zellen in neoplastische, durch ihren eigenen Stoffwechsel zu unbegrenzter Entwicklung gereizt. Die „Reizsubstanzen“ oder „Blastine“ müßten also als „Autokatalysatoren“ bezeichnet werden, die kontinuierlich *morphogenetische Phänomene* hervorrufen.

Dieses *passive Verhalten* des *Mitochondriensystems* muß unterstrichen werden. Man kann zwischen den *Makrophagen* und den *Fibroblasten* eine Reihe von „Übergangsformen“ aufstellen.

Die *sarkomatöse Zelle* beim *Huhn* stellt in Wirklichkeit einen „*Makrophagenhistiocyten*“, „*Wanderzelle* MAXIMOWS“ dar (CARREL und A. FISCHER); es gibt hier zwei Grundarten von Zellen: 1. *Makrophagen*, d. h. abgerundete Zellen und 2. *Fibroblasten* (ausgezogene Zellen des Stromas), 3. Ziemlich häufig auch *Riesenzellen*. Zwischen den abgerundeten und ausgezogenen Zellen, also zwischen „Makrophagen“ und „Fibroblasten“ gibt es eine ganze Reihe von Zellen, die *zytologische Zwischenstufen* bilden.

Die vorerwähnten Mitteilungen über die übertragbaren Hühnersarkome haben trotz der wertvollen Beobachtungen, die sie für die Biologie der Geschwülste auch zutage förderten, eine befriedigende Erklärung aller uns hier entgegentretenden Erscheinungen bisher nicht liefern können. Man darf BORST nur beipflichten, wenn er sagt: wir stehen diesen Hühnersarkomen gegenüber vorläufig vor einem Rätsel; wenn verimpfte, wirklich zellfreie Filtrate die Gewebe erzeugen, so kann die Entstehung des Sarkoms doch wohl nur von den Geweben des geimpften Tieres ausgehen. Das ist ein ganz anderer Modus als bei allen anderen Impftumoren, bei denen die verpflanzten Zellen die neue Geschwulst bilden, und das geimpfte Tier nur das Stroma liefert; es würde sich also um die Erzeugung einer neuen Geschwulst, und nicht um Transplantation handeln. Welches Agens hier wirksam sein soll, ist unbekannt (BORST). Jedenfalls zeigen aber diese, ebenso wie die übrigen Experimente über die Trans- bzw. Implantation der malignen Blastome, daß die Zahl der positiven Impffresultate stark beeinflußt wird durch äußere Momente verschiedener Art und Stärke wie solche oben angeführt wurden. Es geht deshalb nach TEUTSCHLÄNDER nicht an, auf Grund der kleinen Zahl der bei Menschen und Tieren erhaltenen Ergebnisse eine nur gewissen Tiergeschwülsten eigene, „*homologe Transplantabilität*“ zu behaupten. Ein und derselbe Tumor verhält sich, wie die Experimente dartun, je nach der Eignung des Impftieres; demnach scheint auch bezüglich der homologen Übertragbarkeit ein übereinstimmendes Verhalten der bösartigen Tier- und Menschengeschwülste zu bestehen; es ist also — wie bei der Auto- und Heteroplastik — bis auf weiteres ein unterschiedliches Verhalten bezüglich der Homoioplastik anzunehmen, und es ist auch nicht bewiesen, daß die Transplantabilität als solche gewissermaßen ein Privileg der Nagerblastome ist (TEUTSCHLÄNDER).

## c) Geschwulstbildung durch Parasiten.

Außer durch Übertragung von Geschwulstmaterial auf andere Tiere ist auch versucht worden, Blastome mittels der Einwirkung von bestimmten Parasiten auf die Gewebe zu erzeugen und zwar sind hierzu sowohl tierische wie pflanzliche Erreger benutzt worden. Unter den ersteren zunächst die Larve der *Taenia crassicolis* der Katze: BULLOCK und CURTIS ist es gelungen, durch sie *Sarkome* in der *Leber* von *Ratten* zu erzeugen; in anderen Fällen konnte durch Einbringen der *Spiroptera* bei den gleichen Tieren *Karzinom* zustande gebracht werden. FIBIGER hat über das Spiroptera-Karzinom der Ratte und Maus eine Reihe von Experimentaluntersuchungen mit positiven Erfolgen angestellt. Sie ergaben: Das *Spiroptera*-Karzinom zeigt den typischen Bau des gewöhnlichen *Plattenepithelkarzinoms*, wuchert in Gewebe und Organe verschiedener Art invasiv hinein, bildet Metastasen und läßt sich transplantieren. Die Beziehung der Spiroptera-Infektion beschränkt sich auf Hervorrufen der Entwicklung der primären Geschwulst, deren Wachstum und Verbreitung in den Vormagen und die Zunge fortdauernd sich fortsetzt, sei es daß die Parasiten in diesen Organen verbleiben, oder sie zum Teil oder ganz (Zunge) verlassen. An der Entwicklung der Metastasen und der transplantierten Geschwülste haben die Parasiten keinen Anteil. Die vorliegenden Gewächse ließen sich aber nicht bei allen Ratten der gleichen Rasse erzeugen; ebenso fand sich bei verschiedenen Rassen dieser Tierart Ungleichheit in der Empfänglichkeit, während bei weißen Mäusen erst nach längerer Dauer der Versuche die Neubildung entstand, so daß „*Individual-Rassen*“ und „*Artdisposition*“ vorhanden sind. Ähnlich verhält es sich auch mit den Organen und Geweben; denn im von Plattenepithel ausgekleideten Vormagen entwickelten sich die Karzinome, im Ösophagus jedoch — der gleichen Zellbelag trägt — ebenso wenig wie in der mit Zylinderzellen versehenen übrigen Magenschleimhaut (FIBIGER, BORST). Es liegen hier ähnliche Verhältnisse vor wie bei dem „*Bilharziakrebs*“ der menschlichen Harnblase und zwar: *Dauernde* und immer *wiederholte Schädigung des Epithels*, dadurch dauernde und stetig wiederholte Regenerationen, deshalb auch ungewöhnlich lange Latenz zwischen primärer Schädigung und Karzinombildung. Ähnlich ist es mit solchen Blastomen, die nach *Schußverletzungs-Fisteln* mit jahrzehntlanger *Fisteleiterung* entstehen oder nach anderen Verletzungen, z. B. *Ulcus pedis* nach *Erfrühen* (im Alter von 8 Jahren) und Karzinombildung nach 50 Jahren (VERSÉ, B. FISCHER)<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> BORST mahnt auch hier zur Vorsicht bei Versuchen, menschliche und tierische Blastome zu identifizieren, namentlich auch in ätiologischer Beziehung; denn wenn Parasiten für diese eine große Bedeutung besitzen, „so ist damit nicht gesagt, das für den Menschen das gleiche gilt; daß das, was für die Ratte recht, nicht auch für den Menschen billig ist, das hat sich gerade auch gezeigt bei den Studien zur Behandlung maligner Tumoren. Der

Der Parasit lebt in der Epithelzelle, die sich demnach im Zustande dauernder regenerativer Wucherung befindet, woraus sich eine oder mehrere Karzinomanlagen entwickeln können; wenn auch bei den Ratten diese schon nach 55—66 Tagen erscheinen, so wäre diese Zahl — entsprechend der kürzeren Lebensdauer dieser Tiere, gegenüber dem Menschen — mit 30 zu multiplizieren, was einen Zeitraum von 3—4 Jahren ergibt (FIBIGER und DONALDSON)<sup>1</sup>. Während auf Grund dieser Ergebnisse FIBIGER wieder für die Bedeutung der „Reiztheorie“ bei der Genese des Krebses eintritt, wendet B. FISCHER ein, daß diese hier versagt, denn sie erklärt nicht, warum bei den gleichmäßigen Reizungen nur ein einziger „Geschwulstfokus“ (FIBIGER) entsteht. Dieser Vorgang entspricht aber ganz der Bildung einer Organanlage in der embryonalen Entwicklung. Bei der Regeneration finden sich Analogien. Die große Zeitspanne zwischen Reizwirkung und Krebsbildung fällt auf, die Schädigung kann über 10 Jahre fortfallen und dennoch tritt Krebs auf, z. B. Anilinarbeiter = Blasenkrebs.

Zur Erklärung der langen Latenz nimmt FIBIGER an: „Einwirkung einer, im Laufe der Jahre immer steigenden „Summierung der Reize“. Krebsbildung erfolgt aber auch, wenn die Reizung lange Zeiten aussetzt; ferner käme auch in Betracht die Wirkung der Anpassungsfähigkeit des Körpers gegenüber den verschiedensten mechanischen Noxen, sowie auch anorganischen Giften. Die „Summierung der Reize“ bringt keine Erklärung. Anders jedoch verhält es sich mit Schädigungen, die zu *Regeneration* führen, die — entsprechend der Anpassungsfähigkeit — auf denselben Eingriff immer stärker, rascher und lebhafter wirkt; gerade auf dem Boden dieser verstärkten regenerativen Tätigkeit unter ungünstigen Bedingungen kommt es zur Bildung der Geschwulstanlage (FISCHER). Das Wesen der meist großen Latenzzeit liegt darin, daß zwischen die Schädigung und die Geschwulstbildung stets ein lebhafter regenerativer Prozeß eingeschaltet ist. Nicht jede Regeneration erzeugt Karzinom, ihre Art wird sicher eine große Rolle spielen; aber eine lange, wiederholte, gleichartige Schädigung — die immer wieder von neuem den regenerativen Prozeß entfacht — wird besonders leicht zur Krebsbildung führen, wie die Entstehung des Teerkarzinoms in dem durch genügend lange Zeit fortgesetzten Versuche! (B. FISCHER).

Die vorliegenden Ergebnisse des Tierexperimentes haben somit auch hier wieder die schon längere Zeit bestehende Streitfrage berührt, ob bei solchen Krebsbildungen als Ursache der Geschwulstentstehung die „Reiztheorie“ VIRCHOWS Geltung hat, oder ob regenerative oder entzündliche Prozesse von längerer Dauer dafür verantwortlich sind. Nach Ansicht des Verfassers werden gerade die beiden letztgenannten Momente für die Blastogenese von Einfluß sein, namentlich der chronische Ent-

---

Mäusekrebs kann durch verschiedene Mittel zum Schwinden gebracht werden, durch Selbstauflösung und Resorption, die beim Menschen völlig erfolglos bleiben; deshalb ist zu warnen vor übereilten Schlußfolgerungen und Hoffnungen in bezug auf Wesen, Ursache und Behandlung der Gewächse beim Menschen.“

zündungsvorgang und die mit ihm in Verbindung stehenden oder durch ihn ausgelösten reparatorischen Gewebsveränderungen, die Regenerationsproliferationen mit ihren vielseitigen Wachstumserscheinungen, die von der Intensität<sup>1</sup> des Entzündungs- bzw. Reparationsverlaufes abhängen. Mögen die Karzinome bei Menschen oder Tieren durch mechanische, physikalische, chemische Reize erzeugt werden, stets handelt es sich um die Beeinflussung des Gewebes durch irritative Momente, um Traumen im weitesten Sinne des Wortes (BORST 4), nicht um spezifische Wachstumsreize. Denn die äußeren Schädigungen rufen ja auch nicht bei allen in gleicher Weise Geschädigten das Karzinom hervor. Dagegen werden diese „Irritationen“ als gelegentlich mitwirkende Ursachen gewiß von großer Bedeutung sein; sie unterhalten chronische Entzündungen und regenerative Prozesse, in deren Verläufe Veränderungen des Zellcharakters auftreten, unter Umständen solche, welche der Malignität zuneigen. BORST (1) erwähnt, daß ja auch die sogenannten „Röntgenkarzinome“ wohl nicht immer echte Krebse sind, sondern vielfach nur Geschwüre mit sehr hochgradigen atypischen Epithelwucherungen, wie sie sich im Anschluß an die starken degenerativen und entzündlichen Veränderungen im Corium und die schweren Gefäßveränderungen, welche die Bestrahlung erzeugt, ausbilden<sup>1</sup>.

*Regenerationsvermögen* und *Disposition zur Krebsbildung* stehen in einem umgekehrt proportionalen Verhältnis zueinander in der Phylo-, Onto- und Organogenese: Je größer jenes (Invertebraten, Amphibien, Embryonen, Nervensystem!), desto geringer ist auch diese, je geringer jenes, desto größer diese (Säugetiere und Altersdisposition). Die Geschwulstbildung erscheint demnach geradezu als Beweis für eine durchschnittlich geringe physiologische Regenerationsfähigkeit eines Organs, selbst aber als ein hemmungsloser, anisogener Regenerationsprozeß, als Rest oder lokales Wiederauftreten eines in früheren Entwicklungsperioden stärker gewesenem Regenerationsvermögens, wie es auch v. HANSEMANN annimmt (TEUTSCHLÄNDER, 1).

Die Versuche FIBIGERS zeigen in ihren Ergebnissen große Übereinstimmung mit den durch Teer am Rattenmagen geschaffenen Zellproliferationen. BUSCHKE und LANGER sahen hierbei entzündliche tumorartige Epithelwucherungen mit überaus starker („maligner“) Hyperkeratose, allerdings ohne Destruktion und Metastasierung. Sie

<sup>1</sup> Unter dauernd veränderten, physikalisch-chemischen Lebensbedingungen, ausgeschaltet von einer, durch ein geordnetes Nerven- und Gefäßsystem gewährleisteteten Ernährung, sowie unter immer erneut angefachtem Wachstumsreiz entstehen bei der Teermaus im Laufe der Monate aus normalen Epithelzellen allmählich selbständige Zellen abnormen Charakters, die im Kampfe um ihre Lebensnotwendigkeit aggressiv geworden sind: die Krebszellen. Ist es erst durch das Zusammentreffen chemischer und mechanischer Reize zu diesem biologischen Effekt gekommen, dann ist der Prozeß irreversibel, dann ist das Karzinom im vollen Wachstum (DÖDERLEIN).



nehmen bezüglich der papillomatösen, erosiven und ulcerösen Prozesse an, daß sie durch toxisch wirkende resorbierende Stoffe entweder über das vegetative Nervensystem der Bauchorgane als „Reflexwirkung“ ausgelöst werden, oder daß es sich um „nervös sympathische Reaktionen“ mit Veränderung des Gefäßsystems handelt, um Giftwirkungen auf das innersekretorische System oder Disposition des Vormagens auf blastogene Reize.

Schließlich hat es auch nicht an Versuchen gefehlt, bestimmte *Bakterien* als Erreger der malignen Blastome zu finden, jedoch sind irgendwelche positive Erfolge nicht nachzuweisen gewesen. Wenn an den Geschwürs- und Narbenbildungen, die nach bestimmten Infektionen auftreten, sich später Karzinome entwickeln, so ist auch hier anzunehmen, daß die Entzündungs- und Regenerationsvorgänge, aber nicht bestimmte Bakterien die Tumorbildung ausgelöst haben. Nach den Untersuchungen von AULER, BLUMENTHAL und MEYER können verschiedene Parasiten in tierischen Geweben Krebsgeschwülste erzeugen, sie alle sind „Krebserreger“ jedoch nur verschiedentlich und indirekt; sie geben den chronischen Reiz ab, welcher die normalen Zellen allmählich so verändert, daß sie mehr oder weniger leicht zu Krebszellen werden (ORTH und A. DIRCH). Durch den parasitären Reiz entsteht zunächst eine präcanceröse Erkrankung, die später in Krebs übergeht. Der Parasit ist nicht in die Krebszelle eingetreten, für ihre weitere Entwicklung (Metastasen usw.) haben weder er, noch seine Produkte eine Bedeutung; das Blastom zeigt ohne seine Mitwirkung autonomes Wachstum, die Metastasen sind Fortpflanzungen der Metastasen des Primärtumors.

Es gibt Beobachtungen, die beim Menschen dafür sprechen, daß auf dem Boden parasitärer Krankheiten (z. B. Tuberkulose oder Syphilis) sich Karzinome entwickeln. JENSEN gelang es durch Pseudotuberkelbazillen bei Ratten ein Sarkom zu erzeugen, das von LEWIN durch 14 Generationen weiter gezüchtet wurde (BLUMENTHAL). Die vorerwähnten Autoren konnten zum ersten Male aus dem Sekret eines menschlichen Mammakarzinoms das *Bacterium tumefaciens* oder einen diesem nahestehenden Parasiten züchten und mit ihm an Tieren maligne Blastome experimentell erzeugen, die sich durch Generationen weiter fortpflanzen ließen, dabei Karzinom- und häufiger Sarkomcharakter zeigten. Diese neuen Stämme des *Bact. tumefaciens* bewirken transplantable Gewächse ohne jedes Reizmittel (wie die in anderen Versuchen mit Erfolg gebrauchte Kieselgur); diese bilden sich aber spontan zurück, falls ein derartiger Faktor fehlt, sie können als „neoplastische Gruppe“ bezeichnet werden. Kieselgur oder ähnliche Reizstoffe entsprechen im Experiment der Disposition bei spontaner Krebsgenese. BLUMENTHAL und HIRSCHFELD halten es für ausgeschlossen, daß ein Parasit vom Typus des *Tumefaciens* bei dem menschlichen Krebs eine Rolle spielt, und betrachten auch die Frage, ob tatsächlich die durch den *Tumefaciens* gebildeten Tumoren

später aus sich selbst heraus, d. h. ohne seine Mitwirkung, weitere Tumorbildung veranlassen, als noch nicht entschieden, obwohl ihre Versuche an Pelargonien die JENSENSCHE Meinung zu stützen scheinen. Die Autoren nehmen aber an, daß die Bejahung dieser Frage durchaus mit dem Mechanismus in Einklang steht, den wir beim Menschen und Tier kennen, wenn maligne echte Tumoren unter Mitwirkung von Parasiten entstehen. Gegen eine parasitäre Entstehung der Geschwülste im Sinne der Existenz spezifischer Erzeuger blastomatösen Wachstums sprechen nach BORST (1, 3) viele Momente, so die „Mannigfaltigkeit des Baues, besonders der heterotope und gemischte Charakter mancher Blastome, die angeborenen Geschwülste, das Wachstum der primären Blastome und der Metastasen aus sich heraus“, also das Fehlen einer homologen Infektion. Nach den bisher vorliegenden Untersuchungsergebnissen ist es nicht gelungen, beim Menschen oder Tiere einen bestimmten Bakterienstamm oder anderen pflanzlichen Erreger zu finden, der mit Sicherheit als Ursache der Bildung maligner Tumoren angesehen werden könnte. Zur Gruppe des Tume-faciens gehörende Bakterien dürften vielleicht gelegentlich bei der Entstehung krebsartiger Geschwülste eine Rolle spielen, jedenfalls wirkt aber nicht jeder Stamm, und selbst ein- und derselbe Stamm nicht ohne weiteres cancerogen, auch scheint es (selbst nach den neuesten Mitteilungen CARRELS) nicht annehmbar, daß der Tume-faciens als Überträger eines invisiblen Krebserregers wirkt (TEUTSCHLÄNDER und KRONENBERGER).

#### d) Beeinflussung der Geschwulstbildung durch verschiedene Faktoren.

Die neueren Arbeiten aus dem Gebiete der vergleichenden Geschwulstlehre haben eine Reihe interessanter Beobachtungen geliefert, die für die *Biologie der Menschen- und Tiergewächse*, namentlich des *Krebses*, von Bedeutung sein dürften. Mit Rücksicht auf die Grenzen der vorliegenden Abhandlung können nur einige von diesen Ergebnissen berücksichtigt werden. Zunächst sehen wir, daß *Ernährung* und *Stoffwechsel* des Organismus von Einfluß auf die Blastomentwicklung sind. Beim Mäusekarzinom zeigte *zellsalzarme Nahrung* keinen Einfluß auf das Krebswachstum, ebenso *Phosphatfütterung*, dagegen wurde durch *Kalifütterung* die Impfausbeute verbessert, die Metastasenbildung nicht beeinflusst, während jene durch *Kalziumfütterung* vermindert wurde, ebenso die Wachstumsgeschwindigkeit (HÄNDEL). Bei transplantablen Rattenkarzinomen hat *einseitige Ernährung* verbunden mit *Insulin-* und *Phlorrhizininjektionen* ergeben, daß eine Wachstumsbeeinflussung durch Phlorrhizin ausblieb, daß die *kohlehydratreich* genährten Ratten infolge der *Insulingaben* geringe Wachstumsbeschleunigung aufwiesen, und daß bei einseitig mit *Kohlehydraten angereicherter* Ernährung das Krebswachstum rascher erfolgte als bei der einseitig mit *Eiweiß* bzw. *Fett* an-

gereicherten Kost (HÄNDEL und TADENUMA). Bei Gaben von *Cholesterin* und *Scharlachrot* zur Nahrung haben bei experimentellem Mäusekrebs die Entwicklung des Blastoms wie seiner Metastasen beschleunigt (EBER, KLINGE und WACKER) und zwar, wie die Autoren annehmen, durch Wirkung des ersteren Präparates, denn es trat nach Cholesterindarreichung bei gleicher Nahrung — auch bei nichtgeteerten Mäusen und cholesterinreich ernährten Kaninchen — sehr oft gallengangähnliche Wucherung von Leberzellschläuchen auf dem Boden einer zirrroseähnlichen Leberschädigung ein. Nach ERDMANN'S Untersuchungen über Im-, Ex- und Reimplantation werden die das hemmungslose Wachstum der Krebszellen erzeugenden Stoffe geliefert vom *Stroma*, und zwar bei Implantationen von den Bindegewebelementen des neuen Wirtes. Die Stromazelle ist demnach der Träger des Agens, das bei der Rückverimpfung in den normalen Bindegewebszellen sich dann weiter entwickelt. Bei Mäuseimpftumoren fand ROOSEN durch *intra-peritoneale Ölfarbstoffinjektionen* (B 588, mit Isaminblau VI B nahe verwandt) Wachstumshemmung, vollkommene wie unvollkommene Rückbildung wie solche weder durch intravenöse und subkutane noch durch alleinige subkutane Einbringung erzielt werden konnte. Ähnliche Wirkungen verursachten auch Injektionen von *reinem Öl* oder *Lezithin* (NAKAHARA, BRAILSFORD und BURNETT), wobei den Lymphozyten eine wesentliche Rolle für das Zustandekommen der Geschwulstimmunität zugesprochen wurde (NAKAHARA).

Die verschiedenen Studien über das Verhalten *in vitro* gewachsener und wieder dem Tierkörper eingepflanzter Blastomzellen zeigten nicht bloß wesentliche *Unterschiede* zwischen *Epithel* und *Stroma*, bezüglich des histologischen Bildes und des Stoffwechsels, sondern ergaben, wie ERDMANN mitgeteilt hat, auch, daß die Bindegewebe sich in zwei, für die Aufklärung ihrer Erscheinungen wichtigen Eigenschaften von den Epithelzellen unterscheiden: sie wachsen *in vitro* hemmungslos und haben eine stärkere Wachstumstendenz wie die Karzinomzellen. Auch die Epithelzellen können zu hemmungslosem Wachstum gebracht werden, aber erst dann, wenn sie sich vollständig in Reinkultur — ohne jedes Bindegewebe — befinden. Diese Eigenschaft erklärt, daß bei gemischten Tumoren so oft der karzinomatöse Anteil bei fortlaufender Reimplantation verschwindet.

Ferner besitzt die Bindegewebszelle eine zweite besondere Eigenschaft, die man bei der Epithelzelle bisher noch nicht gefunden hat. Diese braucht nämlich zu ihrem Wachstum eine Gleitfläche, jene aber nicht, sie kann vielmehr frei in halbfesten Flüssigkeiten auswachsen. Deshalb gelingt auch mit Leichtigkeit die *In-vitro*-Kultur von embryonalem und erwachsenem Bindegewebe. Dauernde *In-vitro*-Kulturen sind aber nur dann zu erhalten, wenn dem Medium eine wachstumsfördernde Substanz zugesetzt wird und zwar entweder 1. aus Embryonalextrakt oder 2. aus Plasma sehr junger Tiere, oder 3. aus Leukozyten oder Knochenmarksextrakt und Sekreten lebender Leukozyten.

Die *Oberflächenspannung des Gewebes* stellt nach BAUER eine meßbare Größe dar, von deren Betrag die Entstehungs- und Wachstums-

möglichkeit des Karzinoms abhängt. Eine künstliche Erniedrigung der Oberflächenspannung hat nach den Versuchen von KAGAN eine das Wachstum transplantabler Mäusekarzinome befördernde Wirkung; das gleiche Phänomen erhielt BAUER im Blutserum Krebskranker, ebenso beschleunigtes Wachstum von Ascariseiern in Flüssigkeiten mit verminderter Oberflächenspannung. Demnach werden die Zellen bei normaler Spannung der Oberfläche durch eine bestimmte Kraft im Zustande einer normalen Gewebekorrelation zusammengehalten. Sobald dieser Einfluß abgeschwächt wird, tritt für die Zellen die Möglichkeit zu freier Isolierung ein, mit darauf folgender unbegrenzter Teilung (BAUER, HERBST). SOLOWIEW konnte feststellen, daß Extrakte aus malignen Blastomen eine bedeutend erniedrigte Oberflächenspannung zeigen im Vergleich zu den Extrakten benigner Tumoren und normaler Gewebe, woraus sich die Annahme ergeben würde, daß die Erniedrigung der Oberflächenspannung von Krebsextrakten, deren Malignität parallel geht, also die Oberflächenspannung um so geringer wird, je mehr der Neubildung zunimmt. Erniedrigung der Oberflächenspannung, die nicht bloß im Blute, sondern auch im Karzinomgewebe des Kranken in loco auftritt, kann, sobald sie im umgebenden Milieu einsetzt, schon genügen, um Isolierung und Teilung der Zellen hervorzurufen (LOEB, HERBST, GIRAUDEL, BAUER, SOLOWIEW). Für die Oberflächenspannung des menschlichen und tierischen Organismus kommt außer den sehr wichtigen Ca-Jonen auch noch wesentlich in Betracht die von W. DUNKAN und A. CUERIE nachgewiesene Erhöhung des *Fettsäuregehaltes*, da diese bedeutende Herabsetzung der Oberflächenspannung auslösen kann. SOLOWIEW weist darauf hin, daß bei Veränderungen der Ionenkonzentrationen (welcher Art sie auch sein mögen), sehr wohl eine Potentialdifferenz in den Gewebeskolloiden entstehen kann, die eine entsprechende Veränderung der Oberflächenspannung bewirkt. Da Anilinfarben diese erniedrigen, sind derartige Feststellungen von Wichtigkeit für die Genese des Karzinoms der Anilinarbeiter! Ebenso könnte das Auftreten experimenteller Teerkrebse vielleicht so erklärt werden, daß der chronische Teerreiz im ganzen Organismus chemisch-physikalische Veränderungen in den Geweben und Säften auslöst. Für die COHNHEIMSche Theorie könnten die vorliegenden Ergebnisse auch Verwendung finden, da in der Verminderung der Oberflächenspannung der Körpersäfte und -gewebe vielleicht eine jener Bedingungen gegeben sein dürfte, die versprengte und lange im latenten Zustande weilende Zellen zu lebhaftem Wachstum anregen (SOLOWIEW).

Die beim Karzinom vorhandene Neigung zu Verminderung der Oberflächenspannung finden wir auch während der Gravidität, die durch rasches Wachstum und lebhaftes Ausbreitung (Metastasierung) maligner Blastome bekannt ist.

## e) Biologie der Geschwulstzellen.

Andere Untersuchungen haben sich mit der *Biologie* der *Geschwulstzellen* befaßt, besonders mit ihren Abweichungen von den Normalzellen. ERDMANN konnte zeigen, daß die Tumorzelle ihre charakteristischen Eigenschaften nur solange bewahrt, als sie in Tumorphasma lebt und sie im normalen Plasma verliert, sich also der normalen Metazoenzelle nähert oder zugrunde geht, jedenfalls selbst unter den günstigsten Umständen nicht mehr fähig ist, Geschwülste zu erzeugen. Hierbei sind die Mäusekarzinome widerstandsfähiger als die Rattenkrebs, auch ergab sich, daß die Stromazellen für das Zustandekommen neuer Gewächse (bei Reimplantation) von wesentlicher Bedeutung sind. ERDMANN schließt aus seinen Versuchen, daß im Stroma Stoffe vorhanden sein müssen, die im Körper das hemmungslose Wachstum der Krebszellen bewirken, und zwar müssen bei der Implantation die Bindegewebszellen des Wirtes diese neuen Stoffe erzeugen. Die Stromazelle ist demnach der Träger des Agens, das bei der Rückverimpfung in den normalen Bindegewebszellen sich dann weiter entwickelt. A. FISCHER fand die Unterschiede zwischen normaler und bösartiger „tumorerzeugender“ Zelle darin gegeben, daß diese die Fähigkeit besitzt, sich unbegrenzt aus einem einzigen isolierten Zellkeim zu vermehren, ferner das Blutplasma und Protoplasma lebender normaler Gewebszellen in Stoffe zu verwandeln, welche dem Aufbau des eigenen Protoplasmas der bösartigen Zellen dienen können, schließlich auch koaguliertes Blutplasma hinzuschmelzen. Diese Vermögen der Sarkomzellen im Organismus zu proliferieren und gleichzeitig das Fibrinfaserwerk zu beseitigen, erklärt das Versagen der regenerativen Bestrebungen seitens der normalen Gewebe sowie auch das bunte Bild der Metaplasie; wenn die perizellulären Verhältnisse in physikalischer Hinsicht verändert werden, wie dies unter dem Einflusse bösartiger Gewebszellen der Fall ist, ist es nicht erstaunlich, daß die regenerativen Bestrebungen der normalen Gewebe versagen.

Eine wesentliche Bereicherung unserer Kenntnisse von den *Stoffwechselvorgängen* in der *Tumorzelle* bedeuten die Untersuchungen WARBURGS und seiner Schüler. Um die Art der das Krebswachstum unterhaltenden Energiequellen festzustellen, hatte WARBURG Vergleiche angestellt zwischen der Atmung des überlebenden Karzinomgewebes und derjenigen des gesunden Epithels, wobei sich ergab, daß jene keine Steigerung, sondern im Gegenteil, eine Abnahme erfährt, daß sonach in der Krebszelle andere energieliefernde Reaktionen intensiver ablaufen müssen, als es in der normalen Epithelzelle der Fall zu sein pflegt, und daß diese Reaktion gegeben ist durch das Vermögen des Karzinomgewebes Traubenzucker zu Milchsäure zu vergähen. Diese glykolytische Fähigkeit ist beim Rattenkrebs (FLEXNER-JOBLING) bei Sauerstoffabschluß pro Stunde und Milligramm Trockengewicht etwa 0,12 mg (LASNITZKI), d. i. etwa 120mal so groß wie die des Blutes und 200mal größer als beim

Froschmuskel während höchster Arbeitsleistung. NEGELEIN konnte nachweisen, daß Geschwulstpartikel im Serum ebenso stark wie in RINGERScher Lösung glykolysieren<sup>1</sup>. Die Experimente von WARBURGS Schüler OKAMOTO lehrten, daß Krebsgewebe bei Anwesenheit von Traubenzucker noch bis 24 Stunden am Leben bleibt, denn die Glykolyse dauert an und die Geschwulstteile lassen sich mit Erfolg weiter übertragen. Die Stärke der Glykolyse steigt mit Abnahme der Wasserstoffionenkonzentration und mit Zunahme der Bikarbonatkonzentration in der Ringerlösung; ferner besitzen die Temperatur sowie die Konzentration des Traubenzuckers gewissen Einfluß, auch ist die Glykolyse gebunden an die Unversehrtheit der Zellstruktur (LASNITZKI), schließlich ist sie im Gegensatz zur Atmung, gegen Blausäure nur wenig empfindlich. Werden die Versuche bei Sauerstoffzutritt ausgeführt, wobei wir eine aerobe (Milchsäureschwund) und eine anaerobe (Milchsäurebildung) Stoffwechselfase unterscheiden müssen (LASNITZKI), so verliert das Krebsgewebe nur einen sehr geringen Bruchteil des anaeroben Wertes im Gegensatz zum Muskel, wo er völlig schwindet; dadurch ergibt sich, daß die Karzinomzelle sich wie eine Hefezelle verhält, ferner daß ihr aerober Kohlehydratstoffwechsel eine Mischung darstellt von Oxydations- und Spaltungsstoffwechsel<sup>1</sup> und ihre Atmung im Verhältnis zur Glykolyse zu gering ist, um die in der anaeroben Stoffwechselfase aufgetretene Milchsäure gänzlich zum Schwinden zu bringen (LASNITZKI, WARBURG, OKAMOTO). Nach Feststellung dieser Befunde an Tiergewächsen (Rattensarkom von JENSEN und Hühnersarkom von ROUS, besonders aber Rattenkrebs von FLEXNER-JOBLING), hat WARBURG mit seinen Mitarbeitern auch Karzinome, später auch noch Sarkome des Menschen untersucht, wobei sich gleiche glykolytische Wirkungen der Geschwulstzellen ergaben, während normales Gewebe total schwächere, das Bindegewebe sogar kaum feststellbare Werte darbot und sie schließlich bei Sauerstoffabschluß am Epithelgewebe meist völlig fehlten (LASNITZKI).

Weitere Untersuchungen, wie sie WARBURG im Reagenzglas ausgeführt hatte, wurden mit gleichen Erfolgen am lebenden Tiere (Mäusen und Ratten mit Karzinomen) von C. F. und G. T. CORI unternommen

<sup>1</sup> Embryonales Gewebe zeigt die auch bei *benignen* Blastomen bestehenden Verhältnisse zwischen Spaltungs- und Oxydationsstoffwechsel, sogar noch weit stärker ausgeprägt, namentlich das Überwiegen des letzteren: Bei Fehlen von Sauerstoff bildet der Hühnerembryo in größerem Umfange Milchsäure (pro Milligramm Trockengewicht und Stunde rund 0,09 mg), dagegen geht die Glykolyse völlig verloren, sobald Sauerstoffzutritt ermöglicht wird. Demnach ist der aerobe Kohlenhydratstoffwechsel beim embryonalen Gewebe, im Gegensatz zum Tumorstoffwechsel, fast ein reiner Oxydationsstoffwechsel, andererseits ergibt sich, daß die anaerobe Glykolyse der Geschwulst nichts anderes darstellt, als die anaerobe Stoffwechselfase des Embryos (LASNITZKI).

und lehrten, daß nach Injektionen von Traubenzuckerlösungen in den Peritonealraum die Gewächse sowohl Erhöhung des Glukose- wie des Milchzuckergehaltes aufwiesen<sup>1</sup>.

LASNITZKI weist darauf hin, daß diese experimentellen Befunde auch die Erklärung abgeben für eine den Klinikern seit langem bekannte Erscheinung, nämlich die Erfahrung, daß bei Magenkrebs im Mageninhalt Milchsäure vorkommt und daß, wie auch die Befunde von MENDEL und ENGEL zeigen, diese nicht (wie man bisher annahm) ein Bakterienprodukt darstellt, sondern in engem Zusammenhange mit der Tätigkeit des Tumorepithels steht. Auch Mäuse mit Implantationsblastomen (Karzinomen und Enchondromen) bieten gleiche Erscheinungen dar, wogegen normale und an Sarkom erkrankte Tiere keine Milchsäure liefern.

Im Anschluß hieran ist noch zu berichten über die Fähigkeit der Krebszellen, lipolytische Wirkungen zu entfalten. Untersuchungen verschiedener Autoren ergaben, daß Karzinomextrakte in jeder Konzentration nur ein geringes Spaltungsvermögen besitzen, ebenso wie solche Präparate, die aus Herz, Gehirn oder Skelettmuskeln bereitet wurden. RONA und LASNITZKI sahen (bei Verwendung von Tributyrin als Substrat), daß die FLEXNER-JOBLINGSchen Karzinome (bei Ratten), verglichen mit Leber- und Nierengewebe des Tieres, eine 2—3fache Herabsetzung der lipolytischen Wirkung aufwiesen. Bei Versuchen mit in Ringerlösung bereiteten Extrakten fanden die Autoren, daß die Unterschiede in der lipolytischen Wirkung noch erheblicher waren als bei Gebrauch von Gewebsschnitten, und daß bei einer Reihe von Geweben ein gewisser Antagonismus zwischen glykolytischem und lipolytischem Vermögen unverkennbar war, besonders deutlich hervortretend, sobald einerseits Karzinomgewebe, Milz und Skelettmuskulatur, andererseits Leber- und Nierengewebe gegenübergestellt wurden.

Unter Anwendung der *Vitalfärbung* ließen sich auch gewisse Unterschiede zwischen den Impftumoren verschiedener Tiere nachweisen; so ergaben *Jesentumoren* und Mäusekarzinome elektive Speicherung einiger sauren Farbstoffe, der Triphenylmethansulfosäure (Fuchsin S, Rotviolett, Lichtgrün und Isaminblau). Dagegen verhielten Ratten- und überimpfte Mäusetierkrebse sich negativ.

<sup>1</sup> RUSSEL fand bei Zusatz von Glukose, Lävulose und Maltose in Leber- und Nierengewebe einen Anstieg des *respiratorischen* Quotienten gegenüber den Kontrollversuchen mit reiner (nicht zuckerhaltiger) Salzlösung. Dagegen zeigten Galaktose, Saccharose und Laktose keinen Einfluß. Die Erhöhung des respiratorischen Quotienten betrug in Experimenten mit einem Sarkom und mehreren Karzinomen nur um ein Geringes mehr, als bei den normalen Geweben. Galaktose und Saccharose ließen auch hier den respiratorischen Quotienten unbeeinflusst, Laktose schien in zwei Fällen geringen Anstieg zu bewirken. Bei Verwendung von Pentosen (Arabinose, Xylose, Rhamnose) ergab sich ein mäßiger Anstieg des respiratorischen Quotienten gegenüber normalen Geweben, nur hatte in der Leber die Arabinose geringere Erhöhung zur Folge.

**Literatur.**

- ABTS: Ein Fall von Myxosarcoma ovarii der Hündin. Inaug.-Diss. Hannover 1924.
- ACHILLES: Untersuchungen über die Darmgeschwülste bei Pferden. Inaug.-Diss. Leipzig 1907.
- ACKERKNECHT (1): Geschwülste im Myokard- und Endokardbereich. JOEST: Spez. pathol. Anat. d. Haustiere 4, 463. 1925.
- (2): Krankheiten des Herzens. Ebenda 4.
- (3): Lehrb. d. Kreislauforgane. Ebenda 4, 317—586. 1925.
- ADELSTEIN: Über Omentaltumoren bei Tieren. Inaug.-Diss. Gießen 1922.
- AGHION: A radical operation for nasal sarcoma in a mule Journ. of the Americ. Veterin. Med. Assoc. 64, 99. 1923.
- ALEZAIS et KOTTE: Tumor du mediast. a tissu multipl. chez un canard. Journ. de soc. de biol. 1908, S. 525.
- AMERSBACH und HANDOM: Solitäres Rhabdomyom des Herzens. Frankfurt. Zeitschr. f. Pathol. 25. 1921.
- ANDERS: Über einen Fall von retrookulärem Gliom bei einem Wellensittich. Virchows Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol. 218, 359. 1914.
- ARTHAUD: Quelques remarques sur la pathogenie des tumeurs. Rev. de pathol. comp. 1920.
- ASCHOFF: Pathologische Anatomie. Lehrb. 2. 1928. 7. Aufl.
- ASKANAZY: Einige Grundprobleme der Geschwulstlehre. Zentralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. 29, 49. 1918.
- AULER (1): Über chemische und anaerobe Tumorbildung bei Pflanzen. Zeitschr. f. Krebsforsch. 22, 393. 1925.
- (2): Zur Histogenese der Tumefaciensgeschwülste an der Sonnenblume. Ebenda 21, 355. 1924.
- AULER und NEUMARK: Spontane Sarkomatose bei einer Zuchtratte des städtischen Gesundheitsamtes. Ebenda 22, 404. 1925.
- BÄCHSTÄDT: Sarkomatöse Degeneration bei einem Pferde. Zeitschr. f. Veterinärk. 5, 156. Spez. Pathol. usw.
- BAHRENBURG: Sarkom der Leber eines Hundes. Inaug.-Diss. Hannover 1923.
- BALL: Humeruschondrom (Katze) mit Verbreitung an den Lungen. Rev. vétérin. 1903, S. 703.
- BALL et BOUDET: Cancer et gestation. Journ. de méd. veterin. 71, 5. 1925.
- BALL et DOUVILLE: Leiomyome pur. du vagin chez la chienne. Ebenda. Lyon 1921.
- BALL et LOMBARD: Le corps fibreux de l'uterus. Ebenda 71, 7. 1925.
- BALL et PÉCHEROT: Myome pedicule de l'oreillette gauche chez une vache. Rév. gén. de méd. vétérin. 33, 431—435. Toulouse 1924.
- BALL et TAPERNOUX: Cancer de la region frontonasal et des cavites nasales (Katze). Ebenda. Toulouse 1924.
- BARDENHEUER: Zur Kenntnis der Metastasierung bösartiger Geschwülste im Herzen. Zentralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. 34, 337. 1925.
- BARIG: Tumeurs du testicule chez un bœuf. Rev. veterin. 76, 14—17. Toulouse 1924.
- BARILE (1): Cancer prim. du poumon chez le lapin du poumon chez le chien. Rév. de pathol. comp. Paris 1920, S. 80.
- (2): Cancer prim. medull. du foie chez un coq. Ebenda 1920.
- BARTH, A.: Ein Beitrag zur Kenntnis der Herzbasisgeschwülste beim Hunde. Inaug.-Diss. Leipzig 1920.
- BARWICK: Fibrom der Harnblase (Pferd). Siehe KITT 3.



- BASEL (1): Beitrag zum Magenkarzinom des Pferdes. Tierärztl. Rundschau **31**, 153. 1925.  
— (2): Magenkrebs des Pferdes. Ebenda **31**, 153—160. 1925.
- BAYER, W.: Welchen Anteil nehmen die Fibrillen am Parenchym und Stroma der Sarkome? Virchows Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol. **251**, 424 bis 425. 1924.
- BEATTI: Geschwülste bei Tieren. Zeitschr. f. Krebsforsch. **15**, 1926.
- BECK (1): Beiträge zu den Nebennierentumoren bei Tieren. Inaug.-Diss. Leipzig 1922.  
— (2): Faustgroßes Fibrom am rechten Herzwinkel beim Schwein. Husszemle 1914, S. 66.  
— (3): Multiple Melanosarkome der äußeren Haut einer Brieftaub. Zeitschr. f. Krebsforsch. **21**. 1924.
- BEHLA: Karzinom des Ovariums und der Leber bei einem Huhn. Dtsch. med. Wochenschr. **38**. 1901.
- BEITZKE: Atmungsorgane. ASCHOFF: Pathol. Anat. **2**, 262—335. 1928.
- BERBLINGER: Männlicher Geschlechtsapparat. ASCHOFF: Lehrb. d. spez. Pathol. 1928, 7. Aufl.
- BERGE, E.: Ein Fall von Harnblasentumor beim Hunde. Tierärztl. Rundschau **30**, 483. 1924.
- BERGMANN: Einige Geschwülste bei Fischen. Zeitschr. f. Krebsforsch. **18**, 292—303. 1922.
- BERNDT: Folgen eines Scheidenpolypen bei einem Hunde. Tierärztl. Rundschau **28**, 595. 1921.
- BETKIN: Leiomyoma der Leber im Magen, Darm, der Vagina bei Hunden. Berlin. tierärztl. Wochenschr. **41**, 829. 1925.
- BIANCHI: Esportazione di un grosso enchondroma etéroplastico alla mamella di un gagna. Nuovo ercole 1914, S. 543.
- BIERMANN, G.: Ein Fall von intermuskulärem Osteosarkom beim Pferde. Inaug.-Diss. Hannover 1926.
- BISCEGLIE: Der Einfluß der Krebsfiltrate auf die Entwicklung des „in vivo“ und „in vitro“ verpflanzten Mäuseadenokarzinoms. Zeitschr. f. Krebsforsch. **23**. 1926.
- BISSELT: Some notes on tumors. Veterin. Records **4**, 959. 1924.
- BITTMANN (1): Ein Beitrag zur künstlichen Erzeugung atypischer Zellenproliferation bei den Pflanzen. Zeitschr. f. Krebsforsch. **22**, 278—291. 1925.  
— (2): Zur Frühentstehung des Teerkarzinoms an Kaninchenohren. Ebenda **22**, 278—289. 1925.
- BLAIR: Round celled Sarcome in the heart of a dog: Journ. of the Americ. Veterin. Med. Assoc. **49**, 522.
- BLUMENTHAL, AULER, MEYER: Über das Vorkommen neoplastischer Bakterien in menschlichen Krebsgeschwülsten. Zeitschr. f. Krebsforsch. **21**, 386. 1924.
- BLUMENTHAL und HIRSCHBERG: Beiträge zur Kenntnis einiger durch Bac-terium tumefaciens hervorgerufenen Pflanzengeschwülste. Ebenda **18**, 110. 1922.
- BLUMENTAL: Zeitschr. Krebsforschg. Bd. **16**. 1919.
- BODON: Sarkom im Herzen eines Pferdes. Allat. Lapok. 1914, S. 583.
- BONEKESSEL, H.: Ein primäres Rundzellensarkom in der Uteruswand einer Kuh. Inaug.-Diss. Hannover 1926.
- BOROWSKY: Hypernephroma dupl. (Kuh). Mem. d. veterin.-zootechn. Inst. in Kiew (ukrainisch), n. d. (Jahresber. v. ELLENBERGER) 1923.
- BORST (1): Allgemeine Pathologie der malignen Geschwülste 1924.

- BORST (2): Die Lehre von den Geschwülsten 2. 1902.  
 — (3): Die Geschwülste. ASCHOFF: Lehrb. d. pathol. Anat. 2. 1928, 7. Aufl.  
 — (4): Krebserzeugung durch lokale Reize bei gleichzeitiger Cholesterinfütterung (Kaninchen). Zeitschr. f. Krebsforsch. 21, 337. 1924.  
 — (5): Pathologische Histologie 1922.  
 — (6): Über die Entstehung des bindegewebigen Stromas in Teerkarzinoiden. Zeitschr. f. Krebsforsch. 21, 344—347. 1924.  
 — (7): Über Teerkarzinoiden. Ebenda 21, 34. 1924.  
 — (8): Die Teratome und ihre Stellung zu anderen Geschwülsten. Verhandl. d. Deutsch. Patholog. Gesellsch. 11. Tagung. Dresden, 1907. S. 83—104.  
 BORZA und MELLY: Experimentelle Untersuchungen über das Wesen der Krebsdisposition. Virchows Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol. 261, 275. 1926.  
 BOSTROEM: Über die pialen Epidermoide, Dermoide und Lipome und die duralen Dermoide. Zentralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. 1897.  
 BOTTER: Endothelioma in un Cavallo. Clin. veterin. 1924, S. 67.  
 BOUCEK: Uterusmyom der Hündin. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk. 32. 1906.  
 BRANDT (1): Beiträge zur Kasuistik der malignen Tumoren der Nasenhöhle und der paranasalen Höhlen. Inaug.-Diss. med.-veterin. Berlin 1926.  
 — (2): Ein Beitrag zur Lymphangiomatose (lymphocytomatösen Erkrankung) des Rinderherzens. Inaug.-Diss. Hannover 1924.  
 BRESLAUER: Zur Kenntnis der Epidermoidalggeschwülste bei Kaltblütern. Arch. f. mikroskop. Anat. 1, 87. 1916.  
 BRIEG (1): Adenoma hepatis (Schaf). Maan. f. Dyrlag. 30, 200. 1918.  
 — (2): Blinddarmpolyp (Kuh). Ebenda 30, 137. 1918.  
 — (3): Primäres Spindelzellensarkom der Lunge (Kuh). Ebenda 30, 211. 1918.  
 BRIESE: Zur Kenntnis des primären Lungenkarzinoms mit statistischen Angaben. Frankfurt. Zeitschr. f. Pathol. 23, 48. 1919.  
 BROOKE: Epithelioma adenoides cysticum. Monatsh. f. prakt. Dermatol. 15.  
 BRUCKMÜLLER (1): Papillome der Beckenschleimhaut (Haut). Siehe KITT 1, 586.  
 — (2): Lipome der Nasenscheidewand (Pferd). Siehe KITT 2, 528.  
 BÜRKI: Gallenblasenkrebs einer Kuh. Schweiz. Arch. f. Tierheilk. 60, 315. 1918.  
 BULLOCK and ROHDENBURG: Primary Sarcome of the liver of the rat. Journ. of Med. Research 28, 477. 1914.  
 BUSCHKE und LANGER: Tumorartige Schleimhautwucherungen im Vormagen der Ratten infolge von Teereinwirkungen. Zeitschr. f. Krebsforsch. 21, 1—10. 1924.  
 BUSCHKE und PEISER: Epithelwucherungen am Vormagen der Ratten durch experimentelle Thalliumwirkung. Ebenda 18, 11. 1924.  
 VAN CAPELLE: Myxochondroma der Lunge einer Kuh. Tijdschr. v. Diergeneesk. 53, 397—398. 1926 und Jahrb. d. Veterinärmed. 1, 558. 1926.  
 CARNAT: Zur Kenntnis der Metastasenverteilung bösartiger Geschwülste bei Haustieren. Inaug.-Diss. Bern 1920.  
 CARPANO: Diffuses Karzinom des Bauchfells, Perlsucht vortäuschend. Clin. veterin. (Nach ELLENBERGER-SCHÜTZ, Jahresber.) 1923, S. 616.  
 CARREL (1): La résistance de l'organisme à la formation du sarcome. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 93. Paris 1925.  
 — (2): Des facteurs nécessaires à la genèse d'un sarcome. Ebenda 92, 1493—1495. 1925.

- CARREL und FISCHER, ALB. siehe FISCHER-WASELS.
- CASPARO: Studien zur Geschwulstimmunität. 2. Mitt.: Kann man mit abgeschwächtem Tumormaterial gegen Nachimpfung immunisieren? Zeitschr. f. Krebsforsch. **21**, 131—167. 1924.
- CASPER: Pathologie der Geschwülste bei Tieren. 1899.
- CHENOT: Contribution a l'étude des épithéliomes primitifs de l'ovaire. Thèse de Paris 1911.
- CHRISTELLER: Über Knochenbildungen in der Wolfslunge vom vergleichend pathologischen Standpunkt. Zentralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. **30**, 500. 1920.
- CLAUS, H.: Rundzellensarkom im Pankreas (Pferd). Dtsch. tierärztl. Wochenschr. **26**, 131.
- CLELLAND: Nebennierenkrebs beim Schaf. Journ. of Pathol. a. Therapeut. **21**. 1908.
- CODAURA, L.: Primäres Angiosarkom der Leber beim Pferde. Critica zootecn. e. sanit. **3**, 92. 1926. (Jahresber. d. Veterinärmed. 1926).
- COHRS: Über ein Hodenteratom eines Haushahns. Zeitschr. f. Krebsforsch. **22**. 1923 und Berlin. tierärztl. Wochenschr. 1916 (Hodenteratom beim Kalbe).
- COLELLA (1): Di un cistadenoma papill. del rene (Kaninchen). Clin. veterin. Rassegna di Polizia san. e di Igien. 1925.
- (2): Di un leiomioma delle stomacho in un caniglio. Ebenda. Milano 1925, S. 551—559.
- CREMONA: Sarcoma prim. della tiroide con metastas. pulmon., renal. et ganglionari in un cane. Nuova Ercole **26**, 365. 1923.
- CSÖSZ: Osteom in der Nase eines Pferdes. Allat. Lapok 1918, S. 336.
- MCCUNN: Carcin. in a dog. Veterin. Record **5**. 1925.
- DAILLE: Embryoma pulmonaire chez un veau. Journ. de méd. vétérin. **71**. Lyon 1925.
- DEELMANN: Die Entstehung des experimentellen Teerkrebses und die Bedeutung der Zellregeneration. Zeitschr. f. Krebsforsch. **21**, 220—226. 1924.
- DEINER: Primäres Angiosarkom der Leber (Schwein). Inaug.-Diss. Hannover 1924.
- DÖDERLEIN: Der Teerkrebs der weißen Maus. Eine experimentelle Studie. Zeitschr. f. Krebsforsch. **23**, 241. 1926.
- DORNIS: Ein Riesensarkom am Sprunggelenk eines Pferdes. Zeitschr. f. Veterinärk. **28**, 41. 1916.
- EBER: Uterusmyom des Rhinoceros. Siehe FREI, S. 247.
- EBER und KRIEGBAUM: Untersuchungen über Eileiter- und Eierstockgeschwülste beim Haushuhn. Zeitschr. f. Krebsforsch. **15**, 404. 1916.
- EHRENPREIS und MICHAELIS: Leiomyom am Hühnermagen. Ebenda **4**. 1906.
- EHRENREICH und MICHAELIS: Über Tumoren bei Hühnern. Ebenda **4**, 586.
- EISLER, V. und SILBERSTEIN: Serologische Untersuchungen bei Mäusetumoren. Zentralbl. f. Bakteriöl., Parasitenk. u. Infektionskrankh., Abt. I, Orig. **81**. 1918.
- ELLERMANN: Sur la nature du sarcome des poules. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **91**. Paris 1924.
- ENGEL: Über Beziehungen zwischen der Entwicklung der krebsbildenden Zellen und der Entwicklung des Blutes. Zeitschr. f. Krebsforsch. **21**. 1924.
- ERCOLANI: Hämangiom (Teleangiektasie) am Herzen (Pferd). Repert. d. Tierheilk. 1854.
- ERDMANN (1): Beziehungen von Endothel und Krebsvirus. Zentralbl. f. Bakteriöl., Parasitenk. u. Infektionskrankh., Abt. I, Orig. **97**, 205. 1926.

- ERDMANN (2): Die biologischen Eigenschaften der Krebszelle nach Erfahrungen der Implantation, Explantation und Reimplantation. Erste Studie. Zeitschr. f. Krebsforsch. **20**, 322. 1923.
- ERNST (1): Geschwülste des Nervensystems. ASCHOFF: Lehrb. d. spez. Pathol. — (2): Spezielle Pathologie des Nervensystems. Ebenda **1**. 1928. 7. Aufl. — (3): Systemerkrankung des Blutgefäßsystems. Verhandl. d. dtsh. pathol. Ges. 1912.
- ETZOLD: Hodenhyperplasie bei Brunst (Sperling). Siehe KITT, **3**, Nr. 9.
- EWALD (1): Ein Fall von primärem Hals Sarkom mit Metastasen in den Lungen und Nieren der Katze. Zeitschr. f. Krebsforsch. **16**, 274. 1917. — (2): Über maligne Hundestrümen. Ebenda **15**. 1916.
- FADGEAU: Zungenkrebs (Ulcus carcinomatosum) der Katze. Journ. of comp. Pathol. **3**. 1890.
- FALGOWSKI, v.: Angiome der Milz („mesenchymale Hamartome“). Zieglers Beitr. z. allg. Pathol. u. pathol. Anat. **57**. 1914.
- FARNER und KLINGER (1): Über den endemischen Kropf der Katze. Vierteljahrsschr. d. naturforsch. Ges. in Zürich **65**, 497. 1920. — (2): Über Struma bei Katzen. Zürich 1920.
- FELCHNER: Untersuchungen über die Lage des Pigments in der Haut des Pferdes mit Hilfe des „Dopa“-Verfahrens. Inaug.-Diss. Berlin 1922.
- FELDKAMP, W.: Über ein primäres Lymphosarcoma durum mit hyaliner Entartung in der Milz (Pferd). Dtsch. tierärztl. Wochenschr. **34**, 235. 1926.
- FELFMANN: Mesothelioblastoma of the pleura (Pferd). Journ. of the Americ. Veterin. Med. Assoc. **66**. 1925.
- FIBIGER (1): Über die Ösophagus-Papillomatose beim Rinde. Virchows Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol. **238**. 1922. — (2): Über eine durch Nematoden hervorgerufene papillomatöse und karzinomatöse Geschwulstbildung im Magen der Ratte. Berlin. klin. Wochenschr. 1913. — (3): Virchows Reiztheorie und die heutige experimentelle Geschwulstforschung. Dtsch. med. Wochenschr. **44**, Nr. 48 u. 49. 1921. (4): Weitere Untersuchungen über Spiropterkarzinom der Ratte. Zeitschr. f. Krebsforsch. **14**. 1914. — (5): Zungenkrebs der Ratte an Stelle eines deviierten Zahnes. Siehe TEUTSCHLÄNDER.
- FINK: Neuere Untersuchungen über bösartige Geschwülste. (Ca. canalicul. ren. cyst.) (Pferd). Prz. wet. 1924, Jahrg. 37.
- FISCHER, A.: Beitrag zur Biologie der bösartigen Geschwulstzellen. Zeitschr. f. Krebsforsch. **21**, 261. 1924.
- FISCHER: Über die Anhäufung eosinophil gekörnter Leukozyten in den Geweben, besonders bei Krebs. Zieglers Beitr. z. allg. Pathol. u. pathol. Anat. **55**, I. 1914.
- FISCHER, B.: Über experimentelle Erzeugung großer Flimmerepithelblasen der Lunge, mit Beiträgen zur Lehre von der Infarktbildung, Anpassung und Pathogenese der Geschwülste. Frankf. Zeitschr. f. Pathol. **27**, 98 bis 158. 1922.
- FISCHER, OLGA: Über Hypophysengeschwülste der weißen Ratten. Virchows Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol. **259**, 9. 1926.
- FISCHER-WASELS (1): Allgemeine Geschwulstlehre in Bethes Handbuch der normalen u. pathol. Physiol. 1927. — (2): Die Gasbehandlung bösartiger Geschwülste. Klin. Wochenschr. Januar 1928. — (3): Über experimentelle Erzeugung von Mammakarzinom. Münch. med. Wochenschr. 1928, Nr. 2, S. 79.

- FISCHER-WASELS und BÜNGELER, W.: Regeneration und Geschwulstbildung. Arch. f. Entwicklunqsmech. d. Organismen **112**, 184—203. 1927.
- FLORSCHÜTZ: Zur Pathologie der beim Haushuhn vorkommenden Sarkome. Inaug.-Diss. München 1927.
- FÖLGER, A. F. (1): Ein Fall von primärem Schleimkrebs der Lunge (Pferd). Maan. f. Dyrlag. **25**, 209. 1914.
- (2): Geschwülste im Darmkanal der Haustiere. 2. Norf. Veterin. Motets forhandl. 1922, S. 599.
- (3): Geschwülste bei Tieren. LUBARSCH und OSTERTAG: Ergebn. d. allg. Pathol. u. pathol. Anat. **18**, II. 2, S. 1. 1917.
- (4): Lungenkarzinom (Schleimkrebs des Pferdes). Maan. f. Dyrlag. **25**.
- (5): Multiple Fibrosarkome der Mastdarmschleimhaut (Pferd). Ebenda **26**, 367. 1915.
- FOLKE HENSCHEN: Harnorgane. JOEST: Spez. pathol. Anat. d. Haustiere **3**, 191—354, 410. 1924.
- FOREMAN: Metastatic Chondroma in an dog. Veterin. Journ. **69**, 240. 1914.
- FRANCO: Contributo alla conoscenza dei tum. rari degli anim. domest. 1925. Nuova veterin. 1924.
- FREESE: Über abgekapselte Eutergeschwülste beim Hunde. Zeitschr. f. Tiermed. **9**, 206. 1905.
- FREI, W. (1): Krankheiten des Euters. JOEST: Spez. pathol. Anat. d. Haustiere **4**.
- (2): Milchdrüse. Ebenda **4**, 1—105. 1925.
- (3): In: STANG WIRTH **3**, Fibrom.
- (4): Weibliche Geschlechtsorgane. JOEST: Spez. pathol. Anat. d. Haustiere **4**, 106—316. 1925.
- FREUNDLICH: Über ein Adenokarzinom der Katze. Arch. f. wiss. Tierheilk. **50**, 477—486. 1923.
- FRIIS: Sarkom in der Blase eines Pferdes. Maan. f. Dyrlag. **29**, 161. 1917.
- FRÖHNER (1): Cystenkröpf beim Schwein. Monatsh. f. prakt. Tierheilk. **14**, 447.
- (2): Leiomyom der Pars cardiaca und angrenzenden Magenwand. Monatsh. f. prakt. Tierheilk. **18**. 1907.
- (3): Lipom am Kniegelenk eines Fohlen. Siehe KITT **1**, 230.
- (4): Lungensarkomatose beim Pferde unter dem Krankheitsbild des Emphysems. Monatsh. f. prakt. Tierheilk. **27**, 97. 1916.
- (5): Mastdarmpolyp (Myxofibrom) beim Pferde. Ebenda **10**, 78. 1899.
- (6): Perianales Lipom des Rindes. Siehe KITT **2**, 418.
- (7): Plattenepithelkrebs der Kieferhöhle beim Pferde. Ebenda **9**, 151. 1898.
- (8): Primäres Karzinom der Nebenniere bei Pferden mit Verblutung in die Bauchhöhle. Ebenda **27**, 9. 1916.
- FUCHS: Uterusgeschwülste bei Kühen (Fibrome). Inaug.-Diss. Leipzig 1909.
- FUJINAMI: Über karzinomatöse Mißbildungen bei Hühnern. Gann 1908.
- FUJINAMI und INAMOTO: Über Geschwülste bei japanischen Haushühnern, insbesondere über einen transplantablen Tumor. Zeitschr. f. Krebsforsch. Bd. **14**.
- GALLI: Di alcuni Fibromi dei testicoli degli animali domestici. Nuovo Ercole **81**. 1913.
- GASPARI, DE: Carcin. hepatocell. alv. solid. (Lutra vulg.). Nuovo veterin. 1925.
- GERGELY: Polyp in der Luftröhre eines Kalbes. Allatorvosi Lapok 1919.
- Geschwülste bei *Pferden* der preuß. Armee usw. Statist. militär-veterin. Ber. 1912, S. 167.

- GHON: Pathologie der Gallenblase. ASCHOFF: Lehrb. d. pathol. Anat.
- GIBELLINI: Esportatione di un fibroma al massetere sinistro di bovino. Clin. vet. 1924, S. 437. (Jarber. Veterin. Med. 1924, S. 103, Nr. 4).
- GIERKE, v.: Drüsen mit innerer Sekretion. ASCHOFF: Lehrb. d. pathol. Anat. 2. 1928. 7. Aufl.
- GLOMBICK: Über ein Neurinoma des Rindes. Inaug.-Diss. Gießen 1922.
- GLÜCK: Odontoma verum der Schneidezähne (Kuh). Svensk. Veterin. Tidskr. 1921, S. 81. 1923.
- GOLZEN: Primäres Fibrosarkom mit hyaliner Degeneration und Verkalkung im Herzen eines Rindes. Dtsch. tierärztl. Wochenschr. 32, 596—597. 1924.
- GRAIG and DOYLER: Adenoleiomyomata in a Cerv. Journ. of the Americ. Veterin. Med. Assoc. 63 (N. F. 16), Nr. 4, S. 482—484.
- GRATIA: Papillome auf infektiöser Basis? (Hund). Siehe KITT 1, 586.
- GRÜTTNER: Fibrosarkomatose beim Rinde. Zeitschr. f. Fleisch- u. Milchhyg. 37, 58. 1926.
- GRÜTZ: Klinisch-historische Beobachtungen zum Problem der Krebsentstehung. Zeitschr. f. Krebsforsch. 21, 415. 1924.
- GUERRINI: Sarkom der Rachenhöhle des Huhns.
- GURLT: Subkutanes Chondrom bei Schafen. Siehe KITT 1, 230.
- HÄNDEL: Über die Beziehung des Geschwulstwachstums zur Ernährung und zum Stoffwechsel (bei Ratten). Ebenda 21, 281. 1924.
- HAERTLE: Karzinom beim Pferde. Münch. tiermed. Wochenschr. 57. 1914.
- HAHN, C.: Knochenbildung am Hoden (Pferd). Siehe KITT.
- HALLISCH: Beiträge zur Kenntnis von der Zellteilung im Karzinom des Pferdes. Arch. f. wiss. Tierheilk. 39, 210. 1914.
- HAMMER: Beiträge zur Kenntnis der pathologischen Anatomie der Gland. thyroidea bei Haussäugetieren. Inaug.-Diss. Gießen 1912.
- HANSEMANN, v.: Die mikroskopische Diagnostik der bösartigen Geschwülste. 1902.
- HARE: Cleft palate with Lipoma of the eustachian tube in a bullok. Veterin. Journ. London 1925, S. 358—360.
- HARMS: Rundzellensarkom der Trachea eines Pferdes. Arch. f. wiss. Tierheilk. 39, 553. 1914.
- HARTL: Geschwülste. STANG-WIRTH: Tierheilk. u. Tierzucht 4, 617. 1927.
- HARTMANN: Sekundäres Ösophaguskarzinom (Pferd). Zeitschr. f. Veterinärk. 1905.
- HARTMANN und BOTHELO: Experimentelle Resultate von Versuchen der Inokulation des menschlichen Krebses an dem Hund. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 81. Paris 1918.
- HARTOG und LORAN: Kropfbildung bei Tieren. Tydskr. voor Diergeneesk. 46. 1909.
- HEDINGER: Zur Lehre der Hautkarzinome. Virchows Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol. 254. 1892.
- HEIDRICH: Rachengeschwülste des Pferdes. Ber. üb. d. Veterinärwesen in Sachsen 1918, S. 90.
- HENKE (1): Beobachtungen bei einer kleinen Endemie von Mäusekarzinomen. Zeitschr. f. Krebsforsch. 13.
- (2): Mikroskopische Geschwulstdiagnostik. 1906.
- HENKELS: Karzinom der Zehe beim Pferd. Dtsch. tierärztl. Wochenschr. 1922, S. 676.
- HENNICH: Ein Beitrag zur Kasuistik der Lebergeschwülste beim Hunde. Svensk. Veterin. Tidskr. 1924, S. 360—368.

- HENSCHEN, F.: Krankheiten der Nieren. JOEST: Spez. pathol. Anat. d. Haustiere.
- HESSE: Über experimentellen Bauchfellkrebs bei Ratten. Zentralbl. f. Bakteriologie, Parasitenk. u. Infektionskrankh., Abt. I, Orig. **102**, 373. 1927.
- HIERONYMI (1): Ein Lymphangioma cysticum cutis des Brustfells und seine Histopathogenese. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk. **53**. 1926.
- (2): Fibroepitheliome in der Gallenblase des Hundes. Virchows Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol. **247**, 202—207.
- (3): Geschwülste der Hautdrüsen. JOEST: Spez. pathol. Anat. d. Haustiere **3**, 544—550. 1924.
- (4): Haut. Ebenda **3**, 411—554. 1924.
- HIERONYMI und KUKLA: Kongenitales Rhabdomyom beim Schwein. Virchows Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol. **232**, 459. 1921.
- HOBMAIER (1): Lymphosarkom des spinalen Subduralraumes. Monatsh. f. prakt. Tierheilk. **24**, 456. 1913.
- (2): Magenkrebs beim Pferde. Ebenda **24**. 1913.
- HOCH: Beitrag zur Kasuistik bösartiger Enchondrome. Berlin. tierärztl. Wochenschr. **38**, 208. 1922.
- HOCK: Zur Kasuistik der sarkomatösen Schilddrüsentumoren des Hundes. Ebenda **38**, 208. 1922.
- HÖLLER: Ein Fall von generalisierter postoperativer Sarkomatose beim Hunde mit besonderer Beteiligung der Haut. Dtsch.-österreich. tierärztl. Wochenschr. Jahrg. 4, Nr. 15/16. 1922, S. 138.
- HOLTMANN: Beitrag zu den malignen Tumoren bei Hunden. Inaug.-Diss. Hannover 1922.
- HORNE: Sur les tumeurs cancéreuses primaires de la capsule surrénale du bœuf. Rev. de méd. vétérin. **6**. 1905, Nr. 62.
- HORST: Beiträge zur Kasuistik der Mammatumoren des Hundes. Inaug.-Diss. Hannover 1923.
- HRUSKA: Sur un lympholipome chez le chien. Rev. de méd. vétérin. **96**, 60. 1919.
- HUDSON: Trigeminusneurom mit Lähmung der Kaumuskeln. Veterin. Journ. Dez. 1916.
- HUEBNER: Sarkom beider Bulbi beim Hunde. Berlin. tierärztl. Wochenschr. **38**, 135. 1922.
- HUGUENIN (1): Einige eigentümliche Geschwülste. Verhandl. d. dtsch. pathol. Ges. **17**, 364. 1914.
- (2): Über Geschwulstzellen in Kulturen. Schweiz. Arch. f. Tierheilk. **61**, 180. 1919.
- HUNTERMANN: Lymphosarkomatose der Leber und des Pankreas beim Rinde. Inaug.-Diss. Hannover 1925.
- ILLING: Biochemische Untersuchungen von Karzinomzellen mittels artfremder Sera. Zeitschr. f. Krebsforsch. **21**. 1924.
- JABLONS: Untersuchungen über das Sarkom des Huhnes. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **81**, 327. 1918.
- JAFFÉ (1): Angiomatosis hepatis beim Menschen. Dtsch. pathol. Ges. **19**, 202—213. 1923.
- (2): Das Myxom des Herzens. Zieglers Beitr. z. allg. Pathol. u. pathol. Anat. **64**, 5. 1918.
- (3): Zur Frage der malignen Entartung gutartiger epithelialer Geschwülste (Kystadenom und Karzinom der Hundeleber). Frankfurt. Zeitschr. f. Pathol. **21**. 1918.
- JAKOB: Großes extra- und intrathorakales Chondrom beim Hund. Berlin. tierärztl. Wochenschr. **35**, 389. 1919.

- JANSON: Enchondroma cysticum der Unterhaut des Rindes mit Ossifikation. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk. 1881.
- JARMAI: Farblose Metastasen bei Melanosarkom des Pferdes. Allat Lapok. 1921, S. 87.
- JEANNE: Zur Frage der Metastasenbildung bei Einbrüchen von Karzinomen in den großen Kreislauf. Virchows Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol. 256, 684—692.
- JELLINEK: Zwei Fälle von Myxom des Herzens. Inaug.-Diss. Heidelberg 1908.
- JOANNOVICS: Über das Wachstum der transplantablen Mäusetumoren an kastrierten und epinephrektomierten Tieren. Zieglers Beitr. z. allg. Pathol. u. pathol. Anat. 62, 194. 1916.
- JÖNK, M.: Angiosarkom der Leber bei einem Rinde. Berlin. tierärztl. Wochenschr. 42, 73. 1926.
- JOEST (1): Amyloidose der Nase. Zeitschr. f. Infektionskrankh., parasitäre Krankh. u. Hyg. d. Haustiere 1915, S. 251.
- (2): Angiom der Leber. JOEST: Spez. Pathol. Anat. d. Haustiere (Verdauungsorgane, Leber).
- (3): Bauchspeicheldrüse. Ebenda S. 293—322.
- (4): Beitrag zur Kenntnis der durch den *Cryptococcus farciminosus* Rivolta verursachten Blastomykose der Nasenschleimhaut beim Pferde. Ber. d. tierärztl. Hochschule Dresden 1919, S. 66.
- (5): Chondroblastisches, metastasenbildendes Sarkom des Schambeins. Zugleich ein Beitrag zum Auftreten zweier selbständiger Sarkomformen bei ein- und demselben Individuum. Ebenda 1918, S. 121.
- (6): Chondroosteoplastisches Sarkom des Dünndarms beim Pferde mit Stenose. Tierärztl. Arch. 3. Jahrg. 1923, S. 325.
- (7): Chondrom des Hüftdarmes (Pferd). Ber. d. tierärztl. Hochschule Dresden 1911.
- (8): Ein Fall von kongenitalem Rhabdomyom im Herzen eines Schweines. Tierärztl. Arch. 3, 322—324.
- (9): Endotheliom der Wirbel (Rind). Ber. d. tierärztl. Hochschule Dresden 1917, S. 183.
- (10): Latente intramaxilläre (zentrale) Osteome beim Pferde. Ebenda 1915.
- (11): Leber und Gallenwege. JOEST: Spez. pathol. Anat. d. Haustiere 2, 1—213. 1921.
- (12): Leiomyom am Vormagen der Kuh. Ber. d. tierärztl. Hochschule Dresden 1913.
- (13): Leiomyom des Ösophagus (Rind). Ebenda 1907 u. 1915/16.
- (14): Lipome der Darmsubmukosa des Hundes. S. 419. Siehe KITT 2.
- (15): Multiple Hämangioendotheliome der Haut des Schweines. Ber. d. tierärztl. Hochschule Dresden 1916, S. 144.
- (16): Multiples Spindelzellensarkom der Speiseröhre (Rind). Ebenda 1917.
- (17): Osteoplastisches Sarkom in der Milchdrüse eines Hundes. Ebenda 1919, S. 75.
- (18): Peripheres Nervensystem. JOEST: Spez. Pathol. Anat. d. Haustiere S. 607—628.
- (19): Primäres Lungenkarzinom beim Hunde. Ber. d. tierärztl. Hochschule Dresden 1917, S. 186.
- (20): Psammosarkom im Gehirn des Rindes. Ebenda 1914.
- (21): Riesiges Uterusmyom beim Rinde. Ebenda 1917, S. 181.
- (22): Schwere diffuse Karzinomatose der Harnblase bei einem Hunde. Ebenda 1919, S. 79.



- JOEST (23): Spezielle pathologische Anatomie der Haustiere. 4 Bände. 1919 bis 1926.
- (24): Subseröse und submuköse Myome am Magen des Hundes.
- (25): Symmetrisches Cystadenoma papilliferum in beiden Nieren eines Pferdes. Ber. d. tierärztl. Hochschule Dresden 1913, S. 99.
- (26): Über das Plexuscholesteatom des Pferdes. Verhandl. d. dtsh. pathol. Ges. 17, 178. 1914.
- (27): Über stromatogenes Spindelzellensarkom beider Ovarien (Pferd). Ber. d. tierärztl. Hochschule Dresden 1919, S. 75.
- (28): Verdauungswege. JOEST: Spez. pathol. Anat. d. Haustiere 1, 1 bis 834. 1926. 2. Aufl.
- (29): Zentrales Nervensystem. Ebenda 2, 465—606. 1921.
- (30): Zwei bemerkenswerte Geschwülste beim Schaf (Ca. solidum hepat. und Myoma lienis). Ber. d. tierärztl. Hochschule Dresden 1917, S. 184.
- (31): Zwei bemerkenswerte Geschwülste beim Schaf. Ebenda 1917.
- JOEST und HENSCHEN: Metastatisches osteoblastisches Sarkom der Nieren beim Hunde.
- JOHNE (1): Karzinom der Schilddrüse. Ber. üb. d. Veterinärw. in Sachsen 1880.
- (2): Karzinom der Schilddrüse mit seitlicher Kompression der Trachea und Kropf beim Dromedar. Ebenda 1881.
- (3): Sarkom der Schilddrüse. Ebenda 1903.
- JONG, DE: Papillom. conglom. des Ösophagus und Magens. Veterin. Pathol. u. Hyg. Leiden 1901, H. 2.
- KAGAN: Über die Oberflächenspannung in Extrakten aus malignen Tumoren. Zeitschr. f. Krebsforsch. 21, 155. 1924.
- KATAGOSCHTSCHEW: Chondrom des Brustbeines bei einem Ochsen mit Metastasen in der Lunge. Veterin.-Arzt, Jahrg. 9, Nr. 7—9, S. 105. 1917.
- KAUFMANN (1): Lehrbuch der speziellen pathologischen Anatomie 2. 1922. 7. u. 8. Aufl.
- (2): Über Zwischenzellengeschwülste und reine tubuläre Adenome. Dtsch. med. Wochenschr. Nr. 18. 1908.
- KAUPP: Lymphosarcom of the fool. Journ. of the Americ. Veterin. Med. Assoc. 49, 470. 1921.
- KAUSCH: Angioma cavernosum des Rektums. Mitt. a. d. Grenzgeb. d. Med. u. Chirurg. 28. 1916.
- KEGEL: Nebennierenmetastasen bei Schilddrüsenkrebs (Hund). Inaug.-Diss. München 1911.
- KELLER: Ein Neoplasma der Gebärmutter vom Rind. Wien. tierärztl. Monatsschr. 12, H. 5, S. 279. 1925.
- KELLING (1): Neue Versuche zur Erzeugung von Geschwülsten mittels art-eigener und artfremder Embryonalzellen. Wien. klin. Wochenschr. 26. 1919.
- (2): Zehn Jahre Krebsforschung. Dtsch. tierärztl. Wochenschr. Jahrg. 26, Nr. 51, S. 805 u. Nr. 52, S. 821.
- KETTNER: Angiom des Kolons beim Pferde. Zeitschr. f. Veterinärk. 25. 1913.
- KINK: Ein Elastoblastoma, zugleich ein Beitrag zur Entwicklung der elastischen Fasern. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk. 44, 127. 1918.
- KINMAN: An interesting Tumor. Journ. of the Americ. Veterin. Med. Assoc. 52, 703. 1921.
- KITT (1): Angiom. STANG-WIRTH: Tierheilkunde und Tierzucht 1, 433—437. 1926.
- (2): Chondrom am Vormagen des Kalbes. Jahresber. d. Tierarzneischule München 1887, S. 75.
- (3): Lehrbuch der pathologischen Anatomie der Haustiere. 1921. 5. Aufl., 3 Bände.

- KLAWITTER: Über die Nebennierengeschwülste der landwirtschaftlichen Haustiere. Inaug.-Diss. Leipzig 1907.
- KLUGE: Lipome, Pigmentablagerung, Konkreme und eingewanderte tierische und pflanzliche Parasiten im Fettgewebe und den Organen unserer Schlachttiere. Tierärztl. Rundschau **28**, 320.
- KOCH (1): Demonstration einiger Geschwülste bei Tieren. Verhandl. d. dtsh. pathol. Ges. **7**, 136. 1904.
- (2): Die Erschließung des Zellbildes der bösartigen Geschwülste. Über artfremde Zellen im Krebse. Zentralbl. f. Bakteriol., Parasitenk. u. Infektionskrankh., Abt. I, Orig. **96**, 283—309. 1925.
- (3): Untersuchungen über das Zellbild des Mäusekrebses. Ebenda **97** u. **100**. 1926.
- KOMOCCI: Über eine Geschwulst von eigenartigem Bau (Reticuloma s. Adenodoma). Tierärztl. Rundschau **30**, 497. 1924.
- KOMURO: Die Wirkung der harten und weichen Röntgenstrahlen auf die Samen und jungen Pflanzen von *Vicia faba* und die Röntgengeschwulst, die in dem Wurzelspitzengewebe dieser Pflanzen gebildet wird. Zeitschr. f. Krebsforsch. **22**. 1925. S. 199—209.
- KOPSCH: Die Entstehung von Granulationsgeschwülsten, Adenomen, Karzinomen, Sarkomen durch die Larve der Nematode *Rhabditis pellio*. Ein Beitrag zur Entstehung echter Geschwülste. Leipzig 1919.
- KRAMELL: Zur Kasuistik des Magenkrebses beim Pferde. Berlin. tierärztl. Wochenschr. **35**, 259. 1919.
- KREIBICH: Über Melanoblastom. Berlin. klin. Wochenschr. 1911. Nr. 34.
- KROMPECHER (1): Der Basaliome mit Kolloidzellenzysten. Zieglers Beitr. z. allg. Pathol. u. pathol. Anat. **64**. 1918.
- (2): Zur vergleichenden Histologie der malignen epithelialen Schilddrüsengeschwülste. Ebenda **73**, 386—403. 1925.
- KROTkina: Ein außergewöhnliches experimentelles Teerkarzinom beim Kaninchen. Zeitschr. f. Krebsforsch. **22**. 1926.
- KRUMBEIN: Über die Natur der Deckzellen der serösen Häute, untersucht an der Hand eines primären Pleurakarzinoms. Virchows Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol. **249**. 1924.
- KÜNNEMANN: Hodentumoren bei Hunden. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk. Suppl. **36**. 1910.
- KUKLA: Über kongenitale Rhabdomyome des Herzens. Inaug.-Diss. Berlin 1920.
- KUNZE: Über Zwischenzellentumoren im Hoden des Hundes. Virchows Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol. **240**, 144. 1922.
- KURTZWEG: Pankreasadenom einer Kuh. Jahresber. d. beamt. Tierärzte Preußens 1910, S. 51, 2. Teil.
- KUTSERA: Myelogenes Sarkom beim Schweine. Husszemla 1913. Jahrb. d. Veterinärmed. 1913, S. 119.
- LAMMERS: Ein intra- und extrathorakales Sarkom beim Hunde. Inaug.-Diss. Hannover 1923.
- LANGE: Karzinomatose des Dickdarmes (Kuh und Pferd). Ber. üb. d. Veterinärw. in Sachsen 1914, S. 86.
- LANGENBECK: Archiv für klinische Chirurgie **1**. 1861.
- LASNITZKI: Neuere Untersuchungen über den Stoffwechsel der Karzinomzelle. Zeitschr. f. Krebsforsch. **22**. 1925.
- LAUCHE: Über rhythmische Strukturen in menschlichen Geweben. Virchows Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol. **257**, 751—765. 1925.
- LEBLADER: Lymphosarkomatose in den Nieren eines Schweines. Inaug.-Diss. Hannover 1923.

- LEHMANN: Leiomyom des Hüftdarmes beim Pferd. Inaug.-Diss. Hannover 1925.
- LEISERING (1): Lebersarkom. Sächs. Jahresber. 1872, S. 20 u. 1873, S. 21.  
— (2): Kropf bei einem Bären. Ebenda 1867.  
— (3): Zahnfleisch- und Gaumenkrebs beim Pferde. Siehe KITT 1, 587.
- LEWIN (1): Die Entstehung histologisch neuartiger Tumoren bei der Transplantation und ihre Beziehungen zur Reiztheorie. Zeitschr. f. Krebsforsch. 17, 556. 1920.  
— (2): Invisibles Virus und maligne Geschwülste (Hühnersarkom). Ebenda 22, 455—471. 1925.
- LEWIS, J. C.: Adenokarzinom im Hoden eines Hundes. Veterin. Journ. Mär. Austral Suppl. 1916, S. 11.
- LIEGOIS: Cancer cortico surrenalien chez la vacche. Ann. de Méd. vét. (Bruxelles) Janv. 1915.
- LIPSCHÜTZ, B. (1): Über Chlamydozoa-Strongyloplasmen. XIII. Mitt. Zur Kenntnis der Ätiologie des experimentellen Vaginalpapilloms der Hündin. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis 150, 367. 1926.  
— (2): Untersuchungen über die Entstehung des experimentellen Teerkarzinoms der Maus. Zeitschr. f. Krebsforsch. 21, 50—97. 1924.
- LITTY: Beiträge zur normalen und pathologischen Anatomie der Gland. thyreoidea und Parathyreoidea. Inaug.-Diss. Leipzig 1908.
- LOYD, G.: The removal of Fibrómata from the sheats of a horse. Veterin. Record 3, 890. 1923.
- LOMBARD: Sarcoma der Lunge des Hundes. Bull. soc. de méd. vétérin. 96, 159. 1919.
- LORENZ: Ösophaguskarzinom beim Pferde. Zeitschr. f. Veterinärk 1891.
- LORSCHIED: Osteom der Nasenhöhle eines Pferdes. Ebenda 1919.
- LOTTERMOSER: Beitrag zur Kenntnis der Epulis beim Pferde. Inaug.-Diss. Berlin 1925.
- LUBARSCHE: Fibrome im Euter bei Ratten. Siehe FREI, S. 84.
- LUDWIG, E. (1): Sarkom der Leber bei einem Hahn mit beiderseitiger diffuser Nierensarkomatose. Zeitschr. f. Krebsforsch. 13, 81.  
— (2): Zur Pathogenese und systematischen Stellung der Leberkavernome. Zentralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. 29, 497. 1918.
- LUKSCHE: Über Hypophysistumoren beim Hunde. Tierärztl. Arch. 1923, S. 1—16.
- LUND (1): Generalisierte Melanosarkomatose beim Schaf. Dtsch. tierärztl. Wochenschr. Jahrg 31. 1923, S. 61—565 u. 575—577.  
— (2): Intraenterales chondroosteoblastisches Adenokarzinom im Blinddarm eines Pferdes. Ebenda 33, 281—283. 1925.  
— (3): Primäres Lungenkarzinom beim Rinde. Berlin. tierärztl. Wochenschr. 40, 234—236. 1924.  
— (4): Primäres Lungensarkom des Hundes. Dtsch. tierärztl. Wochenschr. 32, 74. 1924.  
— (5): Primäres Spindelzellensarkom der Leber (Kuh). Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk. 50, 422—427. 1923.  
— (6): Spindelzellensarkom der Rüsselscheibe des Schweines. Dtsch. tierärztl. Wochenschr. 1925.
- LUNGWITZ: Karzinom der Hufhaut beim Pferde mit Einbruch ins Hufbein. Zeitschr. f. Tiermed. 18, 8. 1914.
- MAACH: Über das primäre solide Leberzellenkarzinom beim Hunde. Inaug.-Diss. Hannover 1920.
- MAGNUSSEN: Herzgeschwülste bei Haustieren. Zeitschr. f. Krebsforsch. 15. 1915.

- MAGNUSSON: Geschwülste im Herzen bei Haussäugetieren. Ebenda **15**, 212.
- MAIER: Osteosarkome beim Pferde. Inaug.-Diss. Gießen 1915.
- MALVIANI: Intraligamentäres Myom bei einer Löwin.
- MALVIANI und LEO: Intraligamentäres Myom einer Löwin. } Journ. de méd.  
veterin. 1911.
- MARCHAND: Petit, Pecard. Gratia. Piana: Gliome im Rückenmark des Hundes. Siehe KITT **3**, 543.
- MAREK: Sarkom des Netzes und des Pankreas beim Hunde. Zeitschr. f. Tiermed. **8**, 392. 1904.
- MARKUS (1): Melanosarkom des Ovariums. Inaug.-Diss. Breslau 1911.
- MARKUS (2): Multiples Lymphangiom des Brustfells beim Pferde. Monatsh. f. prakt. Tierheilk. **15**, 185—193. 1904.
- MAXIMOW: Über krebsähnliche Verwandlungen der Milchdrüse in Gewebskulturen (bei Kaninchen). Virchows Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol. **256**, 813. 1925.
- MEDERLE: Osteom mit fibrösem Polyp in der Nasenhöhle eines Bullen. Inaug.-Diss. Gießen 1914.
- MENSA (1): Di una lipoma präpatellare gigante in un cavallo. Nuovo Ercole **1921**.
- (2): Endotheliomi e peritheliomi. Ebenda **26**. 1923.
- MERTENS, V. E.: Beobachtungen über die Entstehung von Teerkrebs an Mäusen. Zeitschr. f. Krebsforsch. **21**, 494—501. 1924.
- MEYENBURG, V.: Metastasierendes Sarkom beim Kaninchen nach Einheilung eines Fötus. Virchows Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol. **254**, 563—572. 1925.
- MEYER, R.: (1) Carcinoma ovarii folliculoides. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. **77**. 1915.
- (2): Zur Frage der heterogenen Epithelwucherung, insbesondere des Peritonealepithels und in den Ovarien. Virchows Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol. **250**, 595—610. 1924.
- MIEREMET: Das primäre Leberkarzinom beim Säugling. Zeitschr. f. Krebsforsch. **17**, 268. 1920.
- MIESCHER: Ein Beitrag zur epithelialen Genese der malignen Melanome der Haut. Zentralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. **30**, 353. 1919.
- MIHAESCU: Versuche zur Überpflanzung der Geschwülste bei Hunden. Inaug. Diss. 1912. (Rumänisch.) Jahresber. d. Veterinärmed. 1913.
- MÖLLER: Lipom im Biceps femoris eines Pferdes. Zentralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. Siehe KITT **1**, 230.
- MÖLLER-SÖRENSEN (1): Prostatakrebs des Hundes. Maan. f. Dyrlag. **30**. 1918.
- (2): Über Struma intrathoracica beim Hunde. Veterin. og L. Aarskr. 1919. Veterin. Jahresber. 1919/20, S. 1—150.
- MÖLLMANN: Über einen Fall von Lymphosarkomatose beim Schwein. Zeitschr. f. Veterinärk. Jahrg. **37**. 1925, S. 47—51.
- MÖRKEBERG (1): Adenofibrom mit amyloider Degeneration der Nasen-Kehlkopfschleimhaut (Pferd). Maan. f. Dyrlag. **29**, 497. 1918.
- (2): Ca. exulcerat. an Gaumensegel und Schlundkopfwand (Pferd). Ebenda **29**. 1918.
- (3): Zwei Atherome und ein Lipom in der Subcutis einer vierjährigen Stute. Ebenda **27**, 31. 1915.
- MONTFALLET: Intraglanduläres cystisches Lipom der Mamma. Siehe KITT **1**.
- MÜLLEE, F. W.: Über Schilddrüsenwachstum bei Kaltblütern. Virchows Archiv f. Pathol. Anat. u. Physiol. **260**. 1926.
- MURRAY: Tumor im Rektum eines Straußes. Zool. Distribut. of Cancer, Imp. Cancer Research 1908, S. 41.

- MUTHMANN und SAUERBECK: Zieglers Beitr. z. allg. Pathol. u. pathol. Anat. 34. 1903.
- NAKAHARA: Resistenz gegen Mäusekarzinom. Journ. of Exp. Med. 1922, Nr. 4, S. 493. (Siehe auch BORST, Nr. 4, S. 266).
- NESTMANN: Zur Histologie der Neurinome. Virchows Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol. 265, 646—665. 1927.
- NICOLAU: Gestieltes Lipom des Mesenteriums bei einem Pferde. Archiva veterin. 9, 60. 1912. (Rumänisch.)
- NICHOLSON (1): Changed observing during the absorption of experimentally produced sarcomata. Journ. of Pathol. a. Bacteriol. 17, 508. 1913.  
— (2): Transplantables Carcinoma simplex (Ratte). Ebenda 17.
- NIEBERLE: Atmungsorgane. JOEST: Spez. pathol. Anat. d. Haustiere 3, 555 bis 853. 1924.
- NIESSEN, v.: Ein Fall von Krebs beim Kaninchen. Dtsch. tierärztl. Wochenschr. 21. 1913.
- OBERHOLTHAUS: Endothelioma alveol. et diffus. in der Nasenhöhle eines Schafes. Inaug.-Diss. Hannover 1923.
- PÄRLI: Histologische Untersuchungen an Myomen. Inaug.-Diss. Bern 1921.
- PAGEL: Wucherungen ortsfremden und atypischen Epithels der Bronchien und Bronchiektasien. Virchows Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol. 261, 583—594. 1926.
- PAINE: Sarcoma in the chest cavity. Veterin. Record 4, 234. 1924.
- PALMS: Fibrosarcoma myxomatousum, Netz (Hund). Dtsch. tierärztl. Wochenschr. 34, 216. 1926.
- PANKUL und SCHANTYR (1): Ein seltener Fall von Hämangiolipom bei einem Hahn. Zeitschr. f. wiss. u. prakt. Veterinärmed. 7, 155.  
— (2): Zur Kasuistik der Nierengeschwülste bei Hühnern. Schweiz. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk. 57, 575. 1915.
- PAULI und KITZ: Rundzellensarkom des Magens (Rind). Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk. 7. 1881.
- PAULSEN: Konstitution und Krebs. Zeitschr. f. Krebsforsch. 21, 119—130. 1924.
- PETIT et GERMAIN: Aden. vermineuse chez le cheval. Bull. de la soc. de méd. (Rev. de méd. veterin.) 1902.
- PAVLOVITSCH: Nebennierengeschwülste bei Tieren. Inaug.-Diss. Bern 1921.
- PAWLOWITSCH und CESARI: Hypernephrom der retroperitonealen Beizwischennieren. Siehe TRAUTMANN.
- PENTIMALLI: Über die Geschwülste der Hühner. I. Mitt. Allgemeine Morphologie der spontanen und transplantablen Hühnerggeschwülste. Zeitschrift f. Krebsforsch. 15, H. 1. 1915.
- PÉREZ: Fibromes annulaires de l. uterus et hydrometre chez un vache. Journ. de méd. 69, 470. 1920.
- PETERS (1): Sarkomatose des Bauchfells (Pferd). Jahresber. d. beamt. Tierärzte Preußens 1910, Teil 2, S. 51.  
— (2): Über Rankenneurom am Rinderherzen. Inaug.-Diss. Gießen 1910.
- PETIT (1): Fibrom am Unterkiefer (Hund). Bull. de la soc. de méd. veterin. 1911.  
— (2): Krebsmetastasen der Nebenniere (Pferd) bei Blasenkrebs. Rec. de méd. veterin. 81. 1904. ebenda.  
— (3): Metastatisches Melanosarkom bei Pferden und Hunden.
- PETIT und GERMAIN: Karzinom des Ovariums bei einem Huhn. Bull. de assoc. franc. pour l'étude du Cancer 1910.
- PETIT und VAILLENT: Magenfibrom einer Riesenschlange. Siehe TEUTSCHLÄNDER.

- PEYRON: Sur la differentiation et evolution neoplasique des fibres musculaires striées dans le sarcom infectieux des oiseaux. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 1. 1921.
- PICK: Plattenepithelkrebs am Mundhöhlenboden beim Huhn. Berlin. klin. Wochenschr. 1903.
- PICK, L.: Über Hydradenoma und Adenoma hydradenoides der Haut. Virchows Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol. 15, 175. 1904.
- PICK, W.: Adenoepitheliom der Talgdrüsen. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis 58. 1901.
- PLATSCHEK: Ein großzelliges Rundzellensarkom eines Hundes. Inaug.-Diss. Berlin 1922.
- PLEHN (1): Angiome beim Stichling (Kopf). Zeitschr. f. Fischerei 18.  
 — (2): Leiomyom am Magen von *Salmo iridens*. Ber. d. kgl. bayr. Versuchsanst. München 2.  
 — (3): Malignes Myom der Taube ebenda.  
 — (4): Praktikum der Fischkrankheiten. Stuttgart 1924.  
 — (5): Zwei Fälle von multiplen Odontomen der Bachforelle. Zeitschr. f. Fischerei 18.
- PONFICK: Über die Wucherungsvorgänge im Lungengewebe bei Emphysema pulmon. Verhandl. d. dtsh. pathol. Ges. 3, 15. 1900.
- POPOW: Darmsarkom beim Pferde. Bericht d. allg. Veterinärw. 1920.
- PRESSLER: Primäre multiple Sarkome im Herzmuskel des Pferdes. Berlin. tierärztl. Wochenschr. Jahrg. 42. 1926, S. 473.
- PUHR: Über die durch Teer verursachten Veränderungen am Magen der Ratte. Zeitschr. f. Krebsforsch. 23, 406. 1926.
- RABE: Magenmyom beim Pferd. Jahresber. d. tierärztl. Hochschule Hannover 1876.
- RASCHKE: Spindelzellensarkome der Niere vom Schwein und Pferd. Berlin. tierärztl. Wochenschr. 37, 285. 1921.
- RAVENNA: Über die primitiven Epithelgeschwülste der Leber bei den Haustieren. Siehe JOEST, 23.
- REGENBOGEN: Multiples Sarkom in der Haut eines Hahnes. Berl. Tierärztl. Wochenschr. 1907, S. 323.
- REICHENBACH: Myxom des Darmes beim Pferde. Schweiz. Arch. f. Tierheilk. 41. 1889.
- REINHARDT: Lehrbuch der Geflügelkrankheiten 1925. 2. Aufl.
- REITH: Zwei Fälle von primärem Ösophagussarkom. Inaug.-Diss. Leipzig 1909.
- RIBBERT (1): Geschwulstlehre 1904 und 1906.  
 — (2): Multiple Rhabdomyome des Herzens. Zentralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. 15. 1909.
- RICKER: Die Geschwülste der Haardrüsen. Berlin 1914.
- RIEVEL: Siehe JOEST 4, 390.
- RINALDI: Beiträge zur Kasuistik der Hypophysentumoren. Virchows Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol. 248, 163—179. 1924.
- ROLOFF (1): Epulis sarcomatosa (Pferd). Mag. f. Tierheilk. 34. 1868.
- ROOSEN, R.: Intraperitoneale Farbstoffinjektionen gegen Mäusekrebs. Zeitschr. f. Krebsforsch. 22, 480—482. 1925. u. 21, H. 3. 1924 und Dtsch. med. Wochenschr. 1923. Nr. 17/18.
- ROSKIN (1): Histophysiologische Studien an Geschwulstzellen. I. Mitt. Zeitschr. f. Krebsforsch. 22, 472. 1925.  
 — (2): Über das Vorkommen von aktinomycesartigen Organismen in einem Hühnersarkom. Zentralbl. f. Bakteriologie, Parasitenk. u. Infektionskrankh. Abt. I, Orig. 93, H. 6, S. 472—474.

- ROSS (1): Carcinom of the liver in a dog. Journ. of the Americ. Veterin. Med. Assoc. **48**. 1921.
- (2): Spindelzellensarkom der Backe (Hund). Veterin. Journ. Nov. 1915, S. 551.
- (3): Spindle celled sarcoma on inside of chack of collie dog. Americ. Veterin. Rev. **47**, 743. 1921.
- ROTH: Über eine intrakranielle Dentalexostose. Inaug.-Diss. Zürich 1888.
- ROUAND: Lymphangiome myxomat. et renversement du rectum chez le cheval. Journ. de méd. veterin. **67**, 413. Lyon 1921.
- ROUS (1): The influence of diet on absplanted and spontaneous mouse tumours of Exp. Med. **20**, 433. 1914.
- (2): Transmission of a malignant new growth by means of a cell free filtrate. Journ. of the Americ. Med. Assoc. **56**. Ref. in Expos. Stat. Rec. **28**, 287. 1913.
- ROUS und LANGE: Spindelzellensarkom am Magen des Huhnes. Journ. of Exp. Med. **18**. 1913.
- ROUS und MURPHY: Beobachtungen an einem Hühnersarkom und seine filtrierbare Ursache. Berlin. klin. Wochenschr. 1913. Nr. 14.
- SAKAGUCHI, Y. (1): Ein Fall von primärem Karzinom des Nebenhodens. Frankfurt. Zeitschr. f. Pathol. **15**, 62—78. 1914.
- (2): Über die Adenomyome des Hodens. Ebenda **18**. 1916.
- SANDTE: Fibroma ossificans des Oberkiefers eines Schweines. Inaug.-Diss. Hannover 1925.
- SAUL: Untersuchungen zur Ätiologie und Biologie der Tumoren. 26. Mitt. Beziehungen der Bakterien zu den Tumoren des Menschen, der Tiere, der Pflanzen. Zentralbl. f. Bakteriol., Parasitenk. u. Infektionskrankh., Abt. I, Orig. **92**. 1924.
- SAVIA, DELLA: Contrib. all caratteristica dei tumori (Karzinom der Pansen beim Rinde). Clin. veterin. 1921.
- SCHAAF: Über Häufigkeit und Bau der Schilddrüsentumoren des Hundes. Inaug.-Diss. Hannover 1910.
- SCHENKEL (1): Carcinoma vesicae (Stute). Münch. tierärztl. Wochenschr. **57**, 635. 1913.
- (2): Carcinoma vulvae bei einer Stute. Ebenda **65**, 1162. 1915.
- SCHINDELKA: Naevus vasculosus beim weißen Pudel. Siehe JOEST **23**.
- SCHLEGEL (1): Adenogener Hornkrebs (Cystocarcinoma papilliferum) am Schweife des Rindes. Berlin. tierärztl. Wochenschr. Nr. 42. 1914, S. 705.
- (2): Charakteristik des Darmkarzinoms beim Rinde. Ebenda **41**.
- (3): Epitheliale Tumoren des Pankreas bei Rind und Mensch. Ebenda **36**, 530. 1919.
- (4): Fibrosarkom der Zunge (Pferd). Zeitschr. f. Tiermed. 1914, S. 398.
- (5): Hodenkrebs im männlichen Geschlechtsorgane. JOEST: Spez. pathol. Anat. d. Haustiere (23) **3**.
- (6): Ebenda **3**.
- (7): Männliche Geschlechtsorgane. Ebenda **3**, 130—191. 1924.
- (8): Myxosarcoma ossificans am Kiefer (Rind).
- (9): Neoplasmen in den Nebennieren und akzessorischen Nebennieren von Pferd und Rind. Berlin. tierärztl. Wochenschr. 1903.
- (10): Plattenepithelkrebs der Harnblase des Pferdes. Ebenda 1903, S. 225.
- (11): Riesenhaftes Cystocarcinoma papilliferum der Niere beim Rinde. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk. **56**, 285. 1927.
- (12): Spindelzellensarkom der Magensubmukosa (Huhn). Zeitschr. f. Tiermed. **17**. 1913.

- SCHLEGEL und KLAWITTER: Kolloidzyste der Nebennieren (Pferd), Neoplasmen in der Nebenniere bei Pferd und Rind. Berlin. tierärztl. Wochenschr. 1908, S. 777 und Inaug.-Diss. Leipzig 1907.
- SCHMEY (1): Das Magenkarzinom bei Säugetieren. Dtsch. tierärztl. Wochenschrift **22**, 377. 1914.
- (2): Das perirenale Zystoid bei Mensch und Tier. Ebenda 1914, S. 217.
- (3): Über Neubildungen bei Fischen (Nierenadenom beim Aal). Frankfurt. Zeitschr. f. Pathol. **6**, 230—253. 1911.
- SCHMIDT: Chondroadenom der Lunge (Pferd). Rev. f. Tierheilk. 1886. Nr. 12.
- SCHMIDT, A.: Rundzellensarkom der Thymusdrüse (Rind). Inaug.-Diss. Hannover 1921.
- SCHMIDT, M. B.: Über vitale Fettfärbung in Geweben und Sekreten durch Sudan und geschwulstartige Wucherung der ausscheidenden Drüsen bei Mäusen. Virchows Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol. **253**. 1925.
- SCHMINCKE: Teratom der Bauchhöhle eines Hahnes. Zentralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. **20**, Nr. 1.
- SCHMITT (1): Beiträge zur Kenntnis der Geschwülste der Nase von Pferd und Rind. Münch. tierärztl. Wochenschr. **75**, 323—325. 1924.
- (2): Hämangiom der Nerven. Zentralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. **7**. 1906.
- SCHMOLDT: Papilloma coralliforme im Schlunde des Rindes. Tierärztl. Rundschau **31**, 176. 1925.
- SCHÖPPLER: Karzinom des Muskelmagens beim Huhn s. JOEST (23).
- SCHOLER (1): Lymphangoendotheliom des Peritoneums beim Rinde und ein analoger Fall aus der Humanpathologie. Schweiz. Arch. f. Tierheilk. **58**, 168. 1916.
- (2): Zur Kenntnis der Uteruskarzinome beim Rinde. Zeitschr. f. Krebsforsch. **15**, 193—212. 1916.
- SCHOPPIG: Das Beckenenchondrom, besonders als Geburtshindernis. Inaug.-Diss. Basel 1907.
- SCHRIDDE: Krankheiten der inneren Brustdrüse (Thymus). ASCHOFF: Lehrb. d. spez. Pathol.
- SCHROEDER, L.: Rundzellensarkomatose bei einem Schwein. Dtsch. tierärztl. Wochenschr. **34**, 337. 1926.
- SCHULTZ: Adenocarcinoma multiplex (Rind). Tierärztl. Rundschau **31**. 1925.
- SCHWALB: Die Geschwülste der Haardrüsen. Berlin 1914. (Zusammen mit RICKER.)
- SCHWERDTFEGER: Chondrome der Oberkiefer- und Nebenhöhlen. Zeitschr. f. Laryngol., Rhinol. u. ihre Grenzgeb. **3**. 1910.
- SCJELETBERG: Endemische Papillomatose im Klauenspalt bei Rindern Maan. f. Dyrlag. **33**, 453. 1922.
- SECHER: Kasuistische-Beiträge zur Kenntnis der Geschwülste bei Tieren. Zeitschr. f. Krebsforsch. **16**, 297. 1917.
- SEDLMAIER: Über verschiedenartige Hodentumoren bei Haustieren. Inaug.-Diss. München 1926.
- SEEL: Versuche über Beeinflussung des Wachstums des experimentellen Teerkrebses durch Extrakte von Drüsen mit innerer Sekreteion. I. Teerkrebs und Hypophysenextrakt. Zeitschr. f. Krebsforsch. **22**, 1—24. 1925.
- SEIFRIED: Ein Beitrag zur Kenntnis des malignen (heterotopen) Myoms am Darm (Huhn). Monatsh. f. Tierheilk. **34**, 1—2. 1924.
- SEILER: Neubildungen in der Scheide eines Pferdes. Dtsch. tierärztl. Wochenschr. **21**, Nr. 44, S. 701. 1913.
- SEMMER: Über allgemeine Karzinomatose und Sarkomatose bei den Haustieren. Dtsch. Zeitschr. f. Tiermed. **14**, 245.



- SENDRAIL: Le cancer experiment. Journ. de méd. vétérin. et de zootechn. 71, 9. Lyon.
- SEUBERT: Beiträge zur pathologischen Anatomie der Eierstöcke bei den Haustieren. Inaug.-Diss. Freiburg 1915.
- SHANNON: Cancer of the rumen. Veterin. Record 4. 1925.
- SIEDAMGROTZKY: Karzinom in der Leber eines Hahnes. Ber. üb. d. Veterinärw. in Sachsen 1877, S. 38.
- SILBERSTERN, E.: Zur Histologie des spontanen Maussarkoms (graue wilde lebende Maus).
- SIMMONDS: Pneumopathia osteoplastica racemosa. Fortschr. a. d. Geb. d. Röntgenstr. 25.
- SLAWSON: Sarcom of the brain in a dog. Americ. Veterin. Rev. 47, 42. 1921.
- SMITH, H. J. (1): Hodensarkom beim Pferd und Sarc. gener. beim Wasserbüffel. Dtsch. tierärztl. Wochenschr. 31. 1923.
- (2): Zwei Fälle von Sarkom. Ebenda 31, 17—19.
- SONDERHAUSEN: Beitrag zur Kenntnis der Unterkiefergeschwülste bei Rind und Pferd. Inaug.-Diss. München 1921.
- SONNENBERG: Ovarialteratom beim Pferde. Inaug.-Diss. Hannover 1925.
- SÖRENSEN: Über Gallenblasengeschwülste bei Haustieren. Monatsh. f. prakt. Tierheilk. 29, 365—385. 1919
- SPARAPANI (1): Sa. luteinicum ovarii. Siehe FREI: Krankheiten des Eierstockes in. JOEST: Spez. pathol. Anat. d. Haustiere.
- (2): Un Angiofibroma del corion in una cagna. Nuovo Ercole 1913.
- STAFFEL: Zur Kenntnis der sogenannten Endokardtumoren. Inaug.-Diss. Jena 1919.
- STAHR: Durch andauernde Haferfütterung erzeugtes Epitheliom der Rattenzunge. Zieglers Beitr. z. allg. Pathol. u. pathol. Anat. 61. 1915.
- STAPENSEN: Bydrage tot de Kennis der Nieuwvormingen in der Bynierlbloch van het paards. Inaug.-Diss. Utrecht 1922 (Tierärztl. Hochschule).
- STECK: Über Lymphepitheliome beim Schafe. Schweiz. Arch. f. Tierheilk. 66, 229—239. 1924.
- STEFKO: Wirkung des Kohlenteers auf die Haut der Amphibien. Beitr. z. exp. Untersuch. der Morpho- u. Histogenese der Neubildungen. Zeitschr. f. Krebsforsch. 21, 432—449. 1924.
- STEINKE: Untersuchungen zur vergleichenden Pathologie der Nebennierengeschwülste. Frankfurt. Zeitschr. f. Pathol. 5. 1910.
- STENGEL (1): Angioma cavernos. der Milchdrüse (Kuh). Inaug.-Diss. Bern 1902.
- (2): Angiombildung im Euter und der Leber der Kuh. Inaug.-Diss. Berlin 1902. Bern.
- STENSTRÖM (1): Duodenalgeschwulst beim Pferd. Svensk. Veterin. Tidskr. 1, 235. 1919.
- (2): Ein Fall von Neuromen im Nerv. oculomotorius. Ebenda 1922, S. 239.
- (3): Endothelioma lymphangiomatodes des Mediastin (beim Pferde). Ebenda 1918, S. 439.
- (4): („Etmoidalblastom“).ENZOOTISCHES Auftreten von Geschwülsten bei Rind und Pferd. Veröff. d. med. Staatsanst. in Stockholm 1915. Jahrb. d. Veterinärmed. 1915, Nr. 12, S. 57.
- (5): Fréquence des cas de sarcome chez les bêtes à cornes. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 74, 527. 1913.
- (6): Polymorphzelliges Sarkom im Nerv. trigeminus (Pferd). Svensk. Veterin. Tidskr. 1922, S. 306.
- (7): Über Hodengeschwülste beim Pferde. Ebenda 1918, S. 316.
- STERNBERG: Beiträge zur Herzpathologie. Verhandl. d. dtsch. pathol. Ges. 16. 1913.

- STICKER (1): Der Krebs der Vögel. Geflügelbörse **43**. 1907.  
 — (2): Mammakarzinom mit Nebennierenmetastasen (Hund). Arch. f. klin. Chirurg. **65**, 9. 1902.  
 — (3): Spindelzellensarkom des Darmes (Pferd). (Rectum). Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk. **12**. 1886.  
 — (4): Über den Krebs der Tiere. Arch. f. klin. Chirurg. **62**. 1902.
- STOCKFLEHT-BANG: Lipom am Euter des Hundes. Ebenda **62**. 1902. Siehe KITT 1.
- STRATTEN: Fibrochondrom des Darmes (Pferd). Jahresber. d. Veterinärmed. 1906.
- STRAUCH: Experimentelle Übertragung von Geschwulstzellen (Mäusekrebs und Kaninchen). Berlin. klin. Wochenschr. **31**. 1913.
- SUSTMANN (1): Leiomyoma uteri (Kuh). Tierärztl. Rundschau **1**, 277. 1917.  
 — (2): Multiple Melanombildung beim Kaninchen. Dtsch. tierärztl. Wochenschr. 1922, S. 412.
- TADENUMA und OKONOGI: Experimentelle Untersuchungen über Metastasen bei Mäusekarzinom. Zeitschr. f. Krebsforsch. **21**, 168—172. 1924.
- TANABE: Experimenteller Beitrag zur Ätiologie des Kropfes (weiße Ratten). Zieglers Beitr. z. allg. Pathol. u. pathol. Anat. **73**, 415—431. 1925.
- TAUBE: Beitrag zur Kenntnis der Schädelbasisgeschwülste in der Hypophysisgegend beim Hunde. Inaug.-Diss. Leipzig 1921.
- TESSE (1): Histologie des Sa. fusif. bei den Rindern (Spiegelzellensarkom der Leber. Sarkom des Pankreas). Veröff. d. Veterin.-pathol. Inst. in Modena **28**, 477. 1914.  
 — (2): One casi di sarcoma bilaterale primitivos dei reni di suino. Clin. veterin. 1921, S. 5.
- TETZNER: Myom des Rectums (Pferd) mit Invagination. Siehe KITT 3.
- TEUTSCHLÄNDER (1): Beiträge zur vergleichenden Onkologie, mit besonderer Berücksichtigung der Identitätsfrage. Zeitschr. f. Krebsforsch. **17**, 285. 1920.  
 — (2): Der Hornstrahlentumor der Maus. Ebenda **23**. 1924.  
 — (3): Ein neuer übertragbarer Hühnertumor. Zieglers Beitr. z. allg. Pathol. u. pathol. Anat. **69**. 1921.  
 — (4): Experimentelle Erzeugung von Cholesteatom und Kankroid im Uterus der Ratte. Zeitschr. f. Krebsforsch. **23**. 1926.  
 — (5): Über das Trichokoleom, einen beim Menschen noch unbekanntem Tumor der Maus. Verhandl. d. dtsh. pathol. Ges. **20**, 322—326. 1925.  
 — (6): Über die endgültigen Ergebnisse unserer Experimente zum Nachweis karzinogener Komponenten im Heidelberger Gaswerkteer. Zeitschr. f. Krebsforsch. **17**, III. 1920.  
 — (7): Über Epithelmetaplasie mit besonderer Berücksichtigung der Epidermisierung der Lunge. Zentralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. **30**, 433. 1919.  
 — (8): Über experimentelle Erzeugung von Cholesteatom und Kankroid des Uterus. Dtsch. med. Wochenschr. **31**. 1924.
- TEUTSCHLÄNDER und KRONENBERGER: Über Versuche mit Bacterium tumefaciens. Zeitschr. f. Krebsforsch. **23**, 177. 1926.
- TEUTSCHLÄNDER und SCHUSTER, HELENE: Der Teerkrebs der weißen Maus. Zur Histopathogenese des experimentellen Teerkrebses. Ebenda **23**, 183. 1926.
- THORBJÖRNSON: Fibrorhabdomyom teratoid. Ursprungs. Maan. f. Dyrlag. **35**, 337—338. 1923.
- THORLYRUSEN (1): Lipom in der Nasenhöhle eines 16jährigen Pferdes. Ebenda **35**, 358. 1923.  
 — (2): Zwei Fälle von Tumoren der Speiseröhre. Ebenda. Kopenhagen 1923.

- TINOZL: Beitrag zum Studium der Blutveränderungen bei Ratten mit Experimentaltumoren. *Zeitschr. f. Krebsforsch.* **22**, 540. 1925.
- TRAUTMANN (1): Drüsen mit innerer Sekretion (Inkretion). Endokrine Drüsen. Blutdrüsen. JOEST: *Spez. pathol. Anat. d. Haustiere* **3**, 1—129. 1924.
- (2): Myxom der Hypophyse beim Rinde. *Ebenda* **3**.
- (3): Nebennieren. Endokrine Drüsen. *Ebenda* **3**. 1924.
- (4): Organe mit innerer Sekretion. *Ebenda* **3**, 1—129. 1924.
- TROTTER (1): Carcin. fungos. lobat. papillare. Siehe JOEST: Verdauungsorgane in: *Spez. pathol. Anat. d. Haustiere (Magen)*. **2**, 334. 1921.
- (2): Endothelioma of the serous membranes in the ox. *Journ. of Comp. Pathol. a. Therapeut.* **26**, 236. 1913.
- (3): Leberkrebs bei Rindern. *Ebenda* **17**. 1904 und **18**. 1905.
- (4): Myom der Vagina des Rindes. Siehe FREI.
- (5): Plattenepithelkrebs der Lunge (Rind). *Journ. of Comp. Pathol. a. Therapeut.* **16**. 1903.
- TRUELSEN: Gestielte Lipome und Myxome als Darmpolypen (Fohlen). Berlin. tierärztl. Wochenschr. 1893.
- TYZZER and ORDWAY: Tumors in the commons fowl. *Journ. of Med. Research* **21**, 459. 1909.
- UBACH: Tumores de origen animales. *Rev. de la fac. de méd. vétérin.* **1**, 41. La Plata 1925.
- UEHLINGER: Rhabdomyome des Herzens. *Virchows Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol.* **258**. 1925.
- UHLENHUT und WEIDANZ: Auto-, homo- und heteroplastische Tumortransplantation. *Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt* **30**. 1909. Siehe BORST.
- UZUPIS, J. M.: Über Schleimhautwucherungen des Tragsackes der Katze und der Hündin. Inaug.-Diss. München 1928.
- VALENTA: Myxom der Neurohypophyse. *Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt* **30**. 1909. Siehe TRAUTMANN.
- VERMEULEN: Epiphysen und Epiphysentumoren bei Tieren. Berlin. tierärztl. Wochenschr. **41**, 717. 1925.
- VEROCAY (1): Multiple Geschwülste als Systemerkrankung am nervösen Apparate. *Festschr. f. H. CHIARI* 1908
- (2): Zur Kenntnis der Neurofibrome. *Zieglers Beitr. z. allg. Pathol. u. pathol. Anat.* **48**. 1910.
- VOGT (1): Fibrom der Zunge eines Jungrindes. Berlin. tierärztl. Wochenschr. **29**, 132. 1913.
- (2): Multiple Sarkomatose eines Pferdes nach einer Operation. *Ebenda* **41**, 25. 1925.
- WALDMANN: Ein Fall von allgemeiner Sarkomatose beim Hunde. *Zeitschr. f. Tiermed.* **1**, 206. 1906.
- WALLNER: Über einen Fall von transplantablem Kaninchensarkom. *Zeitschr. f. Krebsforsch.* **18**, 215. 1921.
- WASILEWSKI, v. und WÜLKER (1): Adenom des Magens der Taube („Dispharagusinfektion“). *Zeitschr. f. Krebsforsch.* **16**. 1917.
- (2): Zur Kenntnis der Dispharagusinfektion des Geflügelmagens. *Ebenda* **16**, 250. 1917.
- WEBER: Die Papillomatose beim Jungrind. Berlin. tierärztl. Wochenschr. **28**, 459. 1922.
- WED, B. H., MORSON, A. C. and RUSS, S.: One the immunity conferred upon unice by radium-irradiated mouse carcinome. *Journ. of Pathol. a. Bacteriol.* **18**, 566. 1914.
- WEISZKOPF: Karzinom der Leber und des Magens bei einer Henne. *Wochenschrift f. Tierheilk.* **26**. Jahrg. 1882.

- WENGER: Über Bau, Funktion, Differenzierung und Entdifferenzierung des Epithels im normalen anatomischen Zellgewebe, zugleich ein Beitrag zur Ätiologie und Genese des Karzinoms, unter besonderer Berücksichtigung der Keimisolierung RIBBERTS und der Anaphylaxie von HANSE-MANN in Form einer begründeten Hypothese. Schweiz. Arch. f. Tierheilk. **60**, 497. 1918.
- WERNICKE: Bösartige Geschwülste bei Hühnern. Zeitschr. f. Krebsforsch. **10**, 168.
- WIESNER: Fibrom im hinteren Teile der Maulhöhle des Pferdes. Jahresber. d. beamt. Tierärzte Preußens 1910. Teil 2.
- WILMS: Die Mischgeschwülste. Leipzig 1899.
- WINKLER (1): Die Beteiligung des Lymphgefäßsystems an der Verschleppung bösartiger Gewächse. Virchows Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol. **151**. 1898.
- (2): Die Gewächse der Nebennieren. Jena 1909.
- (3): Über Myxom des Herzens. Verhandl. d. dtsh. pathol. Ges. 1910.
- (4): Lymphgefäße in Henke-Lubarsch: Handbuch der Speciell. Patholog. Anatomie u. Histol. **2**. 1924.
- WINNER: Malignes Hämangoendotheliom der Schilddrüse. Frankfurt. Zeitschr. f. Pathol. **23**. 1920.
- WINOKUROFF: Einige seltene Geschwülste bei Tieren. Inaug.-Diss. Bonn 1908.
- WIRTH, D.: Akropachie bei Karzinomatosis bei Canis. Wien. tierärztl. Monatsschr. **10**, 302. 1923.
- WÖFLER: Adenom der Schilddrüse beim Fötus. Arch. f. klin. Chirurg. **43**. 1883.
- WOLFENBERGER: Gestieltes Rhabdomyom des Ösophagus. Zieglers Beitr. z. allg. Pathol. u. pathol. Anat. **15**. 1894.
- YAMAGIWA, KATSUSABURO, TAMOTSU, FUKUDA, YOSHITOMO, KANEKO und TOSHORO AZUMA: Experimentelle Studie über die Resistenzsteigerung gegen Karzinom. Virchows Archiv f. pathol. Anat. u. Physiol. **261**. 75. 1926.
- YAMAUCHI, MASAO (1): Studien zur Geschwulstimmunität. 4. Mitt. Versuche. Immunisierung durch Thorium. Zeitschr. f. Krebsforsch. **21**, 30—240. 1924.
- (2): Über experimentelle Epithelwucherungen, insbesondere nach Gewebsschädigungen (Kaninchenversuche). Frankfurt. Zeitschr. f. Pathol. **30**, 311—337. 1924.
- ZANINI: Karzinom des Drüsenmagens (Huhn). Clin. veterin. **30**, 1. 1907.
- ZIEGLER: Geschwülste bei wilden Säugetieren und Wildvögeln. Veterin. med. **21**, Nr. 6, S. 290—291. 1926. Ref. in ELLENBERGER-SCHÜTZ: Jahresber. d. Veterinärmed. **1**, 553. 1927.
- ZIETSMANN (1): Beitrag zur Kenntnis der Peritheliome. Zeitschr. f. Tiermed. **8**, 417—428. 1904.
- (2): Multiple Adenome im Labmagen der kleinen Wiederkäuer. Ber. üb. d. Veterinärw. in Sachsen 1908.
- ZSCHOKKE (1): Fibrom der Zunge bei einer älteren Kuh. Ebenda 1917, S. 191.
- (2): Multiples Endotheliom der Muskulatur (Rind). Ebenda 1918, S. 182.
- (3): Sarkom des Eierstocks einer Kuh. Ebenda 1918, S. 181.
- (4): Schilddrüsenkrebs beim Pferde. Schweiz. Arch. f. Tiermed. 1885, S. 117 u. 173. Einiges siehe Sekt. Tirol: E. ZSCHOCKE.
- ZWICK und ROYÈRE: Infektiöse Warzen bei Mensch und Tier. Siehe KITT **3**, **1**, 22. 1921.

## Namenverzeichnis.

*Kursiv* gesetzte Zahlen geben die Seite der ausführlichen *Literaturangabe* wieder.

- ACHILLES, H. 700, 714, 776.  
 ABTS 719, 776.  
 ACKERKNECHT 697, 719, 776.  
 ADELSTEIN 776.  
 AGASSIZ 484.  
 AGHION 715, 776.  
 ALBEGGIANI, E. 145.  
 ALBRECHT, E. 696, 708, 734.  
 ALEITA 156.  
 ALESSANDRI, P. E. 145.  
 ALEXANDROV, W. G. 122, 136, 145.  
 — O. 145.  
 ALEZAIS 776.  
 ALLEN, L. 95, 159.  
 ALM 530, 531, 533, 534, 539, 540, 542, 545, 546, 566, 586, 587, 590, 621, 624, 625, 650, 674, 685, 690.  
 ALOI, A. 145.  
 ALTENKIRCH, G. 116, 145.  
 ALTNÖDER, K. 449, 454, 667.  
 ALVERDES, K. 302, 303, 322, 328, 330, 333, 335, 354, 372, 376, 394.  
 AMBRONN, H. 172, 173, 198, 199, 202, 217.  
 AMEMIYA, J. 690.  
 AMERSBACH 776.  
 D'ANCONA, U. 435, 479, 665, 667.  
 ANDERS, J. 145, 776.  
 ANDERSEN 633.  
 ANDERSON, AL. P. 74, 115, 145, 244.  
 — K. A. 667.  
 ANDERSON, V. L. 145.  
 ANDERSSON, JOHANN 446, 538.  
 ANDRÉE 139.  
 ANDRESEN 382.  
 ANDREWS 277.  
 ANTIPA, G. 432, 434, 436, 437, 438, 474, 477, 481, 528, 665, 667.  
 ANTONI 712.  
 APSTEIN, C. 472, 667.  
 ARCHER, W. E. 569, 578, 583, 595, 596, 674.  
 ARENDS 707.  
 ARENS 539, 674.  
 ARESCHONG, F. W. C. 145.  
 ARLDT 408.  
 ARMISTEAD, J. J. 537, 544, 547, 589, 606, 611, 674.  
 ARNOLD, J. 432, 438, 482, 483, 665, 667.  
 ARSENIW, W. K. 521, 524, 633, 634, 635, 674.  
 ARTHAUD 776.  
 ARWIDSON 530, 531, 532, 533, 539.  
 ARWIDSSON, J. 674, 689.  
 ASCHERSON 145.  
 ASCHNER 716.  
 ASCHOFF 716, 719, 738, 776, 778, 780, 782.  
 ASKANAZY 736, 757, 758, 759, 762, 776.  
 ASKENASY, E. 92, 139, 145.  
 ASSMANN 145.  
 ATKINS, C. G. 500, 528, 533, 550, 573, 577, 583, 586, 588, 589, 613, 667, 674, 675.  
 AUBERT, M. 145.  
 AULER 769, 776, 777.  
 AWERINZEW, S. 471, 472, 667.  
 AYRES, H. 665.  
 AYSON, L. F. 498, 675.  
 AZUMA, TOSHORO 796.  
 BABCOCK, J. P. 503, 509, 514, 515, 609, 675.  
 BACHMANN, F. 63, 85, 86, 109, 110, 116, 135, 146.  
 BÄCHSTÄDT 776.  
 BADE 627.  
 VON BAER 260.  
 BAHRENBERG 776.  
 BAIRD, S. F. 675.  
 BAKKE, A. L. 81, 137, 146, 156.  
 BALBIN 532, 556, 595.  
 BALDNER, L. 415, 417, 420.  
 BALINSKY, B. 303, 327, 347, 348, 349, 735, 377, 394.  
 BALL 776.  
 BALLOT 147.  
 BALLS, W. L. 85, 146.  
 BANCHI, A. 292, 301, 328, 354, 394, 395.  
 BANG 700, 741, 794.  
 BARANETZKY, J. 146, 172, 173, 174, 192, 193, 194, 217.  
 BARDENHEUER 776.  
 BARFURTH, D. 578, 579, 583, 594, 600, 667, 675.  
 BARIAG 716.  
 BARIG 776.

- BARILE 776.  
 BARRET 675.  
 BARRON 231.  
 BARTH, A. 715, 776.  
 BARTHÉLEMY, A. 146.  
 BARTON, J. K. 578, 579, 583, 675.  
 BARWICK 776.  
 BASEL 777.  
 BASHFORD 693, 730.  
 BATESON, W. 371, 395.  
 BAYER, W. 777.  
 BAYERSDÖRFFER, K. 639, 689.  
 BAUER 771, 772.  
 BAZENOW, A. 667.  
 BEAN, T. H. 412, 518, 573, 662, 675.  
 BEARD 413.  
 BEATTI 704, 777.  
 BECK 696, 724, 733, 735, 777.  
 BEHLA 777.  
 BEITZKE 725, 777.  
 BĚLAŇ, K. 25, 26.  
 BELL 242.  
 BELON 270.  
 BENDER, O. 367, 395.  
 BENECKE, B. 415, 417, 418, 419, 420, 422, 423, 624, 642, 651, 661, 675, 689.  
 VAN BENEDEN 275.  
 BENNECKE 146.  
 BENNETT 265.  
 BERBLINGER 716, 777.  
 BERG, L. S. 418, 477, 478, 661, 665, 675.  
 BERGE, E. 777.  
 BERGEL, A. 306, 395.  
 BERGEN, J. Y. 146.  
 BERGNINZ 719.  
 BERGMANN 507, 518, 699, 777.  
 BERGSTRAND 697.  
 BERNBECK, O. 50, 97, 101, 146.  
 BERNDT 777.  
 BERNHARD, F. 388, 395.  
 BERTOLINI 711.  
 BERTRAM 578.  
 BESANA, G. 667.  
 BESSEY, C. F. 146.  
 BETKIN 777.  
 BEUTNER 23, 26.  
 BIANCHI 701, 777.  
 BIEDERMANN 730.  
 BIELER, G. A. 530, 532, 540, 580, 581, 590, 611, 675.  
 BIERICH 742.  
 BIERMANN, G. 777.  
 BIÉTRIX 479.  
 BIRTWISTLE, W. 667.  
 BISCEGLIE 761, 762, 764, 777.  
 BISSELT 777.  
 BITTMANN 746, 777.  
 BJERKAN, P. 459, 667.  
 BJERKANDER 33, 146.  
 BJERKE 575.  
 BLACKMAN, F. F. 74, 89, 90, 146.  
 — V. H. 146.  
 BLAIR 777.  
 BLASIVS, J. H. 259, 260, 287.  
 BLAZEJOWSKY, J. 558, 676.  
 BLOCH 418, 448.  
 BLUMENBACH 446.  
 BLUMENTHAL 747, 769, 777.  
 LORD BLYTHSWOOD 586.  
 BOBILIOFF, W. 146, 147.  
 BODON 777.  
 BOEK, A. 457, 667.  
 BOEKE, J. 667.  
 BÖHM 92.  
 BOLL 707.  
 BOLLINGER 736.  
 BOLTZMANN, L. 147.  
 BONEKESSEL, H. 777.  
 BONNET, CH. 147.  
 BORLEY, J. O. 667.  
 V. DER BORNE 574.  
 BORODIN, N. 434, 435, 482, 484, 665, 667.  
 BOROWSKY 777.  
 BORST 693, 694, 697, 698, 699, 703, 709, 712, 713, 720, 721, 728, 735, 737, 742, 743, 747, 748, 749, 751, 754, 755, 757, 758, 762, 765, 766, 768, 770, 777, 778.  
 BORZA 743, 778.  
 BORZI, A. 147.  
 BOSE, J. C. 147.  
 BOSTROEM 778.  
 BOTHELO 782.  
 BOTTER 778.  
 BOUCEK 727, 778.  
 BOUDET 776.  
 BOULENGER, G. A. 445, 656, 661, 665, 675.  
 BOUNHIOL 667.  
 BOUSSINGAULT, J. 147.  
 BOVERI 742.  
 BOWMAN, A. 459, 668.  
 BOYD, F. D. 676.  
 BRACK 726.  
 BRAILSFORD 771.  
 BRANDT 778.  
 — W. 301, 322, 325, 326, 327, 328, 334, 337, 338, 342, 353, 354, 355, 357, 369, 371, 381, 395.  
 BRASCHNIKOW 520, 527.  
 BRASS, EMIL 283, 285, 286, 287.  
 BRAUNHOLZ, K. III, 147.  
 BRAUS, HERMANN 292, 293, 301, 302, 304, 308, 328, 349, 353, 354, 355, 358, 359, 360, 361, 362, 363, 366, 367, 382, 386, 387, 395, 396.  
 BREHM, ALFRED 222, 224, 225, 231, 242, 261, 262, 263, 266, 271, 274, 282, 283, 285, 287, 288, 441, 581, 645.  
 BREMEKAMP, C. E. B. 173, 197, 217.  
 BRENNER, W. 147.  
 BRESLAUER 778.  
 BRIE 696.  
 BRIEG 715, 719, 778.  
 BRIESE 778.  
 BRIGGS, L. J. 74, 130, 147.  
 BROCCHI, P. 676.  
 BROCH, H. 451, 668.  
 BROHMER 260, 287.  
 BROOK, G. 668.  
 BROOKE 715, 778.

- BROWN, A. 530, 578, 579, 676.  
 — H. T. 9, II, 41, 48, 49, 52, 55, 56, 57, 58, 63, 64, 65, 71, 72, 83, 88, 89, 93, 97, 125, 147, 271, 272, 275, 279, 283.  
 — M. A. 147.  
 — W. H. 156.  
 BRÜCKMÜLLER 700, 778.  
 BRÜHL, L. 676.  
 BUCHHOLZ 696.  
 BUCKLAND 578.  
 BUDGETT, J. S. 441, 443, 665.  
 DE BUEN, F. 475, 476, 668.  
 BUHSE 560.  
 BUJOU 415, 661.  
 BUKVIĆ, J. 147.  
 BULLOCK 766, 778.  
 BUND, W. J. 530, 538, 569, 676.  
 BUNGELER, W. 755, 759, 781.  
 BUREAU 551, 590.  
 BURESCH, R. 632, 676.  
 BURGER 41, 43, 759.  
 BURGERSTEIN, A. 30, 31, 72, 82, 93, 112, 113, 116, 117, 120, 121, 123, 132, 133, 136, 147.  
 BÜRKI 778.  
 BURNETT 771.  
 BURNS, G. P. 147.  
 BURROUGHS, J. 662.  
 BURT 530.  
 BUSCALIONI, L. 82, 147.  
 BUSCHKE 748, 768, 778.  
 BUSSE 23, 26.  
 BUYS 147.  
 BYRNES, ESTHER F. 304, 356, 357, 358, 396.  
 CAESALPIN 167.  
 CALDERWOOD, W. L. 499, 529, 530, 531, 532, 536, 537, 538, 539, 543, 544, 545, 553, 568, 578, 579, 581, 582, 583, 584, 585, 586, 601, 602, 606, 607, 608, 611, 668, 676, 677.  
 CALMETTE 761.  
 DE CANDOLLE, A. P. 148.  
 CANNON, W. A. 76, 114, 148.  
 VAN CAPELLE 778.  
 CAREY 388.  
 CARNAT 778.  
 CARPANO 778.  
 CARRELL 762, 765, 770, 778, 779.  
 CARRUTHER, J. N. 668.  
 CASPARO 779.  
 CASPER 693, 696, 700, 779.  
 CASTREN 763.  
 CATALANO, G. 148.  
 CAVARA, F. 148.  
 CENTANNI 761, 762.  
 CESARI 724, 789.  
 CHAMBERLAIN, CH. J. 13, 26.  
 — F. M. 496, 498, 501, 503, 506, 509, 511, 512, 514, 516, 517, 522, 526, 527, 605, 608, 627, 629, 633, 677.  
 CHAMBERS 18, 22, 23, 26.  
 CHAVANNES, A. 677.  
 CHENOT 779.  
 CHEVEY 609, 677.  
 CHIARI 726.  
 CHIDESTER, F. E. 483, 606, 608, 677.  
 CHILD 335, 394.  
 CHODAT, R. 5, 23, 26.  
 CHRISTELLER 779.  
 CHRISTIAN 715.  
 CICERO 167.  
 CINOTTI 716, 720.  
 CLAPP 127, 148.  
 CLAUS, H. 779.  
 CLELAND 779.  
 CLEMENTS, F. E. 88, 148.  
 CLEVE, P. T. 490, 668.  
 CLIGNY, A. 456, 457, 614, 622, 623, 668, 677.  
 COBB, J. N. 497, 501, 677.  
 COCKERELL, F. D. A. 627.  
 CODAURA, L. 779.  
 COHNHEIM 757, 772.  
 COHRS 737, 779.  
 COLE 412, 421, 665.  
 COLELLA 706, 779.  
 COLLET, R. 244, 245, 246, 248, 251, 252, 283, 287, 642, 668.  
 COLTON, H. S. 396.  
 COMES, O. 148.  
 CONARD, A. G. 26.  
 CONKLIN 335.  
 CONTRONEI, G. 418, 419, 662.  
 COPE 652.  
 COPELAND, E. 74, 82, 148.  
 CORBETT 74.  
 CORI, C. F. 774.  
 — G. T. 774.  
 CORNELIUS, CARL 219, 254, 265, 266, 287, 574.  
 COSTE, J. 531, 550, 677.  
 COVAN, D. 668.  
 COVENTRY, A. S. 417, 419, 420, 421, 422, 423, 662.  
 COUCH, R. Q. 668.  
 COVILLE, F. V. 148.  
 CREASER, C. W. 413, 418, 654, 662, 690.  
 CREMONA 779.  
 CSOKOR 714.  
 CSÖSZ 779.  
 CUERIE, A. 772.  
 CUMMING 231.  
 CUMMINS 422.  
 CUNNINGHAM, J. T. 412, 449, 475, 662, 668, 677, 690.  
 CURTI 766.  
 CURTIS, C. 148.  
 CUVIER 446.  
 CZECH, C. 140, 148.  
 DACHYOWSKI, A. 148.  
 DAHL, K. 465, 530, 531, 533, 536, 537, 538, 539, 541, 544, 545.

- 549, 586, 590, 591,  
593, 611, 614, 618,  
621, 622, 623, 624,  
625, 626, 627, 668,  
677.  
DAILLE 779.  
DALTON 31, 95, 96.  
DAMAS, D. 668.  
DANILEWSKY 471, 567,  
678.  
DANNEVIG, A. 535, 544,  
566, 587, 590, 623,  
625, 626, 678.  
LE DANOIS, E. 490, 668.  
DANTAN, L. 475, 668.  
DARWIN, CHARLES 166,  
169, 170, 175, 176,  
206, 207, 215, 217.  
— F. 80, 82, 84, 85, 88,  
148.  
DASTURR, R. St. 149.  
DAUVART, A. 382, 396.  
DAY, T. L. 455, 538,  
539, 678.  
DEAN, B. 408, 412, 413,  
417, 421, 422, 430,  
434, 435, 439, 662,  
665.  
DEELMANN 741, 752,  
753, 779.  
DÉHERAIN, P. 149.  
DEINER 779.  
DELÉ, E. M. 149.  
DELILE 84, 158.  
DELSMAN, H. C. 669.  
DENDY, A. 424, 662.  
DENGLER, A. 84, 87,  
149.  
DERBY 420.  
DERJAVINE, A. N. 436,  
483, 665, 669.  
DETTO, C. 96, 149.  
DETWILER, S. R. 297,  
301, 303, 304, 307,  
322, 334, 335, 342,  
349, 350, 351, 357,  
369, 380, 381, 385,  
396, 397.  
DEVISÉ, R. 23, 26.  
DIELS, L. 122, 149.  
DIETRICH 87, 88, 124.  
DIHLMANN 704, 705.  
DIRCH, A. 769.  
DIXON, B. 558, 578, 678,  
683.  
— H. H. 63, 92, 96, 97,  
149.  
DÖDERLEIN 749, 750,  
754, 755, 768, 779.  
DODGE, R. J. 241.  
DOFLEIN, FRANZ 220,  
287, 412, 413, 662.  
DOLL, T. 149.  
DONALDSON 767.  
DOOSE, W. 417, 554,  
678.  
DORNES 725, 779.  
DOUVILLE 776.  
DOYLER 782.  
DRAHN, F. 397.  
DRIESCH, H. 335, 340,  
365, 379, 397.  
DUGE 459, 669.  
DUHAMEL DU MONCEAU  
33, 149.  
DUNKAN, W. 772.  
DUNLOP, J. C. 569, 583,  
599, 678, 686.  
DUNN, H. D. 678.  
DUPLAKOW, S. 666.  
DÜRK 716.  
DÜRKEN, B. 301, 304,  
382, 384, 394, 397,  
398.  
DUTROCHET, H. 84, 149,  
166, 169, 175.  
— M. 149, 217.  
DUVAL 121.  
DYBOWSKI 636.  
EBER 706, 771, 779.  
EBERHARDT, PH. 149.  
EBERLEIN 729.  
EBERT, O. 79, 149.  
ECKERSON, S. H. 125,  
127, 149.  
EDER, C. 92, 127, 150.  
EGGELING 709.  
EGLIT, P. J. 689.  
EHRENBAUM, E. 410,  
456, 458, 472, 473,  
479, 487, 649, 650,  
651, 665, 666, 669,  
678, 691.  
EHRENPREIS 696, 779.  
EHRENREICH 779.  
EHRHARD, S. 410.  
EHRlich 693, 756.  
EHRMANN 287.  
EICHELBAUM, E. 456,  
530, 669, 678.  
v. EISLER 779.  
EKMAN, G. 244, 246,  
247, 306, 307, 328,  
398, 490, 642, 668.  
— S. 678, 685.  
EKSTEIN 554.  
ELLERMANN 779.  
ELLIOTT 285.  
ELLIS 537.  
ELSNER 719.  
ENGEL 775, 779.  
ENGELHARDT, R. 424,  
428, 430, 665.  
ERCOLANI 779.  
ERDMANN 771, 773, 779,  
780.  
ERMANN, C. 122, 150.  
ERNESTI 719, 725, 728.  
ERNST 780.  
VAN ERP 752, 754.  
ERRARA, L. 150.  
ESCHRICHT, DANIEL Fr.  
264, 266, 271, 272,  
275, 278, 287.  
ESCOMBE, F. 36, 41, 48,  
49, 52, 55, 56, 57,  
58, 63, 65, 72, 83,  
88, 89, 93, 97, 125,  
147.  
ESDAILE, P. C. 532, 533,  
551, 570, 588, 590,  
601, 678.  
v. ESTORFF 233.  
ETZOLD 780.  
EVERMANN, B. W. 420,  
429, 497, 501, 503,  
507, 510, 511, 513,  
514, 515, 518, 523,  
524, 627, 629, 678,  
682, 689.  
EVERSBUSCH, E. 410.  
EWALD, O. 719, 732,  
780.  
EWART, J. C. 669.  
FABER, F. C. 150.  
FABRICIUS 655.  
FADGEAU 780.  
FAGE, L. 487, 504, 538,  
669, 678.



- VON FALGOWSKI 780.  
 FALK-DESSSEN 274.  
 FALKENBERG, H. 380, 403.  
 FARNER 780.  
 FATIO, V. 421, 552, 636, 643, 678.  
 FATON 678.  
 FEDDERSEN, M. 679.  
 FEHLMANN, W. 552, 589, 611, 614, 679.  
 FELCHNER 780.  
 FELDKAMP, W. 780.  
 FELFMANN 780.  
 FELL, H. B. 366, 398, 403.  
 FERGUSON, A. 43, 53, 55, 162.  
 FERRY, L. 417, 419, 420, 422, 662.  
 FIBIGER 728, 748, 756, 766, 767, 768, 780.  
 FIEDLER, J. 611, 679.  
 FIELD, H. H. 356, 398.  
 FILATOW, D. 303, 307, 327, 347, 348, 398, 666.  
 FINIK 780.  
 FISCHER, A. 23, 26.  
 — ADOLF 227, 228, 229, 232, 233, 288.  
 — ALBERT 754, 760, 762, 765, 773, 779, 780.  
 — E. 398.  
 — OLGA 780.  
 FISCHER-WASELS, B.  
 698, 746, 749, 750, 751, 752, 753, 754, 755, 759, 760, 762, 766, 767, 779, 780, 781.  
 FITTING, H. 150, 176, 206, 207, 209, 217.  
 FLECHNER 735.  
 FLEISCHER, E. 119, 150.  
 FLEISCHMANN, W. 150.  
 FLEMMING 9.  
 FLEXNER 773, 774, 775.  
 FLORSCHÜTZ 716, 781.  
 FÖLGER, A. F. 781.  
 FOLKE 781.  
 FORBES, S. A. 431, 646, 666.  
 FOREMANN 781.  
 FRANCIS, F. 679.  
 FRANCO 729, 781.  
 FRANGENHEIM 714.  
 FRANK, A. 716, 719.  
 — RICHARD 530.  
 FRANKE 715, 737.  
 FRANKLIN, JOHN 254.  
 FRANSEAU 74.  
 FRANZ, V. 438, 441, 669.  
 FRASER 578, 679.  
 FREEMAN, G. F. 76, 77, 79, 82, 150.  
 FREESE 696, 720, 781.  
 FREI, H. 696, 706, 716, 730.  
 — W. 695, 696, 697, 781.  
 FREIDENFELT 613.  
 FREUNDLICH 781.  
 FREY 144.  
 FRIES, B. F. 679.  
 FRIIS 716, 781.  
 FRITSCH, A. 529, 530, 531, 532, 533, 536, 540, 556, 557, 578, 580, 581, 583, 590, 593, 594, 679.  
 — E. 727.  
 FRÖHNER 698, 699, 700, 719, 729, 781.  
 FRYN, SVEND 275.  
 FUCHS 696, 781.  
 FUJINAMI 759, 763, 781.  
 FULTON, T. W. 456, 462, 472, 669.  
 FUKUDA 796.  
 GAGE, F. H. 415, 417, 421, 662.  
 GAIDUKOV, N. 8, 9, 26.  
 GALLENKAMP, W. 41, 43, 44, 150.  
 GALLI 696, 781.  
 GANONG, W. F. 74, 150.  
 GARREAU 117, 127, 150.  
 GASCHOTT, O. 579, 687.  
 DE GASPARI, 781.  
 GATES, F. C. 130, 150.  
 GAY 150.  
 GAYLORD 732, 756.  
 GEBHARDT 386.  
 GEGENBAUR 386.  
 GEIGER, R. 101, 104, 150.  
 GEINITZ, B. 307, 327, 403.  
 GEMILLI, F. A. 301, 328, 354, 398.  
 GENEAU DE LA MARTIÈRE, L. 150.  
 GERGELY 781.  
 GERMAIN 723, 789.  
 GHON 782.  
 GIARD, A. 469, 669.  
 GIBELLINI 782.  
 GIDDINGS, L. A. 137, 150.  
 GIEGRICHIN 740.  
 v. GIERKE 782.  
 GIESLER 605.  
 GILBERT, C. H. 444, 496, 499, 503, 507, 515, 517, 520, 522, 527, 610, 612, 635, 654, 656, 679, 682.  
 GILG, E. 150.  
 GILLESPIE, A. L. 578, 579, 583, 679.  
 GILPIN 448.  
 GILSON 409.  
 GILTAY, E. 150.  
 GIRAUDEL 772.  
 GISLER, N. 679.  
 v. GLEICHEN, FRIED. WILH. Freiherr 123.  
 GLITSCH, CONSTANTIN 235, 236, 288.  
 GLOEDE 420, 662.  
 GLOGER 259.  
 GLOMBICK 712, 782.  
 GLÜCK 704, 782.  
 GMELIN 712.  
 v. GOEBEL, K. 109, 120, 139, 151.  
 GOEBELER, E. 151.  
 GOELDI, E. A. 666.  
 GÖHRE 715.  
 GOLDSBOROUGH, E. 420, 507, 511, 515, 518, 523, 524, 627, 678.  
 GOLDSMITH, W. G. 88, 148.  
 GOLOWATSCHOW, A. 432, 666.  
 GOLZEN 719, 782.  
 GOODE, G. B. 412, 416, 485, 574, 662, 669, 679.

- GÖRIG 736.  
 GOURRET, P. 475, 669.  
 GRACE, L. 148.  
 GRACIANOFF, V. 408, 679.  
 GRADMANN, H. 49, 58, 87, 99, 132, 151, 166, 174, 175, 181, 184, 186, 190, 193, 195, 196, 217, 218.  
 GRAFE 72.  
 GRAIG 782.  
 GRÄPER, LUDWIG 294, 303, 308, 309, 322, 328, 329, 330, 331, 332, 333, 334, 340, 341, 342, 347, 354, 368, 369, 372, 373, 376, 377, 378, 379, 386, 398.  
 GRATIA 712, 782.  
 GRAWITZ 733.  
 GREBÓ, NATALIJA 401.  
 GREENE, C. W. 499, 500, 504, 516, 574, 594, 599, 600, 601, 630, 679.  
 GREER, U. S. 485, 669.  
 GREIG, E. D. W. 599, 680.  
 GRIESEBACH 114, 151.  
 V. GRIMM, O. 432, 666, 669, 680.  
 GROSSMANN 151.  
 GROTE 419.  
 GRÜTTNER 782.  
 GRÜTZ 782.  
 GUDERNATSCH 388.  
 GUERRINI 714, 761, 782.  
 GUETTARD, J. STEPH. 76, 151.  
 GUITEL 683.  
 GULDBERG, GUSTAV 271, 275, 276, 278, 288.  
 GULLAND, G. 578, 579, 583, 680.  
 GULLIVER, G. 421, 663.  
 GUNNAR 415.  
 GÜNTHER 432.  
 GÜNZ, M. 151.  
 GUPPENBERGER, L. 151.  
 GURLEY 602, 608, 611.  
 GURLT 701, 782.  
 GURWITSCH, A. 306, 349, 398.  
 V. GUTTENBERG, H. 151.  
 GUÝENOT, E. 307, 349, 398.  
 GYE 761.  
 HAACKE 263.  
 HABERLANDT, F. 117, 119, 130, 136, 151. — G. 151, 176, 209, 217.  
 HAEMPEL, O. 288, 680.  
 HAERTLE 782.  
 HAHN, C. 704, 705, 782. — WALTER L. 263.  
 HALASS 724.  
 HALES, STEFAN 33, 76, 151.  
 HALLISCH 782.  
 HAMBURGER, V. 301, 381, 382, 384, 385, 386, 387, 388, 390, 394, 399.  
 HAMILTON, G. E. H. 675.  
 HAMMER 726, 782.  
 HAMORAK, N. 74, 75, 151.  
 HANAU 714.  
 HÄNDEL 770, 771, 782.  
 HANDOM 776.  
 HANDSCHUH 716.  
 HANN 51, 151.  
 HANSEN, A. 151, 152.  
 V. HANSEMANN 736, 742, 768, 782.  
 HÄPKE, L. 554, 680.  
 HARDELAND 231.  
 HARDY, A. E. G. 680.  
 HARE 782.  
 HARMS 715, 782.  
 HARRINGTON, M. R. 441, 666.  
 HARRISON, R. G. 293, 294, 295, 296, 297, 298, 299, 301, 302, 303, 304, 305, 306, 307, 308, 311, 312, 313, 314, 315, 317, 318, 319, 320, 321, 322, 324, 325, 327, 328, 329, 330, 332, 333, 334, 335, 336, 337, 338, 339, 340, 341, 342, 344, 351, 352, 353, 354, 357, 368, 371, 372, 373, 374, 375, 376, 377, 382, 385, 386, 390, 391, 393, 399.  
 HART MERRIAM, C. 262, 263.  
 HARTIG, TH. 152.  
 HARTING, P. 680.  
 HARTL, R. 693, 782.  
 HARTMANN, O. 6, 9, 12, 26, 782.  
 HARTOG 782.  
 HARVIE 680.  
 HATTA, S. 418, 421, 422, 663.  
 HAURI, H. 121, 152.  
 HECK, LUDWIG 244, 245, 248, 249, 252, 271, 272, 279, 287, 288.  
 HEDIN 726.  
 HEDINGER 782.  
 HEDWIG, J. 123, 152.  
 HEFFORD, A. E. 472, 475, 669.  
 HEIDENHAIN 734. — M. 379, 399.  
 HEIDERICH, H. 472, 474, 669, 782.  
 HEILBRONN, A. 121, 152. — O. 152.  
 HEINCKE, F. 446, 448, 449, 450, 451, 457, 458, 459, 468, 469, 470, 471, 490, 602, 611, 641, 669, 672, 684.  
 HEINEMANN, B. 669.  
 HEINEN 670.  
 HEITZ, F. A. 578, 579, 583, 680.  
 HELD, H. 668.  
 HELFF, O. N. 301, 399.  
 HELLRIEGEL, H. 97, 152.  
 HENDRICKS, H. V. 217.  
 HENKE 782.  
 HENKELS 782.  
 HENKING, H. 456, 533, 542, 557, 558, 586, 669, 670, 680.  
 HENNICHS 782.  
 HENSCHEN, F. 706, 712, 716, 719, 722, 724, 725, 781, 783, 785.

- HENSELE 107.  
 HENSEN, V. 450, 457, 472, 670, 688.  
 HENNEGUY, L. 551, 680.  
 HERBST 335, 386, 772.  
 HERBSTER, K. 680.  
 HERTWIG, GÜNTHER  
 301, 307, 345, 347, 399, 400.  
 HERXHEIMER 714, 726.  
 HESSE, R. 288, 783.  
 HESSELMANN, H. 152.  
 HESSLE, CHR. 542, 670, 680.  
 HEUGLIN, TH. 244, 262, 288.  
 v. HEUGLINS 442, 443.  
 HEUSER, W. 136, 152.  
 HEYNEMANN, B. 650, 691.  
 HIERONYMI 704, 707, 710, 722, 723, 725, 730, 783.  
 HILDEBRAND 152.  
 HILLAS, B. 680.  
 HILZHEIMER, MAX 219, 220, 287, 288.  
 HIND, H. J. 680.  
 HINTON, MARTIN A. C. 246, 288.  
 v. HIPPEL, 737.  
 HIRSCHBERG 777.  
 HIRSCHFELD 769.  
 HIRZEL, G. 150.  
 HIS 594, 600.  
 HJORT, J. 276, 445, 462, 463, 464, 465, 467, 490, 668, 670.  
 HOBMAIER 783.  
 HOCH 783.  
 HOCK 717, 783.  
 HODGSON, W. C. 449, 468, 670.  
 HOEK, P. P. C. 475, 477, 479, 480, 487, 530, 531, 532, 533, 535, 536, 537, 538, 539, 540, 575, 576, 578, 580, 583, 586, 594, 595, 596, 601, 624, 626, 650, 670, 680, 681, 688.  
 HOFER 419, 421, 456.  
 VAN'T HOFF 529.  
 HOFFMANN, C. K. 488, 670.  
 HOFMEISTER 152.  
 HÖGESTRÖM 248.  
 v. HÖHNEL 73, 88, 133, 134, 152.  
 HOHNFELDT, R. 152.  
 HOLBÖLL 267, 268, 277.  
 HOLLAND, T. 548, 681.  
 HÖLLER 783.  
 HOLMBERG, H. J. 681.  
 HOLT 456, 569, 670.  
 HOLTERMANN, K. 152.  
 HOLTMANN 783.  
 HOLZMAYER, H. 435, 666.  
 VAN DEN HONERT, T. H. 63, 152.  
 HOOPER, F. P. 147.  
 HOPPING 156.  
 HORNADAY, WILLIAM T. 240, 241, 288.  
 HORNE 783.  
 HORNELL 478, 670.  
 HORSFALL 681.  
 HORST 716, 783.  
 HOWELL, ARTHUR H. 262.  
 HOWES, F. 82, 152.  
 HRUSKA 783.  
 HUBBS, C. L. 413, 418, 422, 451, 472, 627, 662, 663, 670.  
 HUBER, B. 58, 61, 66, 74, 137, 152, 153.  
 HUDSON 783.  
 HUEBNER 717, 783.  
 HUGG, J. 530.  
 HUGUENIN 783.  
 HUITFELDT-KAAS 614, 615, 617, 633, 642, 650, 681, 689, 691.  
 HUNTERMANN 715, 783.  
 HUSSAKOFF, L. 417, 420, 421, 663.  
 HUTTON, J. A. 533, 570, 586, 588, 590, 681.  
 HUXLEY, J. S. 364, 387, 401.  
 ILJIM, W. S. 85, 153.  
 ILLING 783.  
 INAMOTO 759, 781.  
 ISHIKAWA 740.  
 IWANOFF, L. A. 153.  
 JÄSKELÄMEN, V. 650, 681.  
 JABLONS 783.  
 JACCARD, P. 94, 153.  
 JACKSON 711.  
 JAFFÉ 783.  
 JÄGER 731.  
 — G. 153.  
 JÄKEL, J. A. 260, 288.  
 JAKOB 783.  
 JANSON 701, 784.  
 JARMAI 784.  
 JÄRVI, T. H. 641, 642, 689.  
 JEANNE 784.  
 JEFFREYS, H. 41, 43, 153.  
 JELINEK 153.  
 JELLINEK 784.  
 JENKINS, J. T. 446, 462, 670.  
 JENKINSON, J. W. 681.  
 JENSEN 769, 770, 774.  
 — AD. G. 271, 272, 273, 274, 275, 278, 284, 288.  
 — A. S. 412, 663.  
 JESIONEK 738.  
 JESPERSEN, P. 670.  
 JOANNOVICS 784.  
 JOBLING 773, 774, 775.  
 JOEST 693, 696, 700, 701, 703, 704, 706, 710, 711, 712, 714, 715, 716, 717, 719, 720, 724, 725, 726, 727, 728, 730, 732, 737, 739, 740, 776, 783, 784, 785.  
 JOFFE 726.  
 JOHANSEN, A. C. 449, 451, 454, 458, 459, 465, 467, 468, 469, 491, 533, 536, 558, 576, 588, 671, 681.  
 JOHANNIMLOH 715.  
 JOHNE 719, 785.  
 JOHNSON, ALICE 400.  
 JOHNSTON, W. 586, 589, 593, 602, 681.  
 JOHOW, F. 153.  
 JOLY DE SAILLY 551, 681.  
 JONAS, H. C. 681.

- DE JONG 785.  
 JÖNK, M. 784.  
 JORDAN 299, 400.  
 JORDAN, D. S. 408, 409,  
   416, 427, 429, 440,  
   506, 512, 515, 520,  
   609, 611, 627, 633,  
   654, 655, 656, 681,  
   682, 689.  
 JÖRENSEN 275.  
 JORES, L. 388.  
 JOST, L. 146, 194, 195, 217.  
 JOUVE 121.  
 JUDAY, C. 682.  
 JUMELLE, H. 153.  
 JUNG 760.  
 JÜRGENS, W. 423, 663.  
 JUST, L. 153.  
  
 KAEHNSCHE, C. C. 415,  
   663.  
 KAGAN 772, 785.  
 KAMERLING, Z. 82, 87,  
   153.  
 KAMMERER, P. 423, 663.  
 KAMMURA 707.  
 KANEKO 796.  
 KARLING, J. S. 3, 5, 6,  
   8, 10, 13, 16, 26.  
 KARSTEN, G. 153.  
 KASSOWITZ 388.  
 KATAGOSCHTSCHEW 785,  
   701.  
 KATO 763.  
 KATSUSABURO 796.  
 KAUFMANN 695, 696,  
   699, 701, 702, 703,  
   704, 705, 707, 708,  
   709, 710, 712, 716,  
   719, 720, 723, 726,  
   735, 737, 738, 739,  
   785.  
 KAUPP 785.  
 KAUSCH 709, 785.  
 V. KAWAIRSKY, F. F.  
   420, 663, 682.  
 KECK, L. 386, 400.  
 KEEBLE, F. W. 153.  
 KEENER, A. E. A. 153.  
 KEGEL 785.  
 KEIL, W. M. 531, 533,  
   537, 682.  
 KELLER 785.  
 — R. 153.  
  
 KELLING 785.  
 KENDALL, W. C. 627,  
   632, 654, 682, 691.  
 KERNER VON MARILAUN  
   114, 153.  
 KERR, J. G. 666.  
 KETTNER 785.  
 KINK 698, 785.  
 KINMAN 785.  
 KIOK 651, 682, 691.  
 KISSELEWITSCH, K. A.  
   528, 671.  
 KITAHARA 633, 682.  
 KITT 695, 696, 697, 699,  
   700, 701, 702, 703,  
   704, 705, 708, 709,  
   710, 711, 713, 714,  
   715, 716, 718, 720,  
   721, 722, 724, 725,  
   727, 728, 729, 732,  
   733, 737, 738, 739,  
   780, 785, 789.  
 KLAWITTER 724, 786,  
   792.  
 KLEBAHN, H. 153.  
 KLEBS, G. 5, 9, 26, 139,  
   153.  
 KLINGER 771, 780.  
 KLOCK 559.  
 KLUGE 786.  
 KNIGHT, R. C. 33, 85,  
   89, 90, 123, 146, 154.  
 — TH. A. 154, 166,  
   167, 175, 217.  
 KNIPOWITSCH, N. 482,  
   483, 671.  
 KNOBLAUCH, E. 154.  
 KNOCH 434, 666.  
 KNOP, W. 92, 154.  
 KNOX, W. 578, 682.  
 KOBELT, W. 220, 259,  
   262, 288.  
 KOCH 261, 693, 728, 786.  
 KODRES 560.  
 KOEHLER 682.  
 KOFOID 431.  
 KOHL, F. G. 139, 154,  
   172, 204, 217.  
 KOLBOW, H. 301, 341,  
   345, 346, 347, 373,  
   377, 400.  
 KOLENATIS 259.  
 KOLKWITZ, R. 172, 191,  
   217.  
  
 KOMOCKI 786.  
 KOMURO 786.  
 KOPFMÜLLER, A. 689.  
 KOPSCH 786.  
 KORSCHULT, E. 386, 400.  
 KOTTE 776.  
 KOWALEWSKY, A. O.  
   432, 666.  
 KRAMELL 786.  
 KRAMP, P. L. 472, 671.  
 KRASCHENINNIKOW 494.  
 KRATZMANN, E. 154.  
 KRAUS, GREGOR 101,  
   114, 154.  
 V. KRAUSS, F. 682.  
 KREFFT 442.  
 KREIBICH 786.  
 KREMENTZ 224, 288.  
 KRETSCHMAR, EDUARD  
   231.  
 KRIEGBAUM 729, 779.  
 KRINNER, A. 638, 689.  
 KRÖBER, E. 79, 154.  
 KROMPECHER 746, 786.  
 KRONENBERGER 770,  
   794.  
 KROTKINA, N. 746, 747,  
   786.  
 KRÖYER 415.  
 KRUITZKY 154.  
 KRUMBEIN 786.  
 KUHN, E. 7, 13, 15, 26.  
 KÜKENTHAL, WILLY  
   271, 272, 288.  
 KUKLA 786.  
 KULMATYCKI, W. J.  
   558, 645, 676, 682,  
   689.  
 KÜNNEMANN 729, 786.  
 KÜNSTLER, J. 539, 550,  
   551, 590, 682.  
 KUNTZE, O. 154.  
 KUNZE 719, 786.  
 KURTZWEG 724, 786.  
 KÜST 730.  
 KUTSCHIN, J. 650, 691.  
 KUTSERA 786.  
 KYLE 470.  
  
 LACÉPÈDE 446.  
 LAIDLAW, C. G. 85, 154.  
 LAMMERS 786.  
 LANCASTER, R. E. 666.

- LANDMARK, A. 543, 566,  
     582, 589, 612, 623,  
     682.  
 LANDSTEINER 762.  
 LANG 724.  
 LANGE 786, 791.  
 LANGENBECK 696, 786.  
 LANGER 748, 768, 778.  
 LANGERHANS 724.  
 LANGHANS 726.  
 LANGNECKER 382.  
 LANTZ, E. David 237,  
     288.  
 LARMOR, J. 154.  
 LASNITZKI 773, 774, 775,  
     786.  
 LASPEYERS 154.  
 LATASTE, F. 400.  
 LATKIN, V. N. 682.  
 LAUCHE 706, 712, 786.  
 LAUMAN, C. 682.  
 LAUTERBORN, R. 417,  
     418, 419, 420, 421,  
     422, 529, 663.  
 LEA, E. 465, 466, 670,  
     671.  
 LEACH, G. C. 627, 682.  
 LEAVITT, R. 154.  
 LEBEDINCEV, E. 139,  
     154.  
 LEBEDINSKY, N. G. 382,  
     400.  
 LEBENDER 715.  
 LEBLADER 786.  
 LECHE 244, 251, 288.  
 LECLERC, A. 154.  
 LEGENDRE 608, 682.  
 LEGER 423.  
 LEHMANN, M. 707, 787.  
 LEICK, E. 81, 82, 85,  
     123, 133, 154, 155.  
 LEISERING 704, 787.  
 LEIST, K. 155.  
 LEITGEB, H. 155.  
 LÉON, J. 169, 217.  
 LEONHARDT, E. E. 421,  
     529, 531, 535, 544,  
     557, 611, 663, 682.  
 LEPESCHKIN, W. 2, 3, 6,  
     8, 9, 11, 12, 26.  
 LESAGE, P. 155.  
 LEVAILLANT 231.  
 LEVANDER, K. M. 472,  
     641, 650, 673.  
 LEWAKOFFKI, N. 155.  
 LEWIN 745, 769, 787.  
 LEWIS, J. C. 787.  
 — W. H. 356, 357, 400.  
 LEWITSKY, G. A. 8, 27.  
 LIEGOIS 787.  
 LILLIE, F. R. 335, 364,  
     400.  
 LILLJEBORG 650, 691.  
 LINDENBEIN, W. 6, 17,  
     27.  
 LINDES, L. 559, 683.  
 LING 545.  
 LINNÉ 446.  
 LINSBAUER, K. 3, 6, 10,  
     27, 74, 155, 175, 217.  
 — L. 74, 155.  
 v. LINSTOW, O. 529,  
     554, 683.  
 LIPPMANN 717.  
 LIPPOLD, E. 155.  
 LIPSCHÜTZ 755, 761, 787.  
 LISSITZKY, E. 368, 400.  
 LISSNER, H. 449, 456,  
     462, 468, 671.  
 LITTY 726, 787.  
 LIVINGSTON, B. E. 80,  
     85, 86, 88, 89, 130,  
     146, 155, 156, 162.  
 LIVINGSTONE, DAVID  
     231, 288.  
 LJUNGMAN 459.  
 LLOYD, F. E. 84, 130,  
     156.  
 — G. 696, 787.  
 LOBERG, N. 683.  
 LO BIANCO, S. 486, 671.  
 LOCATELLI 349, 400.  
 LOCK 413.  
 LOCKARD 578, 579, 679.  
 LOEB 772.  
 LOESCHE 645.  
 LOESCHKE 388.  
 v. LOEWIS, O. 242, 288.  
 LOFTFIELD, J. V. G. 113,  
     124, 128, 129, 156.  
 LÖFTING, J. C. 533, 536,  
     558, 576, 588, 681.  
 Lo GUIDICE, P. 486, 671.  
 LOHR, P. L. 143, 156.  
 LOMAN, J. C. C. 415,  
     418, 421, 422, 663.  
 LOMBARD 715, 719, 776,  
     787.  
 LÖNNBERG, A. J. E. 420,  
     432, 538, 580, 663,  
     671, 683.  
 LORAN 782.  
 LORENZ 787.  
 LORSCHIED 787.  
 LÖSCHE 263.  
 LOSCHMIDT, J. 36, 156.  
 LOTTERMOSER 787.  
 LOTZE 288.  
 LÖWENTHAL 731.  
 LUBARSCH 696, 704, 742,  
     781, 787.  
 LUBECKI, F. E. 558,  
     578, 683.  
 LUBOSCH, W. 416, 418,  
     420, 663.  
 LUDWIG, E. 787.  
 LUDWIG II. VON HESSEN  
     554.  
 LUKAS 87.  
 LUKSCH 724, 787.  
 LUND 707, 715, 719, 787.  
 LUNDBERG, R. 530, 564,  
     683.  
 LUNDEGÄRDH, H. 2, 4,  
     7, 8, 12, 14, 15, 16,  
     17, 22, 24, 27.  
 LUNGWITZ 787.  
 LUSSAC 150.  
 LUTHER 382, 400.  
 LYMAN, T. 484, 531, 533,  
     537, 572, 671, 683.  
 MAACH 787.  
 MABEL, L. H. 667.  
 Mac BAIN, James 283.  
 Mc DONALD 483, 485.  
 Mac DOUGAL, D. T. 148,  
     156.  
 Mc CULLOCH 656, 658.  
 Mc CUNN 779.  
 Mc FARLAND, P. R. C.  
     684.  
 Mc INTOSH, W. C. 490,  
     530, 532, 537, 541,  
     575, 672, 683.  
 Mc KENNIE, M. 683.  
 Mac MILAN, C. 156.  
 Mc MURRICH, J. P. 497,  
     498, 500, 502, 504,  
     507, 512, 513, 514,  
     515, 522, 527, 630,  
     683.

- MADER, C. 475, 671.  
 MAGNUS, ALBERTUS 593.  
 MAGNUSSEN 715, 719, 787, 788.  
 MAHALANOBIS, S. C. 599, 683.  
 MAIER 788.  
 MAJOR 683.  
 MALLOCH, P. D. 531, 536, 537, 539, 540, 545, 570, 574, 579, 581, 582, 583, 586, 591, 592, 606, 607, 614, 624, 627, 683.  
 MALLUP 244, 249.  
 MAHN, A. W. 663.  
 MALMGREN, A. J. 542, 683.  
 MALVIANI 706, 788.  
 MANGOLD, O. 290, 292, 295, 304, 305, 306, 322, 327, 332, 335, 342, 344, 345, 349, 379, 381, 394, 400, 401.  
 MAQUENNE 156.  
 MARCHAND 712, 788.  
 MAREK 788.  
 MARGLIES 740.  
 MARION, A. F. 475, 486, 671, 672, 683.  
 MARIOTTE, EDME 31, 92, 156.  
 MÄRKER 230.  
 MARKUS 710, 711, 788.  
 MARLOTH, R. 122, 156.  
 MARSH 756.  
 MARSHALL 530.  
 MARSIGLI 437.  
 MARTENS, P. 5, 15, 16, 17, 18, 27.  
 MARTENSON 244, 249.  
 MARVIN, C. F. 156.  
 MASAO 752.  
 MASTERMAN, A. T. 684.  
 MASURE, F. 88, 91, 156.  
 MATTHAEI, G. L. 146.  
 MATTHEWS, J. D. 669.  
 MAURER, F. 356, 401.  
 MAXIMOW 765, 788.  
 MAXWELL, H. E. 684.  
 MEDERLE 704, 788.  
 MEEK, A. 409, 412, 415, 416, 417, 423, 444, 459, 460, 465, 466, 467, 469, 474, 477, 488, 497, 501, 503, 522, 629, 631, 637, 649, 653, 655, 658, 659, 663, 672. — S. E. 678.  
 MEERVARTH 288.  
 MEHELI 259, 260.  
 MEIGEN, F. 156.  
 MELLY 743, 778.  
 MENDEL 775.  
 MENZA 788.  
 MENZIES, W. J. M. 499, 529, 531, 533, 535, 536, 537, 538, 540, 541, 543, 544, 545, 571, 572, 575, 578, 579, 581, 582, 583, 585, 586, 587, 591, 592, 601, 604, 605, 606, 684.  
 MER, E. 156.  
 MERGET, A. 80, 156, 157.  
 MERTENS 279. — V. E. 741, 744, 747, 788.  
 MESA 699.  
 V. MESCHAJEFF 157.  
 METZGER, A. 554, 574, 684.  
 MEYEN 93.  
 MEYENBURG, V. 788.  
 MEYER, A. 6, 7, 8, 13, 27. — B. S. 82, 157. — H. 554, 576, 684. — O. E. 36, 37, 157. — R. 716, 769, 777, 788. — TH. 349, 353, 355, 401. — W. 714.  
 MEZ 157.  
 MICHAELIS 696, 779.  
 V. MIDDENDORFF, ALEXANDER TH. 219, 220, 237, 242, 244, 248, 250, 253, 254, 255, 256, 257, 288.  
 MIEHE, H. 174, 197, 217.  
 MIELCK, W. 459, 672.  
 MIEREMET 788.  
 MIESCHER 545, 575, 578, 580, 583, 589, 594, 595, 596, 599, 600, 601, 684, 788.  
 MIHAESCU 788.  
 MILLER, E. C. 66, 88, 93, 157. — GERRIT S. 259, 260, 288.  
 MILNE, J. 410, 506, 517, 684. — HORNE 543.  
 MILNER, J. W. 666.  
 MILOJEVIĆ, B. D. 294, 309, 401.  
 MITCHELL, J. M. 448, 633, 672.  
 MITTASCH 707.  
 MÖBIUS, K. 457, 641, 672, 684.  
 MOHL, HUGO 157, 166, 168, 169, 175, 180, 216, 217.  
 MOLISCH, H. 87, 114, 157, 161.  
 MÖLLER, A. 699, 700, 724, 727, 788.  
 MÖLLMANN 788.  
 MONACO, PRINZ V. 475.  
 MONTFALLET 700, 788.  
 MOREAU 649.  
 MORGAN 335.  
 MÖRKEBERG 699, 700, 788.  
 MORREN, E. 126, 140, 157.  
 MORSON, A. C. 795.  
 MOSER, J. F. 503, 514, 515, 521, 527, 684.  
 MOWAT, J. 684.  
 VON ZUR MÜHLEN, M. 672, 684.  
 MUENSCHER, L. C. 127, 157.  
 MÜLLER, A. 415, 421, 663. — F. W. 788. — N. J. C. 157. — O. 175, 218.  
 MÜNTER 491.  
 MUNTINGH 33, 157.

- MURIE 538, 666.  
MURISIER 684.  
MURPHY 759, 762, 791.  
— R. C. 262, 263, 288.  
MURRAY 788.  
— W. 495, 544, 684.  
— P. D. F. 363, 364,  
365, 366, 384, 386,  
387, 388, 401.  
MUSCHEMBROEK 157.  
MUTHMANN 712, 789.
- NAKAHARA 771, 789.  
NANSEN, F. 412, 663.  
NAU 552, 663.  
NAVA Y CAVEDA, H.  
542, 550, 684.  
NAVARRO, F. P. 475,  
476, 672.  
NAWASCHIN, S. 18, 27.  
NAYUDU, M. R. 478,  
670.  
NAZAROW, J. 666.  
NAZAROWA, P. 153.  
NEGELEIN 774.  
NEGER, F. W. 84, 87,  
157.  
NEHRING, A. 250, 285,  
288.  
NEILSON-JOHNES, W. A.  
85, 157.  
NELSON, E. W. 253, 288.  
NĚMEC, B. 23, 27.  
NESTLER, K. 420, 422,  
663.  
NESTMANN 712, 789.  
NETTLE, R. 685.  
NEUMARK 776.  
NEWBEGIN, M. J. 599,  
685, 686.  
NICHOLAS, J. S. 301,  
303, 322, 334, 336,  
337, 342, 343, 349,  
352, 353, 367, 375,  
401.  
NICHOLLS, J. T. 262,  
263, 288.  
NICHOLS, G. E. 157.  
NICHOLSON 733, 789.  
NICOLAU 789.  
NIEBERLE 729, 789.  
NIENBURG, W. 24, 27,  
173, 218.
- v. NIESSEN 789.  
NILSON, SVEN 469, 542,  
685.  
NITSCHKE, H. 557, 685.  
NOACK, K. L. 41, 161.  
— Th. 288.  
NOLL, F. 166, 173, 194,  
195, 197, 199, 200,  
202, 215, 218.  
— F. C. 434, 592, 666.  
NORDHAUSEN, M. 144,  
157.  
NORDQUIST, O. F. 499,  
530, 540, 542, 549,  
550, 554, 555, 557,  
558, 559, 560, 561,  
562, 564, 565, 566,  
576, 579, 601, 602,  
603, 605, 606, 607,  
608, 609, 612, 613,  
614, 642, 649, 650,  
651, 672, 685, 689,  
691.  
NORGAARD 538, 596.  
NORRIS T. 685.  
NOWINSKI 757.  
NUERNBERGK, E. 66,  
88, 122, 158.  
NÜSSLIN, O. 685.
- ÖBERHOLTAUS 789.  
OKAMOTO 774.  
OKEN 446.  
OKKELBERG, P. 422,  
663.  
OKONOZI 794.  
OLAHUS 437.  
OLIVIER, G. 424, 662,  
685.  
OLSEN, B. 685.  
O'MALLEY, H. 508, 509,  
510, 511, 685.  
ORDWAY 795.  
ORNSTEIN 743.  
ORTH 738, 769.  
ORTON, J. H. 672.  
OSGOOD 257.  
OSTERTAG 781.  
OSTROWSKAJA, M. 153.  
OTIS, CH. H. 158.  
v. OTTERSTRÖM, C. 689.  
OTTO 222, 715.  
OVERTON, J. B. 158.
- OWEN 578.  
OWSJANNIKOW, F. V.  
421, 432, 663.  
— P. 666.
- PACHER 164.  
PAGEL 726, 789.  
PAINE 715, 719, 789.  
— S. G. 74, 146.  
PALLADIN, W. 158.  
PALLAS, P. S. 220, 235,  
242, 254, 255, 288,  
528.  
v. PALLICH, J. 39, 40,  
50, 52, 53, 54, 82,  
158.  
PALM, L. H. 168, 169,  
175, 216, 218.  
PALMGREN, A. 412, 663.  
PALMS 789.  
PÄLTI 789.  
PANIZZA, B. 420, 663.  
PANKUL 789.  
PARKER, W. N. 666.  
PASKAL 725.  
PASSARGE, L. 226, 227,  
228, 288.  
PATON, D. N. 569, 578,  
583, 594, 595, 596,  
598, 599, 600, 601,  
685, 686.  
PAULI 789.  
PAULMANN, R. 158.  
PAULSEN 789.  
PAWLOWITSCH 724, 789.  
PEARCEY, F. G. 672.  
PECARD 712.  
PÉCHEROT 776.  
PECHUEL 263, 645.  
PEEBLES 364, 401.  
PEIRCE, G. J. 213, 218.  
PEISER 778.  
PEKAREK, J. 9, 12, 27.  
PELLER 733.  
PENNANT 446.  
PENNEMANN 730.  
PENZA, A. 13, 27.  
PENTIMALLI 759, 761,  
789.  
PÉREZ 696, 789.  
PERTZ, D. F. M. 84, 148.  
PETERS 789.  
— E. 455, 456, 669.  
— WILHELM 219, 288.

- PETERSEN, C. G. J. 402, 450, 672.  
— H. 382.
- PETHYBRIDGE, G. M. 158.
- PETIT 696, 712, 723, 789.
- PETROW 736, 737.
- PETTERSON, O. 465, 490, 491, 668, 672.
- PEYRON 790.
- PFEFFER, W. 32, 67, 79, 158, 166, 176, 201, 206, 207, 209, 218.
- PFITZER, E. 121, 158.
- PFIZENMAYER, E. W. 237, 289.
- PHILIPPS, W. J. 686.
- PIANA 712.
- PICK, L. 732, 790.
- PIESCHEL, E. III, 158.
- PLATE, L. 412, 664.
- PLATSCHKE 790.
- PLEHN 697, 704, 716, 722, 724, 731, 732, 790.
- PLENK, J. 158.
- PLESKE, TH. 244, 245, 247, 248, 252, 289.
- POISEULLE 85.
- POLL 716, 719.
- POLLACCI, G. 82, 147.
- POLLACK 704.
- PONFICK 707, 790.
- PONTOPPIDAN 268.
- POOL, R. J. 145, 158.
- POPOW 790.
- PORSCH, O. 158.
- POTTER, C. 158.
- POUCHET, G. 477, 479, 672.
- POUPART 703.
- POWERS E. B. 609, 673.
- PRAWDIN, J. F. 416, 420, 664.
- PREBLE, EDUARD A. 238, 239, 289.
- PRENTISS, H. M. 686.
- PRESSLER 790.
- PRINCE, E. E. 485, 609, 612, 661, 672, 686.
- PRINGSHEIM, E. G. 109, 158, 213, 215, 218.
- v. PRÓWAZEK 761.
- PRZIBRAM, H. 299, 322, 335, 337, 338, 339, 367, 379, 402.
- PUHR 748, 790.
- PUPPE, A. 338, 402.
- QUAKERNAAT VON SPIJK 686.
- RABE 790.
- RADDE 234, 235, 242, 243, 289.
- RAFFENEAU 84, 158.
- RAMALHO, A. 472, 672.
- RAMANN 107.
- RAMME, G. 158.
- RASCH, H. 530, 531, 686.
- RASCHKE 790.
- RATZ 701.
- RAUTHER, M. 413, 416, 418, 422, 423, 664.
- RAVENNA 716, 790.
- RAWITSCHER, F. 174, 193, 197, 198, 199, 201, 203, 218.
- REA, M. W. 158.
- RECKLINGHAUSEN 712.
- REDEKE, H. C. 487, 488, 532, 589, 672, 686.
- REGAN, T. 418, 656.
- REGENBOGEN 790.
- REI 539.
- REICHE, K. 158.
- REICHENBACH 698, 790.
- REIGHARD, J. 421, 422, 439, 440, 627, 664, 666.
- REINHARDT 759, 760, 790.
- REITH 714, 790.
- RENNER, O. 41, 48, 50, 51, 53, 54, 55, 58, 84, 92, 95, 97, 98, 99, 122, 125, 128, 130, 131, 158.
- RETIUS, G. 412, 664.
- REYNOLDS, R. 117, 159.
- RIBBARD 708, 709.
- RIBBERT 746, 790.
- RICH, W. H. 685, 686.
- RICHARDSON 254, 431.  
— R. E. 646, 666.
- RICKER 790.
- RIEVEL 700, 790.
- RINALDI 790.
- RING, T. P. A. 281, 289.
- RIPPEL, A. 136, 159.
- RISCH 503, 508, 509, 510, 512.
- RISLER, E. 97, 159.
- RISSO 658.
- ROBERTSON, D. 364, 418, 514, 610, 611, 612, 686.  
— R. A. 159.
- ROBYNS, W. 13, 22, 23, 24, 27.
- RODEWALD, H. 159.
- ROHDENBURG 778.
- ROHLF 145.
- ROLOFF 696, 714, 790.
- ROMEIS, B. 388, 389, 402.
- RÖMER, F. 672.
- RONA 775.
- RONDELET 578.
- ROSEN 771, 790.
- ROSANOFF, S. 159.
- ROSEN, F. 24, 27.  
— N. 532, 533, 541, 545, 587, 590, 619, 621, 624, 625, 626, 686.
- ROSENBERG, O. 159.
- ROSENBUSCH 732.
- ROSKIN 763, 790.
- ROSS 791.
- RÖSSLE, R. 402, 736.
- DEL ROSSO, R. 672.
- ROTH 791.  
— E. 159, 672.
- ROUAND 710, 791.
- ROULE, L. 434, 435, 479, 528, 531, 532, 533, 536, 544, 548, 550, 551, 586, 588, 590, 601, 602, 605, 608, 609, 666, 673, 677, 686, 687.
- ROUS 758, 759, 774, 791.
- ROUX, W. 386, 402.
- ROYÈRE 796.
- RÜBEL, E. 84, 159.
- RUDOLPH, K. 82, 116, 159.
- RUESCH, F. 578, 594, 684.



- RUHLAND, W. 159.  
 RUNNSTRÖM 18.  
 RUSS, S. 795.  
 RUSSEL, A. 687, 775.  
 — E. S. 459, 530, 571, 572, 667, 673.  
 RUTTER, C. M. 496, 498, 499, 500, 501, 502, 503, 504, 505, 509, 510, 512, 514, 687.  
 RUUD, GUDRUN 301, 303, 322, 325, 334, 341, 342, 367, 402.  
 RYLKOFF, HELENE 356, 358, 359, 402.  
 SACHS, J. 92, 159, 166, 167, 172, 180, 218.  
 SÄDBOM 244, 251.  
 SAEMUNDSON, B. 673.  
 DE ST. HILAIRE, GEOFFROY 442.  
 SAKAGUCHI, Y. 791.  
 SAKAMURA, T. 5, 8, 13, 17, 25, 27.  
 SALINSKY 136, 159.  
 SAMPSON, A. W. 159.  
 — H. C. 95, 156.  
 SANDMANN, J. A. 470, 471, 641, 650, 673, 687, 691.  
 SANDS 18, 22, 23, 26.  
 SANDTE 791.  
 SARS 459.  
 SASSENFELD, M. 159.  
 SAUERBECK 712, 789.  
 SAUL 791.  
 SAUNDERS, A. R. 66, 88, 93, 157.  
 SAUVAGE 673.  
 SAUVAGEAU, M. C. 139, 159.  
 SAVAGE, R. E. 673.  
 DELLA SAVIA 791.  
 SAYRE, J. D. 120, 159.  
 SCAMMON 277, 282, 285, 289.  
 SCHAAF 791.  
 SCHAEDE, REINHOLD 1, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 21, 22, 23, 24, 27.  
 SCHAFFER 388.  
 SCHAFFNER, D. C. 422, 664.  
 SCHAIBLE, F. 94, 159.  
 SCHECHNER, K. 113, 160.  
 SCHECHTEL 558.  
 SCHEFFELT, E. 639, 689, 690.  
 SCHELLENBERG, H. C. 160.  
 v. SCHELLING, H. 191.  
 SCHENCK, H. 160, 214, 215, 218.  
 SCHENKEL 730, 791.  
 SCHEURING, L. 405, 579, 687.  
 SCHIEBER, C. 687.  
 SCHILLER, W. 746.  
 SCHILLINGER, A. 643, 690.  
 SCHIMPER, A. F. W. 94, 95, 114, 160.  
 SCHINDELKA 710, 791.  
 SCHIRMER, K. 160.  
 SCHLEGEL 705, 711, 712, 714, 724, 725, 727, 729, 736, 737, 791, 792.  
 SCHLOTT, MARTIN 259, 289.  
 SCHMALHAUSEN, I. 348, 394, 402.  
 SCHMEY 697, 715, 716, 722, 724, 725, 730, 731, 733, 792.  
 SCHMIDT, A. 792.  
 — C. 527, 658, 685.  
 — F. 702, 722, 792.  
 — J. 673.  
 — M. B. 792.  
 — P. I. 594, 687.  
 — R. 386.  
 — V. 402.  
 — W. 52, 106, 160.  
 SCHMINCKE 792.  
 SCHMITT 792.  
 SCHMITZ, J. 160.  
 SCHMOLDT 792.  
 SCHMORL 729.  
 SCHMUCKER, TH. 96, 160.  
 SCHNAKENBECK, W. 449, 451, 468, 664, 673.  
 SCHNEE 263.  
 SCHNEIDER, A. 160, 418, 459, 472, 664.  
 — G. 673, 687, 690, 691.  
 — GUSTAV 258, 259, 289.  
 SCHOLER 792.  
 SCHOPPIG 792.  
 SCHÖPPLER 719, 792.  
 SCHOTTÉ, O. 307, 349, 398, 402.  
 SCHOUW, J. F. 160.  
 SCHRAMM, R. 144, 160.  
 SCHREINER 412.  
 SCHREITMÜLLER, W. 423, 664.  
 SCHRENK, GUSTAV ALEX. 244, 248, 249, 250, 289.  
 SCHRIDDE 792.  
 SCHRÖDER, D. 160.  
 SCHROEDER, L. 792.  
 SCHRÖTER, C. 121, 152.  
 SCHUBART, A. 687.  
 SCHUBERT, J. 68, 160.  
 SCHULTZE, W. H. 716, 792.  
 SCHULZE, J. 9, 27.  
 SCHÜRHOFF, N. P. 27.  
 SCHUSTER, HELENE 741, 794.  
 SCHWALB 792.  
 SCHWEIZER, W. 690.  
 SCHWENDENER, S. 132, 160, 166, 171, 172, 190, 191, 204, 218.  
 SCHWERDTFEGER 792.  
 SCHWIND, J. L. 298, 350, 351, 352, 393, 402, 404.  
 SCEJELETBJERG 723, 792.  
 SCOFIELD, N. B. 687.  
 SCORESBY 272.  
 SCOTT, A. 459, 673.  
 — TH. 673.  
 SCROBE 530.  
 SECHER 725, 792.  
 SEDLMAIER 792.  
 SEEL 743, 744, 792.  
 SEELIGER, R. 133, 134, 160.  
 SEELY, D. A. 160.  
 SEIDLITZ, G. 690.  
 SEIFRIED 792.

- SEILER 792.  
 SELIGO, A. 542, 558,  
 559, 607, 642, 687.  
 690, 691.  
 SELOUS 231.  
 SEMMER 792.  
 SEMON, R. 442, 666.  
 SENDRAIL 793.  
 SENEBIER, J. 33, 93,  
 160.  
 SENN, C. 160.  
 DE SERRES, MARCEL  
 408, 448.  
 SEUBERT 696, 706, 716,  
 719, 725, 727, 730,  
 793.  
 SEYBOLD, A. 29, 37, 40,  
 41, 42, 43, 44, 45, 46,  
 47, 48, 49, 50, 51, 52,  
 53, 54, 55, 58, 59, 60,  
 61, 62, 67, 68, 69,  
 70, 71, 83, 88, 89, 93,  
 97, 98, 99, 100, 101,  
 108, 117, 120, 122,  
 125, 129, 131, 132,  
 135, 140, 160, 161.  
 SHANNON 793.  
 SHANTZ, H. L. 74, 130,  
 147.  
 SHAW, J. 530, 687.  
 SHEA, A. 687.  
 SHELFORD, V. E. 606,  
 607, 609, 673.  
 SHERIFF, C. 673.  
 SHOREY, M. L. 364, 402.  
 SHREVE, E. B. 66, 88,  
 93, 111, 114, 156,  
 161.  
 V. SIEBOLD, C. T. 437,  
 559, 578, 602, 687.  
 SIEDAMGROTZKY 725,  
 729, 793.  
 SIEGERT 703.  
 SIERP, H. 41, 42, 43, 44,  
 48, 49, 58, 59, 60, 61,  
 62, 83, 89, 97, 125,  
 135, 161.  
 SIEVERS, F. 109, 161.  
 SILBERSTEIN, E. 779,  
 793.  
 SIMMONDS 704, 793.  
 SIMONDES, J. O. 687.  
 SKIPPER, E. G. 161.  
 SLAWSON 793.  
 VAN SLOGTEREN, E. 85,  
 161.  
 SMEDBERG, R. 688.  
 SMIRNOW 409.  
 SMITH, A. M. 161.  
 — H. J. 716, 793.  
 — W. C. 449, 673.  
 — H. N. 687.  
 SMITT, F. A. 417, 420,  
 423, 614, 658, 687.  
 SNYDER, G. O. 499, 610,  
 627.  
 SOCIN 716.  
 SODERHJELM 248.  
 SOFFEL, Karl 259, 288,  
 289.  
 SOLDATOW, V. K. 517,  
 520, 521, 522, 523,  
 524, 526, 527, 687.  
 SOLOWIEW 772.  
 SONDERHAUSEN 793.  
 SONNENBERG, H. 737,  
 793.  
 SORAUER 161.  
 SÖRENSEN 724, 727, 788,  
 793.  
 — J. 687.  
 SPARAPANI 716, 719,  
 793.  
 SPEK, J. I, 13, 14, 15,  
 18, 19, 21, 27.  
 SPEMANN, H. 294, 305,  
 306, 307, 309, 327,  
 335, 344, 345, 349,  
 379, 380, 381, 401,  
 402, 403.  
 SPITSCHAKOFF, Th. 410.  
 SPRENGEL 94.  
 SPURLING, ROY G. 364,  
 366, 403.  
 STADLER 711.  
 STAFFEL 793.  
 STAHL, E. 80, 122, 161.  
 STAHR 722, 793.  
 STÄLFELT, M. G. 87, 161.  
 STAPENSEN 793.  
 STARK, P. 202, 218.  
 STECK 793.  
 STEENSTRUPP, J. 265,  
 664.  
 STEFAN, J. 35, 36, 38,  
 39, 40, 52, 53, 55,  
 162.  
 STEFANSON 633.  
 STEFKO 742, 744, 793.  
 STEIN, EMMY 85, 87,  
 162.  
 STEINBÄCK, J. 688.  
 STEINDACHNER 654.  
 STEINER, K. 308, 403.  
 STEINHARDT 225.  
 STEINKE 733, 793.  
 STEINMANN, P. 552, 611,  
 612, 687.  
 STELLER 494.  
 STENDER, E. 688.  
 STENGEL 793.  
 STENSTRÖM 712, 793.  
 STEPANOWA, J. 402.  
 STERNBERG 726, 793.  
 STEVENSON 483.  
 STICKER 715, 762, 794.  
 STIER, A. 140, 162.  
 SOLOWIEW 772.  
 STILLING 725.  
 STÖBENER 724.  
 STOCKER, O. 88, 97, 109,  
 110, 111, 117, 118,  
 122, 162.  
 STOCKFLEHT 700, 794.  
 STONE, G. E. 162.  
 — L. 500, 688.  
 STOPPATO 716, 719.  
 STORROW, B. 449, 454,  
 463, 469, 673.  
 STÖSS 701.  
 V. STRAKOSCH, S. 162.  
 STRANGWAYS, T. S. P.  
 366, 403.  
 STRASBURGER, E. 20, 28.  
 STRATTEN 794.  
 STRAUCH 794.  
 STRODTMANN, S. 459,  
 472, 673.  
 STROMER 408.  
 STRUGGER, S. 3, 4, 6, 10,  
 19, 28.  
 SUMNER, F. B. 417, 421,  
 422, 498, 504, 662.  
 SUND 673.  
 SURFACE 416, 417, 664.  
 SÜRING 51, 151.  
 SÜSSENGUTH, A. 162.  
 SUSTMANN 729, 794.  
 SVERDRUP 242.  
 SWETT, F. H. 297, 299,  
 301, 322, 323, 334,  
 338, 341, 342, 351.

- 352, 353, 354, 355,  
357, 369, 370, 371,  
372, 373, 375, 376,  
380, 403.  
SZYMKIEWICZ, DEZYDER  
57, 162.
- TADENUMA 763, 771,  
794.  
TAMOTSU 796.  
TANABE 794.  
TAPERNOUX 776.  
TAUBE 794.  
TAYLOR 602.  
TÉODORESCO, E. C. 96,  
162, 174, 197, 218.  
TESSE 794.  
TETZNER 707, 794.  
TEUTSCHLÄNDER 694,  
729, 730, 731, 732,  
733, 734, 740, 741,  
745, 748, 749, 756,  
759, 760, 762, 765,  
768, 770, 780, 794.  
THIENEMANN, A. 410,  
645, 690.  
THODAY, D. 162.  
THOMAS, N. 43, 52, 55,  
162.  
THONE, F. A. 156.  
THORBJÖRNSON 794.  
THORLYRUSEN 696, 794.  
THUNBERG 231.  
TICHOMIROV, W. 162.  
TILP 762.  
TIMOFEEV, A. 136, 145.  
TINOZL 795.  
TISCHLER, G. 1, 2, 3, 5,  
6, 7, 8, 12, 13, 14, 16,  
18, 19, 20, 22, 23, 24,  
25, 28.  
TORNIER, G. 338, 353,  
366, 368, 403, 404.  
TOSH, J. 576, 578, 579,  
583, 688.  
TOWNSEND, CHARLES  
HASKINS 283, 289.  
TRABUSSO 729.  
TRAHERNE, J. P. 538,  
549, 688.  
TRANSEAU, E. N. 162.  
TRAUTMANN 698, 724,  
729, 795.  
TREIDEL 41.
- TRELEASE, S. F. 80, 85,  
86, 162.  
TRENK 230.  
TREVIRAN 167.  
TREVIRANUS, G. R. 218.  
— L. C. 162, 169.  
TROTTER 729, 732, 795.  
TRUELSEN, 698, 795.  
TRYBOM, F. 470, 536,  
542, 549, 557, 564,  
565, 613, 623, 674,  
681, 688.  
TSCHAPLOWITZ, F. 162.  
TSCHENETT, K. 222, 289.  
TSCHERNAWIN, V. V.  
518, 519, 524, 525,  
527, 594, 688.  
TSCHERNOFF, N. D. 299,  
300, 404.  
TSCHIRCH, A. 115, 117,  
121, 130, 132, 140,  
143, 162, 163.  
v. TSCHUDI, F. 222, 289,  
617.  
TSUTSUI 740.  
TUMANOW, J. J. 144,  
163.  
TURNBULL, H. 688.  
TUTLER 759.  
TWITTY, V. C. 393, 404.  
TYZZER 795.
- UBACH 795.  
v. UBISCH, G. 174, 194,  
195, 217, 218, 322,  
335, 373, 376, 377,  
404.  
UEHLINGER 707, 795.  
ÚLEHLA, V. 174, 194,  
195, 218.  
UHLENHUT 758, 795.  
ULMER 287.  
UNGER, F. 84, 88, 99,  
120, 127, 163.  
UNNA 722, 735.  
URSPRUNG, A. 87, 92,  
163.  
UZUPIS, J. M. 728, 795.
- VACHER 688.  
VAILLANT 412, 789.  
VALENCIENNES 446.  
VALENTA 698, 795.
- LA VALETTE ST. GEORGE  
663.  
DELLA VALLE, P. I, 15,  
28, 338, 396.  
VARRO 167.  
VARPAHOVSKY, N. 567,  
568, 688.  
VEJDOWSKY, F. 421,  
664.  
VERMEULEN 795.  
VEROCAY 712, 795.  
VERRIER 609, 677.  
VERSÉ 766.  
VESQUE, J. 163.  
VIEIRA, L. 419, 423, 664.  
VIET, CH. 163.  
VINCENT, P. J. B. 479,  
480, 674.  
VINCIGUERRA 688.  
VIOLETTE, A. 551, 589,  
688.  
VIRCHOW, R. 159, 688,  
738, 767.  
VISCHER, W. 120, 121.  
VLATKOWIĆ 404.  
VÖCHTING, H. 163.  
VOGEL 715.  
VOGT, KARL 419, 448,  
617, 632, 795.  
— W. 295, 335, 404.  
VOLKENS, G. 114, 117,  
163.  
VOLKMANN 434, 666.  
VOLZ 258, 289.  
VOSS, G. 163.  
— W. 174, 194, 200,  
218.  
DE VRIES, HUGO 166,  
170, 171, 172, 176,  
218.
- WACKER 771.  
WAGENER 260.  
WAGLER, E. 636, 638,  
690.  
WAGNER, G. A. 724.  
— R. 432, 666.  
WAJGEL, L. 418, 664.  
WALBAUM 494.  
WALDMANN 795.  
WALLACE, W. 674.  
WALLNER 795.  
WALTER 480.  
— H. 41, 43, 44, 163.

- WALTON, J. 530.  
 WARBURG 754, 773, 774.  
 WARD, H. B. 410, 510,  
     511, 512, 513, 514,  
     524, 568, 575, 607,  
     609, 627, 688, 689.  
 WARMING, E. 163.  
 v. WASILEWSKI 795.  
 WASMUND, E. 690.  
 WATKIN, E. E. 674.  
 WATTENBACH, W. 159.  
 WEAVER, I. E. 88, 148.  
 WEBER 795.  
 — A. 377, 404.  
 — F. 10, 28, 86, 87,  
     163, 164.  
 WEBERBAUER, A. 164.  
 WED, B. H. 795.  
 WEHNER, C. 164.  
 WEIDANZ 758, 795.  
 WEIDENREICH, F. 404.  
 WEINOLD 388.  
 WEISS, A. 126, 127, 133,  
     140, 164.  
 — P. 306, 307, 335, 349,  
     365, 379, 388, 404.  
 WEISSENBERG, R. 415,  
     418, 422, 423, 664.  
 WEISSKOFF 795.  
 WELLS 609.  
 VAN D. WENGEN 420,  
     554, 664, 689.  
 WENGER 796.  
 WENT, F. A. F. C. 164.  
 VON WERDT 716.  
 WERNICKE 796.  
 WESTERMAIER, F. 164.  
 VAN DER WEY, G. H.  
     71, 93, 160.  
 WHEELWRIGHT 248.  
 WIDEGREN, H. 650, 689.  
 WIEDEMANN 700.  
 WIEDERSHEIM, R. 666.  
 WIEGANZ, K. M. 93,  
     117, 120, 164.  
 WIELER, A. 164.  
 WIEMAN, H. L. 393, 404.  
 WIESBAUER, J. 164.  
 WIESNER 696, 796.  
 — J. 46, 92, 97, 98, 99,  
     112, 164.  
 WILD, G. 416, 664.  
 WILDER 415.  
 WILHELMI 301, 336, 345,  
     379, 404.  
 WILKIE, S. J. 159.  
 WILLIAMSON, H. C. 448,  
     674.  
 WILLER, A. 641, 642,  
     649, 650, 690, 691.  
 WILLIS, H. R. 679.  
 — J. W. 499, 507, 530,  
     533, 538, 610, 676.  
 — W. A. 689.  
 WILLOUGHLY 539, 578.  
 WILMS 736, 739, 796.  
 WILSON, W. E. 63, 64,  
     71, 88, 93, 147.  
 WINKLER, K. 692, 710,  
     796.  
 WINNER 796.  
 WINOKUROFF 697, 737,  
     739, 796.  
 WINTREBERT 382, 404.  
 WIRTH, D. 796.  
 WISSER, K. 164.  
 WITTMACK, L. 419, 420,  
     423, 665.  
 WOLFENBERGER 796.  
 WOLFF 717, 719.  
 — JUL. 386.  
 WÖFLER 726, 796.  
 WOLLBAECK, A. 564,  
     689.  
 WOLLNY, E. 164.  
 WOLSELEY 720.  
 WOLTERECK, I. 139,  
     165, 612.  
 WOOD, FRANK ELMER  
     223, 224, 243, 289.  
 — H. 449, 459, 468,  
     674.  
 WOODS, A. F. 146, 164,  
     165.  
 WOODWARD, J. 33, 165.  
 WORTH, S. G. 674.  
 WORTHINGTON, J. 413,  
     665.  
 WORTMANN, J. 172, 173,  
     175, 193, 217, 218.  
 WRANGEL 242, 255, 256.  
 WULFF, TH. 132, 165.  
 WÜLKER 795.  
 YABE, Y. 165.  
 YAMAGIWA 740, 742,  
     796.  
 YAMAHA, G. 4, 5, 8, 9,  
     12, 23, 28.  
 YAMAMOTO 761.  
 YAMAUCHI, MASAO 752,  
     796.  
 YAPP, R. H. 136, 142,  
     143, 165.  
 YARRELL, W. 419, 632,  
     665, 689.  
 YASUI, K. 165.  
 YOSHITOMO 796.  
 YOUNG 421, 581, 665.  
 ZAHLBRUCKNER, A. 165.  
 ZALENSKI, W. R. 165.  
 ZANDER 456.  
 ZANINI 796.  
 ŽEMČUŽNIKOV, E. 165.  
 — 694, 796.  
 ZIEGLER, A. 448, 674.  
 ZIETSCHMANN 715, 723,  
     796.  
 ZIMMERMANN, W. 24,  
     28, 186, 198, 218.  
 ZINGLER 140, 165.  
 ZSCHOKKE, F. 530, 531,  
     541, 551, 574, 578,  
     579, 583, 611, 689,  
     796.  
 ZSIGMONDY, R. 10, 28.  
 ZWICK 796.

## Sachverzeichnis.

Die *kursiv* gedruckten Zahlen weisen auf *Abbildungen* hin.

- |  |  |  |
|--|--|--|
| <p>Abklatschblastome 756.<br/>         Abkühlungskurve von<br/>         Filtrierpapier und<br/>         Eichhorniablatt 70.<br/>         — in Ruhe und Wind<br/>         68.<br/>         Absorptionsmethode für<br/>         Transpirationsbestimmung 82.<br/>         Absterben s. Sterben.<br/>         Acanthias vulgaris, Verbreitung, Wanderungen, Lebensweise 428.<br/>         Achsen-Beziehungen, Schema bei Extremitätenentwicklung 298.<br/>         — -Determination der Extremitätenanlage, Zeitpunkt 322.<br/>         — — an Hinterextremität von Anuren 330.<br/>         — — der Hinterextremität von Anuren im Schwanzknospenstadium 328.<br/>         — — in der Schultergürtelanlage 352.<br/>         — — und Seitenqualität 313.<br/>         — -Orientierung im Experiment und Determination, Tabelle 308, 310.<br/>         Acipenser brevirostris, Verbreitung, Wanderungen 438.<br/>         — Fangstatistik 437.<br/>         — glaber, Verbreitung, Wanderungen 438.</p> | <p>Acipenser gueldenstedtii, Verbreitung, Wanderungen 435 ff.<br/>         — huso, Verbreitung, Wanderungen 435 ff.<br/>         — rubicundus, Verbreitung, Lebensweise 439.<br/>         — ruthenus, Verbreitung, Wanderungen 438.<br/>         — stellatus, Verbreitung, Wanderungen 435 ff.<br/>         — sturio, Verbreitung, Lebensweise, Wanderungen 432 ff.<br/>         — transmontanus, Vorkommen 438.<br/>         Acipenseridae, Verbreitung, Systematik 432.<br/>         — Verbreitungskarte 433.<br/>         Acropodium, Begriff 292.<br/>         Adamantinom, Vorkommen 739.<br/>         Adenofibrom, Vorkommen 697.<br/>         Adenom, Aufbau, Vorkommen, Lokalisationstabelle 723 ff.<br/>         Adenomyomatosis 725.<br/>         Adrenalin, Tierkarzinomwachstum nach Zufuhr von 743.<br/>         Adrenalom 724.<br/>         Äquipotenz der Extremitätenanlage 339.<br/>         Äschen s. Thymallidae.<br/>         Äther-Infiltration für Transpirationsmessung 87.</p> | <p>Affen, Wanderungen, jahreszeitlicher Standortswechsel 221.<br/>         Agave americana, Spaltöffnung 131.<br/>         Albock, Laichen 641.<br/>         Albula vulpes, Verbreitung, Larven, Metamorphose 444.<br/>         Algen-Transpiration bei Ebbe und Flut 109.<br/>         Alkohol-Infiltration für Transpirationsmessung 87.<br/>         Alopecias vulpes, Verbreitung, Wanderungen 427.<br/>         Alosa caspia, Verbreitung, Wanderung, Laichen 482.<br/>         — finta, Verbreitung, Lebensweise, Wanderungen, Laichen 478.<br/>         — kessleri, Verbreitung, Wanderung, Laichen 482.<br/>         — pontica danubii, nigrescens und russac, Verbreitung, Wanderung, Laichen 481.<br/>         — saposchnikowi, Verbreitung, Wanderung, Laichen 482.<br/>         — vulgaris, Verbreitung, Lebensweise, Wanderungen, Laichen 478.<br/>         Amblystoma-Larve, Querschnitt durch Vorderextremitätenregion 295.</p> |
|--|--|--|

- Amblystoma punctatum*, Achsendetermination der Extremitätenanlage 322.  
 — — Embryonenentwicklung 296.  
 — Schultergürtelanlage 350.  
 — *tigrinum*, Achsendetermination der Extremitätenanlage 325.  
 Ameisenbär, Leben im Sandfeld 227.  
*Amia calva*, Vorkommen, Lebensweise, Wanderungen, Laichen 439.  
 Ammocoetes, Larvenform des Neunauges, Lebensweise 415.  
 Ammoniak-Methode für Messung der Spaltöffnungsweite 86.  
*Ampelopsis heterifolia*, Haftballen und spiralisches Zusammenziehen 213.  
 Amphibien, Teergeschwülste bei 744.  
 Amphistomatische Blätter, Tabelle 123.  
 Anadrome Wanderbewegung der Fische 409.  
 Anastomosen der Chromosomen 16.  
 — zwischen Karyotintropfen 4, 14.  
 Angelfischerei auf Salme 579.  
*Angioektasia maculosa*, Vorkommen, Bau 709.  
 Angiom, Vorkommen, Aufbau, Lokalisation bei Tier und Mensch 707ff.  
 Anilinfarben, Karzinomstehung bei veränderter Oberflächenspannung durch 772.  
 Anisodrome Tiere, Determinationsgeschwindigkeit der Extremitätenanlage 327.  
 Antilopen als Stand- und Wechselwild 228.  
 — Verzicht auf Wasser 228.  
 — Wanderung, jahreszeitliche 226.  
 Anuren, Determinationsablauf in der Extremitätenanlage 328.  
 — Extremitätenentwicklung 299.  
 — Extremitätenverdoppelung 368.  
 — nervenlose Extremitäten 382, 383.  
 — Schulter- und Beckengürtel, Determination der Achse 353.  
 Arapaima, Vorkommen 443.  
*Argentina silus*, Vorkommen, Lebensgewohnheiten, Laichen, Verbreitungskarte 658, 659.  
 — *sphyraena*, Vorkommen, Lebensgewohnheiten, Eier, Verbreitungskarte 658, 659.  
 Argyrosomus-Arten in Nordamerika 646.  
 Arktis, Wanderungen der Säugetiere 242.  
 Armmuskeln der Amphibien, Herkunft und Determination 358.  
 — -Bildung von der Somatopleura 360.  
 Arsen und Karzinomwachstum 746.  
 Arthrodiren, paläontologische Befunde 424.  
 Asien, zentrales, Wanderungen der Säugetiere 234.  
 Astrocytom 712.  
 Atherom, Formen 738.  
 Atmung der Karzinomzelle 774, 775.  
 Atmungswärme des Blattes, Formel 64.  
 Aufkrümmung und Seitenkrümmung, getrennte Reizvorgänge 195.  
 Autoblastine und Geschwulstwachstum 765.  
 Autokatalysatoren bei Geschwulstwachstum 765.  
 Autopodium, Begriff 292.  
 Autotropismus, autotropische Ruhelage 201.  
 — und Rankenbewegung 189.  
 — der Windepflanzen 174.  
 Bachforelle s. *Salmo fario*.  
 Bacterium tumefaciens, Geschwulstbildung durch 769.  
 Bär, jahreszeitlicher Standortswechsel 224.  
 Bakterien bei Geschwulstentstehung 769.  
*Balaena boops* [*longimana*], jahreszeitliche Wanderungen 265.  
 — *glacialis*, jahreszeitliche Wanderungen 279.  
 — *mysticetus*, jahreszeitliche Wanderungen 267, 277.  
 — *sieboldi*, jahreszeitliche Wanderungen 280.  
*Balaenoptera borealis*, jahreszeitliche Wanderungen 274.

- Balaenoptera musculus, jahreszeitliche Wanderungen 266, 274.  
 — physalus, jahreszeitliche Wanderungen 268, 273.  
 — rostrata, jahreszeitliche Wanderungen 265, 266, 268, 274.  
 Balchen, Vorkommen, Laichen 643.  
 Balgeschwülste 738.  
 Barbastella barbastellus, jahreszeitliche Wanderungen 259.  
 Bartschweine, Wanderungen in Sumatra 258.  
 Basaliom, differenziertes, Vorkommen 739.  
 Basipodium, Begriff 292.  
 Bathymyzon, Verbreitung 413.  
 Bdellostoma s. Polistotrema.  
 Beckengürtel, Normalentwicklung und Kinetik 349.  
 — der Vögel, Determination 366.  
 Behaarung als Transpirationsschutz 95.  
 Beluga, jahreszeitliche Wanderungen 272.  
 Berührungseizbarkeit bei Keimlingen 216.  
 — bei Ranken 175, 205, 207.  
 Bilharzia-Karzinom 766.  
 Bindegewebe und Epithelzellen in vitro, schiebene Wachstumstendenz 771.  
 — Kulturmedium für 771.  
 Bindesubstanzgeschwülste 694.  
 Bioblasten-Überimpfung und Geschwulstentstehung 760.  
 Biskayawal s. Balaena glacialis.
- Bison, amerikanische, jahreszeitliche Wanderungen 240.  
 Bläuling, Vorkommen, Wandern, Laichen 640.  
 Blastemdeterrnination 333.  
 Blastine, Geschwulstwachstum durch 761.  
 Blastom-Entstehung, Faktoren 757.  
 — Ernährungs- und Stoffwechselwirkung bei Entstehung 770.  
 — teratoides zystisches 738.  
 — durch Transplantation fetaler Gewebe 757.  
 Blatt-Dicke und Transpirationsstärke, Beziehungen 86.  
 — -Gestalt, Umwelteinfluß 139.  
 — -Größe, -Gestalt und -Zahl und Dampfhunger der Luft 115.  
 — -Größe und Transpiration 108.  
 — junges und altes, Spaltöffnungsanzahl, Tabelle 135.  
 — -Länge an trockenem und feuchtem Standort 143.  
 — Luftwegigkeit 84.  
 — mehrjähriges, Spaltöffnungsanzahl, Tabelle 136.  
 — -nachahmende Verdunstungskörper für Transpirationmessungen 89.  
 — -Querschnitt von Festuca glauca, hygromorphe und xeromorphe Differenzierung 121.  
 — von Spiraea ulmaria, anatomische Differenzierung zu verschiedener Jahreszeit 142.
- Blatt-Stellung und Transpirationsverhältnisse 121.  
 — — und Verdunstung im Wind 45.  
 — -Temperaturen 66.  
 — -transpirierendes, Temperatur in bewegter und unbewegter Luft 71.  
 — -Wachstum an Ranke- und Windpflanzen 211.  
 — Wärmehaushalt 62.  
 Blattklammer 214.  
 Blattranken 214.  
 Blattstiele, phototropische Beweglichkeit bei Winde- und Rankenpflanzen 211.  
 Blaubeck, Standwild 228.  
 Blaufelchen s. Coregonus wartmanni.  
 Blausäure-Empfindlichkeit der Geschwulstzelle 774.  
 Blauwal s. Balaenoptera musculus.  
 Boden-Temperatur und Transpiration 106.  
 — -Verdunstung und Transpiration der Pflanzen 102 ff.  
 Bohnensproß, kreisender, intermittierende Aufnahme 201.  
 — wiederholtes Erfassen der Stütze 204.  
 Bombinator, Schulter- und Beckengürtel, Determination der Achse 353.  
 Bondelles, Vorkommen, Wandern, Laichen 640.  
 Bowia volubilis, Überkrümmungsbewegungen 199.  
 Brachymystax lenok, Vorkommen, Wanderungen 635.

- Braunfisch, jahreszeitliche Wanderungen 271.
- Brevoortia tyrannus, Verbreitung, Wanderung, Laichen 485.
- Brownsche Bewegung in Zellkernen 9.
- Bruchdreifachbildung, Schema 338.
- und symmetrische Ordnung der Individuen 378.
- Brunstzeit der Saigas 236.
- der Springböcke 233.
- der Wapiti in Nordamerika 240.
- Brustflosse eines Selachiers, Schnittführung zur Auslösung 360.
- Brutpflege bei Amiidae 440.
- Buckelwal, jahreszeitliche Wanderungen 265, 266.
- Buschbock, Leben am Flußufer 226.
- C . . . s. auch K . . .
- Calamichtys calabarius, Verbreitung 441.
- Calcium, Geschwulstwachstum bei Fütterung mit 770.
- -Ionen und Oberflächenspannung des Körpers 772.
- Callorhynchus, Verbreitung 430.
- Calystegia dahurica, steile und flache Windung 204.
- sepium in Kreisbewegung 193.
- — kreisender Gipfel mit Stütze 203.
- Cancroid, präcanceröse Stadien 750.
- im Uterus 748.
- Capelin s. Mallotus villosus.
- Carcharias glaucus, Verbreitung 427.
- japonicus, Verbreitung 427.
- littoralis, Verbreitung 427.
- nicaraguensis, Verbreitung 427.
- taurus, Verbreitung 427.
- zambesiensis, Verbreitung 427.
- Carcinom s. Karzinom.
- Caspiomyzon wagneri, Wanderungen 416.
- — Wanderung, Laichen 420.
- Celloidinkörper-Transplantation in die Seitenwand des Schwanzknospenstadiums bei Triton 327.
- Cellophanmethode für Transpirationsbestimmung 82.
- Centracionidae, Wanderungen 425.
- Centrina salviani, Verbreitung, Wanderung 428.
- Centrosomen-Veränderung durch Teerpinselung 746.
- Cephaloscyllium, Verbreitung 425.
- Ceratodon monodon, jahreszeitliche Wanderungen 267.
- Cetorhinus maxima, Verbreitung, Wanderungen 427.
- Chaetoessus, Verbreitung, Anpassung an Süßwasser 444.
- Chanos chanos, Verbreitung, Wanderungen 444.
- Chimaera monstrosa [und Unterarten], Verbreitung, Wanderungen 429.
- Chirocentridae paläontologische Befunde, Verbreitung 444.
- Chlamydoselache anguinea, Vorkommen 425.
- Chlamydozoen bei Blastomübertragung 760.
- Chlorcalcium-Zufuhr, Blattgestalt nach 139.
- Cholesterin-Fütterung, Karzinomwachstum nach 771.
- Chondrofibrom des Ovariums 702.
- Chondrom, Aufbau, Ausgangspunkt, Formen 699.
- bei Mensch und Tier, Tabelle über Lokalisation 701.
- Osteombildung aus 703.
- Chondrosen 699.
- Chondrostei, Verbreitung, Lebensweise, Laichen 431.
- Chromosomen, Abbau 16.
- Anastomosenbildung 16.
- -Bildung bei Thalictum 15.
- -Dispersion 20.
- Entstehen und Verschwinden 13.
- Kolloidchemie 18.
- Lichtbrechungsvermögen und Vakuolisation 16.
- -Transport 25.
- -Zahl und Chromozentren 12.
- Chromozentren und Chromosomenzahl 12.
- in Zellkernen von Thalictum 7.
- Chyluscysten, Lokalisation 711.
- Clupea s. auch Hering.
- bassensis, Verbreitung 445.
- caerulea, Vorkommen 478.



- Clupea dobrogica*, Vorkommen, Wanderungen 477.
- *harengus*, Verbreitung, Wanderungen 445.
- *harengus membras*, Vorkommen, Laichen 470.
- *longiceps*, Vorkommen 478.
- *neopilchardus*, Vorkommen 478.
- *pallasii*, Vorkommen, Wanderungen 471.
- *pilchardus*, Verbreitung, Laichen, Lebensweise, Wanderung 475.
- *pseudohispanica*, Vorkommen 478.
- *sprattus*, Verbreitung, Lebensweise, Rassen, Laichen 474.
- Clupeidae*, paläontologische Befunde, Verbreitungskarte 445, 447.
- Wanderbewegungen 489.
- Cobaea*, Ablauf der autotropischen Reaktion 207.
- *scandens* mit Blattranken 215.
- Contranatante* Wanderbewegung der Fische 409.
- Coregonidae*, Systematik, Biologie, Verbreitungskarte 635ff., 637.
- Coregonus acronius*, Vorkommen, Lebensgewohnheiten, Laichen 643.
- *albula*, Rassen, Vorkommen, Wandern, Laichen, Lebensgewohnheiten 642.
- arktisch-pazifische Arten 645.
- Coregonus clupeiiformis* in Nordamerika, Lebensgewohnheiten Wandern, Laichen 646.
- *fera*, Vorkommen, Lebensgewohnheiten, Laichen 643.
- *generosus*, Vorkommen, Laichen 645.
- *kennicotti*, Wandern 647.
- *labradoricus*, Vorkommen, Wandern 647.
- *lauretti*, Wandern 647.
- *laveratus*, Vorkommen, Wandern, Laichen 645.
- *macrophthalmus*, Vorkommen, Lebensgewohnheiten 639, 640.
- *maraena*, Rassen, Vorkommen, Lebensgewohnheiten, Wandern, Laichen 644.
- *oxyrhynchus*, Vorkommen, Wandern, Laichen, Lebensgewohnheiten 645.
- *vandesius*, Lokalrasse von *C. albula* 642.
- *wartmanni*, Vorkommen, Biologie, Fangstatistik, Schwarmbildung 636.
- Cristivomer namaycush*, Vorkommen, Gewicht, Laichen 634.
- Cromeriidae*, Verbreitung 443.
- Crossopterygii*, Systematik, Verbreitung 441.
- Crossorhinus*, Verbreitung 425.
- Cucurbitaceen*, Ablauf der autotropischen Reaktion 207.
- Cucurbitaceen*, Fühlstüpfel an der Ranke 209.
- Cuscuta europaea*, Winden und Ranken bei 213.
- Cuticulartranspiration*, Begriff 112.
- *Kollodium* bei Bestimmung 82.
- Systeme der 113.
- Cyclostomata*, Verbreitung 410, 411.
- Cystadenoma papilliferum*, Lokalisation 723.
- Cystophora cristata*, jahreszeitliche Wanderungen 284.
- Cystosarcoma papilliferum*, Lokalisation an Mamma 716.
- Cytologie* der Hühnersarkome 763.
- Damarazebra*, Wanderungen 227.
- Dampf-Spannung* im Blatt und osmotische Werte 92.
- — in parheliotropisch gestellten Blättern 122.
- Dampfdruck* in Blattsystem und Luft 91.
- gleicher, Strömungslinien und Ellipsen 52.
- Dampfhäube*, analytisch-geometrische Zerlegung 52.
- über freier Wasseroberfläche und Porensystem 59.
- über Thermometer 68.
- Darm* bei *Oncorhynchus* nach Laichen 594.
- bei *Oncorhynchus tshawytscha* 500.
- der Salmen beim Aufstieg, Darmsaftzusammensetzung 578.

- Darmpolypen, gestielte Blastome 698.
- Dasselfliegen und Renn-tierwanderungen 255.
- Deckknochen und Osteombildung 703.
- Delphinapterus leucas, jahreszeitliche Wanderung 272.
- Delphinus leucopleurus, jahreszeitliche Wanderungen 265, 269.
- Denatante Wanderbewegung der Fische 409.
- Dentalostosen, intrakranielle 740.
- Dermoid, Vorkommen 738.
- Dermoidcysten durch Injektion von Geweberei 757.
- Determination der Anlage zu Extremitäten, Zeitpunkt 301.
- der Extremitäten, Stadien des Ablaufs 333.
- von Vorder- und Hinterextremitäten, Nervensystembedeutung 381.
- des Wachstums der Extremität 388.
- Determinationsfeld der Extremität und Symmetriehypothese 377.
- und Reaktionsfeld, Extremitätenanlage 304.
- Dicrostonyx torquatus, Wanderungen 249ff.
- Differenzierungszentrum 350.
- Diffusion durch perforierte Membran 58.
- durch Spaltöffnung, Formel 55.
- Diffusionskoeffizient und Verdunstung 35.
- Diploides Gewebe durch Überpflanzung haploider Implantate 345.
- Dipnoi, Systematik, Verbreitung 442.
- Dispersionsmittel des Zellkernes 3.
- Disposition für Karzinombildung und Regenerationsvermögen 768.
- für Teerkarzinomentstehung 744.
- Distalregenerat 338.
- Doppelbildung der Extremitäten bei Knoblauchkröte 368.
- der Extremität, Vorkommen und Grad 367.
- der Extremitätenanlage und Bruchdreifachbildung 379.
- Doppelporometer zur Untersuchung amphistomatischer Blätter 85.
- Dorsoventralachse der Extremität, Zeitpunkt der Determination 323.
- Dreifachbildung, spiegelbildliche 373.
- Ducker, Leben im Sandfeld 226.
- Standwild 228.
- Ecdeicola monostachya**, Stengelrinne mit Spaltöffnungen 131.
- Ectoderm und Determination der Extremität 307.
- Edelfisch, Laichen 641.
- Ei-Größe bei Lachsen 597.
- von *Oncorhynchus*, Inkubationszeit 514.
- von *Salmo salar*, Inkubationszeit 529.
- Eichhörnchen, Wanderungen 242.
- Einbettung für Lebendbeobachtung an Zellkernen 3.
- Eisen-Stoffwechsel bei Lachsen 599.
- Eishai s. *Laemargus borealis*.
- Eiweiß-Fütterung, Karzinomwachstum bei 770.
- Elasmobranchii, paläontologische Befunde 424.
- Elastin im Epithel nach Teerpinselung 742.
- Elastom, Aufbau, Vorkommen 698.
- Elefant, Wanderungen, Pfade 225.
- Elektrische Ladung in Kolloiden 25.
- Elenantilope 228.
- jahreszeitliche Wanderungen 226.
- Ellipesurus, Verbreitung 429.
- Elliptische Bewegung einer *Sicyosranke* 180, 185.
- Elops lacerta* und saurus, Verbreitung, Wanderung 444.
- Embryom, Embryoid, Teratoblastom 737.
- Enchondrom, Entstehung, Ausgangspunkt 699.
- in Geschlechtsorganen 703.
- Endokrine Drüsen und Extremitätenwachstum 388.
- Endothelium, Entstehung, Vorkommen, Aufbau 711.
- Engraulis engrassicholus*, Verbreitung, Wanderung, Laichen 486.
- *mitchilli*, Vorkommen, Laichen 489.
- *mordax*, Verbreitung, Wanderung, Laichen 485.

- Entdifferenzierung lädierter Zellen und Sarkomentstehung 761.
- Entenwal, jahreszeitliche Wanderungen 266.
- Entosphenus tridentatus, Laichzeit 421.  
— — Wanderungen 416, 418.
- Entzündung, chronische, und Karzinomentstehung 754.
- Epidermis-Dicke und Transpirationsdicke bei Blättern 116.
- Epidermoid, Vorkommen 738.
- Epidermoidaltranspiration, Begriff 112.
- Epidermoidcysten durch Injektion von Geweberei 757.
- Epistomatische Blätter, Tabelle 123.
- Epithel und Bindegewebe in vitro, verschiedene Wachstumstendenz 771.  
— -Verdickung nach Olivenölinjektion 750.  
— -Wucherung durch Granugenol 752.  
— — nach Scharlachinjektion 751, 752.  
— — durch Teerpinselung 742.
- Epitheliale Geschwülste, reife, Entstehung, Aufbau, Formen 720 ff.  
— — unreife, Entstehung, Aufbau, Formen 728 ff.
- Epithelioma papillare, Formen, Aufbau, Lokalisationstabelle 721 ff.  
— durch Teerwirkung 748.
- Eptesicus nilssonii, jahreszeitliche Wanderungen 260.
- Erdeichhörnchen, Leben im Sandfeld 227.
- Erdferkel, Leben im Sandfeld 227.
- Erignathus barbatus, Wanderungen 284.
- Ernährung s. auch Nahrung.  
— und Blastomentwicklung 770.
- Euphorbia-Transpiration 109.
- Evaporation in Gasatmosphäre 97.  
— -Kurve und Transpirationskurve, Vergleich 90.  
— und Verdunstung 32.  
— bei wachsender Windgeschwindigkeit 69.
- Evaporationshaube und Transpirationshaube 59.
- Evaporimeter für Transpirationsmessungen 88.
- Exoskelett und Osteombildung 703.
- Extremitäten s. auch Hinterextremitäten.  
— -Anlage, Determinationsablauf 308.  
— — funktionslose, Formbildung des Skeletts 387.  
— — gegenseitiger Einfluß benachbarter 379.  
— — harmonisch-äquivalentielles System 334.  
— — von Säugetieren, Determination 367.  
— — scheibenförmige 293, 294.  
— -Defekte und Mittelhirndefekte, Beziehungen 385.  
— Doppelbildung und Rotation 310.
- Extremitäten, Doppelbildung durch Spaltung der Anlage 370.  
— — Vorkommen und Grad 367, 368.  
— -Entwicklung, Funktion als determinierender Faktor 385.  
— — Nervensystembedeutung 381 ff.  
— — der paarigen 292.  
— freie, und Schultergürtel, Beziehungen zwischen den Anlagen bei Amphibien 354.  
— Induktion 344, 347.  
— -Muskulatur, Kinetik und Determination 356.  
— nervenlose, Entwicklung 382, 383.  
— -Skelett, Differenzierung 292.  
— Spaltung der Anlage 370.  
— -Stellung, Regulation durch Rotation 342, 343.  
— in symmetriefreier Ordnung 369.  
— in symmetrischer Ordnung 371.  
— -Transplantation zwischen Amblystoma punctatum und tigrinum 391.  
— — an Anurenlarven 302.  
— — Lokalisation und Wirkung der determinierenden Ursachen 336.  
— überzählige, indiziert durch implantierte Gehörblase 347.  
— der Vögel, Determination 364.  
— — — Normalentwicklung 363.  
— -Wachstum, Determination 388.

- Extremitäten-Wachstum, Umwelteinflüsse 394.
- Extremitätenfeld bei Vögeln, Ausbreitung 364.
- Wirkung auf Schwanztransplantation 306.
- Fadenranken 214.
- Fächerbildung an der Hinterextremität nach orthotoper heteropleuraler Transplantation 376.
- Farbe des Fleisches von Lachsen vor und nach Laichakt 595.
- Farbstoff-Speicherung durch Jensentumor und Mäusekarzinom 775.
- Farbwechsel des *Salmo salar* 537.
- Farne, Transpiration 112.
- Femurkopf, funktionelle Struktur in nerven- und funktionsloser Extremität 387.
- Fett-Fütterung, Karzinomwachstum bei 770.
- Fettsäure, Oberflächenspannung im Körper bei Einfluß von 772.
- Fettsteine bei gemästeten Tieren 701.
- Fettstoffwechsel bei Lachsen 599 ff.
- Fibroangiom, Vorkommen 710.
- Fibroblasten, gereizte, und Geschwulstentstehung 764, 765.
- Fibroendotheliom, Aufbau 711.
- Fibroepitheliom durch Teerpinselung 746.
- Fibrolipom, Vorkommen 698.
- Fibrom, Aufbau, Formen, Vorkommen, Lokalisation an bestimmten Organen 695 ff.
- multiple, der *Cauda equina* 713.
- durch Teerpinselung 747.
- Filterpapier, bedecktes und unbedecktes, Transpirationsversuche mit 119.
- Finnfisch, jahreszeitliche Wanderungen 266.
- Finnwal s. *Balaenoptera physalus*.
- langhandiger s. *Megaptera nodosa*.
- Fische, Wanderungen 405.
- Fischzüge und Wanderung der Waltiere 264.
- Fixierung, Zellkerninhalt-Verlagerung durch 15.
- Zellkernsol-Veränderung durch 10.
- von Zellkernteilungsstadien 14.
- Flächenfeldverdunstung 52.
- Flankenkrümmung und autonome Nutation 198.
- eines Windesprosses, Schema 194.
- Flechten, Transpiration 109, 110, 111.
- Fledermaus, Wanderungen 259.
- Flughunde, jahreszeitliche Wanderungen 263.
- Flußheringe s. *Alosa*.
- Follikelzysten 738.
- Forelle s. *Salmo*.
- Fossile Fische 424.
- Fruchtreife und Tierwanderungen in Südafrika 228.
- Fucus-Transpiration bei Ebbe und Flut 109.
- Fühltüpfel an *Cucurbitaceen*ranken 209.
- Furchenwal, jahreszeitliche Wanderungen 271.
- Gabelgemse, jahreszeitliche Wanderungen 240.
- Galaxias attenuatus*, Vorkommen, Wandern, Laichen 656.
- Galaxiidae*, Arten, Verbreitungskarte 656, 657.
- Galeus canis*, Verbreitung, Wanderungen 428.
- Gallenblase der Salmen beim Aufstieg 579.
- Gangfisch s. *Coregonus macrophthalmus*.
- Gas-Diffusionsmethoden für Transpirationsmessung 86.
- Gastheorie, kinetische 33.
- Gazellen, Leben im Sandfeld 226.
- Gefäße bei Trockenpflanzen 139, 140.
- Gehörblase-Implantation, überzählige Extremität durch 347.
- -Transplantation in die Seitenwand des Schwanzknospens Stadiums bei Triton 327.
- Gelbildung, Chromosomenentstehung durch 13.
- im Zellkern 8.
- — — als Kunstprodukt 3, 4.
- Gelenkhöhlenbildung bei Einfluß implantierter Extremität 355.
- durch überzähligen Humerus 228.

- Gemsbock, Leben im Sandfeld 226.
- Gene in Chromosomen 19.
- Geotorsion 199.
- und Flankenkrümmung der Sprosse 174.
- Geotria, Entwicklung, Wanderung 423.
- Geotropismus, negativer, Lateralgeotropismus als Abwandlung 201.
- und Überkrümmungsbewegungen 186.
- Geschlechterverteilung bei *Coregonus albula* am Laichplatz 642.
- der Felchen auf den Laichplätzen 639.
- der Salmen beim Aufstieg 576ff., 626.
- der Stinte am Laichplatz 651.
- Geschlechtsorgane der Salmen und Nahrungsaufnahme 579.
- Geschwulst durch Bakterien 769.
- der Binde substanz, reife 695.
- durch chemische Reize 740ff.
- Entstehung und Allgemeinschädigung des Körpers 755, 759.
- — Reiztheorie 767.
- — verschiedene Faktoren 770.
- epitheliale reife, Entstehung, Aufbau, Formen 720ff.
- — unreife, Entstehung, Aufbau, Formen 728ff.
- des Gefäßgewebes 707.
- Heteroplastik, Homoioplastik 756.
- homo- und heterologe, Wachstum 756.
- Geschwulst, Identifizierung bei Mensch und Tier 763.
- -Immunität, Lymphocytenbedeutung für 771.
- -Kulturwachstum bei Karzinomfiltratwirkung 764.
- des muskelbildenden Gewebes 705.
- des Nervengewebes, Formen, Lokalisation 711.
- durch Parasiten 766.
- Stoffwechsel in den Zellen 773.
- Strukturumwandlung nach Transplantation 758.
- der Thyreoidea beim Huhn 727.
- tierische, Vorkommen und Besonderheiten 692.
- durch Transplantation 756.
- -Transplantation auf mit Geschwulstfiltraten behandelte Tiere 764.
- unreife, der Binde substanz 713.
- durch versprengte Keime, COHNHEIMSche Theorie 757.
- -Wachstum, Autoblastinewirkung 765.
- -Zellen, Biologie 773.
- — Eigenschaften der Filtrate 760.
- Gewebe, embryonale, Transplantation 756.
- fetale und embryonale, Transplantation 757.
- Giraffe, Leben im Sandfeld 226.
- Gleichgewichtslage der Ranke 181.
- Gliom, Formen, Vorkommen, Lokalisation 712.
- Glykolyse durch Karzinomzellen 773.
- Gnu, jahreszeitliche Wanderungen, Lebensweise 226, 228, 229.
- Gonorhynchidae, Verbreitung 443.
- Gramineengrannen als Hygrometer 82.
- Granugenol, Epithelwucherung durch 752.
- Granulation in Zellkernen der Wurzelhaube 4.
- Granulom durch Neoplasmenfiltrate 762.
- Granulosazellumoren, Lokalisationstabelle 716, 719.
- Grauwal s. Rhachianectes glaucus.
- Gravenche, Laichen 643.
- Greifbewegungen bei windenden Pflanzen 171.
- Grenzschicht zwischen Karyotin und Karyolymphe 15.
- von Kernfaden und Chromosom 15.
- Grilse s. Salmo.
- Großrenken s. *Coregonus*.
- Gymnarchus niloticus, Verbreitung 443.
- Haarbalgzysten, Entstehung 738.
- Haare auf Blättern und Transpirationswiderstand 117, 119.
- als Hilfsorgane an Windepflanzen 212.
- Haarscheidentumor der Maus 734.
- Hämangiom, Vorkommen, Lokalisationstabelle, Aufbau 707ff.
- Hämatom, verknöchertes 704.

- Haftballen an Winde- und Rankenpflanzen 212.
- Haie s. Selachii.
- Hakea suaveolens, Spaltöffnungsquerschnitt 130.
- Haken des Unterkiefers bei Salmen 593.
- Hakenklimmer 214.
- Halsbandlemming 249ff.
- Hamartoblastom, Entstehung, Aufbau 708.
- Hammerhaie s. Zygaenidae.
- Haplochitonidae, Arten, Verbreitungskarte 656, 657.
- Haploides Gewebe, Implantation in diploide Larven 345.
- Haptotropismus der Ranken 205.
- — — stammesgeschichtliche Entstehung 216.
- Harriotta, Verbreitung 430.
- Hartebeest, Leben im Sandfeld 226.
- Hasen, jahreszeitlicher Standortswechsel 222.
- Wanderungen 242.
- Haut-Karzinom, Histogenese 742.
- -Läsion, Karzinombildung in Narbengewebe 752.
- Heideformation, Wasserökonomie der 107.
- Herdenordnung der Saigas 236.
- wandernder Säugtiere und Auflösung der Ordnung 229.
- der Wapiti 240.
- Hering s. auch Clupea.
- Ernährung, Laichen Lebensweise 456ff.
- Fangergebnisse-Tabellen 461.
- — in Norwegen 466.
- Hering, Laichplätze, Verbreitungskarte 452, 453.
- norwegischer, Laichplatz und Wanderungen 466.
- Rassen 450ff.
- Schuppen in gutem und schlechtem Freßjahr 467.
- — verschiedener Rassen 464.
- -Verteilung in der Nordsee und Nordseeströmungen 462, 463.
- Wachstum verschiedener Rassen 465.
- Wanderungen 458ff. 489.
- Heringslarven 458.
- Heringszüge und Wanderungen der Walfische 269.
- Hermelin, jahreszeitlicher Standortswechsel 222.
- Heteropleural, Begriff 293.
- Heterotis niloticus, Vorkommen, Wanderungen, Laichen 443.
- Heterotop, Begriff 293.
- Hexanchus cinereus, Wanderungen 425.
- griseus, Wanderungen 425.
- Hilfsorgane der Winde- und Rankenpflanzen 212.
- Hinterextremität der Amphibien, Muskelbildung 357.
- der Anuren, Determination 328.
- — — Entwicklung 299.
- Determination der Anlage 302.
- von Rana arvalis, Entwicklung 300.
- -Skelett der Vögel, Determination der Abschnitte 364, 365.
- Hiodontidae, Verbreitung 443.
- Hodengewicht von jungen Salmo salar 539.
- Holocephalen, Wanderungen 429.
- Holostei, Systematik, Verbreitung 439.
- Homopleural, Begriff 293.
- Horizontalgeotropismus s. Lateralgeotropismus.
- Hormonkarzinome 743.
- Hornhygroskop bei Transpirationsbestimmung 82.
- Hornstrahlengeschwulst der Maus 734.
- Huchen s. Salmo hucho.
- Hyänen, braune und gefleckte 227.
- Hygrometer für Transpirationsbestimmung 82.
- Hygromorphe Differenzierung des Blattes von Festuca glauca 121.
- Hyla, Extremitätenentwicklung 299.
- Hyperkeratosen und präcanceröse Stadien 751.
- Hypernephrom 724.
- Hyperoartia, Verbreitung 413, 414.
- Hyperoodon ampullatus, jahreszeitliche Wanderungen 273.
- rostratus, jahreszeitliche Wanderungen 266.
- Hypomesus japonicus und H. olidus, Wandern, Laichen 656.
- pretiosus, Wandern, Laichen 656.
- Hypophyse-Hinterlappenextrakt, Teerkarzinomwachstum nach Zufuhr von 744.
- Hypostomatidae der Blätter, Tabelle 123.

- Induktion von Extremitäten 344.  
— heterogenetische 347.  
— homogenetische 345.  
Infiltrationsmethode für Transpirationsmessung 87.  
Inkubationszeit der Eier von *Oncorhynchus nerka* 514.  
— — — von *Salmo salar* 529.  
Innervation der Muskeln bei Amphibien 358.  
Insulin, Geschwulstwachstum nach Injektion von 770.  
Interzellularräume bei *Solanum tuberosum* 113.  
Interzellulärtranspiration, Begriff 112.  
Ionenkonzentration im Körper und Geschwulstwachstum 772.  
Isodrome Tiere, Determinationsgeschwindigkeit der Extremitätenanlage 327.  
Jakobslachse, Wanderungen, Lebensweise 548.  
Japanwal s. *Balaena sibboldi*.  
Jod-Äther-Infiltration für Transpirationsmessung 87.  
**K** . . . s. auch **C** . . .  
Kali-Fütterung, Geschwulstwachstum bei 770.  
Kaninchen, amerikanische, jahreszeitlicher Standortwechsel 224.  
Karyolymphe, Karyotin 2.  
— Solnatur 12.  
Karyotin, Gelnatur 12.  
Karyotin, Wasseraufnahme vor Zellkernteilung 14.  
Karzinom-ähnliche Wucherung neben anämischem Lungeninfarkt 753.  
— Arsenwirkung 746.  
— -Entstehung, allgemeiner Krankheitsvorgang des Körpers 755 ff., 759.  
— — Disposition und Regenerationsvermögen 768.  
— — bei fehlender Resistenzkraft des Körpers 754.  
— Exposition als Faktor für Entstehung 745.  
— Glykolyse der Zellen 773.  
— Lipolyse, durch 775.  
— Lokalisationstabelle 728 ff.  
— Magen-, Milchsäure im Mageninhalt 775.  
— melanotisches 735.  
— präcanceröse Stadien 750.  
— durch Reizwirkung, lange Latenzzeit 767.  
— Spiroptera-, Transplantation 756.  
— Stoffwechsel der Zellen 773.  
— Teer- 740 ff.  
— — bei Kaninchen 747.  
— — Metastasenbildung 747.  
— — im Uterus 748.  
— der Thyreoidea 732.  
— Tier-, Rückbildung 748.  
— -Wachstum und Oberflächenspannung des Gewebes 772.  
— — Stromazellenbedeutung 771.  
— Zellteilung, Zellverbandlockerung 742.  
Katadrome Wanderbewegung der Fische 409.  
Keimblätter und Laubblätter, Transpirationsunterschiede 136.  
Kilch s. *Coregonus acronius*.  
King Salmon s. *Oncorhynchus tshawytscha*.  
Klappmütze s. *Cystophora cristata*.  
Kneriidae, Verbreitung 443.  
Knoblauchkröte, Extremitätenverdupplung 368.  
Kobaltmethode und Porometermethode, Vergleich 85, 86.  
— für Transpirationsbestimmung 80.  
— für Transpirationsforschung an Sonnen- und Schattenblättern 145.  
Kohlehydrat-Fütterung, Geschwulstwachstum bei 770.  
— -Stoffwechsel der Karzinomzelle 774.  
Kollodium über Blättern, Transpirationsbestimmung 82.  
Kompaspflanzen, Transpirationsverhältnisse 122.  
Konstitution und Karzinomentstehung 745.  
Kontaktblastome 756.  
Kontaktreizbarkeit bei Windepflanzen 202.  
Kopfmuskeln der Amphibien, Herkunft und Determination 358.  
— -Bildung von den Myotomen 360.  
Kopfskelett von *Salmo salar* 594.

- Kopulation der Petromyzontiden 421.
- Kreisbewegung, Ablenkung durch geotropische Reizung 188.
- in Ansicht von oben, Schema 182.
- von Bohnensprossen, intermittierende Aufnahme 201.
- aus elliptischen Schwingungen 185.
- eines Linkswinders, Schema 196.
- von *Pharbitis hispida* um eine geneigte Achse 198.
- von *Pilogyne suavis* neben Stützen 208.
- der Ranken 176.
- — — bei Ausschaltung geotropischer Impulse 200.
- Schema der Stadien 177.
- einer *Sicyosranke* 180.
- der Sproßgipfel von *Pilogyne* 178, 179.
- stammesgeschichtliche Entstehung 216.
- durch verschiedene Wachstumsge-  
schwindigkeit 179.
- der Windepflanzen 190.
- — — in bestimmter Richtung 193.
- Kröpfling des Altersees, Lebensgewohnheiten, Laichen 643.
- Kropfantilopen, jahreszeitliche Wanderungen 234.
- Krümmung, Überkrümmungsreaktion 183.
- eines zylindrischen Körpers 176.
- Kryptogamen-Transpiration 112.
- Kudu, jahreszeitliche Wanderungen 226.
- Standwild 228.
- Kulan, jahreszeitliche Wanderungen 235.
- Kultur von Geschwulstzellen bei Karzinomfiltrat-Einwirkung 764.
- von Mischgeschwulsten, Wachstumstendenz des karzinomatösen Anteils 771.
- Lachse s. *Salmo*.
- Laemargus borealis*, Verbreitung 424.
- — — Wanderungen, Lebensweise 428.
- Längenwachstum der Ranken bei langem Kontakt mit der Stütze 209.
- Laichen der *Acipenseriden* 434 ff.
- der *Coregoniden* 638.
- der Forellen 615 ff.
- der *Holostei* 439 ff.
- mehrfaches, der Salme 590.
- von *Oncorhynchus gorbusha* 526.
- — — *nerka* 512.
- — — *tschawitscha* 501.
- der *Petromyzontiden* 421.
- der Stinte 652.
- Laichhaken bei männlichem Lachs 500.
- Laichplätze der He-  
ringe, Verbreitungskarte 452, 453.
- der Salme, Laichakt und -zeit 580.
- Laichwanderung, Instinkthandlung 408.
- Lamna cornubica*, Verbreitung, Lebensweise 427.
- Lampreta fluviatilis*, Ernährung, Laichen 418.
- — Synonyma 418.
- — Wanderungen 416.
- Larven der *Petromyzontiden* 422.
- Lasiomycteris noctivagus*, jahreszeitliche Wanderungen 262.
- Lasiurus borealis*, jahreszeitliche Wanderungen 262.
- *cinereus*, jahreszeitliche Wanderungen 262.
- Lateralgeotropismus, Abwandlung des negativen Geotropismus 201.
- Begriff 173.
- Theorie 194, 196.
- Lateralität, Determination 308.
- Lateralwirkung, stammesgeschichtliche Entstehung 216.
- Theorie 200.
- Leber der Salmen beim Aufstieg 579.
- Lecithin-Injektion, Geschwulstwachstum nach 771.
- Leiobalaena australis*, jahreszeitliche Wanderungen 264.
- Leiomyom* im Tragsackhorn des Schweines 708.
- Vorkommen, Aufbau, Lokalisation 705 ff.
- Lemminge, Wanderungen, Vermehrung 244 ff.
- Lemmingfieber 252.
- Lepidosiren, Verbreitung, Lebensweise 442.
- Lepidosteus osseus*, Verbreitung, Wanderungen, Laichen 440.
- *platystomus*, Verbreitung, Wanderungen, Laichen 440.
- *viridis* und *tropicus*, Verbreitung 440.
- Leucichthys*-Arten, Vorkommen, Laichen 646.



- Leukomyelose bei Hühnern 718.
- Leuroglossus stilbius, Vorkommen 656.
- Lichtbrechung durch Chromosomen 16.
- durch Zellkerne 5.
- Lichtwirkung, Blattbeeinflussung 144.
- und Vertikalorientierung der Blätter 122.
- Linsen-Determination durch den Augenebecher 305.
- Lipoangiom, Vorkommen 710.
- Lipoblastom, Vorkommen bei Tieren und Menschen 698.
- Lipochrom im Lachsmuskel 599.
- Lipofibrom, Vorkommen 697.
- Lipoidlöslichkeit der Teersubstanz und Karzinomentstehung 746.
- Lipolyse durch Karzinomzellen 775.
- Lipoma bei Mensch und Tier, Lokalisation in verschiedenen Organsystemen, Tabelle 699, 700.
- subcutaneum, pendulum, durum, fibrosum 699.
- Lodde s. Mallotus villosus.
- Löwen, Wanderungen 227.
- Luftdruck und Transpiration 93.
- Luftfeuchtigkeit und Transpiration 91.
- Luftwegigkeit des Blattsystems, Nachweis 84.
- Lungen-Infarkt, karzinomähnliche Wucherung in 753.
- Lymphangiom bei Amphibien durch Teerpinselung 744.
- Lymphangiom-Formen, Lokalisation bei Mensch und Tier 710ff.
- Lymphocyten und Geschwulstimmunität 771.
- Lymphom, Lokalisation an der Milz 718.
- Lymphomatose, Lokalisationstabelle 718.
- Magen, Epithelwucherung nach Teerfütterung 748.
- der Salmen beim Aufstieg 578.
- Makrophagen der Milz mit Arsen- und Teerzusatz, Geschwulstbildung durch 762.
- und Sarkomentstehung 764, 765.
- Makrophagenhistiocyten und Sarkombildung 765.
- Makrophthalmia-Stadium der Geotriararten 424.
- Malacopterygii, Verbreitung, Systematik 443.
- Mallotus villosus, Vorkommen, Wandern, Laichen 654.
- Mamma-Karzinom, Transplantation 756.
- Maräne s. Coregonidae.
- kleine, s. Coregonus albula.
- große, s. Coregonus maraena.
- Markierungsversuche bei Oncorhynchus nerka 507.
- an Oncorhynchus tshawitscha 499.
- an Salmo salar 542.
- Maus (Mus oeconomicus), Wanderungen 242.
- Mediolaterale Achse der Extremität, Zeitpunkt der Determination 323.
- Medium für Bindegewebekultur 771.
- Meerforelle s. Salmo trutta.
- Megachiropteren, jahreszeitliche Wanderungen 263.
- Megalops atlanticus und cyprinoides, Verbreitung, Wanderungen 444.
- Megaptera nodosa, jahreszeitliche Wanderungen 268, 275.
- Melanoblastom, Vorkommen, Lokalisationstabelle 735ff.
- Melanosarkom, Vorkommen 714, 715, 735.
- Melanozytoblastom, Vorkommen 735.
- Membran des Zellkernes 2.
- Mesoderm und Determination der Extremität 307.
- -Transplantation [rechte Gliedmaße auf rechte Seite] unter Inversion 313.
- Mesodermaler Anlagebezirk in der Vorderextremität 297.
- Metamorphose der Petromyzonten 422.
- Metapodium, Begriff 292.
- Metastasen-Bildung 763.
- Milchsäure-Bildung durch Karzinomgewebe 773, 774.
- im Mageninhalt bei Magenkarzinom 775.
- Mischgeschwülste, Entstehung 758.
- -Kultur, Wachstumstendenz des karzinomatösen Anteils 771.
- Transplantation 756.
- Mitochondrien im Makrophagen und Fibroblasten bei Geschwulstbildung 764, 765.

- Mittelhirn-Defekte und Extremitätendefekte, Beziehungen 385.
- Mobula, Lebensweise 429.
- Monocyten des Hühnerblutes und Sarkomfiltrate, Geschwulstentstehung durch 762.
- Mopsfledermaus, jahreszeitliche Wanderungen 259.
- Mormyriden, Verbreitung 443.
- Murmeltiere, jahreszeitlicher Standortwechsel 222.
- Muskel-Analyse bei Lachsen vor und nach Laichzeit 595.
- der Extremitäten von Amphibien, Kinetik und Determination 356.
- -Geschwülste 705.
- -Gewicht aufsteigender Lachse 597.
- Kopf- und Thorax-, von Amphibien, Herkunft und Determination 358.
- nervenfreier Extremitäten 384, 385.
- der Vorderextremität bei Urodelen, Schema der Anlage 359.
- Mustelus vulgaris, Verbreitung, Wanderungen 428.
- Myeloidom, Lokalisation an der Milz 718.
- Myliobatis aquila, Verbreitung, Wanderungen 429.
- Myoangiom, Vorkommen 710.
- Myoblastom, Vorkommen, Aufbau, Lokalisierung in verschiedenen Organen 705, 706 ff.
- Myom, Vorkommen, Aufbau, Lokalisation in verschiedenen Organen 705, 706 ff.
- Myopus schisticolor, Wanderungen 251.
- Myositis ossificans, Formen 705.
- Myotis lucifugus, jahreszeitliche Wanderungen 263.
- Myxine glutinosa, Verbreitung, Wanderungen, Laichen, Entwicklung 412.
- Myxoadenom, Vorkommen 697.
- Myxoblastom, Aufbau, Vorkommen 697.
- Myxofibrom, Vorkommen 697.
- Myxolipom, Vorkommen 697, 698.
- Myxom bei Menschen, Lokalisation 698.
- bei Tieren, Lokalisation 697.
- Myxosarkom, Vorkommen 698.
- Naevus, lipomatöses, bei verschiedenen Tieren 699.
- pigmentosus, Vorkommen 735.
- vasculosus 708.
- Nahrung junger Salmo salar 530.
- Nahrungsaufnahme der Lachse im Aufstieg 578.
- verlichter, abwandernder Salme 583.
- Nahrungssuche und Wanderung der Säugetiere 226.
- Narben, Karzinombildung nach Teerpinselung in 752.
- Narbenkeloid, Vorkommen 697.
- Narval, jahreszeitliche Wanderungen 267.
- Neoceratodus forsteri, Verbreitung 442.
- Neochanna, Vorkommen 658.
- Nerven und Schultermuskeln der Anuren, Schema 359.
- -Verletzung und Extremitätenentstehung auf Aktivierung der Determinationsfelder 349.
- Nervensystem und Extremitätenentwicklung 381 ff.
- und Geschwulstentstehung 769.
- Nestbau bei Amiidae 440.
- bei Petromyzontiden 421.
- Neunauge s. Petromyzon.
- Neuroblastom, Formen, Lokalisationstabelle 711, 712.
- Neurofibromatose an Achselflechten 713.
- Neurom, Lokalisation, Aufbau, Vorkommen 712, 713.
- NEWTONSches Gesetz der Partialdrucksumme 35.
- Nordamerika, Wanderungen der Säugetiere 237.
- Nordsee-Strömungen und Heringsbewegungen 462, 463.
- Notidanus s. Hexanchus.
- Notopterus, Verbreitung 443.
- Nucleolen, Kolloidchemie 13.
- bei Zellkernteilung 14.
- Nutation, autonome und asymmetrische 172, 173.
- — Theorie 197.
- rotierende, Begriff 170, 180.

- Nyctalus noctula, jahreszeitliche Wanderungen 259.
- Oberflächenspannung des Gewebes und Karzinomwachstum 771.
- Oblemning, Wanderungen 249.
- Odontoma verum 704.  
— Vorkommen 739.
- Öl, ätherisches, Partiardruck und Verdunstung 95.  
— -Injektion, Geschwulstwachstum nach 771.  
— aus Thaleichthys pacificus 656.
- Ölfarbstoff-Injektion, Geschwulstwachstum nach 771.
- Ohr, Epithelverdickung nach Olivenölinjektion 750.  
— Epithelwucherung nach Scharlachinjektion 751.
- Ohrenrobbe s. Otariidae.
- Oncorhynchus gorbutscha, Länge, Gewicht, Verbreitung, Wanderung, Kopfformen 522.  
— keta, Verbreitung, Wanderung, Lebensweise, Kopfformen, Laichen 517.  
— kisutsch s. Oncorhynchus milkschitsch.  
— masou, Verbreitung, Laichzeit 522.  
— milkschitsch, Verbreitung, Wanderung, Lebensweise 516.  
— nerka, Elternstrom-Theorie 610.  
— — Verbreitung, Färbung, Lebensweise, Laichen 507 ff.
- Oncorhynchus tshawytscha, Verbreitung, Wanderung, Lebensweise, Laichen 495.
- Organisationsfeld, Wirkungsbereich der organisierenden Potenzen 306.
- Organoplastische Wachstumsenergie der Karzinome 735.
- Orthotop, Begriff 293.
- Oryx, Herdenbildung, Salzsuche, Lebensweise 228, 230.
- Osmeridae, Arten und Rassen, Verbreitungskarte 647, 653.
- Osmerus eperlanus, Vorkommen, Meerenthalt, Wandern, Lebensgewohnheiten, Nahrung, Laichen, Jungfische 649 ff.  
— mordax, Verbreitung, Wandern, Laichen, Lebensgewohnheiten 652.  
— thaleichthys, dentex und albatrossis, Laichwanderungen 654, 656.
- Ossificatio plana racemosa 704.
- Osteoglossidae, Verbreitung 443.
- Osteom, Vorkommen, Lokalisation bei Mensch und Tier, Tabelle 703, 704.
- Ostracodermen, paläontologische Befunde 424.
- Ostseeschnäpel s. Coregonus laveratus.
- Otariidae, jahreszeitliche Wanderungen 285.
- Ovarium-Gewicht bei aufsteigenden Lachsen 596.
- Ovis orientalis, jahreszeitliche Wanderungen 237.
- Oxydationshemmung in Geschwulstzellen nach Teerpinselung 746.
- Pantodonidae, Verbreitung 443.
- Papillom, Form, Aufbau, Lokalisations-tabelle 721.  
— des Ösophagus 721.  
— durch Teerpinselung 747.  
— im Uterus nach Teerapplikation 749.
- Papillomatose, endotheliale, Lokalisation 711.
- Paraffinöl-Infiltration für Transpirationsmessung 87.
- Parasiten, Geschwulstbildung durch 766.
- Paratrygon, Verbreitung 429.
- Parheliotropische Blattlage und Transpiration 122.
- Partialdruck ätherischer Öle und Verdunstung 96.  
— Gesetz 31.
- Passiflora, Ablauf der autotropischen Reaktion 207.
- Pellonula, Vorkommen 445.
- Peritheliom, Entstehung, Vorkommen 711.
- Petromyzon marinus, Laichen 419.  
— marinus, Verbreitung, Lebensweise, Wanderungen 415 ff.
- Pferde, wilde, jahreszeitliche Wanderungen in Asien 235.
- Phanerogamen, Transpiration 112.

- Pharbitis hispida in Kreisbewegung 198.
- Phlorrhizin, Geschwulstwachstum nach Injektion von 770.
- Phoca foetida, Wanderungen 284.
- groenlandica, jahreszeitliche Wanderungen 283.
- vitalina, Wanderungen 284.
- Phocaena communis, jahreszeitliche Wanderungen 265, 266.
- leucas, jahreszeitliche Wanderungen 265, 268.
- Orca, jahreszeitliche Wanderungen 265.
- phocaena, jahreszeitliche Wanderungen 271.
- Phosphat, Geschwulstwachstum bei Fütterung mit 770.
- Phosphor-Stoffwechsel bei Lachsen 599.
- Phototropismus, negativer, bei Ranken 212.
- Phragmoplasten-Bildung 20.
- Pilogyne suavis in Kreisbewegung neben Stützen 208.
- Pilze, Transpiration III.
- auf verlichteten Onchorhynchus tschawytscha 505.
- Plagiogetropismus 197.
- Plagiostomi, Systematik, Wanderbewegungen 424.
- Plecoglossus altivelis, Wanderungen, Größe, Laichen 660.
- Pleurodeles Waltlii, Determinationsablauf in der Extremitätenanlage 328.
- Polaritätsdetermination, partielle, des Implantats 329, 331.
- Polistotrema, Vorkommen, Wanderungen, Laichen 413.
- Polsterpflanzen, Transpirationsbilanz 121.
- Polyodon spathula, Verbreitung 431.
- Polyodontie, latente 704.
- Polyposis adenomatosa, Vorkommen 723.
- Polypterus, Vorkommen, Lebensweise, Befruchtung 441.
- Pomolus chrysochloris, Verbreitung, Wanderung, Laichen 485.
- pseudoharengus, Verbreitung, Wanderungen, Laichen 485.
- Poren-Durchmesser an Blattober- und -unterseite 129.
- Transpiration durch 47, 55.
- -Verdunstung, Tabellen 61.
- — in unbewegter Luft 57.
- Porometer-Methode und Kobaltmethode, Vergleich 85, 86.
- Nachweis der Luftwegigkeit eines Blattes 84.
- Postaxial, ulnarer und fibularer Bezirk 293.
- Potometermethode, Transpirationsmessung 77.
- Präaxial, radialer und tibialer Bezirk 293.
- Pristiophoridae, Körperbau, Lebensweise 428.
- Pristis perotteti, Vorkommen 429.
- Proostei, paläontologische Befunde, Systematik 431.
- Protoplasma bei Transpiration in Gasatmosphäre 96.
- Protopterus aethiopicus, annectens, doloi, Verbreitung, Wanderungen 442.
- Protozoen bei Blastomübertragung 760.
- Proximalregenerat 338.
- wirtsseitenverkehrtes 329.
- Proximodistalachse an Hinterextremität der Anuren, Determination, Schema 332.
- Psamom der Dura 704, 711.
- Psammosarkom am Gehirn 717.
- Psephurus gladius, Vorkommen 431.
- Pseudoblastome, Begriff 760.
- Pseudopodien der Sarkomzellen 764.
- Pseudosarkome, Begriff 760.
- Pseudoscaphirhynchus, Verbreitung 432.
- Pseudotuberkelbazillen, Sarkombildung durch 769.
- Psychrometerdifferenz in wachsender Windgeschwindigkeit 69.
- Pterothrinus dorsalis, Verbreitung, Larven 444.
- Querderstadium von Lampreta 422.
- Raja abyssicola, Verbreitung 429.
- circularis, Verbreitung 429.
- clavata, Verbreitung 429.
- fullonica, Verbreitung 429.
- radiata, Verbreitung 429.

- Rana arvalis, Hinterextremitäten 300.
- Randfeldverdunstung 52.
- Ranke, Bewegungsbilder 181.
- Erfassen der Stütze 208.
- Kreisbewegungen 175, 176.
- Längenwachstumshemmung bei dauerndem Kontakt mit der Stütze 209.
- ökologische und physiologische Stellung 211.
- Reaktion bei Reizung der Ober- und Unterseite und der Flanken 207.
- spiralgiges Zusammenziehen 210.
- Umschlingen der Stütze 205.
- und Windepflanze, Unterschied 212.
- Ranken der Pflanzen, Geschichtliches 167.
- Rankenpflanzen, Lang- und Kurzspresse an 212.
- Rankenmyxom, Vorkommen 697.
- Raubtiere, Wanderungen, jahreszeitliche 226.
- Raumgitter-Sichtbarkeit in verschiedenen Fixierungsmitteln 9.
- -Struktur als Kunstprodukt 10.
- — der Zellkerne 7.
- -Umgestaltung zu Zellkernfäden 15.
- Reaktionsfeld, Wirkungsbereich des reaktionsfähigen Materials 306.
- Rechtsbewegung bei Linkswinder und Überkrümmungsbewegung 200.
- Regenbogenforelle s. Salmo irideus.
- Regeneration-Fähigkeit der vorderen Extremität 305.
- von Geweben, Karzinombildung am Regenerationsort 752 f.
- und Karzinombildung, Latenzzeit 767.
- Registrierwagen für Transpirationsbestimmungen 73.
- Regulationsmosaik, Begriff 354.
- Rehbock, Standwild 228.
- Renken s. Coregonidae.
- Renntier, Wanderungen im östlichen Zentralalaska 257.
- Wanderungen in Sibirien, Zugzeiten 253 ff.
- Retentionszysten der Talgdrüsenausführungsgänge 738.
- Rethwal, jahreszeitliche Wanderungen 270.
- Retropinna richardsoni, Vorkommen 656.
- Rhabdomyom, Vorkommen 707.
- Rhachianectes glaucus, jahreszeitliche Wanderungen 276.
- Rheinanke, Vorkommen, Wandern, Laichen 640, 644.
- Rhina squatina, Verbreitung, Wanderungen 428.
- Rhinochimaera, Verbreitung 430.
- Rhinodon typicus, Verbreitung, Wanderungen 427.
- Riedbock, Lebensweise 226.
- Standwild 228.
- Riedling, Vorkommen, Wandern, Laichen 640.
- Riesenzellen in Epithelwucherungen nach Granugenolinjektion 752.
- Riesenzellensarkom, Vorkommen, Lokalisationstabelle 714, 715.
- Ringelrobbe s. Phoca foetida.
- Robben, jahreszeitliche Wanderungen 281.
- Rochen s. Batoidei.
- Röntgenkarzinom 768.
- Rollblatt als Transpirationsschutz 120.
- Rooibock 226.
- Rotation und harmonische Orientierung der Transplantate 341, 342, 343.
- Rous-Sarkomextrakt, Aktivierung 761.
- Rückkrümmung auf haptotropische Krümmung, Ursache 206, 207.
- Rundzellensarkom bei Hühnern durch Mäusadenokarzinomfiltrate 761.
- Vorkommen, Lokalisationstabelle 714 ff.
- Sättigungsdefizit der Luft und Verdunstung 89.
- Saibling s. Salmo salvelinus.
- Saiga, jahreszeitliche Wanderungen 235.
- Salangichthys, Vorkommen, Wandern, Laichen 656.
- Salanx, Vorkommen, Wandern, Laichen 656.
- Salmo salar, Abwandern aus den Flüssen 540.
- — nach Laichen 583.
- abwandernde Junglachse in verschiedenen Flüssen, Tabellen 533, 534.

- Salmo salar, Abwanderungszeiten europäischer Jungtiere 536.
- — Alter der aufsteigenden 585ff.
- — aufsteigende, Häufigkeit, Länge und Gewichte der verschiedenen Jahresklassen, Tabelle 546.
- — brevipes des Weißen Meeres, Anstieg und Fangzeit 567.
- — im Dalelv, Verteilung der Fänge 563.
- — in deutschen Flüssen 554.
- — in der Dordogne, Kategorien und Aufstiegszeiten 551.
- — in der Elbe 556.
- — in englischen Flüssen, Aufstiegs- und Fangzeiten, Größe 568ff.
- — Fangart 541.
- — Farbkleid, Geschlechtsmerkmale 593ff.
- — Geschlechterverteilung bei aufsteigenden Tieren 575ff.
- — Gewicht der ein- und der mehrfach aufgestiegenen 593.
- — Gewichtszunahme verlaichter Tiere im Meere 584.
- — in der Gudenå 558.
- — Haken des Unterkiefers 593.
- — in Holland 552.
- — im Ijo, Verteilung der Fänge 561.
- — in irischen Flüssen, Fangzeit, Größenverteilung 568.
- — in isländischen Flüssen, Aufstieg, Fangzeit 568.
- — im Kemifluß, Fangzeit 561.
- Salmo salar, Kopfsklette 594.
- — im Kumo und Kymme, Fangzeit 563.
- — Länge abwandernder Junglachse 535.
- — — der ein- und mehrfach aufgestiegenen 593.
- — Laichplätze, Laichakt und -zeit 580ff.
- — Markierungsversuche, Wandergeschwindigkeit 542ff.
- — Meeraufenthalt und Abwanderungsalter 586ff.
- — mehrfaches Laichen 589ff.
- — in der Memel 559.
- — im Merrimac, Statistik über Anzahl und Durchschnittsgewicht 573.
- — Nahrung 541.
- — Nahrungsaufnahme bei Abwandern nach Laichen 583.
- — — im Aufstieg 578.
- — in nordamerikanischen Flüssen, Anstieg, Fangzeit, Durchschnittsgewicht 572.
- — in Norwegen, Häufigkeit und Durchschnittsgewicht 549.
- — in norwegischen Flüssen, Meeraufenthalt, Länge, Gewicht 566.
- — in der Oder 557.
- — der Ostseeflüsse, Abwanderungsalter und Meeraufenthalt 588.
- — in den Ostseeprovinzen 560.
- Salmo salar im Rhein 551.
- — des Rheines, Abwanderungsalter und Meeraufenthalt 589.
- — schottischer Flüsse, Abwanderungsalter und Meeraufenthalt 587, 589.
- — in schottischen Flüssen, Fangzeiten, Größenverteilung 569.
- — Schuppen und Altersbestimmung 585.
- — schwedischer Flüsse, Alter und Meeraufenthalt 587.
- — in schwedischen Flüssen, Fangzeiten, Durchschnittsgewichte 564.
- — in Skandinavien, Größenverhältnisse, Tabellen 531.
- — Sprungtypen 575.
- — im Tornea, Verteilung der Fänge, Gewichte 563.
- — im Ulea, Verteilung der Fänge und Gewicht 561.
- — Verbreitung, Größe, Wanderungen, Lebensweise 528ff.
- — Wachstumsgröße 544.
- — Wandergeschwindigkeit 574.
- — in der Weichsel 558.
- — Zahlenverhältnis der Lachse zu den Grilsen in amerikanischen Flüssen 550.
- clarkii, Varietäten und Arten der Gruppe, Vorkommen 628.
- fario, Vorkommen, Lebensgewohnheiten, Laichzeit, Eigröße 614ff.

- Salmo hucho, Vorkommen, Laichen, Lebensgewohnheiten 634.  
 — irideus, Systematik der Gruppe, Kreuzungen 627, 628.  
 — — Vorkommen, Laichen, Abwandern 628, 629.  
 — lacustris, Vorkommen, Lebensgewohnheiten, Laichen 616.  
 — rivularis, Vorkommen, Abwandern, Meeraufenthalt, Laichen 628, 629.  
 — salvelinus in Norwegen, Größe und Meeraufenthalt 633.  
 — — Verbreitungskarte 631.  
 — — Vorkommen, Lokalrassen, Färbung, Lebensgewohnheiten, Laichen 630.  
 — taimen, Vorkommen 634.  
 — trutta, Fangstatistik vom Kralingschen Wehr 624.  
 — — in Norwegen, Meeraufenthalt, Länge und Gewicht aufsteigender 626.  
 — — in norwegischen Flüssen, Abwanderungsalter und -größe 621.  
 — — in schottischen Flüssen, Meeraufenthalt, Gewicht, Laichzeit 626.  
 — — in schwedischen Flüssen, Abwanderungsalter, -größe und -länge 619ff.  
 — — im Tornea, Gewicht aufsteigender 625.  
 — — Vorkommen, Färbung, Abwanderungsalter 619.
- Salmoniden, Eigröße 597.  
 — Elternstrom-Theorie 610.  
 — Fleischfarbe vor und nach Laichakt 595.  
 — Lokalrassen 612.  
 — Muskelanalysen vor und nach Laichakt 595.  
 — Ovariumgewicht aufsteigender 596.  
 — paläontologische Befunde, Systematik, Verbreitung, Laichen 491 ff., 493.  
 — Stoffwechsel 599.  
 — Trockengewicht von Muskeln und Gonaden 598.  
 — Wanderungen nach Einbürgerung in fremdem Gebiet 614.  
 — — Faktoren, Übersicht 601 ff.
- Salmonideae, Übersicht über Verbreitung, Gründe der Wanderungen, Urheimat 660.
- Salzhunger und Wanderungen der Säugetiere in Südafrika 227, 228.
- Sandfelchen s. Coregonus fera.
- Sardelle s. Engraulis.
- Sardine s. Clupea pilchardus.
- Sarkom durch Arsen und fetale Gewebe 757.  
 — Aufbau, Verbreitung, Lokalisations-tabelle 713ff.  
 — Einteilung der Gruppe 760.  
 — -Entstehung, Reagenzglasversuch 762.  
 — -Filtrate, Eigenschaften, Wirkungen 760.  
 — Homoioplastik bei Hühnern 756.
- Sarkom der Hühner 759ff.  
 — Hühner-, Cytologie 763.  
 — bei Hühnern durch Tumor-Filtrate anderer Tiere 761.  
 — melanotisches 735.
- Sarkosen, Begriff 760.
- Sattelrobbe s. Phoca groenlandica.
- Sauerstoff im Wasser und Lachsaufstieg 608.
- Scaphirhynchus platyrhynchus, Verbreitung 439.
- Scharlach-Injektion, Epithelwucherung durch 751, 752.
- Scharlachrot-Verfütterung, Karzinomwachstum nach 771.
- Schattenblätter, Spaltöffnungszahl und Nervaturlänge bei 144.
- Scheindiffusion 51.
- Schnäpel s. Coregonus laveratus und C. oxyrhynchus.
- Schultergürtel-Fragmente von Amblystoma punctatum 351.  
 — und freie Extremität, Beziehungen zwischen den Anlagen bei Amphibien 354.  
 — Normalentwicklung und Kinematik 349.  
 — der Vögel, Determination 366.
- Schultermuskeln und Nerven von Anuren, Schema 359.
- Schuppen von Heringen verschiedener Rassen 464.  
 — von Salmo salar, Altersbestimmung an 585.

- Schwanzknospen-Stadium, frühes, Determinationszustand der Anlage 308.
- Schwarzschwanzhirsch, jahreszeitliche Wanderungen 240.
- Schwertfisch, jahreszeitliche Wanderungen 265.
- Scleropages, Verbreitung 443.
- Scyllium canicula, Vorkommen, Wanderungen 425.
- catulus, Vorkommen, Wanderungen 425.
- profundorum, Vorkommen 425.
- Seebären, jahreszeitliche Wanderungen Setzzeit 285.
- Seeelefanten, jahreszeitliche Wanderungen 281.
- Seeforelle s. *Salmo lacustris*.
- Seehund s. *Phoca vitulina*.
- Seesäugetiere, Wanderungen 264.
- Seitenkrümmung und Aufkrümmung, getrennte Reizvorgänge 195.
- Seitenqualität der Anlage und Symmetriehypothese 378.
- -Bestimmung durch benachbarte Extremitätenanlagen 379.
- der Hinterextremität von Anuren, Determination im Knospenstadium 328, 330.
- im Schwanzknospenstadium 314.
- Seiwal s. *Balaenoptera borealis*.
- Selachii, Flosse, Skelett- und Muskelbildung, Determination 361.
- Selachii, Verbreitungskarte 426.
- Wanderungen, Lebensweise 424.
- Selbstdifferenzierung einer Anlage mit organisierenden und reaktiven Potenzen 306.
- des Ectoderms 307.
- und Nachbarschaftswirkung an Extremitätenanlagen 387.
- Sessebe 226.
- Setzzeit der Bison 241.
- der Lemminge 246.
- der Saigas 236.
- der Seeelefanten 281.
- der Springböcke und Auflösung der Herde 233.
- der Wapiti 239.
- Sicyos angulatus*, spiralgiges Zusammenziehen der Ranke 210.
- Skelett-Bildung, Funktion als determinierender Faktor 385.
- — in Selachierflossen 362.
- der Vögel, primäre Determination 367.
- Solbildung im Zellkern 8, 10.
- im Zellkernsaft 3.
- Sommerlachse, große und kleine, Wanderungen, Lebensweise 548.
- Somniosus microcephalus* s. *Laemargus borealis*.
- Sonnenblätter, Spaltöffnungszahl und Nervaturlänge bei 144.
- Spaltöffnungen, Abdruck mittels Kollodium 83.
- -Abstand und gegenseitige Beeinflussung in der Verdunstung 125.
- bei *Solanum tuberosum* 124.
- Spaltöffnungen von *Agave americana* 131.
- -Aperturen der Blattober- und -unterseite 128.
- von *Ecceicolea monostachya* 131.
- -Querschnitt von *Hakea suaveolens* 130.
- Regulation in verschiedener Stammhöhe 137.
- Verstopfung, Thyllenbildung 132.
- -Verteilung an Blättern 123.
- -Weite und Transpirationskurve 90.
- Windschutzeinrichtungen 99.
- -Zahl bei Geröll- und Wiesenpflanzen, Tabelle 117.
- — und Porendurchmesser verschiedener Pflanzen, Tabelle 126.
- — und Transpirationsgröße, Beziehungen, Tabelle 127.
- — an trockenem und feuchtem Standort 140, 141.
- — bei Trockenpflanzen 139.
- Speitzgen s. *Salmo*.
- Sphyrnidae s. *Zygaenidae*.
- Spiegelbildliche Vorderextremität durch Induktionsprozesse 346.
- Spiegelung bei Mehrfachbildungen der Extremitäten 372 ff.
- Spindel-Bildung der Diatomeen 25.
- — in Spermatozyten der Heuschrecken 25.
- Konsistenz, Kolloidchemie, Struktur 21, 22, 23.



- Spindelfasern und Lamellen 23.
- Spindelzellensarkom, Vorkommen, Lokalisationstabelle 714ff.
- Spiraea ulmaria, anatomische Differenzierung zu verschiedener Jahreszeit 142.
- Spiraliges Zusammenziehen der Ranken mit Einstellung des Wachstums 210.
- Spiropteren, Karzinom, durch 766.
- -Karzinom, Transplantation 756.
- Splenom 718.
- Springbock, Herdenbildung, Salzsuche 230ff.
- jahreszeitliche Wanderungen 226.
- Springhase, Leben im Sandfeld 227.
- Sprosse der Rankenpflanzen 212.
- Sproßgipfel von *Pilogyne suavis* in Kreisbewegung 178, 179.
- Sprott s. *Clupea sprattus*.
- Sprünge der *Oncorhynchus* 511.
- Spumoider im Zellkern durch Fixieren 11.
- Squatina s. *Rhina*.
- Stacheln als Hilfsorgane an Winde- und Rankepflanzen 212.
- Standort und Transpiration, Beziehungen 138.
- Steelheadforelle s. *Salmo rivularis*.
- Steinbock, Leben im Sandfeld 226.
- Standwild 228.
- Stenodus mackenzie, Vorkommen, Aufstieg, Laichen 635.
- *nelma*, Vorkommen, Wandern 636.
- Sterben von *Mallotus villosus* nach Laichen 655.
- der *Oncorhynchus* nach Laichen 513, 594.
- verlichter *Oncorhynchus gorboscha* 527.
- — — *keta* 521.
- der Salme nach dem Laichen 592.
- Stickstoffumsatz bei Lachsen 599.
- Stint s. *Osmerus*.
- Stör s. *Acipenseridae*.
- Stoffwechsel und Blastomentstehung 770.
- in Geschwulstzellen 773ff.
- pflanzlicher Systeme 67.
- der Sarkomfiltrate 760.
- in Zellen nach Teerpinselung 746.
- Stomata s. Spaltöffnung.
- Stomatärtranspiration, Systeme der 123.
- Strahlenwirkung auf Blattemperatur 67.
- auf Zellkernstruktur 9.
- Strauß, Wanderungen, Salzhunger 230.
- Strömung in der östlichen Ostsee 470.
- Strömungslinien gleichen Dampfdruckgefälles 39, 52.
- Stromazellen und Karzinomwachstum 771, 773.
- Stütze für Ranken, Erfassen, Abgleiten 208.
- Stylopodium, Begriff 292.
- Südafrika, Wanderungen der Säugetiere in 226.
- Sukkulente, Blattoberfläche und Dampfhunger der Luft 116.
- Sukkulente-Temperatur und Lufttemperatur 92.
- Symmetrieebene in doppelten und dreifachen Extremitäten 372.
- Symmetriefaktor zwischen rechter und linker, ortho- und heterotoper Extremität 379.
- Symmetriehypothese, Mehrfachbildungen von Extremitäten 377.
- Symmetrieordnung, Verlust durch Rotation der Individuen 380.
- Syphilis und Karzinomentstehung 769.
- Syringomyelia gliomatosis bei Tieren 712.
- Taenia crassicolis*-Larven, Geschwulstbildung durch 766.
- Tagesschlaf bei Pflanzen und Transpiration 122.
- Talgdrüsenzysten 738.
- Taubildung an untertemperierten Pflanzen 92.
- Teer, karzinogene Substanz in verschiedenen Arten 745.
- veränderte Oberflächenspannung des Karzinomgewebes durch 772.
- -Wirkung, parakutane 747.
- Teerkarzinom 740ff.
- bei Kaninchen 747.
- Metastasenbildung 747.
- im Uterus 748.
- Teerpapillom im Uterushorn 749.
- Teleangiektasie bei Tieren 708.

- Temperatur-Kurve und Transpirationskurve, Beziehungen 88, 92.  
 — von transpirierendem Eichhorniablatt und verdunstendem Filtrierpapier 71.  
 Teratoide 737.  
 — Neoplasmen und Chondrome in Geschlechtsorganen 703.  
 — Neubildungen durch Injektion von Geweberei 757.  
 Teratoides zystisches Blastom 738.  
 Teratom, Vorkommen, Entstehung 736ff.  
 Testiculn, Teerkarzinomwachstum nach Zufuhr von 743.  
 Thaleichthys pacificus, Wandern, Ölfabrikation aus 656.  
 Thermometer-Ventilierung bei psychrometrischen Messungen 68.  
 Thoraxmuskeln der Amphibien, Herkunft und Determination 358.  
 — -Bildung von den Myotomen aus 360.  
 Thyllen-Bildung bei Camelia und Prunus Lauracerasus 132.  
 Thymallidae, Artenzahl, Verbreitung 647, 648.  
 Thymallus signifer, tricolor, ontariensis und montana, Verbreitung 647.  
 — vulgaris, Lebensgewohnheiten, Laichen 647.  
 Thymom 724.  
 Thyreoidea-Extrakt, Teerkarzinomwachstum nach Zufuhr von 743.  
 Thyreoidea- und Extremitätenwachstum 388.  
 — -Geschwulst beim Huhn 727.  
 — -Karzinom 732.  
 — — der Salmoniden, Transplantation 756.  
 Torsion, antidrome, bei Hemmung der Kreisbewegung 199.  
 — antidrome und homodrome 190, 191.  
 — passive, Entstehung 191.  
 — — Schema 192.  
 Trächtigkeit der Tiere, Auflösung der Herdenordnung 229.  
 Transpiration abgechnittener Zweige von verschiedener Stammhöhe 137.  
 — der Acer-pseudoplatanus-Blätter in verschiedenen Monaten 134.  
 — -Bestimmung aus Aperturweite der Stomata 83.  
 — — Geschichtliches 76.  
 — — qualitative 80.  
 — — quantitative 72, 77.  
 — — Relativzahlen 88.  
 — Bestimmungsmethoden 72.  
 — Bodentemperatur und Pflanzenwuchs 106.  
 — cuticuläre und stomatäre, gesonderte Untersuchung 83.  
 — — epidermoidale, interzellulare, stomatäre, juvenile 112.  
 — in dampfgesättigtem Raume 92.  
 — Energetik 62.  
 — der Farne 112.  
 — der Flechten 109, 110, 111.  
 Transpiration von Fucus und Euphorbia 109.  
 — in Gasatmosphäre 97.  
 — hygromorpher und xeromorpher Systeme im Wind 100.  
 — indirekte Messungen 83.  
 — bei jungen und alten Blättern 133.  
 — durch kleinste Poren 47, 55.  
 — der Kryptogamen 112.  
 — -Kurve und Evaporationskurve 69.  
 — — Kurven der Wasseraufnahme, Stomataapertur, Evaporation und relative Transpiration, Vergleich 90.  
 — von Lemna und Verdunstung freier Wasserflächen im Wind 101.  
 — und Luftdruck 93.  
 — und Luftfeuchtigkeit 91.  
 — bei mittlerer Blattgröße in bewegter Luft 43.  
 — — — in unbewegter Luft 50.  
 — pflanzliche 29.  
 — der Phanerogamen 112.  
 — Physik 33.  
 — der Pilze 111.  
 — der Polsterpflanzen 121.  
 — von Sempervivum in bewegter und unbewegter Luft 50.  
 — und Spaltöffnungenzahl, Beziehungen, Tabelle 127.  
 — -Stärke, Blattdicke und Wassergehalt der Gewebe, Beziehungen 86.  
 — — eines Blattes, Index 81.

- Transpiration-Systeme, Beziehungen zu aitiologischen Faktoren 138.
- während Tages-schlaf der Pflanzen 122.
  - Temperatureinfluß 92.
  - nach Temperaturerhöhung 34.
  - thalloser Pflanzen 108.
  - in verschiedener Stammhöhe 136, 137.
  - im Wind, Tabellen 97, 98, 99.
- Transpirationskälte und Atmungswärme 64.
- Transpirationsschutz, Behaarung als 95.
- Transpirograph von HAMORAK 74, 75.
- Transplantation embryonaler und fetaler Gewebe 757.
- der Extremitäten, Lokalisation und Wirkung der determinierenden Ursachen 336.
  - Geschwulsterzeugung durch 756.
  - heteropleurale [linkes Bein aus rechter Knospe], bei *Rana temp.* 329.
  - heteroplastische, von Extremitäten zwischen *Amblystoma punctatum* und *tigrinum* 391.
  - heterotope, Achsen-determination der Extremitätenanlage 326.
  - — unter Inversion, Ergebnisse in Tabellen 315, 316.
  - — [linkes Extremitätenmesoderm auf rechte Seite] unter Inversion 324.
- Transplantation, heterotope [linke Vorderextremität auf rechte Seite] unter Inversion 321.
- — [rechtes Gliedmaßenmesoderm auf linke Körperseite] unter Inversion 320.
  - — [rechte Gliedmaßenknospe auf rechte Körperseite] unter Inversion 314.
  - — [rechtes Gliedmaßenmesoderm auf rechte Seite] unter Inversion 317.
  - — [rechte Vorderextremität auf linke Körperseite] 318.
  - — Untersuchung über den Zeitpunkt der Determination der Extremitätenanlage 301.
  - — der Vorderextremität, Verdoppelungen 312.
  - homo- und heteropleurale, Achsenorientierung 309, 311.
  - des Mesoderm [rechte Gliedmaße auf rechte Seite] unter Inversion 313.
  - orthotope 316.
  - — Ergebnisse, Tabelle 319.
  - heteropleurale, Fächerbildung an Hinterextremität nach 376.
  - ortho- und heterotope, Doppelbildungen nach harmonischer und disharmonischer Orientierung des Transplantats 375.
  - Schema der Lage und Orientierung der Transplantate 294.
- Transplantation, subzelluläre 760.
- Trekkboken s. Springböcke.
- Trichoepitheliom 725.
- Trichokoleom der Maus 734.
- Tridermom, experimentelles 737, 738.
- Triton, Schulter- und Beckengürtel, Determination der Achse 353.
- taeniatus, Achsen-determination der Extremitätenanlage 325.
  - — mit überzähliger diploider Extremität 345.
- Trockenpflanzen, Blattgestaltung bei 139.
- Trygon pastinaca*, Verbreitung, Wanderungen 429.
- sabina, Verbreitung, Wanderungen 429.
- Tuberkulose und Karzinomentstehung 769.
- Tümmler, jahreszeitliche Wanderungen 265.
- Überkrümmung und Geotropismus 186.
- Theorie 199.
  - und Umschlingen einer Stütze durch Windepflanzen 202.
- Überkrümmungstheorie 181.
- Ultramikronen in Zellkernen 8, 9.
- Ultramikroskop für Zellkernuntersuchung 12.
- Umschlingen der Stütze durch Ranken 205.
- — — durch Windepflanzen 202.
- Unterernährung, Extremitätenwachstum bei 394.

- Urodelen, Vorderextremitätentwicklung 295.
- Uterus-Papillom nach Teerapplikation 749.
- Teerkrebsbildung 748.
- Vegetationskegel, homogene Zellkerne in 4.
- Velasia-Stadium der Geotria-Arten 424.
- Verdoppelung s. Doppelbildung.
- Verdunstung in bewegter Luft 40, 42.
- des Bodens und Wasseraustausch der Pflanzen 101.
- -Geschwindigkeit von freier Wasserfläche 38, 47.
- — freier Wasserflächen und Transpiration bei Lemna im Wind 101.
- — Gleichung 35.
- aus kreisförmigem System 40.
- in verschiedenen Meereshöhen 94.
- multiperforater Membranen 62.
- Partiär- und Gesamtdruck 35.
- pflanzliche s. Transpiration.
- durch Poren in unbewegter Luft 57.
- — Tabellen 61.
- eines Porensystems bei steigender Windgeschwindigkeit 49.
- und Sättigungsdefizit der Luft 89.
- -Steigerung, Flächen- und Windgeschwindigkeit 46.
- im Wind 41.
- Vererbung und Chromosomenstruktur 19.
- Vespertilio dasycmene, jahreszeitliche Wanderungen 261.
- murinus, jahreszeitliche Wanderungen 259.
- Vesperugo abramus, jahreszeitliche Wanderungen 259.
- Vincetoxicum officinale, Windefähigkeit 214.
- Virus, filtrierbare, Affinität für bestimmte Gewebe 761.
- Viscosität der Kernmasse 2.
- Vögel, Extremitäten-Transplantation, Determination 364.
- Vogelembryo, Extremitätenwachstum ohne nervöse Einflüsse 384.
- Vorderextremität-Anlage, Achsenlage bei Transplantationsversuch 310.
- der Anuren, Determination 328.
- Determination der Anlage 302.
- Implantation in die Anlage der Hinterextremität 346.
- -Knospe von Anuren, Schema 359.
- Muskelanlagen bei Urodelen 359.
- der Amphibien, Muskelbildung 356.
- der Urodelen, Entwicklung 295.
- Verbreitung der Potenz 304.
- Verkrümmung bei Kreisbewegung der Windepflanzen 193.
- Wachs auf Blättern und Transpirationswiderstand 117, 120.
- Wachstum-Hemmung durch Berührungszreiz bei Windepflanzen 204.
- -Steigerung durch Berührungszreiz bei Ranken 206.
- Wachstumszone am Stengel bei Hemmung der Kreisbewegung 199.
- Wärme-Austausch an verschiedenen Blattstellen 71.
- -Haushalt pflanzlicher Transpirationssysteme 62.
- Waldlemming, Wanderungen, Vermehrung 251.
- Walfische, Wanderungen 264.
- Walroß, Wanderungen 283.
- Wanderzelle nach MAXIMOW 765.
- Wapiti, jahreszeitliche Wanderungen in Asien und Nordamerika 237, 238.
- Wasser-Abgabe der Blätter und Blattdicke 86.
- -Aufnahme der Pflanzen und Bodenverdunstung 101.
- — und Transpirationkurve, Vergleich 90.
- -Austausch zwischen Atmosphäre, Boden, Pflanzensystem 103, 104 ff.
- -Diffusion submerser Pflanzen 112.
- -Haushalt der Pflanzen und Blattgestalt 139.
- -Temperatur und Lachsaufstieg in Flüssen 568, 574, 607 ff.

- Wasserdampf-Druck und Konzentration 34.
- Wasserleitsystem bei Winde- und Rankenpflanzen 211.
- Wasserstoffionenkonzentration im Einbettungsmittel für Zellkerne 4.
- der Zellkernbestandteile während Teilung 25.
- Wasserstand der Flüsse und Lachsaufstieg 569, 605 ff.
- Wassersuche und Tierwanderungen 228.
- Weißfisch, jahreszeitliche Wanderungen 265, 268.
- Laichen 641.
- Wekungspflanzen, Spaltöffnungszahl, Blattgröße und -bau bei 144.
- Wildwechsel und Innehalten fester Wanderwege 224.
- Wind-Schutz der Spaltöffnungen 132.
- Schutzeinrichtungen bei Pflanzen 99.
- Transpirationsbeeinflussung 97.
- -Verdunstung 41, 49.
- Winden der Pflanzen, Geschichtliches 167.
- Windepflanze, ökologische und physiologische Stellung 211.
- Übergangsformen, stammesgeschichtliche Entstehung 214.
- Umschlingen der Stütze 202.
- mit unbestimmter Bewegungsrichtung 199.
- Windevorgang, Phasen 203.
- Windung, Entstehen bei Pflanzen 204.
- Windung, freie, bei Sprossen ohne Stütze 205.
- steile und flache, bei *Calystegia dahurica* 204.
- Wirbelveränderung bei *Oncorhynchus* während Flußwanderung, Buckelbildung 594.
- Wirbeltiere, Skelett- und Muskelbildung, Determination 361.
- Wucherungen als Hilfsorgane bei Winde- und Rankenpflanzen 212.
- Wundbett-Reinigung vor Transplantation 337.
- Wunden bei verlaichten *Oncorhynchus* tschawytscha 505.
- Wurzelhaube, Zellkerngranulation in 4.
- Zellkernstruktur nach Fixierung 11.
- Wurzeln, Trockengewicht an verschiedenem Standort 140.
- Xeromorphe Differenzierung des Blattes von *Festuca glauca* 121.
- Struktur hoch inserierter Blätter 136.
- Xylol-Infiltration für Transpirationsmessung 87.
- Yucca*-Epidermis als Hygrometer 82.
- Zebra, Wanderungen, jahreszeitliche 226.
- Zellen, embryonale, Umwandlung in Karzinomzellen 754.
- Zellen, undifferenzierte, Metastrukturumwandlung durch Teerpinselung 746.
- Zellkern, Aggregatzustand 2, 8.
- -Faden, Raumgitterumgestaltung zu 15.
- -Fadenbildung 14.
- -Gerüst-Mangel bei *Thalictrum* 7.
- Lichtbrechungsvermögen 5.
- -Membran 2.
- in Ruhe, polyphasisches System 2.
- -Sol bei Fixierung 10.
- -Struktur, netzige 4.
- — Spumoide- und Raumgitterauftreten 7.
- — nach Strahlenwirkung 9.
- — Verschwinden unter Quellung und Volumenabnahme 5, 6.
- — in Vegetationskegel und Wurzelhaube 4.
- Strukturunterschied zwischen lebenden und toten 7.
- Strukturveränderungen durch äußere Einflüsse 9.
- -Teilung, Kernstrukturvergrößerung, Volumenzunahme 14.
- — Kolloidchemie 13.
- — Spindelbildung 21.
- — Wasseraufnahme bei 21.
- — Wasserstoffionenkonzentration während 25.
- -Untersuchung im Dunkelfeld 6.
- — im Mikroskop 3.

Zellkern der Wurzelhaube nach Fixierung 11.	Zementosteom, diskontinuierliches 704.	Zweigklammer 214.
— Zickzackstruktur 5.	Zentrum für Extremitätenanlage, Hypothese 377.	Zwergwal s. Balaenoptera rostrata.
Zellteilung und Karzinomentstehung 741 ff.	Zeugopodium, Begriff 292.	Zwischenzellentumor, Lokalisation 716, 719.
— nach Thyreoideaverfütterung 389.	Zonoskelett, Begriff 292.	Zygaenidae, Vorkommen 428.
Zementom, Vorkommen 739.	Zugfestigkeit von Ranken und Windpflanzen 211.	Zylindrische Körper, Krümmung an 176.

Verlag von Julius Springer | Berlin

# Ergebnisse der Biologie

Herausgegeben von

K. v. Frisch-München, R. Goldschmidt-Berlin-Dahlem,

W. Ruhland-Leipzig, H. Winterstein-Breslau

Erster Band: Mit 130 zum Teil farbigen Abbildungen. VIII, 670 Seiten.  
1926. RM 36.—; gebunden RM 38.40

## Inhaltsübersicht:

Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. 1. u. 2. Teil. Von Geheimrat Professor Dr. W. Biedermann-Jena. — Das Saftsteigen der Pflanzen. Von Privatdozent Dr. F. Bachmann-Leipzig. — Das Verhalten der Pflanzenzelle gegen Salze. Von Professor Dr. H. Kaho-Tartu (Dorpat). — Ammoniak, Nitrate und Nitrite als Stickstoffquellen für höhere Pflanzen. Von Professor Dr. D. N. Prianschnikow-Moskau. — Sozialpsychologie der Vögel. Von Professor Dr. D. Katz-Rostock. — Die Wanderungen der Vögel. Von Professor Dr. H. Wachs-Rostock. — Namen- und Sachverzeichnis.

Zweiter Band: Mit 177 Abbildungen. VI, 729 Seiten. 1927.  
RM 56.—; gebunden RM 58.—

## Inhaltsübersicht:

Das Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Lichte neuerer Erfahrungen. Von Professor Dr. P. Stark-Breslau. — Die Blaauwsche Theorie des Phototropismus. Von Dr. L. Brauner-Jena. — Die Georeaktionen der Pflanze. Von Privatdozent Dr. W. Zimmermann-Tübingen. — Der Harnstoff im Haushalt der Pflanze und seine Beziehung zum Eiweiß. Von Professor Dr. A. Kiesel-Moskau. — Die Erscheinung der Heteroploidie, besonders im Pflanzenreich. Von Professor Dr. F. v. Wettstein-Göttingen. — Der Gorgische Binnenapparat. Ergebnisse und Probleme. Von Dr. W. Jacobs-München. — Histochemie der quergestreiften Muskelfasern. Von Geheimrat Professor Dr. W. Biedermann-Jena. — Die Milz. Mit besonderer Berücksichtigung des vergleichenden Standpunktes. Von Professor Dr. E. v. Skramlik-Freiburg i. B. — Die zytotischen sexuellen Zwischenstufen und die Theorie der Geschlechtsbestimmung. Von Professor Dr. R. Goldschmidt-Berlin-Dahlem. — Namen- und Sachverzeichnis.

Dritter Band: Mit 147 Abbildungen. V, 577 Seiten. 1928.  
RM 48.—; gebunden RM 49.80

## Inhaltsübersicht:

Erregungsspezifität und Erregungsresonanz. Grundzüge einer Theorie der motorischen Nerven-tätigkeit auf Grund spezifischer Zuordnung („Abstimmung“) zwischen zentraler und peripherer Erregungsform. (Nach experimentellen Ergebnissen.) Von Dr. P. Weiß-Wien. — Das Determinationsproblem. I. Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Seitenlinie unter spezieller Berücksichtigung der Amphibien. Von Privatdozent Dr. O. Mangold-Berlin-Dahlem. — Die „Manoloff-Reaktion“. Ihre chemische und physiologische Begründung. Von Dr. E. Schratz-Berlin-Dahlem. — Das Halophytenproblem. Von Studienrat Dr. O. Stocker-Bremerhaven. Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. 3. Teil (Fortsetzung aus Band I). Von Geheimrat Professor Dr. W. Biedermann-Jena. — Namen- und Sachverzeichnis.

Vierter Band: Mit 293 zum Teil farbigen Abbildungen. VI, 717 Seiten.  
1928. RM 66.—; gebunden RM 68.40

## Inhaltsübersicht:

Ergebnisse der Symbioseforschung. I. Teil: Die Übertragungseinrichtungen. Von Professor Dr. P. Buchner-Breslau. — Über Ertragsgesetze bei Pflanzen. Von Professor Dr. K. Boresch-Tetschen-Liebert. — Fortschritte der Chromosomentheorie der Vererbung. Von Dr. Curt Stern-Berlin-Dahlem. — Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. 4. (Schluß-) Teil. (Fortsetzung aus Band I und III.) Von Geheimrat Professor Dr. W. Biedermann-Jena. — Namen- und Sachverzeichnis.

Verlag von Julius Springer / Berlin

# Methodik der wissenschaftlichen Biologie

Herausgegeben von

Professor Dr. **Tibor Péterfi**

Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie, Berlin-Dahlem

In zwei Bänden, die nur zusammen abgegeben werden

RM 188.—; gebunden RM 198.—

Erster Band: **Allgemeine Morphologie**

Mit 493 Abbildungen und einer farbigen Tafel. XIV, 1425 Seiten. 1928

## Inhaltsübersicht:

Einführung in die mathematische Behandlung naturwissenschaftlicher Fragen. Von A. Walther, Darmstadt. — Methoden der mikroskopischen Untersuchung: Allgemeine mikroskopische Optik. Von A. Köhler, Jena. — Polarisationsmikroskopie. Von W. J. Schmidt, Gießen. — Ultramikroskopie. Von H. Zocher, Berlin. — Allgemeine Mikrotechnik: Lebenduntersuchungen im auffallenden Licht. — Vitalfärbung. Von P. Vonwiller, Zürich. — Elektrohistologische Färbungsreaktionen. Von R. Keller, Prag. — Gewebezüchtung. Von G. Levi, Turin. — Die Technik der Zelloperationen (Mikrurgie). Von T. Péterfi, Berlin. — Die Herstellung mikroskopischer Dauerpräparate. Allgemeine Methodik der Fixierung, Einbettung und des Schneidens. Von G. C. Heringa, Amsterdam. — Die Technik der deskriptiven Cytologie. Von K. Bělař, Berlin. — Spezielle Mikrotechnik: Untersuchung der Protozoen. Von K. Bělař, Berlin. — Pflanzliche Vitalfärbungen. Von E. Küster, Gießen. — Botanische Dauerpräparate. Von H. Schneider, Stralsund. — Tierische Gewebe. — Histochemische Methoden. Von B. Romeis, München. — Mikroskopischer Nachweis der Zellpigmente und Lipide in tierischen und menschlichen Geweben. Von M. Schmidtman, Leipzig. — Allgemeine und spezielle Methodik der Histochemie. Von G. Klein, Wien. — Methoden der beschreibenden Embryologie. — Technik der Herstellung anatomischer Präparate. Von E. Pernkopf, Wien. — Mikrotechnik der Wirbellosen. Von J. v. Gelei, Szeged. — Sachverzeichnis.

Zweiter Band: **Allgemeine Physiologie**

Mit 358 Abbildungen. X, 1219 Seiten. 1928

## Inhaltsübersicht:

Zoologische Musealtechnik. Von C. Zimmer, Berlin. — Botanische Museumskunde. Von J. Schiller, Wien. — Anhang: Herbarpflanzen. Von I. Dörfler, Wien. — Das Sammeln zoologischer Untersuchungsobjekte. Von P. Schulze, Rostock. — Das Halten und Züchten zoologischer Untersuchungsobjekte: 1. Süßwasser-Aquarien und Terrarien. Von L. Müller, München. 2. Meerwasser-Aquarien. Von W. B. Sachs, Berlin. 3. Insekten. Von A. Hase, Berlin. Anhang: Die Zucht der Lymantriidae und Saturniidae. Von K. Pariser, Berlin. 4. Haltung und Züchtung von Säugetieren zu wissenschaftlichen Versuchszwecken. Von H. Nachtsheim, Berlin. — Das Halten und Züchten pflanzlicher Untersuchungsobjekte: 1. Kultur der Algen und Pilze. Von E. Küster, Gießen. 2. Halten und Züchten höherer Pflanzen. Von F. Oehlkers, Tübingen. — Methoden der Abbildung: 1. Photographie für naturwissenschaftliche Zwecke. Von H. Wachs, Rostock-Stettin. 2. Mikrophotographie. Von B. Romeis, München. 3. Kinematographie und Mikrokinematographie. Von K. Höfer, Berlin. 4. Zeichentechnik. Von K. Bělař, Berlin. — Methoden der Vererbungslehre. Von Günther Just, Greifswald. — Methoden der Entwicklungsmechanik: 1. Entwicklungsmechanik der Pflanzen. Von A. Th. Czaja, Berlin. 2. Entwicklungsmechanik der Tiere. Von O. Mangold, Berlin. Anhang: 1. Die Methoden der künstlichen Parthenogenese. Von J. Runnström, Stockholm. 2. Technisches über die Zellstimulation. Von M. Popoff, Sofia. — Aseptische Operationstechnik. Von H. F. O. Haberland, Köln. — Untersuchungsmethoden der allgemeinen Reizphysiologie und der Verhaltensforschung an Tieren. Von O. Koehler, Königsberg i. Pr. — Physikalisch-chemische Arbeitsmethoden: 1. Methoden der Protoplasmaforschung. Von J. Spek, Heidelberg. 2. Physikalisch-chemische Methoden in der Pflanzenphysiologie. Von E. G. Pringsheim, Prag. 3. Elektrometrie. Von G. Ettisch, Berlin. — Allgemeine Methoden des Stoff- und Energiewechsels: 1. Stoffwechsel der Zellen und Gewebe. Von H. A. Krebs, Berlin. 2. Der Stoffwechsel der Pflanzen. Von O. Arnbeck, Berlin. 3. Methoden zur Untersuchung des Stoff- und Energiewechsels der Tiere. Von J. Hirsch, Berlin. Anhang: Biologische Fachausdrücke in den vier Kongreß-Sprachen. — Sachverzeichnis.