

# ERGEBNISSE DER BIOLOGIE

HERAUSGEGEBEN

VON

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

**W. RUHLAND · H. WINTERSTEIN**  
LEIPZIG                              Breslau

REDIGIERT VON

**H. WINTERSTEIN**  
Breslau

SECHSTER BAND

MIT 142 ABBILDUNGEN



BERLIN  
VERLAG VON JULIUS SPRINGER  
1930

ISBN-13: 978-3-642-89207-3      e-ISBN-13: 978-3-642-91063-0  
DOI: 10.1007/978-3-642-91063-0

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

COPYRIGHT 1930 BY JULIUS SPRINGER IN BERLIN.  
SOFTCOVER REPRINT OF THE HARDCOVER 1ST EDITION 1930

# Inhaltsverzeichnis.

Wilhelm Biedermann †. Geb. 23. I. 1852, gest. 27. XI. 1929.  
 Von Professor Dr. HANS WINTERSTEIN . . . . . I

Seite

**Die Wanderungen der Fische.** Von Professor Dr. LUDWIG SCHEURING,  
 München. Zweiter Teil. (Mit 50 Abbildungen.)

VII. Apodes . . . . .	5
a) <i>Anguilla</i> . . . . .	6
1. Die atlantischen Aale . . . . .	6
2. Die indopazifischen Aale und Allgemeines . . . . .	55
b) <i>Conger</i> . . . . .	60
c) <i>Muraenidae</i> , <i>Ophichthyidae</i> , <i>Nemichthyidae</i> und <i>Symbranchii</i>	65
VIII. Ostariophysi . . . . .	66
a) <i>Characinidae</i> . . . . .	66
b) <i>Cyprinidae</i> . . . . .	68
1. <i>Cyprininae</i> . . . . .	73
2. <i>Catostominae</i> . . . . .	78
3. <i>Cobitidinae</i> . . . . .	78
4. <i>Siluridae</i> . . . . .	79
IX. Haplomi . . . . .	81
X. Primitive Acanthopterygii . . . . .	84
a) <i>Scombresocidae</i> . . . . .	84
b) <i>Percesoces</i> . . . . .	87
c) <i>Rhegnopteri</i> . . . . .	89
XI. Perciformes . . . . .	90
a) <i>Salmo</i> percae und <i>Berycidae</i> . . . . .	90
b) <i>Perciformes</i> , s. st. . . . .	90
c) <i>Labyrinthici</i> und <i>Holconoti</i> . . . . .	102
d) <i>Chromides</i> und <i>Pharyngognathi</i> . . . . .	104
e) <i>Squamipinnes</i> und <i>Plectognathi</i> . . . . .	105
XII. Catosteomi (Gasterosteiformes) . . . . .	108
XIII. Pareioplitae (Loricati) . . . . .	111
XIV. Scombriformes . . . . .	122
a) <i>Scombridae</i> . . . . .	122
b) <i>Trichiuridae</i> , <i>Histiophoridae</i> , <i>Coryphaenidae</i> und <i>Bramidae</i>	133
c) <i>Zeidae</i> . . . . .	134
d) <i>Carangidae</i> . . . . .	135
e) <i>Rachycentridae</i> , <i>Stomateidae</i> und <i>Tetragonuridae</i> . . . . .	137
f) <i>Thynnidae</i> . . . . .	138
XV. Gobiodei, Discocephali und Taeniosomi . . . . .	146
XVI. Heterosomata . . . . .	150
a) <i>Hyppoglossinae</i> . . . . .	151
b) <i>Pleuronectinae</i> . . . . .	153
1. <i>Pleuronectes platessa</i> . . . . .	153

	Seite
2. <i>Pleuronectes flesus</i> . . . . .	171
3. <i>Pleuronectes limanda</i> . . . . .	176
4. <i>Pleuronectes microcephalus</i> . . . . .	178
5. <i>Pleuronectes cynoglossus</i> . . . . .	179
c) <i>Psettinae</i> . . . . .	181
1. <i>Arnoglossus</i> . . . . .	181
2. <i>Rhombus</i> ( <i>Psetta</i> ) . . . . .	181
3. <i>Lepidorhombus</i> . . . . .	184
4. <i>Zeugopterus</i> . . . . .	184
d) <i>Soleinae</i> . . . . .	185
XVII. Jugulares . . . . .	188
a) <i>Ammodytidae</i> und <i>Zoarcidae</i> . . . . .	188
b) <i>Gobiesocidae</i> , <i>Brotulidae</i> und <i>Batrachidae</i> . . . . .	191
c) <i>Blenniidae</i> und <i>Anarrhichidae</i> . . . . .	192
d) <i>Ophidiidae</i> . . . . .	194
e) <i>Trachinidae</i> und <i>Callionymidae</i> . . . . .	195
XVIII. Anacanthini . . . . .	197
a) <i>Gadidae</i> . . . . .	197
1. <i>Gadus callarias</i> ( <i>morrhua</i> ) . . . . .	203
2. <i>Gadus saida</i> . . . . .	220
3. <i>Gadus virens</i> . . . . .	220
4. <i>Gadus pollachius</i> . . . . .	223
5. <i>Gadus navaga</i> . . . . .	225
6. <i>Gadus aeglefinus</i> . . . . .	225
7. <i>Gadus merlangus</i> . . . . .	230
8. <i>Gadus esmarkii</i> . . . . .	232
9. <i>Gadus minutus</i> . . . . .	233
10. <i>Gadus luscus</i> . . . . .	234
11. <i>Gadus poutassou</i> . . . . .	234
12. <i>Gadus</i> ( <i>Gadiculus</i> ) <i>argenteus</i> . . . . .	234
13. <i>Merluccius</i> . . . . .	235
14. <i>Molva</i> . . . . .	239
15. <i>Lota</i> . . . . .	241
16. <i>Phycis</i> . . . . .	243
17. <i>Motella</i> ( <i>Onos</i> ) . . . . .	243
18. <i>Raniceps</i> . . . . .	244
19. <i>Brosmius</i> . . . . .	245
b) <i>Macruridae</i> . . . . .	245
XIX. Pediculati . . . . .	247
XX. Allgemeine Betrachtungen und Zusammenfassung . . . . .	250
Literatur . . . . .	271
Verzeichnis der Abbildungen . . . . .	302

### Wanderungen bei Decapoden (Crustaceen). Von Professor Dr.

HEINRICH BALSS, München. (Mit 2 Abbildungen.)

I. Unregelmäßige Wanderzüge . . . . .	308
II. Regelmäßige Wanderzüge . . . . .	309
a) Marines Litoral . . . . .	309
b) Süßwasserformen . . . . .	315

	Seite
c) Landkrebse . . . . .	318
1. Familie Coenobitidae . . . . .	318
2. Familie Gecarcinidae . . . . .	320
d) Pelagische Formen . . . . .	322
Literatur . . . . .	324

**Vergleichende Physiologie des Erregungsvorganges.** Von  
Professor Dr. E. TH. BRÜCKE, Innsbruck. (Mit 17 Abbildungen.)

Einleitung . . . . .	327
I. Reizphysiologie . . . . .	328
A. Allgemeines . . . . .	328
B. Die Zeiterregbarkeit verschiedener Organe . . . . .	337
1. Reizzeit-Spannungsbeziehung . . . . .	337
2. Die Chronaxie . . . . .	341
II. Der Erregungsvorgang . . . . .	349
A. Die Einzelerregung . . . . .	349
B. Das Alles-oder-Nichts-Gesetz . . . . .	367
C. Das Refraktärstadium . . . . .	379
D. Die übernormale Phase . . . . .	390
III. Die Fortleitung der Erregungswelle . . . . .	393
A. Die Geschwindigkeit der Erregungsleitung als Funktion bestimmter Eigenschaften der leitenden Systeme . . . . .	393
B. Reziprozität und Irreziprozität der Leitung . . . . .	401
C. Tabelle der Leitungsgeschwindigkeiten . . . . .	408
Literatur . . . . .	413

**Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere.**  
Von Geheimrat Professor Dr. W. BIEDERMANN †, Jena. Fünfter Teil.  
**Die Hautsekretion.** (Mit 33 Abbildungen.)

1. Fische . . . . .	427
2. Amphibien . . . . .	443
a) Nickhautdrüsen . . . . .	444
b) Oberhautdrüsen . . . . .	446
c) Die Brunstveränderungen der Haut der Amphibien . . . . .	460
d) Die Bewegungserscheinungen und die Innervation der Hautdrüsen . . . . .	469
e) Die Sekrete der Hautdrüsen der Amphibien . . . . .	481
3. Reptilien . . . . .	493
4. Vögel und Säugetiere . . . . .	494
A. Die Talgdrüsen . . . . .	408
a) Topographie . . . . .	498
b) Bürzeldrüse der Vögel . . . . .	508
c) Die Bildung des Sekrets . . . . .	510
B. Schweißdrüsen . . . . .	521
a) Topographie . . . . .	521
b) Die Sekrete und die Sekretion der Schweißdrüsen . . . . .	529
c) Innervation der Schweißdrüsen . . . . .	541
Literatur . . . . .	545

**Die pflanzliche Transpiration.** Von Privatdozent Dr. A. SEYBOLD,  
Köln a. Rh. Zweiter Teil. (Mit 40 Abbildungen.)

	Seite
Vorbemerkung . . . . .	559
I. Die Physiologie der Transpiration . . . . .	561
1. Einleitung . . . . .	561
2. Die osmotische Zustandsgleichung . . . . .	562
3. Die Abhängigkeit der Transpirationssysteme vom Wassergehalt . . . . .	575
4. Die Abhängigkeit der Transpirationssysteme von der Temperatur . . . . .	593
5. Die Abhängigkeit der Transpirationssysteme vom Licht . . . . .	599
6. Die Abhängigkeit der Transpirationssysteme vom Wind . . . . .	616
7. Das Welken der Transpirationssysteme . . . . .	617
8. Die Abhängigkeit der Transpirationssysteme von chemischen Agenzien . . . . .	637
9. Die Korrelationen der Transpiration mit anderen physiologischen Prozessen . . . . .	646
10. Die Transpiration und die Guttation . . . . .	653
II. Die Ökologie der Transpiration. . . . .	656
1. Einleitung . . . . .	656
2. Die Bezugseinheiten der Transpiration . . . . .	659
3. Die Transpiration der Hygromorphen. . . . .	675
4. Die Transpiration der Xeromorphen . . . . .	680
5. Die Transpiration der Sukkulenten . . . . .	694
6. Die Transpiration der Halophyten . . . . .	697
7. Die Transpiration der Mangrove . . . . .	700
8. Die Transpiration der Solfataren . . . . .	702
9. Die Transpiration der Mesophyten (Kulturpflanzen) . . . . .	703
10. Die Transpiration der Epiphyten und Parasiten . . . . .	704
11. Die Transpiration von Sonnen- und Schattenblättern . . . . .	706
12. Der Vergleich der Transpiration verschiedener Pflanzengesellschaften . . . . .	710
Literatur . . . . .	712
<b>Namenverzeichnis . . . . .</b>	<b>732</b>
<b>Sachverzeichnis . . . . .</b>	<b>741</b>

## Wilhelm Biedermann †

geb. 23. I. 1852, gest. 27. XI. 1929.

Der Beitrag über die sekretorische Tätigkeit der Haut, der in diesem Bande die Physiologie des Integuments zum Abschluß bringt, ist **WILHELM BIEDERMANN'S** letztes Werk. Seine unermüdliche Feder hatte kaum die letzten Zeilen geschrieben, als sie für immer seinen Händen entglitt. Wer **WILHELM BIEDERMANN** näher kannte, wird ihn niemals vergessen. Denn, wir wollen es zugeben, er war ein wenig ein Sonderling. Aber keiner von jenen billigen Sonderlingen, die durch ein paar lächerliche Marotten die Aufmerksamkeit ihrer Mitmenschen auf sich zu lenken suchen. Er war einer von jenen Sonderlingen, die, ach, so selten geworden sind in unserer Zeit, einer von den ganz Aufrechten, die unbekümmert um ihre Mitmenschen, ohne alle Kompromisse und Konzessionen, immer nur sie selbst sind. Von diesem Menschen möchte ich erst ein paar Worte sagen.

Er war ein begeisterter Hundefreund und niemals hätte er es über sich gebracht, auch nur den leichtesten Eingriff an einem Hunde vorzunehmen. Das wütende Bellen, mit dem mich Topsy, sein alternder Foxterrier, empfing, als ich vor fast 30 Jahren nach dem Physikum in sein Institut kam, um bei seinem Assistenten **VERWORN** zu arbeiten, ist meine erste Erinnerung an ihn; das heftige Schelten, mit dem seine alte böhmische Köchin die Schar seiner Dackel zurecht wies, war der Wegweiser zu seinem Heim, als ich ihn vor 6 Jahren zum letzten Male aufsuchte. Man hatte es nicht leicht damals mit Topsy, denn sie war schon etwas asthmatisch und mußte schonend behandelt werden. Wenn wir morgens ausritten, **BIEDERMANN** mit Topsy, der schnauzbärtige Direktor der akademischen Reitschule und ich, dann war ein kleiner Trab das äußerste, was man sich leisten konnte, ohne Topsy ungebührlich außer Atem zu bringen. In jenem Sommer 1900 erhielt **BIEDERMANN** den vierten Ruf, seitdem er in Jena war. Rufe nach Prag, wo er als Schüler **EWALD HERINGS** seine akademische Laufbahn begonnen hatte und dann sein Nachfolger werden sollte, nach Graz und nach Würzburg hatte er schon abgelehnt, aber Heidelberg diesmal, das mochte ihn, den begeisterten Naturfreund, locken. Aber es wurde nichts. Denn, so munkelte man, er hatte gehört, daß die Hunde in Heidelberg Maulkörbe tragen mußten, das konnte man Topsy nicht zumuten und er blieb. blieb und rührte sich nicht mehr von Jena fort, zu keiner Tagung und keinem Kongreß, so daß die wenigsten von den jüngeren ihn jemals kennen lernten.

Er war ein begeisterter Musiker. Kein Dilettant, ein Klavierkünstler, der jederzeit das Konzertpodium hätte betreten können, ein meisterhafter Interpret vor allem MAHLERS und REGERS, mit denen ihn enge Freundschaft verbunden hatte.

Er war ein begeisterter Arbeiter der Wissenschaft. Aber wann arbeitete er eigentlich? Früh aus dem Bett, 2 Stunden zu Pferd oder zu Fuß auf den Bergen von Jena, Winter und Sommer ein kaltes Bad, 1 Stunde Kolleg, ein kleiner Frühschoppen, mittags vor dem Kriege ein eifriges Mitglied der Tafelrunde im Schwarzen Bären, nachmittags 2 Stunden Klavier, ehe er pünktlich um 8 Uhr 30 zu Bette ging. Wann arbeitete er eigentlich? Wann fand er die Zeit zum Experimentieren, die Zeit, die ungeheueren Massen Literatur zu studieren, die er an den entlegensten Stellen für seine Sammelwerke aufzustöbern verstand? Hat er doch in den letzten zwei Jahrzehnten zusammenfassende Darstellungen in einem Umfange von fast 4000 Druckseiten mit vielen tausenden von Literaturangaben abgefaßt. Ein erstaunlicher Arbeitskünstler!

Persönliche Eitelkeit kannte er nicht. Ehren und Würden galten ihm nichts. Vor 6 Jahren wollte man seinen 70. Geburtstag festlich begehen. Aber welches war das genaue Datum? BIEDERMANN erklärte, er wüßte es wirklich nicht, wann sein Geburtstag wäre. Man suchte in den Akten der Universität, man fragte bei den wissenschaftlichen Akademien, deren Mitglied er war, man fragte seine alte Köchin, jedesmal erfuhr man ein anderes Datum. Man mußte nach seinem Geburtsort Bilin schreiben, um den richtigen Tag zu erfahren, und siehe da, sein 70. Geburtstag lag schon 2 Jahre zurück. Das war seine größte Geburtstagsfreude, daß er um seinen 70. Geburtstag so unbemerkt herumgekommen war.

So war BIEDERMANN der Mensch. Ich wollte ihn in ein paar Strichen umreißen, ehe ich von dem Forscher spreche, dessen Tod trotz seiner 78 Jahre immer noch einen schwer zu ersetzenden Verlust bedeutet. Das ist keine Redensart. Denn es gibt heute niemand mehr mit einem so umfassenden Wissen, wie er es besaß. Chemische, physikalische und vor allem morphologische Forschung sind — sehr zu ihrem Nachteil — in der Biologie jede ihren eigenen Weg gegangen und haben vielfach die Fühlung miteinander verloren. Er war der letzte, der sie zusammenzufassen verstand und der bei minutiösem Eingehen auf alle Einzelheiten niemals den Blick für das Ganze verlor. Das war es, was ihn zur vergleichenden Physiologie führte.

Als er in den siebziger Jahren seine wissenschaftliche Tätigkeit begann, stand die deutsche Physiologie ganz im Zeichen der Elektrophysiologie, die alle führenden Köpfe mit ihren Problemen beherrschte. So haben auch BIEDERMANNs erste Arbeiten sich in der Hauptsache mit Muskel- und Nervenphysiologie befaßt, wobei er auch damals be-



reits sich nicht nur physikalischer, sondern auch histologischer Untersuchungsmethoden bediente. Im Jahre 1895 erschien seine Elektro-physiologie, die den damaligen Stand dieses Gebietes erschöpfend zur Darstellung brachte. Gleichzeitig aber hatte er bereits vergleichende Studien, vornehmlich über Verdauung, an wirbellosen Tieren in Angriff genommen. In einer Zeit, in der den Physiologen die Erforschung der Lebenserscheinungen niederer Tiere im allgemeinen gänzlich fern lag, das Interesse der Zoologen sich auf Fragen der Systematik und Phylogeneese konzentrierte, und die vergleichende Physiologie mehr ein Tummelplatz wissenschaftlicher Dilettanten war, die auf dem wenig kontrollierten Arbeitsfelde mit leichtfertigen Entdeckungen billigen Lorbeer pflückten, war die exakte Inangriffnahme vergleichend-physiologischer Probleme durch einen Forscher, der alles Rüstzeug seiner Wissenschaft beherrschte, eine bahnbrechende Tat.

BIEDERMANN begann bald mit den Vorarbeiten einer großen zusammenfassenden Darstellung. Als ich, ohne etwas davon zu ahnen, 1907 den Plan zur Herausgabe des „Handbuches der Vergleichenden Physiologie“ entworfen hatte und mit der Bitte um seine Mitarbeit an ihn herantrat, stellte er sich mit Begeisterung in den Dienst dieses Unternehmens und hat auch der Weiterführung dieses Werkes durch die „Ergebnisse der Biologie“ seine letzte Arbeitskraft gewidmet. Mit unermüdlichem Eifer stieß er „Glied um Glied des Bandwurms“ ab, wie er seine Handbuchartikel scherzhaft zu nennen pflegte. Das Standardwerk der vergleichenden Ernährungslehre, die bewundernswerte Darstellung der in der offiziellen Physiologie fast unbekanntes Stütz- und Skelettsubstanzen, die Bearbeitung der Insektenfärbung und schließlich die umfassende Histo-Physiologie des Integuments sind die unvergänglichen Dokumente dieser treuen Mitarbeit, Fundamente, auf denen nicht nur jeder aufbauen muß, der auf diesem Gebiete weiterarbeiten will, sondern auch Fundamente, die so gründlich gelegt sind, daß niemand tiefer zu graben braucht.

Eine tückische Krankheit hat den vom Alter ungebrochenen Körper in wenigen Wochen dahingerafft, und wir trauern um einen ausgezeichneten Forscher, um einen prachtvollen Menschen.

HANS WINTERSTEIN.

# Die Wanderungen der Fische.

Von LUDWIG SCHEURING, München.

Zweiter Teil.

Mit 50 Abbildungen.

## Inhaltsübersicht.

	Seite
VII. Apodes . . . . .	5
a) <i>Anguilla</i> . . . . .	6
1. Die atlantischen Aale . . . . .	6
2. Die indopazifischen Aale und Allgemeines . . . . .	55
b) <i>Conger</i> . . . . .	60
c) <i>Muraenidae</i> , <i>Ophichthyidae</i> , <i>Nemichthyidae</i> und <i>Symbranchii</i> . . . . .	65
VIII. Ostariophysi . . . . .	66
a) <i>Characinae</i> . . . . .	66
b) <i>Cyprinidae</i> . . . . .	68
1. <i>Cyprininae</i> . . . . .	73
2. <i>Catostominae</i> . . . . .	78
3. <i>Cobitidinae</i> . . . . .	78
4. <i>Siluridae</i> . . . . .	79
IX. Haplomi . . . . .	81
X. Primitive Acanthopterygii . . . . .	84
a) <i>Scombresocidae</i> . . . . .	84
b) <i>Percesoces</i> . . . . .	87
c) <i>Rhegnopteri</i> . . . . .	89
XI. Perciformes . . . . .	90
a) <i>Salmopercae</i> und <i>Berycidae</i> . . . . .	90
b) <i>Perciformes</i> , s. st. . . . .	90
c) <i>Labyrinthici</i> und <i>Holconoti</i> . . . . .	102
d) <i>Chromides</i> und <i>Pharyngognathi</i> . . . . .	104
e) <i>Squamipinnes</i> und <i>Plectognathi</i> . . . . .	105
XII. Catosteomi (Gasterosteiformes) . . . . .	108
XIII. Pareioplitae (Loricati) . . . . .	111
XIV. Scombriformes . . . . .	122
a) <i>Scombridae</i> . . . . .	122
b) <i>Trichiuridae</i> , <i>Histiophoridae</i> , <i>Coryphaenidae</i> und <i>Bramidae</i> . . . . .	133
c) <i>Zeidae</i> . . . . .	134
d) <i>Carangidae</i> . . . . .	135
e) <i>Rachycentridae</i> , <i>Stomateidae</i> und <i>Tetragonuridae</i> . . . . .	137
f) <i>Thynnidae</i> . . . . .	138
XV. Gobiodei, Discocephali und Taeniosomi . . . . .	146
XVI. Heterosomata . . . . .	150
a) <i>Hyppoglossinae</i> . . . . .	151
b) <i>Pleuronectinae</i> . . . . .	153
1. <i>Pleuronectes platessa</i> . . . . .	153

<sup>1</sup> Fortsetzung des Beitrages in Bd. V.

	Seite
2. <i>Pleuronectes flesus</i> . . . . .	171
3. <i>Pleuronectes limanda</i> . . . . .	176
4. <i>Pleuronectes microcephalus</i> . . . . .	178
5. <i>Pleuronectes cynoglossus</i> . . . . .	179
c) <i>Psettinae</i> . . . . .	181
1. <i>Arnoglossus</i> . . . . .	181
2. <i>Rhombus</i> ( <i>Psetta</i> ) . . . . .	181
3. <i>Lepidorhombus</i> . . . . .	184
4. <i>Zeugopterus</i> . . . . .	184
d) <i>Soleinae</i> . . . . .	185
XVII. <i>Jugulares</i> . . . . .	188
a) <i>Ammodytidae</i> und <i>Zoarcidae</i> . . . . .	188
b) <i>Gobiesocidae</i> , <i>Brotulidae</i> und <i>Batrachidae</i> . . . . .	191
c) <i>Blenniidae</i> und <i>Anarrhichidae</i> . . . . .	192
d) <i>Ophidiidae</i> . . . . .	194
e) <i>Trachinidae</i> und <i>Callionymidae</i> . . . . .	195
XVIII. <i>Anacanthini</i> . . . . .	197
a) <i>Gadidae</i> . . . . .	197
1. <i>Gadus callarias</i> ( <i>morrhua</i> ) . . . . .	203
2. <i>Gadus saida</i> . . . . .	220
3. <i>Gadus virens</i> . . . . .	220
4. <i>Gadus pollachius</i> . . . . .	223
5. <i>Gadus navaga</i> . . . . .	225
6. <i>Gadus aeglefinus</i> . . . . .	225
7. <i>Gadus merlangus</i> . . . . .	230
8. <i>Gadus esmarkii</i> . . . . .	232
9. <i>Gadus minutus</i> . . . . .	233
10. <i>Gadus luscus</i> . . . . .	234
11. <i>Gadus poutassou</i> . . . . .	234
12. <i>Gadus</i> ( <i>Gadiculus</i> ) <i>argenteus</i> . . . . .	234
13. <i>Merluccius</i> . . . . .	235
14. <i>Molva</i> . . . . .	239
15. <i>Lota</i> . . . . .	241
16. <i>Phycis</i> . . . . .	243
17. <i>Motella</i> ( <i>Onos</i> ). . . . .	243
18. <i>Raniceps</i> . . . . .	244
19. <i>Brosmius</i> . . . . .	245
b) <i>Macruridae</i> . . . . .	245
XIX. <i>Pediculati</i> . . . . .	247
XX. Allgemeine Betrachtungen und Zusammenfassung . . . . .	250

## VII. Apodes.

Die *Apodes* oder aalähnliche Fische lassen verwandtschaftliche Beziehungen zu Heringen erkennen und sind wie diese in ihrer weitaus größten Mehrzahl marine Fische der tropischen und warmen Meere. Einige verbringen zwar einen Teil ihres Lebens in Süßwasser, gehen aber zum Laichen auf mehr oder weniger ausgedehnten katadromen Wanderungen ins Meer. Nur wenige *Symbranchii* können dauernd im Brack- oder Süßwasser leben.

a) *Anguilla*.

**1. Die atlantischen Aale.** Jahrtausendlang hat der Aal sowohl dem suchenden und denkenden Naturforscher, als auch dem Naturphilosophen, als auch dem sein Handwerk ausübenden Fischer überreichen Stoff zur Beobachtung und Forschung, zur Hypothese und Spekulation gegeben. All die Großen der Naturforscher des Altertums, des Mittelalters und der Neuzeit hat die Naturgeschichte des Aales beschäftigt. ARISTOTELES, PLINIUS, ATHENAEUS und OPIANUS; RONDELET, C. GESNER, ALBERTUS MAGNUS, LEEUWENHOEK, SALVIANO und ALDROVANDI; ELSNER, REDI, FAHLBERG, PAULINI, VALLISNERI, SPALLANZANI, O. F. MÜLLER, RATHKE und viele andere haben Beiträge und Beobachtungen, Theorien und Spekulationen zur Naturgeschichte des Aales geliefert. Zu Beginn des 18. Jahrhunderts erfuhren unsere Kenntnisse über den Aal eine so reiche Erweiterung, daß es von Jahr zu Jahr aussah, als ob das Aalrätsel seiner Lösung nahe sei, und doch vergingen noch rund 200 Jahre bis erst in allerletzter Zeit der dichte Schleier von dem Fortpflanzungsgeschäft des gemeinen Flußaales gelüftet wurde. Durch die großangelegten und glänzend durchgeführten Untersuchungen der Internationalen Kommission zur Durchforschung der Meere, die besonders eng mit den Namen HJORT und J. SCHMIDT verknüpft sind, wurden wir über das Werden und Vergehen des Aales in großen Zügen unterrichtet, wenn auch noch mancher Punkt in seiner Biologie der Ergänzung und vielleicht auch der Berichtigung harrt.

Es kann nicht meine Aufgabe sein, hier eine genaue Darstellung der Geschichte der Aalforschung zu geben, die, wie E. WALTER (1910) mit gewissem Recht sagt, viel verschlungen und oft demütigend für die Geschichte der Wissenschaft ist und tief in ein Gebiet der menschlichen Irrwege hineinführt. Ich kann aber bei der Schilderung der Wanderungen, die so eng mit dem Fortpflanzungsgeschäft verbunden, ja ein Teil desselben sind, seine Darstellung nicht umgehen und muß deshalb in knappen Strichen zu zeichnen versuchen, wie sich unsere Kenntnis der Biologie des Aales im Laufe von zwei Jahrtausenden herausbildete.

Der Flußaal kommt an der ganzen Ostküste des Atlantischen Beckens etwas östlich vom Nordkap bis zum nördlichen Wendekreis vor; er dringt in die an die Nord- und Ostsee grenzenden Länder ein, wenn er auch im Finnischen Meerbusen seltener ist; in den Mittelmeerländern finden wir ihn häufig bis zum Bosphorus, aber nur selten in den Zuflüssen des Schwarzen Meeres<sup>1</sup>; alle die in diesem Gebiete liegenden Inseln werden von ihm bewohnt, mit Ausnahme des nördlichen Islands (Abb. 38).

<sup>1</sup> Während man früher, gestützt auf v. SIEBOLD, das natürliche Vorkommen von Aalen nur im Oberlauf des Donaugebietes annahm, wo sein Auftreten durch die natürlichen und künstlichen Verbindungen mit dem Rheingebiet hinreichend erklärt ist, kennen wir jetzt auch verbürgte Funde aus dem Überschwemmungsgebiet der Unteren Donau (ANTIPA) und wir

Innerhalb seines Verbreitungsgebietes, das sich über Länder mit recht verschiedenem Klima erstreckt, besiedelt der Aal das flache Küstenwasser des Meeres, wo er besonders die Watten und Strandsümpfe bevölkert; er lebt auch in großen und kleinen Flüssen, Seen und Teichen bis hinauf zu 1000 m Höhe<sup>1</sup>, und nur kleine, kalte Bäche mit hartem Grunde werden gemieden. Da der Aal ein gesuchter und wertvoller Speisefisch ist, wird er in den letzten Jahrzehnten mit mehr oder weniger Erfolg auch dort eingesetzt, wo er natürlicherweise nicht vorkommt<sup>2</sup>.

Der amerikanische Aal, *Anguilla rostrata* SCHLEG., bewohnt fast die gleichen geographischen Breiten der Ostküste des neuen Kontinents, in denen *Anguilla vulgaris* an der Westküste der alten Erdteile gefunden wird (Abb. 34), d. h. sein Verbreitungsgebiet erstreckt sich von der Südspitze Grönlands über Labrador, über Ostkanada und über die östlichen Gebiete der Vereinigten Staaten und über Mexiko bis nach Guayana und zu dem Westindischen Archipel, erreicht aber die Südküste des Karibischen Meeres nicht<sup>3</sup>. Im Mississippigebiet ist der Aal nicht häufig, und die nach Süden fließenden Ströme liefern nur 2 vH, die nach Osten entwässernden Flüsse 98 vH der amerikanischen Aalausbeute.

Außer den beiden atlantischen Arten haben wir mindestens noch 16 indopazifische Aalspezies (SCHMIDT 1925), die meist tropische Verbreitungsgebiete haben. Gemäßigte Zonen bewohnen nur *A. japonica* SCHLEG. auf der nördlichen Halbkugel und auf der südlichen *A. aucklandi* RICH. und *A. australis*; einige der tropischen Arten dringen bis zu gemäßigten Gegenden vor, z. B. *A. mossambica* PETERS, *A. mauritiana* BENNETT und *A. reinhardti* STEIND. Wir finden somit (vgl. Abb. 34 und Abb. 40—42 S. 57—59) die Gattung *Anguilla* im Atlantischen, Pazifischen und Indischen Ozean, im ersteren nur nördlich des Gleichers, jedoch

müssen ein, wenn auch nur seltenes Eindringen des Aales in das Schwarze Meer als erwiesen ansehen. In neuerer Zeit hat SCHMIDT (1925) die von russischen Autoren (GÜLDENSTAEDT, KESSLER, MARKSIMOW, BEHNING, BERG u. a.) gemachten Aalfunde zusammengestellt. Darnach wird der Aal nicht nur im Dnjeprgebiet, inbegriffen der Dessna, sondern auch in dem des Dnjesters, an der Küste des Schwarzen, als auch des Asowischen Meeres und sogar im Ober- und Mittellauf der Wolga angetroffen. Es ist aber andererseits nicht gelungen, dort den Aal durch Einsetzungen zu einem häufigen Fisch zu machen. Die Gründe für diesen Mißerfolg werden wir später erkennen, ebenso jene für das Scheitern der großangelegten Versuche, den amerikanischen Aal auf die pazifische Küste zu verpflanzen.

<sup>1</sup> So beherbergen nach der Schweiz. Fischerei-Zeitg. 1902, S. 226 der Poschiavosee im Kanton Graubünden und der Schwarzsee im Kanton Freiburg, 936 bzw. 1048 m über dem Meeresspiegel einen nicht von Einsetzungen herrührenden Aalbestand.

<sup>2</sup> Betreffs Deutschland siehe H. LÜBBERT (1908—1910).

<sup>3</sup> 1917 hatte SEALE (zit. nach SCHMIDT 1925) das Genus *Anguilla* in Panama nachgewiesen und glaubt neben *A. rostrata* auch *A. vulgaris* beobachtet zu haben, was aber SCHMIDT bezweifelt.

bis zu 70° N reichend, im Stillen Ozean zwischen 50° S bis zu 50° N. Das Genus fehlt völlig an den atlantischen Küsten Afrikas und Südamerikas, an der ganzen pazifischen Küste Amerikas und im Süden und Westen von Australien.

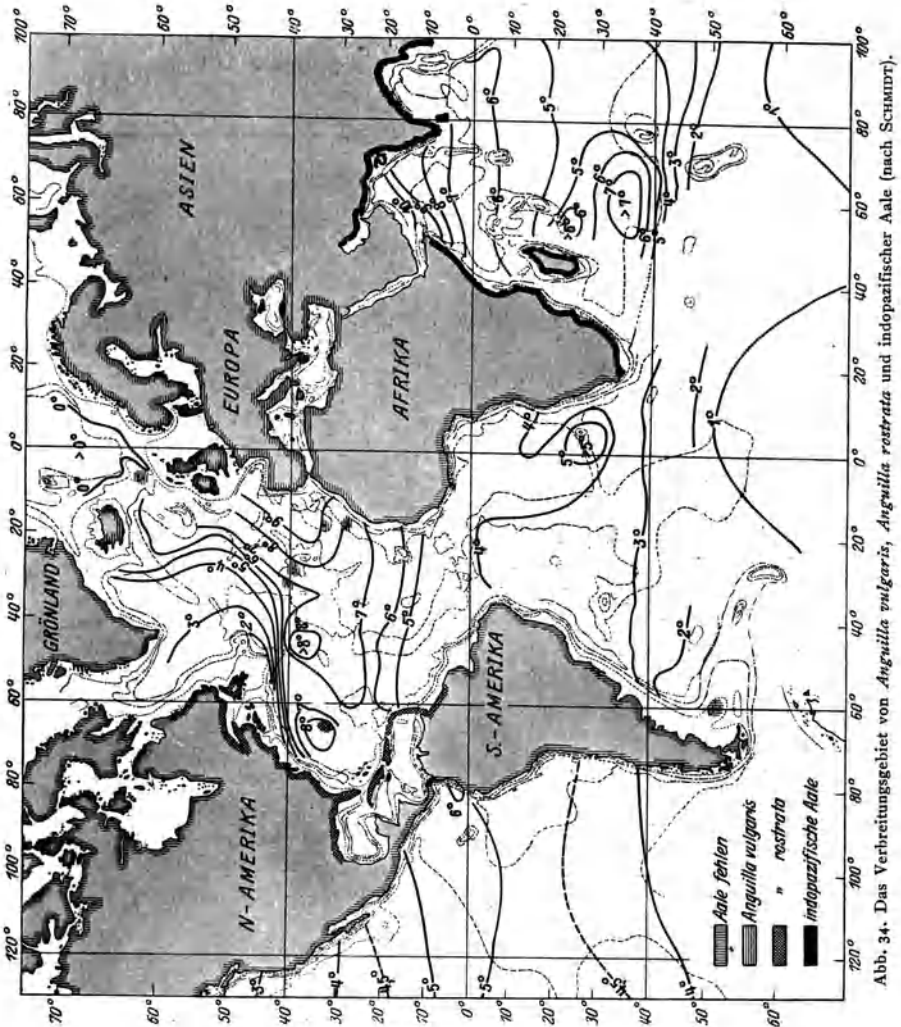


Abb. 34. Das Verbreitungsgebiet von *Anguilla vulgaris*, *Anguilla rostrata* und indopazifischer Aale (nach SCHMIDT).

Zuerst wollen wir die beiden bestbekannten, atlantischen Arten, *A. vulgaris* und *A. rostrata*, behandeln. Leider sind wir über die indopazifischen Arten noch schlecht unterrichtet, ja deren systematische Durcharbeitung läßt noch zu wünschen übrig.

Der europäische Aal liebt weichen, schlammigen Boden und ist ein

ausgesprochener Dunkelfisch. Jüngere, kleinere Exemplare werden wohl des öfteren in und unter dem Pflanzengürtel der Uferregion angetroffen (SCHIEMENZ 1904)<sup>1</sup>; ältere, größere Tiere sind typische Grundbewohner, die sich tagsüber gewöhnlich in den Schlamm einwühlen, so daß nur der Kopf und der Schwanz hervorragen, sich ziemlich ruhig verhalten und nur solche Beute nehmen, die ihnen zufällig zuschwimmt. Nachts geht der Aal auf Nahrungssuche aus, wobei er mitunter in Meeresbuchten, größeren Seen und Flüssen regelmäßige, nach dem Ufer gerichtete Wanderungen nach Einbruch der Dunkelheit und in umgekehrter Richtung bei der Morgendämmerung ausführt.

Der Aal ist sehr gefräßig und durchaus nicht wählerisch; kleinere und größere Bissen, lebende Tiere, als auch Aas werden genommen. Nach der Ansicht einiger Forscher (z. B. FEDDERSEN, SCHIEMENZ) sollen Aale mit großem, breitem Kopf hauptsächlich größere Bissen zu sich nehmen und der Spitzkopfaal Kleintiernahrung nachstellen.

In der Praxis werden häufig diese zwei Formen des Aales als Breitkopf- und Schmal- oder Spitzkopfaal unterschieden. Von einigen Forschern werden diese als Arten bzw. als Abarten angesprochen, so z. B. von ARISTOTELES, PLINIUS, GESSNER, ALDROVANDI, CUVIER, YARRELL, NILSSON, MALMGREN, GÜNTHER, SYRSKI, BELLINI, und in letzter Zeit besonders von E. WALTER, der sich in seiner Monographie „Der Flußaal“, auf Grund der Ergebnisse von BELLINI, energisch für zwei Aalspezies einsetzte. Nur eine Art „Aal“ erkennen an: BLOCH, HECKEL und KNER, v. SIEBOLD, SUNDEVALL, JACOBY, CATTIE, HERMES, FEDDERSEN, MÖBIUS und HEINCKE, SCHIEMENZ, SENNEBOGEN, GRASSI und CALANDRUCCIO, STRUBBERG und SCHMIDT. Letzterer wies 1914/16 auf Grund von variationsstatistischen Untersuchungen an den „permanenten Merkmalen“ (Wirbelzahlen und Flossenstrahlen) nach, daß keine Rassendifferenzierung bei dem europäischen, als auch bei dem amerikanischen und dem japanischen Aal besteht, daß jedoch die drei Arten wohl voneinander geschieden sind, entgegen der Ansicht von MEEK, der 1883 (Bull. U. S. Fish. Comm.) im amerikanischen Aal nur eine geographische Varietät des europäischen gesehen hatte. NORDQUIST (1917) untersuchte das Verhalten der „variablen Merkmale“ (Länge, Dicke, Flossenstellung und Abstände, Augenabstand usw.) und fand ebenfalls keine Anhaltspunkte für die Scheidung in verschiedene Rassen.

Auf die Frage, ob die Kopfform sich als sekundärer Geschlechtscharakter bei herannahender Geschlechtsreife ändert, komme ich noch später zu sprechen.

Bei seiner nächtlichen Nahrungssuche, als auch bei anderen Gelegenheiten, erweist sich der Aal als ein unruhiger Geselle, der nicht nur sein Wohngewässer durchstreift, sondern auch vor allem in jüngeren Jahren ruhelos umherwandert und gern seinen Wohnsitz ändert, besonders wenn er aus seinem Winterlager aufgestanden ist.

Wintersüber pflegt der Aal, wenigstens in unseren Breiten, tiefere Stellen der Gewässer aufzusuchen und in Gesellschaft seiner Artgenossen eine Winterruhe durchzumachen. Wenn die Temperaturen des Wassers steigen, macht er sich wieder auf die Wanderschaft. Im Oberrhein haben

<sup>1</sup> Dtsch. Fischerei-Zeitg. S. 425.

SCHMASSMANN und GANDOLFI-HORNYOLD bei Augst-Wylen aufsteigende Aale hauptsächlich im Juli und August erbeutet, und schon früher hatte BUXBAUM bei Raunheim im Main gewisse Abhängigkeiten des Aalaufstieges von der Temperatur festgestellt, wenngleich seine Beobachtungen nicht umfassend genug waren.

Bei seinen Wanderungen zeigt der Aal ebensoviel Geschick als auch Ausdauer und gelangt selbst in abgeschlossene Seen oder Teiche oder auch aus ihnen heraus. Die schwächste Wasserader, Rinnsale vom Regenwasser nur für Tage oder Stunden gebildet, werden zum Marschweg; natürliche und künstliche, unterirdische Verbindungen — in der Tiefe fließende Fluß- und Bachläufe, als auch Wasserleitungs- und Drainagesysteme — sind willkommene und oft benutzte Engpässe; aber gelegentlich genügen auch sumpfige Geländestriche, lockere Stellen im Bereiche des Grundwassers, quellige Partien des Erdreiches, schwammiger Moorboden oder gar gut beregnete und betaute Wiesen, um dem findigen Aal seinen Weg zu einer anderen Wasseransammlung zu ermöglichen. So werden z. B. im See von Jannina (Südepirus) nach ATHANASSOPOULUS (1927) ständig 1—2 kg schwere Aale gefangen. Jungaale gelangen in den See nur ausnahmsweise bei Überschwemmungen. Regelmäßig müssen die Fische aus dem Golf von Preveza durch unterirdische Abflüsse in den See gelangen.

Über Fälle, daß Aale aus Pumpenröhren oder Zapfstellen von Wasserleitungen herauskommen, wird oft berichtet; LEONHARDT erwähnt z. B. daß er selber erlebte, wie ein Aal in Hamburg im zweiten Stock eines Hauses aus der Wasserleitung herausschlüpfte. BISHOP berichtet über einen besonders drastischen Fall, auf den ich noch später zurückkommen werde, wo das Wasserleitungssystem von Halifax des öfteren durch Aale verstopft wurde.

Angaben und Beobachtungen über das Vorkommen von Aalen in feuchtem Boden, mehr oder weniger weitab von einem Wasserlauf, liegen ebenfalls in großer Anzahl vor, aber häufig ist leider nicht zu entscheiden, ob sich bei vielen derselben nicht Wahrheit und Dichtung mischen. E. WALTER stellt einige verlässliche Beobachtungen zusammen, aus denen hervorgeht, daß tatsächlich der Aal bedeutende Strecken in feuchtem, lockerem Erdreich durchwühlen kann. So berichtet z. B. SCHIEMENZ: „Noch viele Tage nach dem Zuschütten eines kleinen, nicht ablaßbaren Versuchsteiches . . . kamen ab und zu Aale zum Vorschein, die sich also durch die ca. 1½ m dicke Sandschicht, mit der der Teich vollkommen zugeschüttet war, im Laufe einer Woche nach der Oberfläche durchgebohrt hatten.“

Verschiedene Umstände ermöglichen es dem Aal solche erstaunliche Wanderleistungen zu vollbringen. Dem spitzigen Kopf gelingt es, sich selbst in kleine Löcher und Ritzen einzuschieben und der schlanke, schlüpfrige und doch muskelkräftige Körper zwängt sich durch. Dazu kommt eine große



Widerstandskraft des Aales gegen physikalische und chemische Schädigungen, die fast sprichwörtlich gewordene Lebenszähigkeit dieses Fisches. Seine dicke schleimige Haut bietet einen starken Schutz gegen mechanische Verletzungen; da sie außerdem stark durchblutet ist, besitzt sie eine große Regenerationsfähigkeit und, was besonders wichtig ist, durch sie kann der Fisch, wie КРОГН nachwies, bis  $\frac{4}{5}$  seines  $O_2$ -Bedarfes decken. Dem Aal steht somit eine große respiratorische Fläche zur Verfügung, die ihn instand setzt, auch noch dort durchzuhalten, wo andere Fische aus Sauerstoffmangel ersticken. Außerdem ist auch seine Widerstandskraft gegen alle möglichen Gifte, z. B. gegen Schwefelwasserstoff größer als die anderer Fische. Seine Haut wird außerdem durch den starken Schleimbelag gegen Austrocknung geschützt, und da die Kiemenhöhle weit und aufgebläht ist und durch eine enge weit nach hinten gelegene Kiemenöffnung dicht verschlossen und gegen Austrocknen verwahrt werden kann, vermag der Aal auch außerhalb des Wassers seinen Atemstoffwechsel für längere Zeit aufrecht zu erhalten und einen kurzen Landaufenthalt zu ertragen<sup>1</sup>.

So kann der Aal, ohne Schaden zu nehmen, in der Gezeitenzone im Schlamm eingewühlt während der Ebbe ausharren, bis die Flut zurückkehrt. Beim Abfischen und Ablassen von Teichen bleiben die Aale oft genug im Schlick, überwintern dort, wenn der Boden nicht zu tief gefriert und erscheinen im Frühjahr wieder.

Auch die Landwanderungen des Aales müssen heute als Tatsache angesehen werden, wenn auch, wie WALTER betont, sie nicht zwecks Nahrungssuche unternommen werden, und der Fisch dabei nicht von den Feldern Erbsen stiehlt oder auf den Wiesen den Schnecken nachstellt. Sie dienen, wenn sie nicht durch die Ungunst der örtlichen Verhältnisse (Wasserverunreinigungen) verursacht werden, entweder der Verbreitung oder sie sind Laichwanderungen. Ich greife aus den vielen Beispielen für die Landwanderungen des Aales nur einige besonders merkwürdige heraus.

Auffallend aufgeregt und wanderlustig scheint der Aal bei Gewitterstimmung zu sein. SCHREITMÜLLER traf nach dem Gewitter in zwei Fällen Aale in 120—150 m Entfernung vom Wasser, und im Aquarium waren bei Gewitter seine Aale sehr aufgeregt, stießen umher, kleinere Exemplare kletterten sowohl in durchlüfteten als in undurchlüfteten Aquarien auf die Blätter der Wasserpflanzen und zeigten verstärkte und beschleunigte Atmung.

Häufig beweisen die Aale bei ihren Landwanderungen sehr viel Ausdauer und Intelligenz. MELLNER berichtet, daß in seinem Garten ein Aal bei Regenwetter aus einem Zementbecken entflohen, dessen Wasserspiegel 35 cm unter dem Rande war. Der Fisch wurde am nächsten Tag frisch und gesund auf einem Grasplatz gefunden. Noch findiger waren zwei

---

<sup>1</sup> Als weitere Sauerstoffquelle soll nach Ansicht verschiedener Forscher (z. B. SCHNEIDER) auch der Sauerstoffgehalt der Schwimmblasengase in Betracht kommen, eine Ansicht, gegen die besonders WINTERSTEIN mit triftigen Gründen Front gemacht hat.

Aale, die FREYER (1907) in einen Fischkasten einsperrte; 30 cm über der Wasserfläche befand sich ein Astloch, und dies hatten die Fische, wie der dichte Schleimbelag an den Lochrändern bewies, benutzt, um die Freiheit wieder zu erlangen; der Kasten selber war abgeschlossen und das Schloß unversehrt.

Systematische Versuche über die Orientierung der Aale an Land stellte E. SCHÄFFER (1919) in den Stockholmer Schären an: Aale, die in den Schären gefangen waren, wurden mehr oder weniger weit landeinwärts getragen und dort freigelassen. Alle wandten sich ohne Ausnahme fast augenblicklich in die Richtung nach der See, richtiger gesagt, des nächsten Gewässers und schlängelten davon, einerlei, ob man sie mit den Köpfen in Richtung des nächsten Wassers legte oder nicht. Im nassen Gras war die Bewegung so rasch, daß ein gehender Mann den Fischen kaum folgen konnte, in Tannennadeln oder in Sägespänen blieben sie dagegen nach 50 m stecken und gingen ein. Am 16. Juli wurden drei Aale 2 km über einen Berg nach Osten getragen und mit den Köpfen vom Wasser abgewandt ausgesetzt. Sämtliche Tiere machten ein halbe Wendung und strebten dem Norden zu. Dort befand sich ein tief eingeschnittener Ostseearm, der näher war als der Fangort; trotz entgegengesetzten Windes wurde sofort die Richtung nach dem nächsten Wasser eingeschlagen. So auch von drei Aalen, die am 25. September 4 km landeinwärts nach Westen getragen wurden; alle Fische wandten sich sofort nach Südsüdost, in Richtung auf ein 2 km entferntes Flößchen, das sie auch erreichten.

In unseren Flüssen treffen wir Aale recht verschiedener Größe und Alters. So finden wir zu bestimmten Jahreszeiten in den Estuarien über dem Boden 6—8 cm große, glashelle, durchsichtige Fischchen von aalähnlicher Gestalt, augenscheinlich bemüht gegen den Fluß vorzudringen. Häufig werden diese in geschlossenen Zügen beobachtet. Wir haben hier die „Glas- oder Steigaale“ der Deutschen, die „Elvers“ der Engländer, die „Montées“ oder „Civelles“ der Franzosen und die „Montata“ oder „Cieche“ der Italiener vor uns, und seit langer Zeit besteht kein Zweifel darüber, daß sie Jugendstadien des Flußaales sind, die vom Meere her in die Flüsse einwandern. Weiter innerhalb der Flußmündung sehen wir später diese kleinen Aale, die aber nun leichter ins Auge fallen, da sie an den Seiten und am Kopfe Pigmente gebildet haben. Je weiter wir mit dem Jahre und in dem Fluß stromaufwärts fortschreiten, desto mehr erhalten die kleinen Aale die Farbe der alten, d. h. sie werden am Rücken bräunlich bis olivfarben, manchmal dunkler, manchmal mehr nach grün spielend, die Seiten und der Bauch sind gelblich bis weißgelb.

Solche „Freßaaale“, 13 bis 100 cm lang, finden wir in unseren Gewässern zu jeder Jahreszeit, daneben aber auch zu bestimmten Zeiten etwas anders gefärbte Aale, die offenbar bestrebt sind den Fluß hinunter dem Meere zuzuwandern.

Um die Zeit zu bestimmen, die diese abwandernden Aale im Süßwasser zugebracht haben, sind eine Reihe von Altersbestimmungen von verschiedenen Forschern durchgeführt worden. GEMSOE, EHRENBAUM und MARUKAWA, HAEMPEL und NERESHEIMER, WUNDSCH, MARCUS, NORDQUIST und ALM, NORDQUIST und VALLIN und GANDOLFI-HORNOLD haben Altersbestimmungen an Aalbeständen verschiedener Herkunft durchgeführt.

Ich will hier auf Einzelheiten der Altersbestimmungen des Aales nicht eingehen, obgleich gerade sie ein interessantes und noch etwas umstrittenes Kapitel bilden. Erschwert wird die Bestimmung dadurch, daß bei den jungen Steigaalen die Schuppen nicht sofort, sondern erst bei einer Größe von 18 cm angelegt werden und anscheinend auch nicht an allen Körperstellen gleichmäßig und gleichzeitig auftreten. GEMSOE, EHRENBAUM und MARUKAWA, HAEMPEL und NERESHEIMER rechnen 2 Jahre bis die ersten Schuppen angelegt werden. Aus den Untersuchungen von NORDQUIST und VALLIN geht hervor, daß bei Aalen der östlichen Ostsee die Schuppen erst im 4. Lebensjahr gebildet werden, bei einigen auch im 3. oder im 5., bei ganz wenigen (1—2 vH) im 1. oder 6. Lebensjahre.

Weiter ist das Wachstum sehr stark abhängig von äußeren Faktoren, wie Örtlichkeit (SCHMIDT 1913), Nahrungsreichtum und Temperatur, als auch von dem Geschlecht der Aale. Aus den Alters- und Wachstumsuntersuchungen von WUNDSCH und von MARCUS geht z. B., wie EHRENBAUM bereits vermutet hatte, hervor, daß Aale in geschlossenen Gewässern rascher wachsen und etwas größer werden, als solche in Flüssen.

Die erste Notiz betreffend das Alter der Aale finden wir bei BLANCHARD 1866: Les poissons d'eaux douces de la France, wo erwähnt wird, daß der Zoologe E. DEMARESTE während 37 Jahren einen Aal, der dann 1,3 m lang war, gehalten hat. Später wies BAUDELLOT darauf hin, daß die Aalschuppen ein Mittel zur Altersbestimmung sein könnten (zit. nach HAEMPEL und NERESHEIMER). GEMSOE untersuchte abwandernde Aale aus dem Sund und aus den dänischen Küstengewässern und stellte fest, daß die Männchen selten  $4\frac{1}{2}$ , meist  $5\frac{1}{2}$ — $7\frac{1}{2}$  Jahre im Süßwasser gelebt hatten; die jüngsten Weibchen selten  $7\frac{1}{2}$ — $8\frac{1}{2}$  Jahre, in der Mehrzahl mehr. So waren z. B.:

Tabelle 76. Alter, Größe und Gewicht dänischer Aale (nach GEMSOE).

Weibchen von:	96 cm	5 Pfd.	schwer	$12\frac{1}{2}$ Jahre	im Süßwasser
	96	„ 4	„	$11\frac{1}{2}$ „	„ „ „
	87	„ 3	„	$11\frac{1}{2}$ „	„ „ „
	86	„ 3	„	$10\frac{1}{2}$ „	„ „ „

Zu ähnlichen Resultaten kamen 1912 EHRENBAUM und MARUKAWA und 1913 HAEMPEL und NERESHEIMER, die nicht wie GEMSOE ihre Untersuchungen nur auf das Studium der Schuppen stützten, sondern auch die Otolithen mit herangezogen. Erstere arbeiteten vorzüglich an Aalen aus der Elbe, letztere mit Aalen aus Südeuropa. EHRENBAUM und MARUKAWA stellten fest, daß von den Männchen einige nur  $5\frac{1}{2}$  Jahre in den Binnengewässern leben, die Mehrzahl aber  $6\frac{1}{2}$ — $8\frac{1}{2}$  und vereinzelt  $9\frac{1}{2}$  Jahre; die Weibchen bleiben im Minimum  $7\frac{1}{2}$ , gewöhnlich  $8\frac{1}{2}$  Jahre im Süßwasser. Einpfündige Aale waren 10—11 Jahre dort, und da häufig weit schwerere Aale gefangen werden, so ist es „durchaus möglich, daß die Aale ein Alter von 20—25 und mehr Jahren erreichen können“.

HAEMPEL und NERESHEIMER finden, daß die Aale in südlichen Ge-

wässern etwas raschwüchsiger sind, im übrigen decken sich ihre Ergebnisse mit denen der vorhergehenden Forscher.

GANDOLFI-HORNOLD bestätigte und erweiterte in einer Reihe von Arbeiten die Befunde an spanischen Blankaalen: die Männchen gehörten den Altersgruppen IV—VIII, selten denen von III—IX an, die Weibchen meist denen von IV—XII.

In allerletzter Zeit (1924) verwerfen NORDQUIST und VALLIN die Altersbestimmungen nach den Schuppen völlig, weil diese zu verschiedenen Zeiten angelegt werden und auf alten Schuppen die Jahresringe oft unvollständig ausgebildet sind. Die früheren Altersbestimmungen sind nach ihrer Ansicht durchweg etwas zu niedrig.

Wenn wir also im Süßwasser bis 25 Jahre alte Aale antreffen, so sollte man erwarten, daß darunter auch geschlechtsreife Individuen zu finden seien. Aber noch nie wurde in Binnengewässern ein geschlechtsreifer Aal oder ein solcher, der weit ausgebildete Gonaden aufwies, gefunden, obgleich seit ARISTOTELES Jahrhundertlang immer wieder nach ihnen gesucht wurde und von einigen Unentwegten auch jetzt die Hoffnung noch nicht aufgegeben ist, und die Suche fortgesetzt wird, wie die immer wieder von Zeit zu Zeit bei den Redaktionen einlaufenden Berichte über die „Lösung der Aalfrage“ beweisen. Der Satz, mit dem CAYETAN MONTI 1783 seinen Aufsatz über die Fortpflanzung des Aales vor der Akademie von Bologna begann: „Non mediocre Philosophis ac Naturae scrutatoribus negotium facessere semper est visa Anguillarum procreatio“ hat noch über 100 Jahre nach seiner Niederschrift Geltung behalten, und da es gerade erst in allerletzter Zeit gelang, das Aalrätsel seines Schleiers zu entkleiden, so möge dies einer der Gründe sein, weshalb ich hier auf die *historische Seite* dieser Frage, wie bereits angedeutet, kurz eingehe.

Schon im frühesten griechischen Altertum war aufgefallen, daß der Aal im Gegensatz zu anderen Fischen nie Eier und Samen enthielt, und deshalb konnte ein griechischer Lustspieldichter (zit. bei C. MONTI, S. 393) im Scherz Zeus die Stammvaterschaft des Aales zuschreiben, dem ja alle Kinder, deren Vater zweifelhaft sei, angerechnet würden. ARISTOTELES bildete sich schon eine bestimmte Meinung über den Ursprung der Aale (Tiergeschichte, Buch 4, Kap. 11 und Buch 6, Kap. 16). Nach seiner Ansicht sind die Aale weder männlich noch weiblichen Geschlechts und erzeugen auch aus sich nichts; da weder Eier noch Samen bei ihnen gefunden werden, können sie weder durch Begattung, noch durch Eier entstehen; und Diejenigen irren, die behaupten, die Aale erzeugten Junge, weil sich in manchen Aalen Eingeweidewürmer finden, die für junge Aale angesehen wurden. Der Aal entstehe vielmehr in manchen sumpfigen Seen, wenn das Wasser ausgeschöpft und der Schlamm herausgekratzt werde, doch wieder, sobald Regenwasser hineinkomme . . . , aus den sogenannten Eingeweidern der Erde, welche sich von selbst aus Schlamm und aus feuchter Erde erzeugten. (Unter Eingeweidern der Erde hat man bei ARISTOTELES den Regenwurm zu verstehen.)

Die aristotelische Ansicht hielt sich in dieser Form oder etwas variiert bald 2000 Jahre. So sollte nach PLINIUS der Aal nicht direkt aus Schlamm der Erde erzeugt werden, sondern aus einer schleimigen Masse geboren werden, die sich bilde, wenn die an und für sich geschlechtslosen Aale sich aneinander reiben, einer Meinung, der sich ATHENAEUS und OPIANUS und im

16. Jahrhundert RONDELET angeschlossen und die auch C. GESNER nachzählt. Daneben wurde von einem großen Teil der Gelehrten der Aal für lebendig gebärend angesehen, obgleich schon ARISTOTELES die „Jungen Aale“ als *Ascariden* entlarvt hatte. ALBERT MAGNUS, LEEUWENHOEK<sup>1</sup>, ELSNER, FAHLBERG u. a. sind Anhänger dieser Theorie, der auch LINNÉ zuneigt, und die noch 1882 als Neuentdeckung in der Gartenlaube aufgetischt und von MÖBIUS (Flensburger Anz.) fast mit denselben Ausdrücken wie von ARISTOTELES zurückgewiesen wurde. Neben dem Aal selber wurden und werden auch jetzt noch andere Fische als „Aalmutter“ angesehen, z. B. der lebendig gebärende *Zoarces viviparus* und auch *Mugil cephalus*; ja in Sardinien wird von den Fischern einem Käfer *Dytiscus roeselli* die Mutterschaft zugeschrieben.

Von REDI und PAULINI wurde dann im 17. Jahrhundert endlich die Forderung aufgestellt, daß auch der Aal sich wie andere Fische durch Eier und Samen fortpflanzen müsse. Der erste Schritt dies zu beweisen, wurde 1710 von VALLISNERI getan, der 1707 durch seinen Freund SANCASSINI aus Comacchio einen stark aufgetriebenen Aal erhielt, in dem er ein Ovar feststellte und 2 Jahre später seine Abhandlung „De ovario anguillarum“ darüber veröffentlichte. Trotzdem bald darauf F. BONAVERI ein weiteres Aal-Ovar beschrieb und auch abbildete, setzte sich diese Ansicht nicht durch. 1777 erhielt C. MONTI ein Exemplar eines Aales, das von den Gelehrten C. MONDINI und G. AZZOGUIDIO und C. GALVANI als ein Weibchen erkannt und von ersterem näher beschrieben wurde. MONDINI wies zunächst nach, daß der von VALLISNERI beschriebene Eierstock eine an einer Geschwulst leidende Schwimmblase war, erkannte das richtige Ovar und bildete es ab. MONDINI muß demnach als der Entdecker des Eierstockes des Aales angesehen werden, obgleich seine Arbeit, die erst 1783 veröffentlicht wurde, von O. F. MÜLLER, der unabhängig von MONDINI 1780 die Ovarien vom Aal beschrieb, übersehen wurde. Da aber SPALLANZANI diese Entdeckung zurückwies, konnte RATHKE 1824 die Eierstöcke des Aales als zwei Manschetten oder halskrausenförmige Organe zu beiden Seiten der Wirbelsäule zum dritten Male entdecken; 1838 ließ er dieser Arbeit eine zweite ausführlichere folgen. 1842 brachte dann HOHNBAUM-HORNSCHUCH gute Abbildungen und 1850 RATHKE eine weitere, umfassende Arbeit, nachdem bereits 1848 SCHLÜSER die Deutung von HOHNBAUM-HORNSCHUCH, daß gewisse Gewebspartien der Gonade Samenzellen seien, und der Aal zwitterig sei, zurückgewiesen hatte.

Über die Gonade männlicher Aale hören wir, nachdem wohl RATHKE einige sehr unklare Bemerkungen gemacht hatte, zum erstenmal fast gleichzeitig (nur 14 Tage liegen zwischen beiden Veröffentlichungen) und voneinander unabhängig 1870 von ERCOLANI in Bologna und von B. CRIVELLE und L. MAGGI in Pavia. Beide halten fälschlicherweise die das Ovar begleitenden Fettlappen für Hoden, ersterer den der linken, letzterer den der rechten Seite.

SYRSKI untersuchte (1874) ausgehend von dem Gedanken, daß die Männchen kleiner sein müßten als die Weibchen, Aale unter 40 cm (aus Triest) und entdeckte den Hoden, der nach ihm später als „SYRSKISCHES Organ“ benannt wurde, nachdem seine Hodennatur durch Untersuchungen von v. SIEBOLD (an einem Aal aus Wismar) und durch histologische Studien von FREUD sichergestellt war. SYRSKI fand sein „Lappenorgan“ nur bei Aalen unter 430 mm Länge; JACOBY, der 1877—1879 in Comacchio eine große Anzahl von Aalen untersuchen konnte, gelang es auch bei Fischen bis zu 480 mm und später SENNEBOGEN bei solchen von 490 mm das SYRSKISCHE

<sup>1</sup> LEEUWENHOEK hielt die Harnblase für die Gebärmutter.

Organ festzustellen; alle größeren Aale bis zu 1 m Länge waren ausnahmslos Weibchen<sup>1</sup>.

Die beiden Geschlechter unterscheiden sich noch durch eine ganze Reihe anderer variabler Merkmale<sup>2</sup>, die NORDQUIST in seinen „Aalstudien“ variationsstatistisch untersucht. Wenn diese auch nicht völlig konstant und nicht überall gleich gut ausgebildet sind, so kann doch ein Kenner bei Berücksichtigung aller der verschiedenen Charaktere mit 80 vH Sicherheit aus einem Aalbestand die Männchen auslesen.

1878 schrieb der Deutsche Fischereiverein eine Prämie von 50 Mk. für den ersten laichreifen Aal aus, der DALLMER oder VIRCHOW eingesandt werde. Eine Flut von Briefen, Vorschlägen, Berichten von Entdeckungen und Einsendungen von Eierstöcken anderer Fische, Aalparasiten usw. stürzte über die Ausschreiber herein, aber kein laichreifer Aal war dabei. Die 1879 berichtete Entdeckung von lebenden Spermatozoen beim amerikanischen Aal wurde bald darauf als irrig erkannt<sup>3</sup>.

1877 unternahm L. JACOBY eine groß angelegte Untersuchung in Comacchio, um festzustellen, ob die Aale, die zur Herbstzeit gegen das Meer hinwandern, irgendwelche Merkmale der Vorbereitung zur Fortpflanzung zeigten, ob Aale mit dem SYRSKISCHEN Organ darunter seien, und ob sich in einiger Entfernung von der Küste Aale fangen ließen, deren Geschlechtsorgane mit denen der Lagune verglichen werden sollten.

Das Ergebnis war: Die Versuche, geschlechtsreife Aale oder solche mit weiter entwickelten Geschlechtsorganen im Meere zu fangen, mißglückten. Dagegen wurde festgestellt, daß im Herbst zahlreiche Aale seewärts wandern, und daß diese keine Nahrung mehr zu sich nehmen, und daß nur 5 vH dieser Aale das SYRSKISCHE Organ besitzen (1200 Aale wurden anatomisch untersucht); falls man nur solche unter 45 cm betrachtet, erhöht sich dieser Satz auf 20 vH. Eine Weiterentwicklung der Lappenorgane gegenüber solchen von im Sommer bei Triest gefangenen Individuen war nicht festzustellen.

Aus seinen Beobachtungen zieht JACOBY folgende Schlüsse:

„1. Die Aale bedürfen zur Entwicklung ihrer Fortpflanzungsorgane des Meerwassers. Sie verlassen, in Rücksicht auf ihre Reproduktionsorgane durchaus unvorbereitet die Flüsse und die Brackwasserseen, um im Meer geschlechtsreif zu werden.

2. Die Entwicklung der Fortpflanzungsorgane findet im Meere statt, und zwar nicht an den Küsten, sondern weiter entfernt, im tieferen Grunde des Meeres. Diese Entwicklung ist eine außerordentlich rapide mit Rücksicht auf den unreifen Zustand, in welchem die Aale wandern. Sie werden innerhalb weniger (5—6) Wochen geschlechtsreif, und zwar je nachdem sie in das Meer gelangen.

<sup>1</sup> Auf die weiteren neueren Arbeiten von BROCK, GIACOMINI, MAZZA, GRASSI und D'ANCONA komme ich später zu sprechen.

<sup>2</sup> Die wichtigsten Merkmale sind: Männchen sind durchweg Spitzköpfe (BLOCH, HECKEL und KNER, SUNDEVALL, JACOBY, CATTIE, HERMES, FEDDERSEN, SENNEBOGEN), Männchen sind kleiner (alle Autoren), Männchen haben gröbere Schuppen (FEDDERSEN), Rückenflosse ist beim Männchen höher, Abstand und Form der Brustflosse sind verschieden; Männchen leben im Salz- oder Brackwasser oder im Unterlauf der Flüsse.

<sup>3</sup> Vgl. Zool. Anz. 1879; Literaturberichte von F. V. CARUS, S. 193: PACKARD, „The breeding habits of the eel“ und Amer. Naturalist 13, 125—126. „The motile bodies were not spermatozoa, but yolk particles“.

3. Es gibt bestimmte Hochzeitsplätze der Flußaale im Meer. Diese sind Schlammböden, zu denen die Aale in Massen hinziehen, um dort zu laichen. Die junge Brut entwickelt sich in diesen Schlammböden und zieht 8—10 Wochen nach ihrer Geburt im beginnenden Frühjahr in die Mündungen der Flüsse stromaufwärts.

4. Die alten Aale, Männchen wie Weibchen, gehen unmittelbar nach der Laichzeit zugrunde. (Letztere Ansicht war schon von v. SIEBOLD geäußert worden [Die Süßwasserfische Mitteleuropas].)<sup>1</sup>

Mit diesen Feststellungen war sowohl der Kenntnisstand der damaligen Zeit betreffs der Fortpflanzung des Aales zusammengefaßt, als auch zu gleicher Zeit das Programm für weitere Untersuchungen gegeben, und man sollte glauben, daß damit der Weg vorgezeichnet gewesen wäre. Aber viele Einwände wurden erhoben. Nur ein Teil sollte in die See gehen. JACOBYS selber nahm wie v. SIEBOLD an, daß, da bei einem Teil auch schon großer Aale sich die Geschlechtsorgane nicht mit Sicherheit feststellen ließen, man zwischen einer „fertilen“ Wanderform und einer „sterilen“ nicht wandernden unterscheiden müsse. Weiter erwiesen sich die Spekulationen JACOBYS in bezug auf die Lage der Laichplätze und die Geschwindigkeit der Entwicklung der Geschlechtsorgane als völlig verkehrt.

Zwar brachte das Jahr 1880, in dem die Beobachtungen JACOBYS erschienen, zahlreiche Funde von männlichen Aalen aus der Nähe von Wismar, wo HERMES bei Fischen von 38—42 cm ein Geschlechtsverhältnis: Männchen:Weibchen = 88:12 feststellte. In den nächsten Jahren wurden dann in der Ostsee männliche Aale gefangen, über die in den Schriften von FEDDERSEN, TRYBOM, SELIGO, BRÜHL, NORDQUIST u. a. berichtet wird. Aber da man fälschlicherweise zunächst diese Tiere für laichreif ansah, suchte man die Laichplätze in der nächsten Nähe des Fundortes und kam so auf eine falsche Fährte.

Wir wollen nun zunächst die Wanderung der Süßwasseraale, die mit mehr oder weniger weit entwickelten Geschlechtsorganen dem Meere zustreben, betrachten.

Die Meerwanderung der Süßwasseraale wird schon von ARISTOLETES (6. Buch, Kapitel 14) erwähnt, und sie ist seit altersher sowohl den Fischern<sup>1</sup> als auch den Gelehrten bekannt. Rein äußerlich markiert sich das Herannahen der Wanderzeit, wie zuerst LETH<sup>2</sup> (1882) erkannte, in einem Farbwechsel des Fisches. Die gewöhnlichen „Gelb-“ oder „Grün-aale“ oder „Freßaale“ werden zu „Dunkel-“ oder „Silber-“ oder „Blank-aalen“, d. h. die stumpfen, olivfarbenen bis grünlichen Töne der Rückenfarbung des Aales werden dunkler, schwarzbraun bis glänzend schwarz, und die bronzefarbenen, gelblichen Flanken und der Bauch werden „blank“, weiß bis silberig und zeigen immer Metallglanz. K. MÖBIUS (1887), besonders PETERSEN (1893—95), dann FEDDERSEN (1895) und BELLINI (1901) beschäftigten sich eingehend mit dem Farbwechsel und den morphologischen Veränderungen, die der Freßaal durchmacht, um zum „Wanderaal“ zu werden. BULLO und PETERSEN stellten fest, daß

<sup>1</sup> Die seit altersher gebrauchten Aalfallen und Aalreusen an Wehren und Mühlen (exipula der Römer) beruhen alle in ihrer Konstruktion und der Art ihrer Anwendung auf einer genauen Kenntnis der Talwanderung der Aale.

<sup>2</sup> Fiskeritidende S. 393.

der manchmal so auffallend gelb gefärbte Aal ein Übergangsstadium zum Blankaal ist. Wie PETERSEN näher verfolgt hat vollziehen sich neben dem Farbwechsel der Haut noch eine ganze Reihe von morphologischen Veränderungen, die das Wanderungs- oder Paarungskleid vervollständigen: Die Haut wird fester und dicker, die Seitenlinie tritt stärker hervor und wird verzweigt, das Geruchsorgan schwillt an und besonders der Kopf erleidet starke Umformungen. Dadurch, daß

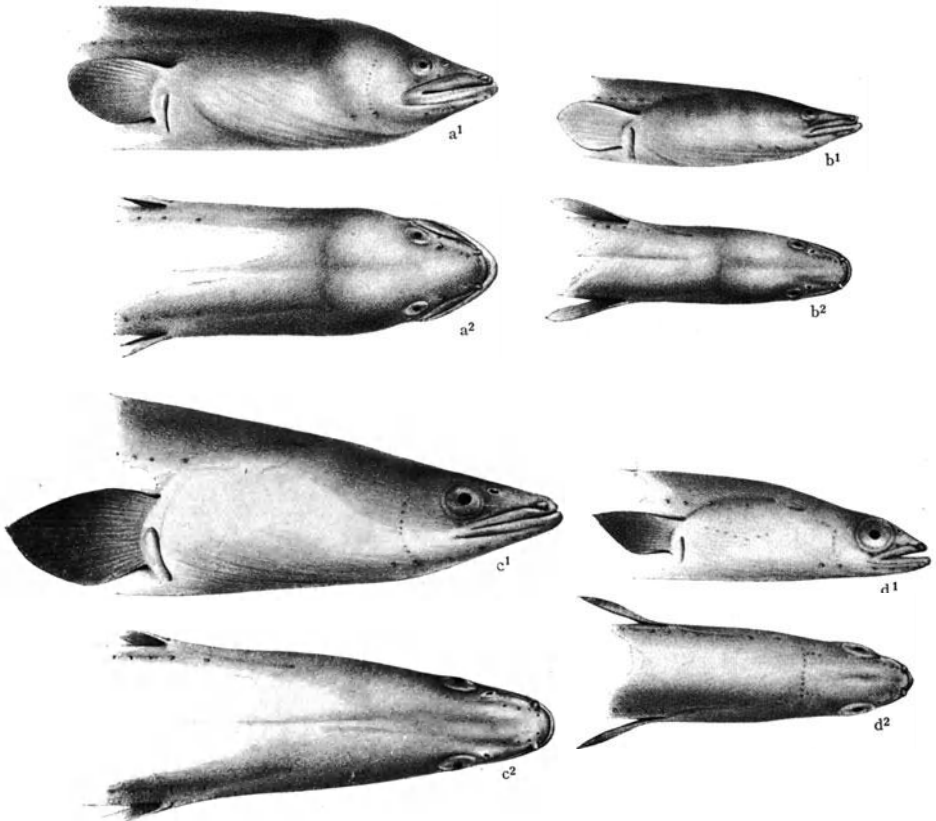


Abb. 35. *a*<sup>1-2</sup>. Seiten- und Rückenansicht eines 50 cm langen Gelbaales (breitköpfige Form);  $\frac{3}{4}$  natürl. Größe. *b*<sup>1-2</sup>. Seiten- und Rückenansicht eines 35 cm langen Gelbaales;  $\frac{3}{4}$  natürl. Größe. *c*<sup>1-2</sup>. Seiten- und Rückenansicht eines 66 cm langen Silberaales;  $\frac{3}{4}$  natürl. Größe. *d*<sup>1-2</sup>. Seiten- und Rückenansicht eines 30 cm langen Silberaales.  $\frac{3}{4}$  natürl. Größe.

(Nach PETERSEN.)

die fleischigen Oberlippen zusammenschrumpfen, wird die Kopfform selbst beim Spitzkopfaal noch schlanker, wenn auch die Veränderung beim Breitkopfaal am ausgesprochensten ist. Besonders auffallend ist die von allen Beobachtern betonte Vergrößerung der Augen, deren Durchmesser um 1,2 mm zunimmt, und die etwas mehr an die Seite des Kopfes zu liegen kommen; ihr Gewicht verdoppelt sich (Abb. 35).



PETERSEN, SELIGO, GRASSI und CALANDRUCCIO, CALDERWOOD, SCHMIDT, CLINGY und EHRENBAUM haben sowohl an Blankaalen aus der Ost- und Nordsee, als an solchen aus der Straße von Messina, wo besonders häufig durch die Meeresströmungen wandernde Aale nach oben befördert werden, die außerordentliche starke Vergrößerung der Augen

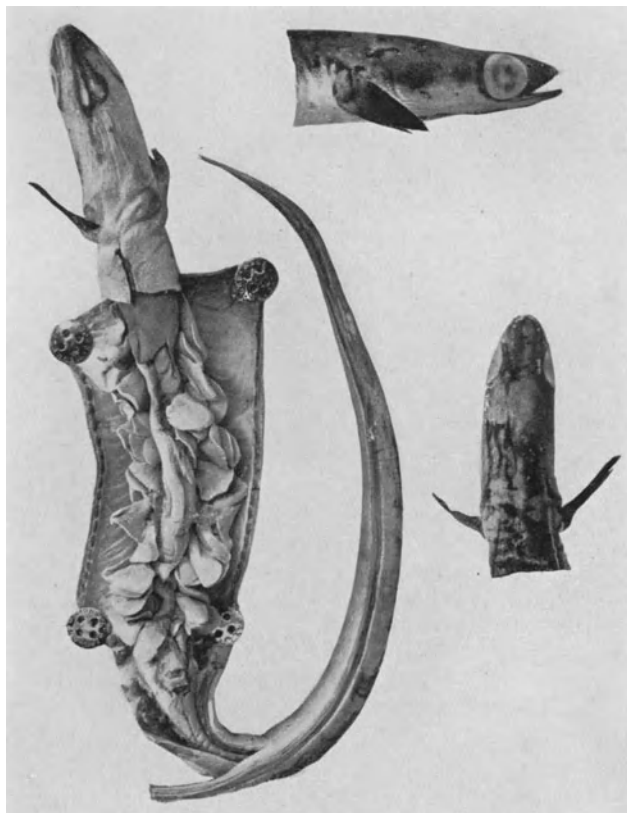


Abb. 36. Nahezu laichreifer männlicher Aal (nach SCHMIDT).

beobachtet. J. SCHMIDT bildet einen männlichen Aal ab (vgl. Abb. 36), den A. FEDDERSEN bei Zeeland<sup>1</sup> gefangen hatte. Dieser besaß nahezu laichreife Hoden und hatte geradezu monströs vergrößerte Augen. GRASSI

<sup>1</sup> Es mögen Zweifel darüber bestehen, wie man den Farbwechsel benennen und welche Deutung man ihm geben will. PETERSEN spricht von einem „Hochzeitskleid“, gegen welchen Ausdruck sich SCHMIDT (1906) wendet, da man die Umstände, unter denen der Aal laiche, nicht kenne. FRANZ (1908) sucht den Silberglanz als Anpassung an eine pelagische Lebensweise zu deuten. Ich werde deshalb im folgenden den Ausdruck „Wanderkleid“ gebrauchen, um keiner möglichen Deutung vorauszugreifen.

und CALANDRUCCIO betonen, daß bei den Wanderaalen aus dem Meere das Wanderkleid noch weiter umgebildet wird, daß der Rücken und besonders die Kiemendeckelregion und die Brustflossen noch dunkler bis tief schwarz werden. Leider ist unsere Kenntnis von den histologischen und physiologischen Vorgängen bei diesem Umwandlungsprozeß noch sehr gering. Besonders interessant wäre die Untersuchung der umgewandelten Augen, um festzustellen, ob die Stäbchen und Zapfen vermehrt oder umgebildet werden, oder ob die Vergrößerung des Augenbulbus durch Wasseraufnahme erfolgt. Ist doch auch festgestellt, daß das Skelett bei diesen Wanderaalen weitgehend erweicht wird, worin wir sicher eine Anpassung an eine pelagische Lebensweise sehen dürfen, da bei den meisten bathypelagischen Fischen (z. B. bei Bandfischen) die Knochen sehr weich und wasserreich sind.

JACOBY hatte schon festgestellt, und andere Beobachter haben es wiederholt bestätigt, daß der Wanderaal nichts mehr frißt. Schon beim Betasten eines Frebaales kann man an dessen weichem, nachgiebigem Bauch merken, daß der Darm Nahrungsbrei enthält, ein Blankaal dagegen fühlt sich hart und fest an. Die Verdauungsorgane und die Schwimmblase sind stark geschrumpft und wiegen beim blanken Männchen nur die Hälfte, beim blanken Weibchen nur ein Drittel oder ein Viertel wie bei einem gleich großen „Grünaal“<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> PETERSEN hat folgende Messungen und Wägungen durchgeführt:

Tabelle 77. Größen- und Gewichtsverhältnisse von Gelbaalen und Blankaalen aus dänischen Gewässern.

Gelbaal. Weibchen			Gelbaal. Männchen		
Gesamtgewicht	Verdauungsorgane und Schwimmblase	Geschlechtsorgane	Gesamtgewicht	Verdauungsorgane und Schwimmblase	Geschlechtsorgane
385 g	40 g	2,5 g			weniger als
250 „	27,5 „	2 „	125 g	etwa 10 g	1 g
235 „	20 „	2,5 „	110 „	„ 10 „	1 „
		weniger als	90 „	„ 7,5 „	1 „
175 „	24 „	1 g			
165 „	17,5 „	1 „			
160 „	20 „	1 „			
Blankaal. Weibchen			Blankaal. Männchen		
					weniger als
340 g	etwa 11 g	6,5 g	121 g	etwa 5 g	1 g
245 „	„ 8,5 „	4,5 „	106 „	„ 3,5 „	1 „
225 „	„ 7 „	3,5 „	101 „	„ 6 „	1 „
180 „	„ 6 „	3 „	92 „	„ 4,5 „	1 „
160 „	„ 5,5 „	2,5 „	86 „	„ 4 „	1 „
			83 „	„ 3 „	1 „

Größe der männlichen Blankaale schwankt zwischen 29—48 cm.

BELLINI hat für Aale aus Comacchio die für die Ausbildung des Wanderkleides nötige Zeitdauer auf 3—4 Monate bestimmt, die aber auch länger währen kann, z. B. wenn sie im Herbst beginnt, sich bis zum April hinzieht. Während dieser ganzen Zeit, während der schon die Nahrungsaufnahme unterbrochen wird, soll sich der Aal am Grunde verborgen halten und erst nach der völligen Umwandlung seine Talwanderung antreten.

PETERSEN schließt (1894) aus dem Verschwinden der Blankaale bis zu ihrem Wiedererscheinen in den Fjords, daß der Aal  $\frac{3}{4}$ —1 Jahr — wenigstens in Dänemark — braucht, um sein Wanderkleid anzulegen. Bei größeren Aalen soll sogar der Zeitraum noch länger sein können.

Ob die Beobachtungen von BELLINI und PETERSEN auch für andere Gewässer Gültigkeit haben, erscheint zweifelhaft. Herr Kreisfischereirat WERNER teilt mir mit, daß bei Speyer der Fang auf Wanderaale mit Ankerkuilen gewöhnlich im April beginnt, oder besser mit den ersten warmen Tagen im Frühjahr einsetzt. Ein stärkerer Zug wird dann im Mai beobachtet, und sein Maximum fällt in Juli und August. Unter den zuerst kommenden Aalen sind, wie ich selber im Sommer 1929 feststellte, zweifelsohne Exemplare, die ihre Verwandlung zum Blankaal noch nicht vollendet haben.

Solange nun schon die Talwanderung der Aale bekannt ist, so wenig sind wir dennoch über alle Einzelheiten derselben unterrichtet. Bis vor nicht allzu langer Zeit wußten wir über ihren Verbleib im Meere nichts, und es ist hier wiederum ein Verdienst der Internationalen Meeresforschung, dieses Problem von zwei Seiten aus in Angriff genommen und es seiner Lösung zugeführt zu haben. Die beiden verfolgten Methoden waren: Beobachtung der Wanderstraßen (mit Hilfe von Markierungen der Wanderaale) und Verfolgen der Aallarven im Meere nach den Methoden der quantitativen Planktonbestimmungen. Der Sachlage entsprechend sind mit der ersten Methode Resultate in mehr oder weniger geschlossenen, kleineren Meeren oder Meeresabschnitten am ehesten und sichersten zu erhalten, und es darf deshalb nicht wundernehmen, wenn unsere Kenntnisse über die Aalwanderungen in der Ostsee am besten sind.

Wie ich schon bei der Verbreitung des Aales erwähnte, treffen wir ihn nicht nur im Süßwasser, sondern auch im Brack- und Salzwasser der Küsten. Es mußte nun zuerst festgestellt werden, ob dieser Aalbestand „seßhaft“<sup>1</sup> ist, oder ob es sich dort um Wanderaale handelt. Daß ersteres der Fall, geht sowohl aus den verschiedenen bereits erwähnten Altersuntersuchungen hervor, als auch aus anderen noch später zu besprechenden Untersuchungen über das Geschlechtsverhältnis. Letztere lieferten aber auch den Beweis, daß die Trennung in zwei Aalrassen, eine marine,

<sup>1</sup> Es wurden nämlich gelegentlich sowohl „breitköpfige“ Süßwasseraale (FEDDERSEN) als auch „spitzköpfige“ aus dem Brackwasser als „seßhaft“ angesehen (vgl. S. 9 und 17).

seßhafte und eine wandernde im Süßwasser, nicht zu Recht besteht, und daß alle Aale wandern.

Zunächst soll die Frage betrachtet werden, wandern die Aale zu einer bestimmten Tages- und Jahreszeit zu Tal? Was die Jahreszeit anbelangt, so war man früher, nach den Erfahrungen von Comacchio, der größten Aalfangstation, wo die Aale in Masse nur im September unter bestimmten Witterungsverhältnissen abwandern, gewillt anzunehmen, daß die Talwanderung zeitlich eng begrenzt sei. Weitere Beobachtungen in Nord-europa zeigten aber, daß während des größeren Teiles der wärmeren Jahreszeit ein Zuströmen von Wanderaalen nach dem Meere zu statthat, daß dieses aber in seiner Intensität periodisch schwankt, und ein Maximum an verschiedenen Orten zu verschiedener Zeit hat. Letztere Tatsache hat wohl ältere Beobachter, z. B. SCHOCH, dazu geführt, anzunehmen, die Aalwanderung sei an keine bestimmte Jahreszeit gebunden.

In den nach der Ost- und Nordsee und den nordöstlichen Teilen des Atlantik fließenden Flüssen erstreckt sich die Aalwanderung von Ende April bis in den September hinein.

Aus den vielen für den Flußaal vorliegenden Angaben wähle ich nur einige wichtige heraus. Für das Wesergebiet ist die Abwanderungszeit aus folgender Tabelle — einer Fangstatistik von METZGER (1901) — zu erkennen.

Tabelle 78. Verteilung der Aalfänge einer Fangstation auf die verschiedenen Monate in der Weser. (Nach METZGER.)

Im April	1,12 kg	Im August	14,50 kg
„ Mai	2,25 „	„ September	37,50 „
„ Juni	9,0 „	„ Oktober	27,50 „
„ Juli	11,50 „		

Die ersten Aale wurden am 25. April, der letzte am 16. Oktober gefangen.

Sehr ähnlich liegen die Verhältnisse im Rhein: im Mittelrhein fällt das Maximum der Fänge etwas früher, im Unterrhein zur gleichen Zeit wie in der Weser. Die Größe der Rheinaale schwankt zwischen 0,25 bis 6,5 kg, ihr Durchschnittsgewicht beträgt 0,6 kg.

In dem mecklenburgischen Seengebiet dagegen verteilt sich die Abwanderung mehr gleichmäßig über die Sommermonate, sie erreicht hier bereits im Mai ihr Maximum, wie aus den sich über 15 Jahre erstreckenden Fängen einer automatischen Aalfalle hervorgeht:

Tabelle 79. Verteilung der Aalfänge auf die verschiedenen Monate in mecklenburgischen Seen. (Nach DRÖSCHER.)

Im April	151 kg	Im August	884 kg
„ Mai	1119 „	„ September	687 „
„ Juni	725 „	„ Oktober	477 „
„ Juli	886 „		

Schon WALTER erörterte die Beziehungen, die zwischen dem Zeitpunkt der Abwanderung und der Entfernung des Wohnortes von den

Laichplätzen (die damals noch an falscher Stelle vermutet wurden). Je weiter der Wohnort von dem Atlantik entfernt ist, desto früher machen sich die Aale auf die Wanderschaft. In den Flüssen des Ostseegebietes wird regelmäßig eine starke Frühjahrswanderung beobachtet, in der Elbe, der Weser und dem Rhein fällt der Hauptzug später, in Belgien erst in den Oktober und November (GILSON). In Schweden beginnen die Aale bereits im Mai aus den Seen auszuwandern, wenn auch erst im August in größerer Zahl; sie verlassen Dänemark im September, die Ostküste von England im August und September, den Severn (Westküste) im Oktober und November und Irland gewöhnlich im September und Oktober. In Comacchio fällt der Hauptzug in den September.

Ungefähr um die gleichen Zeiten wandert auch der amerikanische Aal ab, jedoch haben wir über ihn nicht ein so reiches Datenmaterial. Ich teile nur die Beobachtung von BISHOP mit:

Die Stadt Halifax entnimmt ihr Trinkwasser einem kleinen, 8 Meilen vom Meere entfernten See; besonders im September und Oktober verstopften Aale dauernd die Wasserleitung, hauptsächlich die engen Röhren, besonders dort wo ein Hahn oder eine Zapfstelle undicht war, und eine, wenn auch geringe stetige Strömung vorhanden war, die der Aal „fühlte“. Um die durch das häufige Aufgraben verursachten Kosten zu vermeiden, wurde an den Einzugrohren eine besonders konstruierte Aalfalle eingebaut. In ihr fingen sich von November bis April keine Aale — ein Beweis dafür, daß sie in dieser Zeit der Winterruhe pflegen — im April und Mai wurden Aale von 30—45 cm erbeutet, im Juni fanden sich vereinzelt größere Fische in der Falle, im August aber nur wieder kleine Individuen, während die Hauptmenge der größeren im September und Oktober erschien. Zu Zeiten, in denen der Überlauf am Wehr durch eine stromabwärts gerichtete Fangvorrichtung gegen Zuwanderung gesperrt war, wurden keine oder nur wenige kleine Aale gefangen, so daß sicher ist, daß die kleinen während des Sommers in der Falle gefangenen Fische Neuankommlinge waren, die mit der Wasserströmung in die Falle gerieten. Das Hauptkontingent der großen Aale vom Herbst muß als „Wanderaale“ angesprochen werden. Leider fehlen Angaben über das Farbkleid und über Geschlechtsverhältnisse, sowie über die beim Fang herrschende Witterung, so daß nicht entschieden werden kann, ob der amerikanische Aal erst wandert, wenn er sein Wanderkleid angelegt hat, und ob der Zug von der Witterung abhängt.

Die Talwanderung des Aales ist außerordentlich stark von der Witterung und von den Mondphasen abhängig. Dunkle stürmische Nächte werden bevorzugt, und sie liefern immer die größten Fänge. In solchen Nächten verlassen oft ganze Scharen von Blankaalen die Seen. Es werden dann z. B. im Lebastrom am Ausfluß des Lebasees zuweilen 5000 bis 6000 Stück<sup>1</sup> in einer großen Reuse gefangen (WALTER, S. 263). Gewöhn-

<sup>1</sup> Dieses massenhafte Zusammendrängen von Aalen wird wohl auch die Ursache dafür gewesen sein, daß ältere Autoren, z. B. GESNER, angeben, die Aale schlängten sich bei der Talwanderung in sogenannten „Aalbündeln“ zusammen, die langsam von der Strömung fortgewälzt würden. Seit NILSSON und HINKELMANN wird aber diese Behauptung nur noch von MEEK wiederholt.

lich setzt (HINKELMANN) die Bewegung der Aale eine Stunde nach Sonnenuntergang ein, ist am stärksten um Mitternacht und hört 1 bis 1½ Stunden vor Sonnenaufgang wieder auf. Bei Vollmond wird gewöhnlich nicht gewandert, und DRÖSCHER setzt z. B. den Rückgang der Aalfänge zur Zeit der Sommersonnwend in den Ostseeflüssen auf Konto der hellen kurzen Nächte, die infolge der Lichtscheue des Aales wenig zur Wanderung benutzt werden. 8—10 Tage nach Vollmond setzt der Aalfang gewöhnlich ein und ist am ergiebigsten bei Neumond. Jedoch ist die Talwanderung des Aales auch noch von dem Wasserstand abhängig und besonders stark bei Hochwasser, weil erst durch dieses häufig die Verbindung von Flüssen mit kleineren Wasserläufen oder abgeschlossenen Teichen oder Seen ermöglicht wird, und der Abwanderungsweg dem Aale offensteht.

Mit welcher Massenhaftigkeit die Aale abwandern können, mag eine Schilderung zeigen, die JACOBY von dem Hauptaalfang in Comacchio gibt.

„In großen, dichten Scharen aber wandern nichtsdestoweniger die Aale . . . nur unter eigentümlichen Witterungsbedingungen. Bei dichtbewölktem Himmel, in tiefer durch kein Mondlicht erhellter Nacht ziehen sie heran, aber auch dann vorzugsweise nur bei heftigen, mit Regengüssen verbundenem Sturmwind, somit beim Durcheinandertoben der Elemente, am reichlichsten bei einer völlig aufgewühlten Natur . . . Die Aale stürzen sich förmlich bei solchem Wetter aus allen entferntesten Regionen der Lagunen gegen die Schleusenöffnung des Kanals“ (S. 75). Bei hellem Mondenschein ist die Aalwanderung gering oder hört ganz auf. Licht verabscheut der Fisch bei seiner Wanderung so sehr, daß die Fischer in Comacchio, wenn der Zu- strom zu den Fangvorrichtungen so gewaltig wird, daß diese zu reißen drohen, große Feuer am Ufer anzünden, worauf die Aale sofort umkehren. Es ist daraus zu folgern, daß unser Fisch auch nicht bei Tage wandert, was schon aus der Tatsache hervorgeht, daß den Fischern unter Tag nur selten ein Exemplar in ihre Stellnetze geht.

Der Übertritt der abwandernden Aale in das Meer erfolgt gewöhnlich in den ersten kalten Herbstnächten; für die westliche Ostsee z. B. im Oktober. Die Blankaale zeigen stark negative Rheotaxis (NORDQUIST 1925) und gehen mit den Gezeitenströmungen innerhalb der Estuarien hin und her, um sich an den verschiedenen Salzgehalt zu gewöhnen<sup>1</sup>, und treten schließlich mit dem Ebbestrom in das Meer über.

Die ersten Kenntnisse über den Wanderzug der Aale in der Ostsee erhielten wir durch SUNDEVALL, NILSSON, KROYER, LUNDBERG, DALLMER, BENECKE, HERMES, SAURÉN und HINKELMANN; sie haben in den 60er bis 80er Jahren festgestellt, daß die Wanderung eine Laichwanderung<sup>2</sup> mit nach Westen gehender Zugrichtung ist, und im wesentlichen

<sup>1</sup> Die Gefrierpunktserniedrigung des Blutes für Aale aus dem Süßwasser ist nach DAKIN  $\Delta = -0,57^{\circ}$  C, aus dem Salzwasser (Helgoland)  $\Delta = -0,635$ ; BOTAZZI dagegen gibt für Süßwasseraale  $\Delta = -0,58$  bis  $-0,69^{\circ}$  C an.

<sup>2</sup> Von BENECKE und HERMES ausgeführte Messungen an Ovarialeiern des Aales in Ost- und Westpreußen ergaben:

haben sie den Weg und die Zugzeiten richtig erkannt. Die Wanderung beginnt<sup>1</sup> bei Grisselham und Landfort im Juli, in Ostgothland und Kalmar Län Ende Juli und dauert bis Oktober, in Schonen im September und Oktober und im schwedischen Teil des Sundes im Oktober, ebenso auf der dänischen Seite (Helsingör). Der Aalzug nimmt folgenden Weg: Längs der schwedischen Ostküste (unter Vermeidung der Schären von Südermaenland), geht von der Landspitze von Falsterbo zur dänischen Küste und erscheint an der schmalsten Stelle des Sundes bei Helsingborg wieder in schwedischen Gewässern.

Genauere Kenntnis über den Aalzug in der Ostsee erhielten wir durch die Markierungsversuche<sup>2</sup> von NORDQUIST, HERWIG, PALMÉN, TRYBOM, TRYBOM und SCHNEIDER, TRYBOM und NYSTRÖM, durch die der Weg der Aale für dieses Gebiet bestimmt wurde. Er folgt im wesentlichen den Küsten und geht durch die Belte und den Sund, ins Kattegat und Skagerrak und weiter in die Nordsee.

Einflüsse von Witterung und Strömungen lassen sich auch bei der Meerwanderung feststellen. Bei Regen und Sturm und während der Nacht wird mehr in Küstennähe gewandert, bei Schönwetter, wenn überhaupt, bei Tage weit ab vom Lande in größerer Tiefe und im Flachwasser wird, was schon HINKELMANN festgestellt hatte, sicher nur bei Nacht gewandert. Häufig beeinflussen Wind und Strömungen die Wanderrichtung dadurch, daß sie das Wasser samt den Aalen in sekundäre Bewegung setzen. Besonders TRYBOM weist darauf hin, daß der Aalzug stark von Meeresströmungen beeinflusst wird, und daß man dort, wo solche nicht vorhanden sind, auch keine Aale antrifft. Die Zugstraße ist deshalb nicht starr festgelegt, und die Wanderung macht durchaus nicht immer den

Eigröße im Dezember	0,03—0,09 mm
„ „ September	0,1 mm
„ „ Oktober	0,16 mm
„ „ November	0,18—0,23 mm

Spätere Messungen von TRYBOM, GRASSI und CALANDRUCCIO und CLINGY ergaben ähnliche, oder falls sie an in ihrer Laichreife mehr fortgeschrittenen Aalen ausgeführt waren, etwas höhere Werte:

TRYBOM (1893) Aalweibchen aus dem Kattegat (September), Ei = 0,087 bis 0,145 mm.

Aalweibchen aus dem Kattegat (Oktober), Ei = 0,096 bis 0,149 mm.

Gelbaal, Ei = 0,08 mm.

GRASSI und CALANDRUCCIO (1897) Aalweibchen aus Messina, Ei = 0,27 mm.

CLINGY (1912) Aalweibchen aus dem Kanal (Oktober), Ei = 0,22 mm.

Äußerlich markiert sich die herannahende Geschlechtsreife im Aalovar dadurch, daß es allmählich durchscheinend wird.

<sup>1</sup> Die Aalfischerei mit Reusen beginnt um so später, je weiter südlich und westlich die Fangplätze liegen.

<sup>2</sup> Merkwürdigerweise waren alle die Aale, die wiedergefangen wurden, Weibchen, obgleich auch Männchen markiert worden waren.

Eindruck einer zielbewußten Handlung. Häufig überqueren die Aale die Ostsee oder den Sund, besonders oft gehen sie von der Südspitze Finnlands in der Richtung nach Stockholm, oder von der Südspitze Schwedens und der Kögebucht nach Seeland, oder sie durchqueren das Nordende des Sundes von Öland nach Kamerland, und andere ziehen wohl auch direkt von Rügen nach der Südspitze von Schweden. Ob Ruhepausen eingelegt werden, besonders ob vielleicht auch Blankaale in der Ostsee überwintern, wie dies NILSSON und MOLIN behaupteten, und was nach TRYBOM und TRYBOM und SCHNEIDER gelegentlich vorzukommen scheint, steht noch nicht sicher fest.

Die Wandergeschwindigkeit des Aales bestimmen TRYBOM und TRYBOM und SCHNEIDER im Maximum mit 36 km in 24 Stunden, glauben aber, daß sie „wohl sicher zu Zeiten mehr als 50 km in 24 Stunden betragen“ kann. Den Durchschnittsweg pro Tag geben beide Forscher in Übereinstimmung mit J. SCHMIDT auf 14 km an.

Da, wie wir bereits hörten, die Aale während ihrer Wanderung keine Nahrung aufnehmen, verlieren sie an Gewicht. TRYBOM und SCHNEIDER machen in dieser Beziehung einige kurze Angaben. So hatte ein in Finnland markierter und anscheinend bei Berkvara überwintertes Aal ein Fünftel seines Gewichtes eingebüßt, andere hatten auf der Reise von Finnland bis zu der südschwedischen Küste in 20—93 Reisetagen 75 bis 150 g verloren.

Nach dem Eintritt in die Nordsee verwischt sich der Weg der Ostseeaale, wahrscheinlich ziehen sie durch erstere in diagonalen Richtung nach dem Kanal, wie verschiedene Funde aus der freien Nordsee (EHRENBaum 1925) beweisen, während die Wanderer aus den deutschen Strömen anscheinend der Küste westwärts folgen.

Sicher geht ein großer Teil der von Nord- und Nordosteuropa abwandernden Aale durch den Kanal, von dessen westlichem Ausgang wir einige Funde kennen. Wahrscheinlich wandern die Aale in ziemlicher Tiefe, denn alle Fänge stammen aus flachen Regionen, wo die Fische gezwungenermaßen höher steigen mußten. Der erste dort erbeutete Aal wurde 1892, 20 Meilen südlich von Kap Eddystone, gefangen und von CALDERWOOD beschrieben. 1911 erbeuteten Fischer aus Boulogne 12 Blankaale, 20—25 Meilen querab von Cornouaille aus 80—100 m Tiefe, wovon ein Weibchen (91 cm lang und 720 g schwer) von CLINGY näher untersucht wurde.

Aus dem Mittelmeer kennen wir Blankaale aus den Gewässern von Zypern und Ravenna (SCHMIDT) und besonders aus der Straße von Messina, wo sie hin und wieder durch vertikale Wirbelströmungen emporgerissen werden (GRASSI und CALANDRUCCIO und Fänge des „Thor“<sup>1</sup>

<sup>1</sup> „Thor“ war das dänische Forschungsschiff, mit dem die Fänge von 1904—1911 gemacht wurden.



unter Kapitän HANSEN). Weiter westlich wurden Aale in den Mägen von *Orthogoriscus mola* und *Xiphias gladius* gefunden.

Sobald die abwandernden Aale den Kontinentalsockel Europas verlassen, entziehen sie sich bis jetzt praktisch noch der Beobachtung; nur ein einziges Mal (1893) wurde im Magen eines Pottwals (*Physeter catadon*) aus der Nähe der Azoren ein Exemplar gefunden<sup>1</sup>. Die Frage, wie der Aal zu seinen Laichplätzen wandert, ob am Meeresboden oder im Pelagial, und durch welche Einflüsse er dabei geleitet wird, ist wie RAMMNER (1923) betont, noch offen. Aus den eben erwähnten Funden in den Mägen vom Sonnfish, Schwertfisch und Pottwal darf aber wohl geschlossen werden, daß die Wanderung nicht am Grunde der See vor sich geht, in welcher Tiefe sie erfolgt, bleibt aber unbekannt.

Was nun die Größe der abwandernden Aale und ihr Alter anbetrifft, so läßt sich kaum eine Norm aufstellen, höchstens scheint — cum grano salis — sicher, daß die nordischen Aale etwas größer werden. Wenigstens sind nach NORDQUIST (1920) die abwandernden weiblichen Blankaaale aus Nordschweden und Finnland größer als in Südschweden. Der Grund hierfür ist wohl der, daß dort die Nahrungskonkurrenz bei geringerem Bestand nicht so groß ist, und daß das Alter der nordschwedischen Aale höher (13—15 Jahre) als der aus Südschweden (9—11 Jahre) ist.

In Deutschland sind die abwandernden Aalweibchen  $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$  Pfund schwer, häufig erreichen sie aber weit höhere Gewichte, und selbst Exemplare von 8—14 Pfund werden hin und wieder erbeutet.

Welche Faktoren den Zeitpunkt der Abwanderung bestimmen, ist noch völlig unbekannt. Die großen Unterschiede im Gewicht und Alter machen es unwahrscheinlich, daß Alter oder Ernährungszustand maßgebend sind. Andererseits scheinen spezielle Bedingungen, wie besonders die Verhinderung der Wandermöglichkeit, die Entwicklung der Gonaden zu hemmen. So berichtet SANDEMAN (zit. nach MEEK), daß die Aale von May Island, die nicht abwandern können, in ein Stadium der Senescenz kommen, ohne Geschlechtsorgane zu entwickeln. Auf eine Möglichkeit, die Verschiedenheit des Gewichtes und des Alters der abwandernden Aale zu erklären, komme ich noch zurück.

Die Methode, den abwandernden Aal bis zu seinen Laichplätzen zu verfolgen, hat also bis jetzt noch nicht zur Auffindung derselben geführt. Die andere Methode, die bei der Erforschung der Biologie der Nutzfische so vorzügliche Resultate gegeben hat, ist die, durch Planktonfänge die Larvenstadien zurück bis zum Ei zu verfolgen. Es mußte also, wenn diese Methode für den Aal angewandt werden sollte, erst dessen Larve erkannt sein.

Schon lange kannte man eine eigentümliche, planktonische, im Golf

<sup>1</sup> VAILLANT: C. R. Acad. Sci. Paris 126, 1429.

von Messina vorkommende und zu den Wirbeltieren zählende Larve, die unter dem Namen *Leptocephalus* (vgl. Abb. 38, S. 40) ging<sup>1</sup>.

1861 sprach F. V. CARUS die Vermutung aus, daß die *Leptocephalen* Larven von Fischen sein könnten. 1864 gab GILL dieser Möglichkeit schärfere Form, erklärte sie für Larven von *Apoden* Fischen und sprach speziell, ebenso wie gleichzeitig J. DARESTE, den *Leptocephalus spallanzani* = syn. *morrisii* als Larve von *Conger* an. Demgegenüber sah A. GÜNTHER 1880 die *Leptocephalen* wohl als zu *Muraenoiden* gehörige Formen an, glaubte aber, daß sie keine normalen Entwicklungszustände darstellten, sondern anormale, in den Ocean abgetriebene Formen seien, „which grow into undeveloped hydroptic creatures“. Diese Ansicht wurde durch DELAGE (1886) erschüttert, der die Verwandlung von *L. morrisii* in *Conger vulgaris* beobachtete. Seine nur lückenhafte Beobachtung wurde bestätigt durch die epochemachenden Mitteilungen von GRASSI und CALANDRUCCIO (1897)<sup>2</sup>, die den Verwandlungsprozeß von *L. morrisii* zu *Conger* verfolgten und beschrieben, und gleichzeitig erkannten, daß der *Leptocephalus brevirostris* KAUP sich zu den als Glasaale bekannten jungen Aalen umwandelt<sup>3</sup>. Einige Jahre später (1902) konnten dann EIGENMANN und KENNEDY den *Leptocephalus grassii* als zu *Anguilla rostrata* gehörig identifizieren, und somit waren die Larven der beiden wichtigsten Aalarten erkannt. Man konnte darangehen, ihr Vorkommen und ihre Verbreitung festzustellen. Im Laufe einer gut 20jährigen, angestrengten Arbeit gelang es, den Geburtsort und die Wanderung der Aallarven festzulegen. Es ist vor allem das Verdienst der dänischen Abteilung der Internationalen Meeresforschung, diese Arbeit durchgeführt zu haben, die reich an Enttäuschungen und Rückschlägen, doch zu einem großen Erfolg führte, der an die Namen PETERSEN, JOHANSEN, HJORT und vor allem an den von J. SCHMIDT geknüpft ist.

Da *Leptocephalen* nur aus dem Mittelmeer (Straße von Messina) bekannt waren, begann dort die Suche, und man stieß dabei schon auf einen beträchtlichen Formenreichtum dieser Fischlarven, der noch größer wurde, als man die Untersuchungsfahrten<sup>4</sup> (1904) auch auf den Atlantik

<sup>1</sup> *Leptocephalus brevirostris* wurde 1856 von KAUP beschrieben.

<sup>2</sup> GRASSI und CALANDRUCCIO knüpften an ihre Entdeckung einige Spekulationen. Die Eier sollten in großer Tiefe abgesetzt werden und die Larven dort ein Leben auf dem Grunde führen, ähnlich wie *Amphioxus*. Nur durch besondere Umstände, wie durch die Wirbelströmungen in der Straße von Messina, sollten sie in oberflächliche Wasserschichten emporgerissen werden.

<sup>3</sup> Die Priorität dieser Entdeckung wurde von FACCIOLA angefochten, der 1895 einige nicht sehr klare Ausführungen über *Leptocephalus brevirostris*, und über etwa 10 cm lange Jungaale machte (siehe hierzu SCHMIDT 1912, S. 330).

<sup>4</sup> Der erste *Leptocephalus brevirostris* aus dem Atlantik, 75 mm lang, wurde im Frühjahr 1904 in einem Nachtfang nahe der Oberfläche zwischen Island und den Färöer durch den dänischen Forschungsdampfer „Thor“ er-

ausdehnte<sup>1</sup>. Mit Hilfe einer sorgfältigen, gut ausgebildeten Methodik, die sich hauptsächlich auf Zählungen der Somite der einzelnen Körperabschnitte und auf die Berücksichtigung der larvalen Bezahnung und der Pigmentverteilung<sup>2</sup> stützt, konnten die verschiedenen Arten von *Leptocephalen* voneinander geschieden und ihre Zugehörigkeit zu den betreffenden Fischen erkannt werden<sup>3</sup>.

Es zeigte sich, daß zu bestimmten Zeiten in bestimmten Regionen des Atlantik und des Mittelmeeres *Leptocephalen* gehäuft vorkommen, und daß jede Spezies bestimmte Temperaturgrade und Salinität aufsucht, und verschiedentlich glaubte man den einen oder anderen Laichplatz des Aales entdeckt zu haben. GRASSI hatte das Dogma aufgestellt, daß alle aalartigen Fische sich in großer Tiefe — mindestens unter 500 m — fortpflanzten, nachdem bereits KROYER vermutet hatte, daß der Aal in tiefem, salzreichen Wasser laiche. So wurden nacheinander die großen Tiefen im Osten und Westen des Mittelmeeres, dann die Tiefenlinie des Atlantik, die das kontinentale Plateau Europas<sup>4</sup> begrenzt, als Laichplatz des Aales angesehen. Erneute Nachforschungen brachten aber immer wieder neue Tatsachen. Je weiter die Untersuchungen und Fahrten nach dem westlichen Atlantik ausgedehnt wurden, desto kleinere Larven wurden gefunden, und schließlich wurden auch Eier erbeutet; und heute steht fest, daß der Laichplatz sämtlicher europäischer und amerikanischer Aale über der größten Tiefe des Atlantik liegt.

Bereits im Juni 1905, 2 Jahre nachdem die Untersuchungen im Atlantik aufgenommen waren, konnte SCHMIDT zahlreiche *Leptocephalus brevirostris* von 75 mm Länge außerhalb der 1000-m-Linie von den Hebriden südwärts in den oberflächlichen Wasserschichten nachweisen. Aus der Tatsache, daß sie östlich dieser Linie fehlten, und die im September gefangenen *Leptocephali* verschiedene Stadien der Metamorphose zum Glasaal zeigten (vgl. Abb. 38, S. 40), ferner aus der Häufigkeit und Menge der Glasaale an der englischen, skandinavischen und deutschen

---

beutet. Im gleichen Jahre fing der irische Forschungsdampfer „Helga“ ein anderes Exemplar westlich von Irland, ebenfalls in den oberflächlichen Wasserschichten über einer Tiefe von über 1000 m.

<sup>1</sup> E. LEA (1912) beschreibt z. B. 26 verschiedene *Leptocephalen*-Spezies.

<sup>2</sup> BELLINI (1889) erkannte bereits den Wert der Pigmentierung für die Systematik der Aallarven. Pigmentzellen finden sich in charakteristischer Anordnung längs des Schlundes, am Schwanz und längs der Seiten.

<sup>3</sup> J. SCHMIDT (1913), On the identification of Musaenoid larvae in the early (Preleptocephaline) stages. In: Medd. Komm. Havunders. (Fisk.) 4, Nr. 2.

<sup>4</sup> Der kontinentale Sockel, auf dem Europa mit seinen flachen Meeren von weniger als 800 m Tiefe ruht, fällt nach Westen steil ab. Diese Grenzlinie fällt ungefähr mit dem 10<sup>o</sup> W. L. zusammen; sie nähert sich im Golfe von Biscaya stark der Küste, an die sie besonders bei Bayonne und an der spanischen Küste nahe herantritt.

Küste schloß er, daß die Geburtsstätte der Aale im Atlantik liegen müsse<sup>1</sup>, und daß die Aallarven keine benthonischen Tiere seien.

Im Mai 1906 wurden Aallarven in dem offenen Ocean bis zu 15° W.L. über Tiefen bis zu 5000 m gefunden; die im Mai und Juni erbeuteten Exemplare waren *Leptocephalen*, solche von August und September standen auf verschiedenen Stadien der Metamorphose. Deshalb wurde der Winter 1908 zu Untersuchungsfahrten im Mittelmeer benutzt in der Hoffnung jüngere Stadien zu finden; jedoch ohne Erfolg, nur Larven anderer *Muräniden* wurden erbeutet. 1910 wurden im westlichen Teil des Mittelmeeres neben verschiedenen Entwicklungsstadien und Eiern anderer *Muräniden* zahlreiche *Leptocephalus brevirostris* — 60—84 mm lang — gefangen, und die Hypothese, der Aal laiche im Mittelmeer, mußte endgültig fallen. Weiter deuteten die Funde, die alle westlich von Italien, „where the Atlantic origin of the water could be proved“ — vgl. Abb. 39 — (SCHMIDT, S. 38), gemacht wurden, auf eine Einwanderung der Aallarven aus dem Atlantik. So waren die *L. brevirostris* gegen die Straße von Gibraltar hin immer zahlreicher und kleiner. Alle im Winter gefangene Larven waren in der Metamorphose mit Ausnahme derer, die in nächster Nähe von Gibraltar erbeutet waren.

Den nächsten Fingerzeig über die mögliche Lage der Laichplätze gab das Studium von vier 40—50 Jahre alten Sammlungen<sup>2</sup> pelagischer, mariner Fischbrut aus dem Atlantik zwischen 30 und 34° N.B. und 18—32° W.L., die sowohl die Larven von *Anguilla vulgaris*, als auch die von *A. rostrata* enthielten. Erstere waren alle kleiner als die vom „Thor“ gesammelten, d. h. sie waren unter 30 mm. 1910 fing auch HJORT mit dem norwegischen Forschungsdampfer „*Michael Sars*“ südlich und westlich von den Azoren zwischen 31—40° N.B. und 30—48° W.L. 21 Aallarven, die kleiner als 60 mm waren. Verschiedene dänische Handels- und Kriegsschiffe machten 1911—1912 auf ihren Fahrten Planktonfänge, die zwischen 18° 53' W.L. und 25° 41' N.B. Aallarven von 35—45 mm aus oberflächlichen Wasserschichten enthielten. Die Laichplätze des Aales mußten also außerhalb der 1000-m-Linie im Atlantik nördlich des Äquators liegen, und HJORT, der in den eben erwähnten Larven solche des ersten Jahres (O-Gruppe) sah, sprach die Vermutung aus, daß die Laichplätze in der Mitte des Atlantik zwischen den Azoren und den Bermudas lägen, und die Laichzeit im Winter sei.

<sup>1</sup> Damit war auch die Ansicht von GRASSI und CALANDRUCCIO (1897) und GRASSI (1910) widerlegt, die Muränidencier ohne Öltropfen als die vom Aal angesprochen hatten, wenn dies überhaupt noch nötig gewesen wäre, nachdem FULTON (1897) und BENECKE bereits Öltropfen im Ovarialei des Aales gefunden hatte. Der von GRASSI aus seinen angeblichen Aaleiern gezogene *Leptocephalus* hatte eine andere Myomerenzahl und andere Pigmentierung wie *L. brevirostris*.

<sup>2</sup> Die Proben waren von Kapitän ANDREÄ in den Jahren 1863—1865 gesammelt und im Museum von Upsala aufbewahrt.

Was den amerikanischen Aal anbelangt, so schienen seine Larven weit mehr westlich vorzukommen und nur gelegentlich nach Osten über den 53.<sup>o</sup> W.L. vorzudringen, denn unter 2700 europäischen Aallarven fanden sich nur 0,1 vH des amerikanischen Aales.

Auch die hydrographischen Bedingungen deuteten darauf hin, daß der Aal in Wasser von hohem Salzgehalt (vgl. S. 29) und bei relativ hoher Temperatur laiche, und die Abwesenheit warmer Strömungen auch sein Fehlen in den südlichen Teilen des Atlantik verursache (vgl. Verbreitungsgebiet Abb. 34). Die Annahme, daß alle atlantischen Aale auf einem gewissen kleinen Laichgebiet innerhalb der großen antizyklonischen Strömung geboren und durch diese weiter verbreitet würden und während eines sehr langdauernden Larvenstadiums ihr Wohngebiet erreichten, lag somit im Bereich der Möglichkeit, weingleich die große Distanz zwischen beiden oben erwähnten Fundstellen (1500 Meilen) die Möglichkeit, daß mehrere Laichplätze vorhanden wären, offen ließ.

Eine Larve von 34 mm, die aus 25<sup>o</sup> N.L. und 51<sup>o</sup> W.L. stammte, wies noch weiter nach Westen und Süden.

Die größte Schwierigkeit machte, daß man über das Alter der Larven im Unklaren war. HJORTS Annahme, daß seine im Juni erbeuteten Larven der O-Gruppe angehörten, standen Funde gleich großer *Leptocephalen* von den Azoren vom Winter und Frühling gegenüber, und es fragte sich, hat HJORT ein Recht die Laichzeit des Aales in den Winter zu verlegen, oder findet das ganze Jahr über ein Laichen statt; ist somit für die Größe der Larven ihr Alter allein maßgebend, oder ist sie ein Ausdruck der Entfernung von ihrem Geburtsort? Gegen letztere Annahme sprach schon das längst bekannte, periodische Auftreten der Montées an bestimmten Küsten.

Die weitere Aufgabe war jetzt, nach noch kleineren Aallarven zu suchen, deren geringste Größe in Analogie zu den jüngsten Stadien von *Conger* wenig kleiner als 10 mm angenommen werden konnte, als auch festzustellen, wo sie nicht vorkommen. Diese Forschungen wurden in den Jahren 1911—1921 durchgeführt, wenn sie auch durch den Krieg große Unterbrechungen erlitten. Die Fänge und Untersuchungen wurden teils ambulant von Handelsschiffen<sup>1</sup>, teils von wissenschaftlichen Expeditionen auf den Schonern „Margarethe“ und „Dana“ ausgeführt.

Erstere fischte von August bis September 1912 von den Faröer nach den Azoren, von diesen zu den Neufundlandbänken und von hier nach Westindien auf 73 Stationen 714 *Leptocephalus brevirostris* und 24 *L. grassii*. Viele der Fänge stammten von Plätzen westlich des 50<sup>o</sup> W.L. Die Ausbeute wuchs von Osten nach Westen, und es konnte die nördliche, westliche und südliche Verbreitungsgrenze für die Larven

<sup>1</sup> In den Jahren 1911—1915 wurden von 23 Fahrzeugen 550 Fänge mit 120 Aallarven aufgebracht.

von *Anguilla vulgaris* festgestellt werden: 40° N. (200 Meilen südlich von Neufundland), 65° W.L. und 24° N.B.

Die Größe der Larven nahm von Osten nach Westen und von Norden nach Süden ab; westlich der Linie Neufundland, Kap Verde war keine über 50 mm. Die kleinste nur in einem Exemplar gefundene Larve maß 17 mm, während 1—2 vH des Gesamtfanges 35—45 mm lang waren. Diese Tatsache konnte nur so gedeutet werden, daß die Laichzeit des Aales sich nicht gleichmäßig über das ganze Jahr erstreckt, daß diese

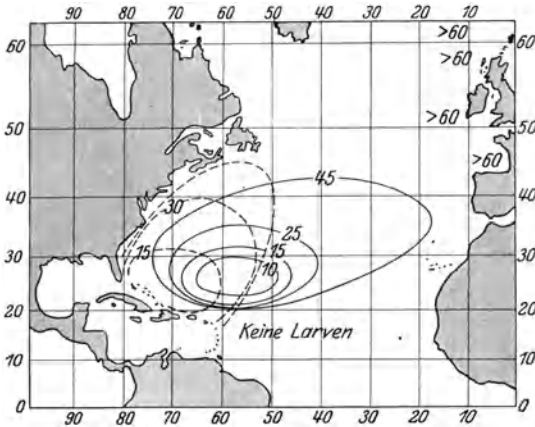


Abb. 37<sup>1</sup>. Die Verbreitung der Aallarven im Atlantik (nach SCHMIDT).  
· · · *Anguilla vulgaris*, - - - *Ang. rostrata*. Weitere Erklärungen in der Fußnote.

festgelegt, sondern nur nach dem Fundplatz der kleinsten Larve bei 26° N.B. und 55° W.L. in dieser Region vermutet werden.

<sup>1</sup> Zur Erklärung und zum Verständnis der Karte Abb. 37 gibt SCHMIDT (1923) S. 29 folgende Ausführungen: „Der Ausgangspunkt für die transozeanische Wanderung unserer Larven ist das Gebiet, welches auf der Karte durch eine dick ausgezogene Linie eingeschlossen ist. Wenn die jährliche Erzeugung der Aallarven nur einen sehr kurzen Zeitraum einnimmt, z. B. 1 Monat, und vorausgesetzt, daß alle Individuen von derselben Stelle kommen und gleichmäßige Fortschritte machen, übereinstimmend in ihrem Wachstum und ihrer Bewegung ostwärts, so würde es ein leichtes sein, die Position für jedes einzelne Entwicklungsstadium im Ocean durch Kurven anzudeuten, welche den durchschnittlichen Längen der Individuen entsprechen. Tatsächlich ist jedoch keine dieser Voraussetzungen erfüllt; und daher ist es schwierig eine klare und einfache Karte mit Hilfe des Materials zu zeichnen. Nach verschiedenen Versuchen in dieser Richtung habe ich mich für die Methode entschieden, auf einer großen Karte die Minimallängen der Individuen, die auf jeder Station gefangen wurden, aufzuzeichnen, und diese Werte sind dann für die Konstruktion der Kurven in der Karte benutzt worden. Diese Kurven sind also als Grenzen des Vorkommens aufzufassen, d. h. Exemplare von weniger als 25 mm wurden nur innerhalb des Gebietes gefunden, welches von der 25-mm-Linie eingeschlossen ist usw.“

wahrscheinlich in der Hauptsache in die ersten Monate des Jahres fällt und daß im Herbst eine Unterbrechung oder Verminderung in dem Laichgeschäft eintreten muß. Da aber sicher die Larven in der Zeit, die zwischen der Geburt und dem Fang verstrichen war, von ihrem Geburtsort weggewandert waren, konnten die Laichplätze nicht sicher

Eine Fortsetzung der Untersuchungen, die für das nächste Frühjahr geplant waren, konnte nicht durchgeführt werden, da die „Margarethe“ an einer der westindischen Inseln scheiterte und verloren ging. Aber auf den neuen Entdeckungen fußend konnten genauere Instruktionen an Handelsdampfer ausgegeben werden, und schon im Juni 1914 brachten die Dampfer „Samui“ und „Bintang“ Planktonproben vom Mai und Juni aus 26° N.B. und 55° W.L. mit Larven von *A. vulgaris* 9, 11, 16 und 21 mm lang. 1915 erhielt dann SCHMIDT *Leptocephalen* von 35 mm Länge, und außerdem fische der amerikanische Forschungsdampfer „Bache“ im Januar bis März im Golfstromgebiet und zwischen den Bermudas 37 40—50 mm lange Aallarven, von denen 31 *A. vulgaris*, der Rest *A. rostrata* angehörte.

Der Krieg unterbrach die Arbeit, die erst 1920 wieder mit dem Viermast-Motorschoner „Dana“ aufgenommen werden konnte. Mit diesem Schiff wurde im März und April 1921 und im Juni und Juli 1921 der Westatlantik durchfischt und neben ganz jungen Larven auch Eier erbeutet<sup>1</sup>; die Laichplätze des Aales waren gefunden. Auf nicht weniger als 25 Stationen wurden zwischen 22° N.B. und 30° N.B. und 48° und 65° W.L. Larven des Flußaales unter 10 mm Größe gefangen. Ungefähr das gleiche Areal benutzt auch der amerikanische Aal als Laichplatz.

In diesem zusammenhängenden Gebiet, dessen Tiefe über 6000 m beträgt, laicht der Aal Ende des Winters oder Anfang Frühling bis in den Sommer hinein, was daraus hervorgeht, daß zu dieser Zeit hier nur Larven unter 10 mm gefunden werden (Abb. 37), daß aber die Gesamtdurchschnittsgröße von 12 mm im April langsam bis zu 25 mm im Juni und auf 30—40 mm im Oktober ansteigt. Diese Larven finden sich in den oberflächlichen Schichten derart verteilt, daß die Größenklasse von 7—15 mm in 200—75 m, die von 15—25 mm in 50—0 m gefangen wird.

Die große Anzahl der *Leptocephalen* (im Juni allein 5000 Stück) gestattete ihre Größenverhältnisse und Wachstum genau zu bestimmen. Die O-Gruppe umfaßt Larven von 7—37 mm. Neben diesen kommen im gleichen Gebiete noch selten und fast nur im nördlichen Teil solche von 40—50 mm vor, die der I-Gruppe angehören. Im Laufe des ersten Lebensjahres bewegt sich also die Hauptmasse der O-Gruppe von dem Laichplatz weg. Die I-Gruppe wird dann im nächsten Frühjahr 50—55 mm lang, im mittleren Atlantik 50—70 mm (Fänge von Handelsdampfern), im Juni nördlich und westlich der Azoren („Michael Sars“) gefunden; später im Sommer sehen wir die Larven in der Nähe der Azoren („Margarethe“ und „Dana“). Im Februar des übernächsten Jahres (drittes Lebensjahr) erreichen die *Leptocephalen* 66—70 mm lang als II-Gruppe Gibraltar und somit den Kontinentalsockel der alten Welt. Hier außer-

<sup>1</sup> Die Gesamtausbeute von 1920 waren 6000 Exemplare von *Leptocephalus brevirostris* und 1000 von *L. grassii*, neben Tausenden von anderen *Muräniden*larven.

halb der 1000-m-Isobathe wachsen die Larven auf 70—88 mm heran, um beim Übertritt auf das submeerige Plateau von Europa im vierten Jahre als III-Gruppe zur Metamorphose zu schreiten.

Einen guten Überblick über die verschiedenen Größenstadien und ihre Verbreitung für den Juni zeigt folgende Tabelle:

Tabelle 80. Größe und Verbreitung der Jahresklassen von Aallarven.

Jahresklasse	Verbreitungsgebiet	Länge in mm	Mittlere Länge in mm
O-Gruppe	Westlicher Atlantik . . . . .	7—37	25
I-Gruppe	Mittlerer Atlantik. . . . .	40—etwa 70	52
II-Gruppe	Kontinentalsockel von Europa	60—88	75
III-Gruppe	Brackwasser und Süßwasser von Europa . . . . .	Jungaale unmittelbar nach der Metamorphose.	

Die äußersten Grenzen des ungeheuer weiten Gebietes, in dem Aallarven gefunden werden, bezeichnet:

Tabelle 81.

Nördlichster Fundort	61°21' N	10°59' W	(Thor).
Südlichster	20°14' „	57°03' „	(S. S. Tranguebar).
Westlichster	30°49' „	73°30' „	(Dana).
Östlichster	38°07' „	15°35' O	(Thor).

Die Laichplätze und die Laichzeiten der beiden atlantischen Aalarten sind somit bekannt; unbekannt bleibt vorerst, wie und in welcher Tiefe sich das Laichgeschäft vollzieht. Viele Tatsachen sprechen dafür, daß es bathypelagisch, aber nicht am Grunde des 7000 m tiefen Naretiefes erfolgt. Darauf deutet das Verhalten der nächsten Verwandten der Familie *Anguilla* der *Congeridae*, *Muraenidae*, *Nemichthyidae*, *Synaphobranchidae* und *Saccopharyngidae*; alle besitzen sich bathypelagisch entwickelnde Eier, die immer schon gastruliert sind, wenn sie die Meeresoberfläche erreichen (EIGENMANN, RAFFAËLE, GRASSI und CALANDRUCCIO, WILLIAMSON). Die Aufklärung dieser Punkte wird hoffentlich die bereits von SCHMIDT angekündigte Bearbeitung der Eifänge der „Dana“ bringen<sup>1</sup>.

Nicht durch direkte Beobachtung bewiesen ist auch die Annahme, daß alle Aale nach dem Laichakt zugrunde gehen, wenn auch alle Wahrscheinlichkeit dafür spricht. Bisher wurde noch nie ein abgelaichter Aal beobachtet<sup>2</sup>, und andererseits kennen wir eine Reihe von Fischen, z. B.

<sup>1</sup> Die Eier des amerikanischen Aales wurden 1925 durch die „Acturus“-Expedition in 500 Faden Tiefe, 10 Meilen südlich der Bermudas nachgewiesen und von M. P. FISH beschrieben.

<sup>2</sup> ROBIN (1881), C. R. Acad. Sci. Paris, meldet ein Aalweibchen, das angeblich 40 Meilen von Land gefangen wurde und das marine Tiere in seinem Darm hatte, woraus geschlossen wurde, daß es verlaicht und auf der zweiten Wanderung gewesen sei. Aus verschiedenen Gründen ist dieser Fund aber



*Oncorhynchus*, *Osmerus*, *Spinachia*, die nach einmaligem Laichgeschäft sterben.

Die Hauptbewegungsrichtung der Larven ist ebenfalls aus der Karte abzulesen (Abb. 37, S. 32); sie zeigt im wesentlichen nach Nordosten, d. h. nach Europa. Eine gewisse Wanderung erfolgt aber auch nach Norden, ja sogar nach Nordwesten und auch nach Westen. Darüber, wie im einzelnen die Bewegung vor sich geht, gibt uns die Skizze keinen Aufschluß. Nach den Funden der „Margarethe“ (1913) scheint die Hauptmasse der Larven nordöstlichen Kurs zu haben, während die Fänge der „Dana“ (1910) darauf hindeuten, daß die Mehrzahl der *Leptocephalus* mit einer nordwärts gerichteten Bewegung beginnt und sich dann erst nach Osten wendet. Möglicherweise bestehen in dieser Beziehung Unterschiede zwischen verschiedenen Jahren und verschiedenen Teilen des Laichgebietes. Auf jeden Fall wird keine erwachsene Larve von *Anguilla vulgaris* mehr im westlichen Atlantik angetroffen — ein einziges Mal wurde ein über 50 mm langes Exemplar westlich von 50° W. gefunden.

Es bedarf eigentlich kaum nochmals der Feststellung, daß die *Leptocephalen* rein pelagische Tiere sind; es geht dies aus dem vorhergehenden des öfteren hervor. Sie bevölkern die oberen Wasserschichten; bei Tag scheinen sie eine Tiefe von etwa 100 m zu bevorzugen, nachts gehen sie, wie die meisten pelagischen Organismen, mehr zur Oberfläche. Die Bewegung der *Leptocephalen* ist ein wellenförmiges Schlangeln; oft stehen sie aber auch ruhig im Wasser. Über ihre Nahrung liegen noch keine Untersuchungen vor. In seiner Arbeit von 1908 erwähnt SCHMIDT des öfteren, daß sie keine Nahrung aufnehmen; mir scheint, daß sich diese Feststellung aber nur auf die ausgewachsenen Larven von 75 mm Länge bezieht, die kurz vor ihrer Metamorphose stehen. Aus einigen Andeutungen in den späteren Arbeiten, in denen keine Nahrung erwähnt wird, könnte geschlossen werden, daß sich die *Leptocephalen* durch Aufnahme von Nährstoffen durch die Haut ernährten. Mir scheint eine solche Ernährung sehr unwahrscheinlich, schon im Hinblick darauf, daß ja alle *Leptocephalen*-Arten sehr starke Larvenzähne besitzen.

Die Feststellungen des Reiseweges wurden besonders im westlichen Atlantik dadurch erschwert, daß dort — manchmal im gleichen Fang — Larven des europäischen und amerikanischen Aales gemischt sind, und da beide äußerlich sehr ähnlich, ihre Bestimmung nur durch Zählen der Myomeren unter dem Mikroskop gelingt (104 bzw. 120 Myomeren)<sup>1</sup>.

Das gegenseitige Mengenverhältnis der beiden Arten gibt folgende Tabelle wieder:

für unsere Frage kaum beweiskräftig. Die anderen Angaben von FEDDERSEN über verlaichte Aale in der Ostsee gehören in das Reich der Fabel.

<sup>1</sup> So fanden sich z. B. in einem Netzzug südöstlich von Bermuda (30° 47' N. 63° 27' W.) aus 50 m Tiefe 150 Aallarven, 94 *A. rostrata* und 56 *A. vulgaris*. Alle gehörten (2 *vulgaris* von 43 und 45 mm Länge ausgenommen) der O-Gruppe an.

Tabelle 82. Mengenverhältnis der Larven von *Anguilla vulgaris* und *Anguilla rostrata*.

	<i>Anguilla rostrata</i>	<i>Anguilla vulgaris</i>
Kapitän ANDREA, um 1865 . . . . .	1	2
Handelsschiffe, 1911—1915 . . . . .	3	120
Margarethe, 1913 . . . . .	24	714
U. S. S. Bache, 1914 . . . . .	6	31
Dana, 1920 . . . . .	etwa 1000	etwa 6000

Besonders die Fänge der „Dana“ dürfen als repräsentativ angesehen werden. Die Häufigkeit der Larven am Geburtsplatz entspricht nämlich auch ungefähr den Fangresultaten von erwachsenen Aalen, die für *A. rostrata* rund 2000 t, für *A. vulgaris* etwas über 10000 t beträgt.

In der Karte (Abb. 37 S. 32) sind auch die Verbreitungsgrenzen der einzelnen Größenklassen für die Larven von *Anguilla rostrata* eingetragen<sup>1</sup>, und wir erkennen daraus, daß ihr Verbreitungsgebiet kleiner als das von *A. vulgaris* ist, daß es aber etwas weiter nach Süden und Westen reicht, so daß westlich von 62° W. und südlich von 24° N. die amerikanische Art vorherrscht. Das Zentrum ihres Laichgebietes liegt ebenfalls südlich und westlich von dem der Laichplätze des europäischen Aales, aber so, daß sich doch beide noch weitgehend überschneiden. Die Laichzeit von *A. rostrata* fällt etwas früher. Im Februar sind die Larven 7—8 mm lang, im April ist ihre durchschnittliche Größe 20—25 mm, im Juni 30 bis 35 mm, im Juli 40 mm und im September 50—55 mm, so daß *Leptocephalus grassii* am Ende des ersten Jahres auf 60—65 mm herangewachsen ist und schon im Winter zur Metamorphose schreitet. Bereits im März dringen die zum Teil schon pigmentierten Glasaale, 57 mm lang, in das Süßwasser von St. Croix (Westindien) ein, im April in den Potomac, im Mai in die Flüsse von Massachusetts.

Es zeigt sich also, daß der amerikanische Aal früher laicht, seine Larve rascher wächst, kleiner bleibt und ihre Entwicklung vom Ei bis zum Glasaal in einem Jahr vollendet. Soweit auch der ausgewachsene amerikanische Aal dem europäischen in seiner Morphologie und Biologie ähnelt, bei seiner Entwicklung zeigen sich trotzdem Unterschiede, die aber zum Verständnis der Phylogenie und Verbreitung beider Arten einen Schlüssel geben. Wenn z. B. auf den Bermudainseln nur *A. rostrata* vorkommt, in den umgebenden Meeresteilen aber die Larven beider Arten angetroffen werden, so findet diese Tatsache ihre Erklärung darin, daß die Larven von *A. vulgaris* der O-Gruppe oder vereinzelt der I-Gruppe angehören und somit noch nicht reif zur Metamorphose sind, nur die

<sup>1</sup> Die äußersten Grenzen für die Larvenfunde des amerikanischen Aales sind:

Nördlichster Fundort	42°19' N, 50°22' W. (Margarethe).
Südlichster	„ 17°55' „ 64°48' „ (Dana).
Westlichster	„ 29°20' „ 78°44' „ (Kapt. ANDREA, 1862).
Östlichster	„ 42°19' „ 50°22' „ (Margarethe).

bereits ausgewachsenen *L. grassii* können „landen“, die anderen Larven müssen weiter wandern.

Wie kommt es aber überhaupt, daß die Larven aus den gemischten Schwärmen beider Arten ihren richtigen Weg finden, und die Aalbestände beider Verbreitungsgebiete „rein“ bleiben? Wie können sich die Larvenbestände beider Arten so sortieren, daß *Leptocephalus brevirostris* Europa erreicht, während *L. grassii* an den Küsten von Nordamerika und Westindien landet?

Diese Frage ist schwer zu beantworten und nach meiner Ansicht, und wie auch RAMMNER (1923) hervorhebt, noch nicht befriedigend gelöst. SCHMIDT (1923) glaubt zwei Ursachen dafür annehmen zu dürfen, eine geographische und eine etologische. „Erstere liegt in der Tatsache, daß *A. rostrata* das Zentrum seines Fortpflanzungsgebietes etwas westlicher und südlicher hat als *A. vulgaris*. Die zweite ist die verschiedene Dauer des pelagischen Wanderstadiums . . . Beim amerikanischen Aal wird das pelagische Larvenstadium in etwa einem Jahr beendet, daher haben die Larven keine Zeit, die Reise nach Europa zu machen, da die Entfernung dorthin zu groß ist, als daß sie den Weg in dieser Zeit zurücklegen könnten. Anders beim europäischen Aal, welcher eine dreimal so lange Larvenentwicklung besitzt, und welcher infolgedessen weit vom westlichen Teil des Atlantiks entfernt ist, wenn für ihn die Zeit kommt als Glasaal die Küste aufzusuchen . . . Diese beiden Tatsachen in Verbindung mit den oceanischen Strömungen und später — wenn erst die frühesten Entwicklungsstadien überwunden sind — der aktiven Bewegung der Larven selbst, müssen als Ursachen angesehen werden, welche die beiden atlantischen Aalarten in den Stand setzen, jede die ihr zukommende Seite des Oceans zu finden, trotz der großen Nähe in der ihre Laichgebiete zueinander liegen“ (S. 36).

Dieser Erklärungsversuch von SCHMIDT ist eigentlich nur eine andere Feststellung der Geschehnisse, besonders bleibt sie uns die Erklärung schuldig, weshalb beim europäischen Aal die Larvenentwicklung 3 Jahre dauert und wie sie sich hat herausbilden können. Die Notwendigkeit, die große Entfernung im Larvenzustand zurücklegen zu müssen, erklärt die Dauer des larvalen Zustandes nicht; sie stellt lediglich die Abhängigkeit beider Tatsachen voneinander fest.

Einen sehr beachtenswerten Erklärungsversuch bringt L. v. UBISCH, der beide Tatsachen mit der WEGENERSchen Hypothese in Zusammenhang bringt.

Nach der WEGENERSchen Theorie bestand im Eocän zwischen Mittelamerika und Nordafrika nur ein schmales, nach Süden abgeschlossenes Meeresbecken. Nur in diesem können damals die Laichplätze des Aales gelegen haben, die von den Küsten aus in kurzer Wanderung erreicht werden konnten. Mit der Erweiterung der atlantischen Spalte und dem Abrücken des amerikanischen Kontinentes konnten die Laichplätze nicht

an der alten Stelle bleiben, sondern sie mußten Amerika folgend ebenfalls nach Westen verlegt werden. Der heutige Ort der Laichplätze fiel zu Beginn des Eocän auf Festland oder in ein flaches Transgressionsmeer. Für die Aale bestanden nun zwei Möglichkeiten, entweder ihre alten Laichplätze beizubehalten und ihnen zu folgen, oder sich dauernd neue zu suchen. Es ist unwahrscheinlich, daß die Aale, entsprechend der Abwanderung Amerikas, ihre Laichplätze „activ auf immer neuentstehendes Gelände verlegt haben sollten, die europäischen Formen im Widerstreit mit allen ihren biologischen Gewohnheiten. Nimmt man aber an, daß die Festlandmassen, die nach der Brückentheorie den nordatlantischen Ocean erfüllten, in südwestlicher, bzw. nordöstlicher Richtung untersanken, und die Aale zu gleicher Zeit ihre Laichplätze beibehielten,“ so wurde der Weg für die Larven des europäischen Aales, die nach Osten wanderten immer länger, während er für die amerikanische Form derselbe blieb.

Die Ergebnisse der Aalforschung ließen sich also mit einer Theorie der horizontalen Kontinentalverschiebung in Einklang bringen, wenn nach Aufreißen der atlantischen Spalte nicht nur ein Abgleiten Amerikas nach Westen, sondern auch besonders ein Abwandern von Europa-Asien nach Osten anzunehmen wäre. Durch allmähliche Anpassung an die weitere Wanderung konnte sich die längere Larvendauer beim europäischen Flußaal herausbilden. Die Annahme einer Instinktvererbung — Gedankengänge, wie wir sie besonders bei BELLINI (1901) finden — ließe dann die Wanderungen, sowohl der *Leptocephalen* als der Blankaale begreiflich erscheinen, wenn nicht in dem Begriff „Instinkt“ selber ein großes X steckte.

Weiter muß ein gewichtiger Einwand gegen diese Spekulation berücksichtigt werden. Wir haben zu Anfang schon gehört, daß den zwei atlantischen Arten 16 aus dem Indopazifik gegenüberstehen, was darauf hindeutet, daß wir dort die Urheimat des Aalgeschlechts suchen müssen. Wann und wie kam die Abtrennung der atlantischen Spezien zustande, wie kamen sie in das eocäne Meer, das als Vorstadium des Atlantischen Oceans angesehen wird?

MEEK (1916) verlegt diesen Zeitpunkt in das Miocän. „The distribution is such as would arise from the separation of the large Mediterranean area from the Indian Ocean early in the Miocene period.“ Darnach würden sich also die atlantischen Arten erst zu einer Zeit von der Urheimat losgelöst haben, zu der ihre Laichplätze nach der Annahme v. UBISCHS schon in einem Abrutschen nach Westen begriffen waren. Es fragt sich aber, ob der von MEEK angenommene Zeitpunkt nicht zu spät gegriffen ist. Kennen wir doch neben fossilen Aalfunden aus dem Miocän Badens schon welche aus eocänen Schichten vom Monte Bolca in Italien.

Es scheint somit doch vielleicht noch zu früh, diese Seite des Aalrätsels lösen zu wollen, und ich gebe EHRENBaum (1926) recht, wenn er

meint: „Zwar macht die große Ähnlichkeit zwischen den beiden atlantischen und dem japanischen Aal sehr wahrscheinlich, daß sie alle von einem gemeinsamen Stamme herkommen, aber wie sich die Abzweigung und auf welchem Wege sich die Abwanderung vollzog, das kann zwar diskutiert werden, bleibt aber hypothetisch. Zur weiteren Aufklärung der noch verbleibenden Probleme bleibt nur der Weg, die spezielle Biologie der einzelnen *Anguilla*-Arten und namentlich die Wanderungen der indopacifischen Arten weiter zu erforschen“ (S. 88).

Völlig ungeklärt bleibt aber nach meiner Ansicht die Tatsache, daß sich die Larven beider Aalspezies in den Regionen, in denen sich die Brutplätze überschneiden, voneinander sortieren. Das Fehlen des amerikanischen Aales in Europa könnte durch negative Selektion erklärt werden: Der *Leptocephalus grassii*, der nach Osten verschlagen wird, ist bereits reif zur Metamorphose, wenn er noch in weiter Entfernung von den Küsten ist; er kann nicht landen und geht deshalb zugrunde. Aber weshalb von den kleinen Aallarven, die von ihrer Geburtsstätte mit der Meeresströmung nach Norden geführt werden, die des europäischen Aales dann östlichen Kurs, die des amerikanischen einen westlichen einschlagen, bleibt rätselhaft. Zwar besitzen die Aallarven, besonders die älteren, eine ziemlich starke Eigenbewegung, und von der Brut von Kabeljau und Plattfischen wissen wir, daß diese zarten Fischlarven recht beträchtliche Entfernungen zurücklegen können. Es kann deshalb wohl kaum der Meinung von МЕЕК (S. 5) völlig beigepflichtet werden, daß die Larvenperiode ausschließlich eine „period of passive denatant migration“ ist.

Sicher übernehmen die Meeresströmungen, vor allem der Golfstrom, einen guten Teil des Transportes der europäischen Aallarven. Wenn dies aber ausschließlich der Fall wäre, so dürften Glasaale nur dort landen, wo er die Küste umspült, was nicht den Tatsachen entspricht. Besonders gilt dies für den amerikanischen Aal, dessen Larven sogar stellenweise gegen den Neufundlandstrom angehen müssen. Die in den südlichen Teilen des Laichgebietes geborenen Larven von *A. rostrata* werden wohl in ihrer Reise nach der Nordküste von Südamerika durch den Äquatorialstrom unterstützt, der vielleicht auch *Leptocephalus brevirostris* nach Afrika verfrachten hilft (vgl. Karte Abb. 83).

Die größeren *Leptocephalen* werden bei ihrer kontinentwärts orientierten Wanderung durch die östlich gerichtete Meeresströmung unterstützt, und wie SCHMIDT bereits 1906 zeigte, in den Bristolkanal und in die Biskay wie in zwei riesenhafte Flügelnetze oder Trichter zusammengedrängt.

Bereits 1906 wurde auf Grund der Fänge des „Thor“ erkannt, daß die ausgewachsenen *Leptocephalen* außerhalb der 1000-m-Linie im Nordatlantik eine bestimmte Verteilung zeigen, insofern die Individuen, welche ihre Verwandlung noch nicht begonnen haben, in größerer Entfernung von den Küstenbänken gefangen werden, als die, die in der Meta-

morphose stehen. Die erwachsenen Larven treten im Frühjahr und Frühsommer auf, die Verwandlung findet im Herbst statt, und die Glasaale erscheinen im Winter und Frühling an den Küsten.

Die Metamorphose (Abb. 38) wurde von SCHMIDT, STRUBBERG u. a. genau studiert, und es wurden von ersterem sechs, von GILSON sogar acht Stadien

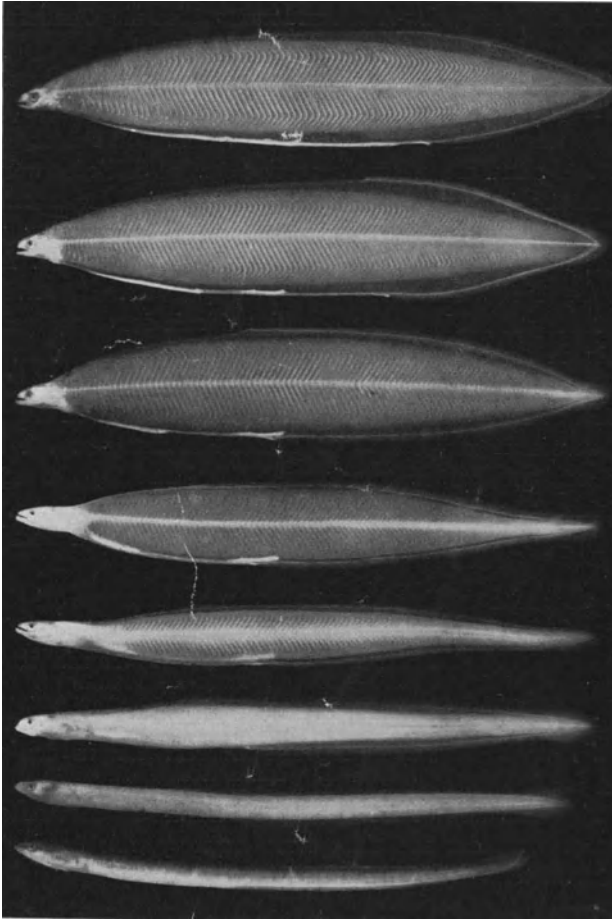


Abb. 38. Die Verwandlung des *Leptocephalus* zum Glasaal (nach SCHMIDT).

unterschieden, die hauptsächlich durch bestimmte Pigmentierung charakterisiert sind. Der Verwandlungsprozeß reduziert die Höhe und die Länge des *Leptocephalus* um 1 cm und das Gewicht um nahezu 25 vH<sup>1</sup>. Die Ver-

<sup>1</sup> FRANZ (1908) referiert diese Übergangsstadien kurz folgendermaßen: „Das erste oleanderblattähnliche Stadium, welches uns bekannt ist, ist etwa 7½ cm lang und kennzeichnet sich namentlich durch die weit nach hinten

wandlungsdauer beträgt bis zu einem vollen Jahr, so daß die 65 mm langen Glasaale, die an den Küsten erscheinen, ein ganzes Jahr älter sind als die 75 mm langen Aallarven, die zu gleicher Zeit im östlichen Atlantik und im Mittelmeer auftreten.

Die Faktoren, die die Metamorphose bestimmen, sind noch nicht genau erkannt. Von verschiedenen Autoren wurde die geringere Salinität des Meerwassers über dem europäischen Kontinentalsockel dafür haftbar gemacht. STRUBBERG (1913) stellte verschiedene Versuche mit Aallarven in Wasser von verschiedener Salinität und Temperatur und bei verschiedener Belichtung an, und findet, „That the progress of transformation of the elvers . . . is more distinctly influenced . . . by temperature than by other outward conditions, salinity and light“.

Mit dem Verwandlungsprozeß der *Leptocephalen* geht eine Umkehrung ihres Verhaltens gegen das Licht einher<sup>1</sup>. Wir haben gesehen, daß die Larven in den oberflächlichen Schichten des Oceans gefangen werden, daß sie also positiv phototaktisch sind; die Lichtscheu des erwachsenen Aales wurde auf der anderen Seite auch schon erwähnt. Letztere bildet sich mit der Erwerbung des Pigmentes heraus (Stadium V, GILSON), so daß der noch junge Glasaal, sowohl in den oberflächlichen als tieferen Wasserschichten gefangen wird (NORDQUIST und VALLIN); der ältere, bereits pigmentierte nur noch am Grunde.

Auch eine Umkehr des rheotaktischen Verhaltens der Aallarven ist zu beobachten. Wandern die *Leptocephalen* mit der Strömung, und folgen die jungen Glasaale anscheinend auch noch der Flutwelle, so zeigen dagegen die pigmentierten Stadien, einerlei ob das zuströmende Wasser süß oder salzig ist, eine positive Rheotaxis und wandern dem Strom entgegen, und schließlich in den Fluß auf.

Es ist ohne weiteres verständlich, daß je weiter eine Küste von dem Laichgebiet entfernt ist, desto geringer die Zahl der Jungaale wird, die

gelegene Lage des Anus. Im zweiten Stadium rückt der After weiter nach vorn, die Larvenzähne fallen aus, und die ersten Spuren von Pigment im Larvenkörper treten am Schwanzende auf. Eine bereits begonnene Reduktion der Körperhöhe nimmt im dritten Stadium deutlichen Fortgang, der After rückt noch weiter nach vorn, Pigment erscheint an der Basis der Schwanzflosse. Im vierten Stadium tritt unter weiterem starken Fortgang der Höhenreduktion ein Dickenwachstum ein; der Beginn der Rückenflosse rückt mehr nach vorn; zu dem inneren Pigment des Schwanzes gesellt sich ein oberflächlich gelegenes Pigment. Das fünfte Stadium, die ‚Halblarve‘, ist außer durch weitergehende Höhenreduktion wiederum durch eine Abnahme der Dicke charakterisiert. Oberflächlich gelegenes Pigment erscheint am Nacken. Das Stadium bildet den Übergang zum ‚Glasaal‘, welcher namentlich unter der Bezeichnung ‚Montée‘ aus den Küsten und Flußmündungen weit bekannt ist und bereits in hohem Grade dem erwachsenen Aal ähnelt. Es ist dies das letzte Metamorphosestadium, und es geht unmittelbar der nun folgenden Periode der Nahrungsaufnahme und des Wachstums voran.“ (S. 491—492.)

<sup>1</sup> GANDOLFI-HORNOLD (1926) hat experimentell nachgewiesen, daß die jungen Aale mit Erlangung ihres Farbkleides negativ heliotaktisch werden.

an ihr landen. So kommen im Bristolkanal Jahr für Jahr Millionen von Aalbrut zum Fang, während ein wirklich starker Jungaalzug an den deutschen Küsten relativ selten ist. Immerhin ist dort noch der Aufstieg von Jungaalen reichlich genug, daß nach EICHELBAUM (1924)  $\frac{1}{2}$  bis 1 Million Stück ins Binnenland versandt werden könnten ohne die Küstenfischerei zu schädigen.

Das Erscheinen der Jungaale an den Küsten des Atlantik, der Nordsee und des Mittelmeeres zeigt große Regelmäßigkeit, die schon von REDI (1729) hervorgehoben wurde<sup>1</sup>, so daß z. B. in Comacchio die Schleusen, die das Aufsteigen der Aalbrut erlauben, am 2. Februar geöffnet und durch Niederlegung der Umfassungsmauern die Verbindungen zwischen Meer und Lagune erweitert werden. Der Zug der jungen Aale geht dort der Strömung entgegen, bei Tag am Grunde, bei Nacht oder bei trübem Wetter an der Oberfläche. Andererseits werden häufig aber auch die Gezeitenströmungen mit zum Einwandern benutzt. VAILLANT (1889) berichtet, daß der Fang von Glasaalen in der Orne besonders ergiebig ist 2 Tage vor bis 2 oder 3 Tage nach Neumond, also bei starken Gezeiten. Ebenso fällt das Maximum der Fänge in Severn mit den Frühjahrs-Springtiden zusammen. Allem Anschein nach wird der stärkere Flutstrom zum Aufstieg benutzt. Dort, wo die Flutwellen geringer sind wie im Mittelmeer (Comacchio), scheint diese Abhängigkeit zwischen Massenfängen von Montées und den Gezeiten nicht so ausgesprochen zu sein. Nur vom Nildelta liegen Angaben (PAGET, STRUBBERG) vor, wonach der Aufstieg von Jungaalen bei Vollmond (Springtiden) besonders stark ist.

Weiter bestehen Beziehungen zwischen dem Aufsteigen der Brut und der Wasserführung des Flusses. Nach EICHELBAUM (1923) ist für die Aufwärtswanderung der Süßwasserausfluß, besonders dessen Stärke, bestimmend, während die Temperatur ohne Einfluß zu sein scheint. In der Ostsee z. B., wo, wie wir noch sehen werden, der Aufstieg von meist größeren Jungaalen nicht so scharf an bestimmte Zeiten gebunden ist, wird das stärkste Eindringen in die Flüsse bei Hochwasserführung derselben beobachtet.

Für den Zeitpunkt des Einwanderns an den verschiedenen Küsten sind sowohl die Entfernung derselben von den größeren Tiefen (1000-m-Linie), als auch die Temperatur der umgebenden Meeresabschnitte maßgebend. Auf diesen beiden Faktoren beruhen wahrscheinlich auch zum Teil die Größendifferenzen, die an Glasaalen verschiedener Herkunft festgestellt wurden. Die Metamorphose des *Leptocephalus* zu dem Glasaal geht in dem wärmeren Mittelmeer rascher vor sich als im Atlantik und in der Nordsee.

<sup>1</sup> REDI berichtet, daß im Jahre 1667 bei Pisa im Arno in 5 Stunden 3 Millionen Pfund Aalbrut gefangen wurde.



GANDOLFI-HORNYOLD (1926) hat experimentell festgestellt, daß die Geschwindigkeit, mit der sich der Glasaal pigmentiert, stark von der Temperatur abhängig ist. Durch eine Reihe von Arbeiten, besonders durch die von STRUBBERG (1924), wurde bewiesen, daß die Länge der im Mittelmeer an den Flußmündungen erscheinenden Glasaale geringer ist als die der atlantischen. Die kleinsten überhaupt bekannten Glasaale kennen wir aus dem Nildelta. Andererseits betont STRUBBERG, daß das Gewicht der Mittelmeerglasaale — mit Ausnahme der vom Nil — trotz der geringeren Größe höher sei als das der atlantischen. Er befindet sich hier im Widerspruch mit den Angaben von GANDOLFI-HORNYOLD und von ATHANASSOPOULUS, die das Gegenteil festgestellt hatten. Z. T. mag dieser Widerspruch darauf beruhen, daß die beiden letzteren Autoren anscheinend mit den absoluten Gewichten arbeiten, während STRUBBERG von einem „proportionately greater weight“

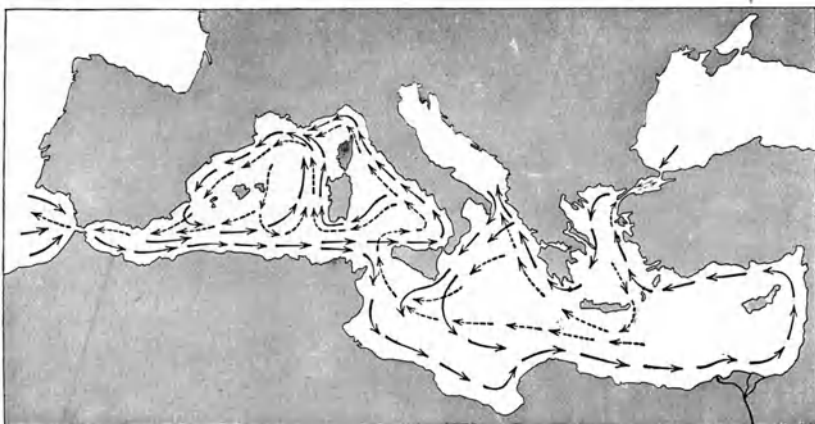


Abb. 39. Meeresströmungen im Mittelmeer (nach SCHMIDT).

spricht. Möglicherweise liegt aber auch der Widerspruch in Zufallsbefunden, und wird durch Untersuchungen an einem größeren Material geklärt. Für die geringere Größe der Mittelmeerglasaale macht STRUBBERG die höhere Temperatur des Wassers verantwortlich, die entweder bewirke, daß bei der Metamorphose eine stärkere Größenreduktion von Stadium II—IV eintrete, oder „the larvae might become fully-grown, i. e. ready for metamorphosis, at a somewhat earlier age, i. e. somewhat smaller size, than in the Atlantic“. Im Mittelmeer würde also die Larvenzeit kürzer sein, besonders würde die Kleinheit der Nilglasaale sich daraus erklären, daß sie längere Zeit in den wärmsten Teilen des Meeres waren<sup>1</sup>.

Durch die größere Geschwindigkeit der Metamorphose oder deren Ablauf zu einem früheren Zeitpunkt wird aber die Tatsache nicht erklärt, daß wenigstens manche der Mittelmeerglasaale schwerer sind als die etwas längeren des Atlantik und der Nordsee. Montées aus letzterer besitzen dieselbe Länge wie die atlantischen, sind aber leichter als diese. Die Erklärung, die STRUBBERG hierfür gibt, erscheint plausibel: „The inferior weight of the North Sea elvers compared with that of the western European samples,

<sup>1</sup> Vgl. hierzu Strömungsverhältnisse des Mittelmeeres (Abb. 39).

might then be ascribed to the longer journey made by the last pelagic or semipelagic stages here." (S. 28.)

Dieser Erklärungsversuch ist aber nicht anwendbar, den oben erwähnten Widerspruch zwischen den Angaben von GANDOLFI-HORNYOLD und von ATHANASSOPOULUS mit denen von STRUBBERG zu beseitigen, als überhaupt uns verstehen zu lassen, weshalb manche der Mittelmeerglasaale bei geringerer Länge schwerer, andere leichter als die aus dem Atlantik sind. Eine andere Beobachtung STRUBBERGS scheint mir aber im Verein mit älteren Angaben einen Weg zu weisen. Nach den Untersuchungen von STRUBBERG sind überall die zuerst ankommenden Glasaale größer als die später folgenden, wenn auch in verschiedenen Jahren die Durchschnittsgröße schwankt, z. B. im Arno: im November 69—73 mm, im April und Mai 66—68 mm; in Livorno: im Oktober 73 mm, im Mai 66 mm; an der Nilmündung: im Dezember 63 bis 64 mm, im Juni 60—61 mm; in Westeuropa: im November 76 mm, im Mai 69 mm; in der Nordsee: im Januar 73 mm, im Mai 68—70 mm.

STRUBBERG, unterstützt von J. SCHMIDT, stellt über die Tatsache folgende Betrachtung an: Wenn die Durchschnittsgröße einer Jahresklasse für die ältesten als für die jüngsten Larven (die Laichzeit dauert ja anscheinend mehrere Monate) gleich wäre, und alle Larven im gleichen Tempo ostwärts wanderten, müßten alle Glasaale, die im Laufe von Monaten aufsteigen, die gleiche Größe haben. Wenn aber durch die Temperaturerhöhungen die Periode der Metamorphose abgekürzt wird, oder wenn bei den heranwachsenden Larven eine „Aussortierung“ der Art stattfindet, daß die größeren rascher in Küstennähe gebracht werden, — sie werden auch infolge ihrer größeren Kraft besser schwimmen (SCH.) — wäre zu erwarten, daß zunächst die größeren Glasaale erscheinen. Im letzteren Falle würden die verschiedenen Monatsklassen miteinander gemischt und sortierten sich immer wieder aus. Der Endzustand wäre dann der, daß eine Vorhut der größten Larven vorausmarschiere, das Gros aus großen und kleinen Individuen verschiedener Monatsklassen bestehe und die Nachhut die kleinsten und vielleicht jüngsten Tiere enthielte. Die zuerst ankommenden Glasaale wären sicher die, die sich aus den vorwüchsigen Larven verwandelt hätten.

Noch eine andere, etwas weiter gehende Möglichkeit möchte ich hier andeuten. Wäre es nicht auch möglich, daß wir unter den größten, zuerst ankommenden Glasaalen nicht nur solche hätten, die aus vorwüchsigen Larven des gleichen Jahrganges stammten, sondern auch noch Nachzügler des vorhergehenden vor uns haben, die sich 5—9 Monate später verwandelten? Wir haben ja schon gesehen, daß in bestimmten Regionen des Atlantik zwei Jahresklassen von Aallarven nebeneinander vorkommen.

Je weiter wir im Mittelmeer an dessen Nordküste nach Osten gehen, desto größer und schwerer werden die Glasaale und desto später erscheinen sie an den Küsten, z. B. bei Athen Ende März und April. In gleicher Richtung nimmt ihre Häufigkeit stetig ab; nur am Nildelta sind sie, begünstigt durch die hydrographischen Verhältnisse, wie wir bereits hörten, noch zahlreich. ATHANASSOPOULUS berichtet, daß auch Steigaale im November in den griechischen Gewässern beobachtet werden, die schwerer und bereits dunkler pigmentiert sind. Wir haben es hier entweder mit Exemplaren zu tun, die spät metamorphosiert haben, oder die sich längere Zeit —  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{3}{4}$  Jahre — als Glasaale in Küstennähe aufgehalten haben, eine Erscheinung, die wir in der Ostsee noch häufig werden feststellen können.

Für die nördlichen Küsten Europas haben wir viel genauere Schilderungen und Angaben über das Zuwandern der Aalbrut. Der Zeitpunkt

ihres Erscheinens zeigt deutliche Abhängigkeit von der geographischen Lage des Ortes.

An den Küstenstrecken, die nahe an die 1000-m-Linie heranreichen, wie an der Westküste von Irland und Frankreich, und der Nordküste von Spanien, erscheinen die Montées von Oktober bis Januar.

An der Nordwest- und Nordküste Frankreichs treffen sie regelmäßig von Westen nach Osten aufeinander folgend ein: in Bayonne im Dezember, in Rochefort und Pavillac (Gironde) im Januar, in Nantes, St. Nazaires, Dinan, Caën im Februar. Der Schluß des Aufstieges im Laufe des April ist nicht so regelmäßig, meist verzettelt, bei Nantes erst im Mai. An der flandrischen Küste werden die ersten Glasaale im Februar, die letzten im Juni beobachtet, Massenfänge werden von Zeit zu Zeit in der Nethe gemacht.

Im Severn werden die ersten Glasaale im Februar gesichtet, massenhaft treten sie gewöhnlich im April auf. An der Ostseite von Großbritannien erscheinen die Elvers zuerst an der schottischen Küste, gewöhnlich von Februar bis April. BOWMAN konnte aber welche im Firth of Forth schon im Dezember nachweisen. An der englischen Ostküste treten Montées von Mai bis Juli auf, an der Südseite im Kanal etwas früher (Februar bis Juli).

Aus diesen Daten geht schon hervor, daß die Einwanderung der Jungaale in die Nordsee sowohl von Nordwesten her über die Hebriden und um die Nordspitze von Kaledonien herum als durch den Kanal erfolgt; die Hauptmenge nimmt den ersteren Weg.

An den Flußmündungen der deutschen Nordseeküste werden die ersten Glasaale im April und Mai angetroffen (nach HEINCKE bei Helgoland Ende Mai bis Anfang Juni). In der Ostsee kommen die Wanderer später an und sind meistens dann schon weitgehend pigmentiert; im April und Mai beobachteten sie HEINCKE und MÖBIUS in der Kieler Bucht. Nach EICHELBAUM gehören die Glasaale, die an die deutsche Nordseeküste kommen, den Stadien IV und V an, d. h. sie sind hellgrau bis grau, die an der Ostseeküste sind bereits dunkel (Stadium V und VI). Die oben erwähnte Längenreduktion während der Metamorphose geht bei diesen Glasaalen, die keine Nahrung aufnehmen<sup>1</sup>, noch weiter und ist am stärksten bei dem Stadium IV und V. Nach EICHELBAUM ist ihre Durchschnittslänge in der Deutschen Bucht 69,94 mm, die des bereits grauen Steigaales, wie er an der Küste angetroffen wird, 68,15 mm. Hier beginnt er, wie bereits GILSON für das Stadium VI der belgischen Küste festgestellt hatte, mit der Nahrungsaufnahme (Bodenpartikelchen, *Polychäten*, *Crustaceen*) und nimmt langsam an Länge zu, so daß das dunkle Stadium VI 68,3 mm aufweist.

<sup>1</sup> Vgl. die Längenabnahme von Jungaalen bei Hungerversuchen von U. D'ANCONA (1926), Effetti del lungo digiuno sul apparato digerente dell' anguilla. Mem. R. Comit. Talassogr. Ital. Nr. 123.

Im Öresund werden nach PETERSEN die ersten Glasaale im April und Mai, in Jütland im Juli und in der Gudenå im Juni beobachtet. Im Mai erreichen sie die Westküste Schwedens (7,5—9,4 cm lang, häufig gemischt mit 10—20 cm langen Individuen), etwas später, Mai und Juli, gelangen sie an die schwedische Südküste (10—15 cm lang) und im Juli sind sie endlich im Kurischen Haff. In Neufahrwasser, Pillau, Memel wird gelegentlich der Aufstieg von 8 cm großen Aalen beobachtet, er ist aber unbedeutend gegenüber dem von größeren Individuen. TRYBOM und SCHNEIDER (1908) und NORDQUIST und VALLIN (1924) geben genaue Zusammenstellungen über die aufsteigende Wanderung junger Aale im Ostseebecken. Daraus geht hervor, daß nicht nur eben verwandelte, sondern auch ältere Aale sich daran beteiligen. So werden an verschiedenen Stellen aus der Ostsee kommende, größere Jungaale beim Aufstieg gefangen, z. B. in Swinemünde solche von 15—25 cm im Mai und Juni, im Juli aber solche von 8—16 cm, im September in Mecklenburg Individuen von 18—30 cm Länge, im gleichen Monat in Hinterpommern Fische von 23,6—30 cm. In der Weichselmündung erscheinen im Juni und Juli 13—16 cm lange Aale, ebensolche zu gleicher Zeit in Pillau (Mündung des Frischen Haffs) und bei Putzig. Weiter im Binnenland werden von Juli bis September etwa 20 cm lange Aale beobachtet, die besonders zahlreich während des sogenannten Johanneshochwassers (zweite Hälfte Juni) in der Weichsel hochsteigen.

Nach NORDQUIST und VALLIN erreichen die ersten noch unpigmentierten Glasaale Bohuslän von Februar bis April. Pigment erhalten sie im Mai. Die Einwanderung in die Ostsee erfolgt wahrscheinlich mit den durch die Belte und den Öresund eindringenden Bodenströmungen des Nordseebankwassers. Die Hauptmenge der Glasaale bleibt in der westlichen Ostsee, weshalb im Gegensatz zu der schwedischen Südküste an der Ostküste nur gelegentlich eine starke Einwanderung von Glasaalen beobachtet wird.

Recht interessant sind die Messungen, die NYSTRÖM an Aalen, die an den Trollhättafällen aufsteigen, machte.

Tabelle 83. Länge der an den Trollhättafällen aufsteigenden Aale nach NYSTRÖM.

8 cm . . . . .	1 Expl.	22 cm . . . . .	50 Expl.	36 cm . . . . .	23 Expl.
9 " . . . . .	2 "	23 " . . . . .	56 "	37 " . . . . .	13 "
10 " . . . . .	2 "	24 " . . . . .	68 "	38 " . . . . .	8 "
11 " . . . . .	3 "	25 " . . . . .	66 "	39 " . . . . .	8 "
12 " . . . . .	8 "	26 " . . . . .	60 "	40 " . . . . .	7 "
13 " . . . . .	10 "	27 " . . . . .	62 "	41 " . . . . .	6 "
14 " . . . . .	8 "	28 " . . . . .	49 "	43 " . . . . .	3 "
15 " . . . . .	13 "	29 " . . . . .	42 "	44 " . . . . .	1 "
16 " . . . . .	27 "	30 " . . . . .	54 "	47 " . . . . .	1 "
17 " . . . . .	28 "	31 " . . . . .	34 "	48 " . . . . .	1 "
18 " . . . . .	44 "	32 " . . . . .	37 "	49 " . . . . .	1 "
19 " . . . . .	28 "	33 " . . . . .	24 "	51 " . . . . .	1 "
20 " . . . . .	48 "	34 " . . . . .	33 "	56 " . . . . .	1 "
21 " . . . . .	49 "	35 " . . . . .	18 "	65 " . . . . .	1 "

Aus ihnen geht hervor, daß, wenn auch keine Altersbestimmungen von diesem Material vorliegen, die dort aufsteigenden Aale keine Montées, sondern alle größer und älter sind.

An der an der Ostseeküste Schwedens gelegenen Insel Arkö (30° 30' N.B.) erscheinen 20—30 cm lange Aale Ende Mai, und in den Flüssen der schwedischen Nordküste sollen Züge sehr junger Aale im August beobachtet worden sein. TRYBOM hat dort im Ljusná und im Dalelv von Juli bis September „23—43 cm lange Aale“ beobachtet<sup>1</sup>. Da das Wachstum der Aale je nach der Nahrung sehr verschieden ist (vgl. S. 13 ff. BELLINI, EHRENBAUM und MARUKAWA, HAEMPEL und NERESHEIMER) und von dem dortigen Material keine Altersbestimmungen gemacht worden sind, ist schwer zu sagen, wie lange sich die betreffenden Aale bereits in der Ostsee aufgehalten haben. Wenn TRYBOM diese Zeit auf 2 Jahre schätzt, so erscheint mir dies ziemlich willkürlich und für einen Teil viel zu kurz<sup>2</sup>.

In Finnland kamen Aalontées bisher nie zur Beobachtung; nach NORDQUIST (1903) sind die im Kumoelv im August und September aufsteigenden Aale in der Mehrzahl solche von 33—48 cm Länge. Ebenso wurden von NORDQUIST (1920) in Nordschweden nur größere und ältere Aale bei der Aufwärtswanderung festgestellt. Die kleinsten in Finnland auf der Bergwanderung beobachteten Aale sind 31 cm groß. Die Zeit des Aufstiegs, und damit indirekt die Größe der Aale scheint weitgehend von der Temperatur des betreffenden Flusses abhängig zu sein. TRYBOM äußert sich darüber folgendermaßen:

„Es kann angenommen werden, daß die Jungaale in kälteren Gegenden verhältnismäßig längere Zeit im Meere sich aufhalten, bevor sie sich in die Flußmündungen begeben, da sie das Steigen der Temperatur abwarten. Dadurch erklärt sich der Umstand, daß z. B. in den kleineren Gewässern von

<sup>1</sup> 1902 stellte der gleiche Autor dort Messungen an, die folgendes Ergebnis hatten:

Tabelle 84. Größe aufsteigender Aale im Dalelv. (Nach TRYBOM.)

31 cm . . . . . 3 Expl.	39 cm . . . . . 7 Expl.	48 cm . . . . . 6 Expl.
32 „ . . . . . 2 „	40 „ . . . . . 13 „	49 „ . . . . . 1 „
33 „ . . . . . 8 „	41 „ . . . . . 7 „	50 „ . . . . . 2 „
34 „ . . . . . 2 „	42 „ . . . . . 8 „	51 „ . . . . . 1 „
35 „ . . . . . 5 „	43 „ . . . . . 11 „	52 „ . . . . . 1 „
36 „ . . . . . 11 „	44 „ . . . . . 5 „	53 „ . . . . . 1 „
37 „ . . . . . 8 „	45 „ . . . . . 6 „	54 „ . . . . . 1 „
38 „ . . . . . 11 „	47 „ . . . . . 7 „	

<sup>2</sup> GANDOLFI-HORNVOLD untersuchte 100 aufsteigende Aale aus dem Oberrhein. Sie waren nach seinen Bestimmungen bereits 6—8 Jahre im Süßwasser. Der Größe nach verteilten sie sich wie folgt:

Tabelle 85.

Länge in cm: 26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44
Anzahl: 2	3	4	5	16	12	9	9	7	11	3	7	3	5	1	—	—	1	2

Schonen die hinaufsteigenden Jungaale aus kleineren Individuen bestehen und früher eintreffen als in der Götaelv bei Trollhättan, nämlich schon im Mai und vielleicht schon Ende April. In den an der Ostküste Schwedens ausmündenden Flüssen erscheinen die Jungaale später und sind bedeutend länger als in den Bächen von Schonen. Im Motalaström z. B. erscheinen sie in einer Länge von 20, 30, bis 40 cm und fast nie unter 15 cm lang.

Es kann damit als sicher bewiesen gelten, daß die anadrome Bewegung der Aale im Norden und Osten sehr lange anhält, und daß Glasaale nicht mehr in der östlichen Ostsee vorkommen.

In den Flußmündungen, besonders in denen der westlichen Regionen, erfolgt der Wanderzug der Montées im dichten Schwarm, der oft mehrere Meter breit, bis zu 1 m tief und beträchtlich lang sein kann. Eng geschlossen bewegt sich die Masse langsam bergauf (HEINCKE, BELLINI u. a.). Stauanlagen, Stromschnellen und kleinere Fälle werden überwunden, „die feuchten Schleusentore, die mit Moos bewachsenen Steine eines Wehres, die nackten, kahlen Felsen eines Wasserfalles werden erklommen; Tausende fallen zurück, über sie hinweg klettern die anderen, bis es ihnen gelingt, eine kleine Ritze zu erspähen, durch die sie ihren schlanken glatten Körper zwängen können“ (LEONHARDT 1902, S. 20). Der Rheinfall von Schaffhausen wird von einzelnen Aalen überwunden, jedoch wurde der Wehnersee erst von ihnen bevölkert, nachdem die Trollhättafälle durch einen Kanal umgangen waren (NYSTRÖM). „Wer die Ausdauer der jungen Aale bei ihrer Vorwärtsbewegung gesehen hat, wer beobachtet hat, wie auch das kleinste Loch zum Durchzwängen ihres Körpers genügt, der wird es auch selbstverständlich finden, daß kein abgeschlossener Teich so feste Dämme besitzt, daß nicht eines oder das andere der kleinen Tierchen hincingelangen könnte“ (LEONHARDT).

Je weiter der Schwarm nach dem Binnenland stromaufwärts wandert, desto kleiner wird er durch die Abzweigungen, die sich in die Seitenflüsse begeben, und desto schwerer ist der Zug zu beobachten. Häufig gesellen sich hier ältere Aale zu ihnen.

Im Wesergebiet beobachtete METZGER (1901) im Juni und September einen starken Aufstieg von 30—40 cm langen Aalen bei Bonafort in der Fulda — in 4 Tagen (4.—9. Juni) — 1650 Stück.

Im Emsgebiet steigen (zit. nach WALTER) 12—15 cm lange Aale im August auf, während die kleinen Montées bereits im Mai passieren.

Aus dem Rheingebiet haben wir verschiedene, verbürgte Beobachtungen durch die Kontrolle der Fischpässe und Schleusen; so wurden an einem Wehr bei Hamm in Westfalen 1896 an einem Juliabend bis zu 1000 25—30 cm lange Aale beobachtet und ins Oberwasser geschleußt. Über den Aalzug im Main, der dort zwar nur gelegentlich auftritt, gibt BUXBAUM (1892) folgende Schilderung:

„Am 1. Juli v. J. kam ein so großer Zug Aale, mainaufwärts ziehend, an dem Fischpaß zu Raunheim an, daß bald die fünf kastenartigen Terrassen mit Aalen vollständig gefüllt waren und immer noch große Mengen nach-

zogen. Die meisten hatten eine Länge von 20—30 cm, doch sah ich dabei manchmal auch recht große, ausgewachsene Exemplare. Diese alten Tiere, mitunter von riesiger Länge, hielten sich mehr auf dem Grunde und kamen nur vereinzelt und vorübergehend an die Oberfläche, während die jungen Aale das ganze Wasser belebten und massenhaft an der Oberfläche herumschlängelten. Der Übergang aus einer Terrasse in die zunächst höhere kostete die Aale große Anstrengung, denn die Wände der fünf Abteilungen des Fischpasses sind senkrecht, und der Wasserfall ist so stark, daß sie sich nicht halten können und immer wieder zurückgeworfen werden. Die Aale können diese Hindernisse nicht überspringen wie die anderen Fische, sondern müssen sie durch Anklammern an die Wände und Fortschlängeln zu überwinden suchen. So hat der Zug Tag für Tag bis zum 12. Juli gewährt, und es müssen in dieser Zeit ungeheure Mengen den Paß durchwandert haben.“ (Zit. WALTER, S. 110.)

Am Stauwehr von Augst im Oberrhein untersuchte GANDOLFI-HORN-YOLD 26—40 cm lange im Juli und August aufsteigende Aale. Am Schaffhausener Fall werden zeitweilig Aale von 30—40 cm beobachtet.

Aus all diesen Tatsachen geht zur Genüge hervor, daß nicht nur im Glasaal der Trieb zur Bergwanderung steckt, sondern auch die älteren Individuen sich anadrom bewegen. Die Wanderung im Süßwasser ist nicht nach Ablauf des ersten Jahres im Herbst beendet, und der Aal bleibt nicht dort, wo er sich nach Ablauf des ersten Wanderjahres befindet, sondern im nächsten Frühjahr nach seiner Winterruhe geht seine Bergfahrt weiter aufwärts, ja, in den nördlichen und östlichen Teilen des Verbreitungsgebietes beginnen die Aale den Aufstieg in die Flußmündungen überhaupt erst im fortgeschritteneren Alter.

Wie weit in den ersten oder in den fortgeschritteneren Jahren die einzelnen Reiseetappen bergwärts gehen, ist schwer zu sagen; direkte Beobachtungen hierüber liegen nicht vor, und sicher ist die zurückgelegte Strecke entsprechend der geographischen Lage des Flusses und der Zeit, zu der die Montées an seiner Mündung anlangen, sehr verschieden. Stark wird das Tempo der Reise sicherlich auch beeinflußt durch die natürlichen und künstlichen Hindernisse (Fälle und Wehre), die sich dem Aal entgegenstellen<sup>1</sup>.

Mit Vorliebe wird bei Hochwasser und Überflutungen gewandert, weil dann sehr viel mehr Wege offenstehen als bei Niederwasser.

Über das Alter der aufwandernden Aale liegen noch nicht genug genaue Daten vor. Wenn wir aus den bereits mitgeteilten Größen der aufsteigenden Aale und auf Grund der ebenfalls erwähnten Altersbestimmungen Schlüsse auf das Alter der betreffenden Aale ziehen wollen, so kommen wir zu der Annahme, daß die 13—16 cm langen Aale in

<sup>1</sup> Auf die verschiedenen Einrichtungen, die von Menschenhand geschaffen wurden, um einerseits den Aalen den Aufstieg zu erleichtern (Aalpäse und Aalleitern), andererseits auf die Geräte, mittels deren die Montées in manchen Orten und Flüssen (Comacchio, Tiber, Severn, Weser) in Massen gefangen, um als Besatz für die Binnengewässer gewonnen und verschickt zu werden, brauche ich hier nicht einzugehen.

der Weichselmündung, und die 10—15 cm großen des Emsgebietes, als auch die von Pillau der sogenannten I- und II-Gruppe angehören, die weiter im Binnenland beobachteten 20 cm langen Fischchen, ebenso wie die 18—20 cm langen aus der Umgebung von Kassel (Bonafort), der II—III-Gruppe. Die Aale, die, 25—30 cm lang, durch das Wehr bei Hamm geschleußt werden, sind sicher mindestens schon 4 Jahre als verwandelte Aale auf der Wanderung, und diejenigen, die den Rheinfall bei Schaffhausen erkletterten, sicher schon 6—8 Jahre im Fluß<sup>1</sup>. Rechnet man nun noch hinzu, daß sie schon im Atlantik 3 Jahre als Larve und 1 Jahr als Glasaal lebten, so sehen wir, daß der Trieb zur Bergwanderung sich sehr lang bei dem Aal erhält. Welche Faktoren ihn auslösen, ist uns bisher noch unbekannt.

Merkwürdigerweise zeigen aber nicht alle jungen Aale das Bestreben und das Bedürfnis, das Süßwasser zu erreichen und weit in die Binnen-gewässer hineinzugehen. Eine große Anzahl bleibt im Salz- oder Brackwasser der Küste und steigt höchstens eine kurze Strecke in die Flußmündungen ein. Wir haben bereits gehört, daß FEDDERSEN festgestellt hat, daß bei abwandernden Aalbeständen im Ober- und Mittellauf der Flüsse die Weibchen stark überwiegen, und erst im Mündungsgebiet die Zahl der Männchen ansteigt. Andererseits haben wir auch bereits gesehen, daß zuerst die weibliche Gonade des Aales entdeckt wurde, und zunächst alle Funde von weiblichen Aalen aus dem Süßwasser stammten, wohingegen die ersten Aalmännchen in Salzwasser gefunden wurden. v. SIEBOLD stellte, auf diesen Beobachtungen fußend, die Theorie auf, daß alle Süßwasseraale Weibchen wären<sup>2</sup>, männliche Aale daselbst nicht vorkämen. Man nahm an, daß die aus beiden Geschlechtern gemischten Massen von Montées sich an den Flußmündungen derart sortierten, daß die Männchen im Salz- oder Brackwasser blieben und nur die Weibchen aufwärts wanderten. „Man ging noch weiter, indem man annahm, daß die Männchen die Flußmündungen gewissermaßen als Sammelplatz betrachteten, um hier die meerwärts steigenden Weibchen zu erwarten, und gemeinsam mit diesen die Hochzeitsreise ins Meer anzutreten“ (WALTER, S. 127).

Glänzende Bestätigungen der Behauptung, daß die Männchen in den Flußmündungen und im Brackwasser vorkommen, lieferten die Untersuchungen von EHRENBAUM in der Unterelbe und die von GIACOMINI bei Malalbergo (50 km westlich von Comacchio), wo das Geschlechtsverhältnis ♂ : ♀ = 90 : 10 festgestellt wurde. In verschiedenen Teilen der Tibermündung schwankt nach GRASSI dieses Verhältnis; im Minimum finden sich aber immer noch 73 vH Männchen.

<sup>1</sup> GANDOLFI-HORNYOLD bestimmt die Zeit des Flußaufenthalts für seine 26—40 cm langen Aale aus dem Oberrhein mit 6—8 Jahren.

<sup>2</sup> Vgl. DALLMER (1878), BENECKE (1884), LEONHARDT, VOGEL, WALTER usw.



Diese Untersuchungen interessierten hauptsächlich die Kreise der Fischerei in dem Augenblick, als man begann praktisch „Aalzucht“ zu betreiben, und Montées, vor allem Satzaale nach dem Binnenland zum Besatz von Seen und Flüssen schickte. Letztere wurden hauptsächlich aus den Flußmündungen, z. B. in Deutschland in der Unterelbe gefangen, und man fürchtete auf diese Art die langsamwüchsigen und klein bleibenden Männchen, die auch noch eher abwandern und somit weit geringeren wirtschaftlichen Wert haben, als Besatz zu erhalten. Dies um so mehr als auch Aalmännchen im Süßwasser bis zu einer Entfernung von 200 km vom Meere<sup>1</sup> festgestellt wurden: JACOBY, HERMES (1880, 1893), v. BRUNN (1894), HOFER (1893), PETERSEN, BRÜHL (1902), DRÖSCHER (1899, 1900), SELIGO (1900).

In neuester Zeit hat GANDOLFI-HORNYOLD in einer Reihe von Arbeiten auch Aalmännchen in Flüssen in noch beträchtlicheren Entfernungen von der Mündung nachgewiesen, so im Minho bzw. in dessen Nebenfluß Sil in 230 bzw. 280 km, in der Garonne in 480 km, im Tajo in 600 km und im Ebro in 700 km. Im Sil und in der Garonne waren sogar die Männchen in der Überzahl. Im Oberrhein konnte der gleiche Autor jedoch unter 26—40 cm langen bei Augst gefangenen aufsteigenden Aalen keine Männchen feststellen; er fand nur, daß unter seinem Material (100 Fische) rund 10 vH noch indifferente Tiere waren; es waren die Exemplare von 26—32 cm Länge. EHRENBAUM<sup>2</sup> dagegen konnte unter je 30 — 32 bis 42 cm langen — Aalen aus zwei Seen von Mecklenburg und der Uckermark 5 bzw. 6 Männchen feststellen.

TESCH untersucht ein reiches Material holländischer Aale verschiedener Herkunft und verschiedener Größe und erzielte folgende Ergebnisse:

Tabelle 86. Länge und Geschlechtsverhältnis holländischer Aale. (Nach TESCH.)

Herkunft der untersuchten Aale	Anzahl	Prozent		Prozent bei den Längen bis 27 cm		Prozent bei den Längen von 28—42 cm	
		Prozent		Prozent		Prozent	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀
I. Zuidersee . . . . .	2584	94	6	98,6	1,4	85,1	14,9
II. Wadensee . . . . .	775	70	30	77,7	22,3	58,5	41,5
III. Häringsvliet, Holländ. Tief. . . . .	1001	87	13	94,6	5,4	56,9	43,1
IV. Im Waalfluß bei Nymwegen (Süßwasser) . .	246	76	24	82,0	18,0	48,0	52,0
V. Inländ. Gewässer (Süßwasser) . . . . .	182	—	—	—	—	28,0	72,0

<sup>1</sup> WALTER (1910) gibt S. 129—130 eine Aufzählung der bis dahin vorliegenden Funde von Aalmännchen im Süßwasser.

<sup>2</sup> EHRENBAUM, E.: Über Abwuchsversuche mit Satz- und Glasaalen. Ref. im wiss. Ausschuß d. dtsh. Fischerei-Ver. 1928 (mündliche Mitteil.).

Trotzdem wurde durch die Mehrzahl der neueren Untersuchungen im wesentlichen die alte SIEBOLDSche Lehre bestätigt, und man kann als gesicherte Tatsachen betrachten, daß erstens in einem Flußgebiet die Zahl der Männchen mit der Entfernung vom Meere abnimmt, und daß zweitens die Männchen von Westen nach Osten und von Süden nach Norden immer seltener werden, so daß sie in Nordschweden völlig fehlen (NORDQUIST und ALM), ebenso wie sie in dem Finnischen und Bottnischen Meerbusen nicht angetroffen werden (TRYBOM und SCHNEIDER).

Es wurde eifrig nach Gründen für diese seltsame Verteilung der Geschlechter gesucht und 1910 schien des Rätsels Lösung gefunden. BELLINI hatte bei den Glasaalen aus Livorno drei Größenklassen festgestellt:

- |           |          |   |
|-----------|----------|---|
| I. Gruppe | 56—61 mm |   |
| II. „     | 65—73    | „ |
| III. „    | 78—84    | „ |

In mehrjährigen Versuchen züchtete er in getrennten Becken, die beliebig regulierbaren Zufluß von Meer- oder Süßwasser erhielten, die drei Größenklassen nebeneinander. Sowohl Dichte des Besatzes, als der Bestand von Nebenfischen, als auch die Nahrung der Aale wurde innerhalb der drei Versuchsreihen variiert; trotzdem war in allen das Ergebnis, daß 99 vH der ersten Größenklasse Männchen wurden, während die beiden anderen nahezu oder ausschließlich alle Weibchen lieferten.

Nachprüfungen von HEIM 1910<sup>1</sup>, LÜBBERT 1911—12, SCHMIDT 1910 bis 1911, ORSENIGO 1911 brachten keine Bestätigung der BELLINISchen Messungen, weshalb diese Autoren, wohl etwas voreilig, auch die Schlußfolgerungen aus den BELLINISchen Versuchen ablehnten, ohne die Versuche zu wiederholen.

Ich kann nicht all die zahlreichen Spekulationen und Streitigkeiten, die über dieses Thema sich erhoben, hier schildern. Sie klebten alle an der Ansicht, daß das Geschlecht eines Tieres bereits bei der Geburt oder gar bei der Befruchtung des Eies festgelegt sei. Nachdem dies Dogma besonders durch die Arbeiten der HERTWIG-Schule (R. HERTWIG, BALTZER, GOLDSCHMIDT, WITSCHI u. a.) erschüttert war, erkannte man die Intersexualität vieler Organismen, und von GRASSI und seinen Schülern (D'ANCONA und MAZZA) wurden die Sexualverhältnisse beim Aal aufgeklärt.

Kurz gefaßt ist das Ergebnis dieser Untersuchungen folgendes: Die Glasaale, die an den Küsten erscheinen, sind Intersexe, d. h. die Gonade ist noch nicht nach der männlichen oder weiblichen Seite festgelegt (determiniert); sie kann daher, je nach den äußeren Einwirkungen — Temperatur, Nahrung, Salzgehalt des Wassers —, sich zu einem Hoden oder zu einem Eierstock ausbilden.

<sup>1</sup> HEIM mißtraut von vornherein der Messungsmethode BELLINIS. Seine eigenen Messungen ergaben eine Verteilung innerhalb der Größen 60—80 mm, die der binomischen Kurve sehr nahe kam.

Schon 1883 hatte LEPORI gegen FREUD (1877) behauptet, daß das *Syrskische* Organ keinen ausgesprochenen Hoden darstelle, sondern Übergangsstadien zum Ovar zeige.

MAZZA versuchte 1906 den Beweis experimentell zu erbringen. Von 12 Aalen, nach äußeren Merkmalen zu schließen Männchen, wurden sechs durch Sektion als solche erkannt, sechs weitere wurden 5 Jahre lang in einem Süßwasseraquarium gehalten; drei starben, die zwei überlebenden waren dann Weibchen.

In zwei weiteren Veröffentlichungen verteidigte dann MAZZA seine Ansicht gegen GIACOMINI, der das Geschlecht des Aales bei einer Größe von 18—20 cm (manchmal sogar bei 15—16 cm) als bereits determiniert ansah. Ein 37 cm langes Männchen wuchs in 3 jähriger Gefangenschaft auf 54 cm heran und zeigte ein richtiges Ovar. Teilweise Exstirpationen des *Syrskischen* Organs bei Gelbaalen von 28—32 cm Länge wurden damals und erneut 1924 von MAZZA durchgeführt mit dem Resultat, daß in mehreren Fällen als Neubildung ein typisches Ovar auftrat. Ähnliche Versuche führte TESCH 1922—25 mit 80 (20—25 cm langen) Aalen aus dem Zuidersee durch, die er in die Süßwasserbecken des Zoologischen Gartens in Amsterdam brachte. Kontrollen bewiesen, daß Satzaale dieser Größe alles Männchen waren. Nach 1 Jahre wurden 21 Tiere untersucht, sie waren Männchen. Nach weiteren 2 Jahren (1925) waren die restlichen 12 Exemplare — 30—45 cm lang — aber Weibchen.

GRASSI (1914) selber untersuchte ein sehr umfangreiches Material (Freibaale von 20—40 cm aus den verschiedensten Teilen Italiens) aus dem Meer, von der Küste und aus Flüssen in verschiedener Entfernung vom Meer. Alle Exemplare unter 24 cm hatten männliche Gonaden; bei den größeren Tieren nahm allmählich die Zahl der Weibchen zu. Die Differenzierung oder Umstellung zum weiblichen Geschlecht erfolgt, nachdem der Aal diese Länge überschritten hat und kann sich bis zu einer Größe von 33 cm vollziehen<sup>1</sup>.

Es spricht manches dafür, daß die Länge von 33 cm die obere Grenze für die Differenzierung oder Umwandlung zum weiblichen Geschlecht darstellt, so waren auch die von GANDOLFI-HORNYOLD als indifferent befundenen Exemplare aus dem Oberrhein 26—32 cm lang. Ob aber nicht doch auch noch größere Aale „labil“ in bezug auf ihr Geschlecht sind, ist nicht ausgeschlossen, wenn auch noch nicht völlig bewiesen. MAZZA und GRASSI nahmen an, daß unter bestimmten Bedingungen auch Gelbaale mit schon entwickeltem *Syrskischen* Organ zu Weibchen umgestimmt werden können. Andererseits sind auch typische Weibchen von 26 cm Länge aus dem Ebro bekannt.

GRASSI und sein Schüler D'ANCONA befaßten sich auch mit den

<sup>1</sup> Die histologischen Differenzierungen, die ebenfalls genau beschrieben wurden, interessieren uns hier nicht.

BELLINISCHEN Aufzuchtversuchen, über die von anderer Seite, wie wir sahen, durch Indizienbeweis der Stab gebrochen war. Wenn es ihnen auch nicht gelang, die Glasaale streng nach den drei Gruppen BELLINI zu sondern, so ergaben ihre Untersuchungen doch, daß die kleinen Aale bis zu 65 mm (nach BELLINI nur 61 mm) vorzüglich Männchen werden, wenn diese auch nicht absolut determiniert sind.

Aus diesen noch etwas widersprechenden Tatsachen scheint mir hervorzugehen, daß das Geschlecht des Aales zunächst sehr labil ist, daß es aber immerhin nach der einen oder anderen Richtung von vornherein prädeterminiert ist. — Auf die Frage des Intersexualitätsproblems, wie sie durch die Arbeiten von WITSCHI und GOLDSCHMIDT an Fröschen — transitorische Intersexualität — und die von GOLDSCHMIDT und seiner Schule an Insekten und von BALTZER für *Bonellia* diskutiert wurde, kann ich hier nicht eingehen<sup>1</sup>. — Nur so kann man die Ergebnisse von BELLINI und von GRASSI und D'ANCONA begreifen, und nur unter diesem Gesichtspunkte wird es verständlich, daß die mit männlicher Tendenz versehenen, aber noch undeterminierten Individuen an der Küste im Salz- und Brackwasser bleiben, dort, wo sie nach NORDQUIST und VALLIN hauptsächlich durch die Strömung hingeführt worden waren. Mit der bedingt, aber noch nicht völlig ausgesprochenen männlichen Tendenz ist von vornherein eine gewisse, geringere Neigung zur Anadromie vorhanden. Wir kennen ja genug Beispiele dafür, sowohl bei Fischen als auch bei Vögeln, daß der Wandertrieb und die Zeit des Wanderns bei Männchen und Weibchen verschieden sein kann. Das seltene Vorkommen von Männchen in den Flüssen und in den östlichen Teilen des Verbreitungsgebietes (in den schwachsalzigen Meeren) findet eine zwanglose Erklärung von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet<sup>2</sup>. Werden aber die Männchen, die noch keine ausgesprochenen Männchen sind, in eine Umgebung gebracht, die auf die Gonade umstimmend wirkt, z. B. dann, wenn sie als Satzaale in Binnengewässer überführt werden, so entwickeln sie sich zu Weibchen und erwerben damit auch die weiblichen Instinkte; sie werden anadrom und bleiben länger im Süßwasser.

Es wäre nun sehr interessant und der Untersuchung wert, die Frage näher zu verfolgen, wie lange brauchen die mehr oder weniger weit bereits männlich determinierten Aale verschiedenen Alters, um richtige Weibchen zu werden, und nach welcher Zeit legen sie ihr Wanderkleid an. Die Untersuchungen von MAZZA geben uns darauf keine Antwort; er hat lediglich bei Tieren, die er auf Grund seiner Erfahrungen als

<sup>1</sup> Ich behalte mir vor, im Anschluß an die Ergebnisse von Versuchen über die Geschlechtsdeterminierung bei Forellen, die ich zurzeit anstelle, auf die Frage der Geschlechtsbestimmung beim Aal nochmals eingehender zurückzukommen.

<sup>2</sup> Man vergleiche hierzu nochmals die Ergebnisse von GANDOLFI-HORN-YOLD aus westeuropäischen Flüssen.

Männchen ansprechen durfte, nach 3 bzw. 6 Jahren Süßwasseraufenthalt Ovarien nachgewiesen. Es scheint mir aber völlig plausibel, daß die Zeitdauer, die zur Umdeterminierung nötig ist, in direktem Verhältnis steht zu dem Zustand der bereits mehr oder weniger männlich das ausgebildeten Gonade. Wenn die Individuen, die typisch anadrom in Süßwasser aufsteigen, entweder eine völlig indifferente, oder gar nach der weiblichen Seite hin tendierende Gonadenanlage besitzen — eine Annahme, die berechtigt ist, in dem Augenblick, wo man die an der Küste bleibenden Jungaale als männlich prädestiniert ansieht —, so wird die Ausbildung der weiblichen Gonade zu dem Zustand, der durch innersekretorische Vorgänge zur Ausbildung des Wanderkleides und zum Erwecken des catadromen Wandertriebes führt, bei im übrigen gleichen Außenbedingungen, rascher erreicht sein, als wenn eine bereits nach der männlichen Seite hin strukturell ausgebildete Drüse umgewandelt wird. Vielleicht könnten darauf zielende Untersuchungen uns auch darüber Aufschluß geben, weshalb das Gewicht, die Größe und das Alter der aus einem Flußsystem abwandernden Aalweibchen so verschieden sind. Es liegt doch durchaus im Bereiche der Möglichkeit, daß bereits männlich determinierte Tiere aus der Brackwasserregion oder dem Flußunterlauf durch besondere Umstände, wie Überschwemmungen, starke Flutwellen und dann besonders in letzter Zeit durch den Versand von Satzaalen, in reine Süßwassersammlungen geraten könnten, dort umdeterminiert werden und nun weiter bergauf wandern, wie wir ja gesehen haben, daß der anadrome Wandertrieb bei dem Süßwasseraal sehr lange erhalten bleibt. Diese spät ins Süßwasser geratenen Fische müßten länger im Süßwasser bleiben und würden höheres Alter und größere Gewichte erlangen.

**2. Die indopazifischen Aale und Allgemeines.** Von den indopazifischen Aalspezies zeigt *Anguilla japonica* SCHLEG. in seinem Verhalten, soweit bekannt, weitgehende Anklänge an das der atlantischen Arten, besonders an *Anguilla rostrata*. Die Einwanderung der Glasaale in die Flüsse erfolgt ebenfalls von Februar bis Mai, hauptsächlich im April und Mai. Die mittlere Größe der japanischen Steigaale, mit 57,5 mm, ähnelt jener der amerikanischen, und wahrscheinlich sind die Larven auch ebenso alt.

Das Verbreitungsgebiet, das nahezu die gleichen Breitgrade wie die des amerikanischen Aales umfaßt, enthält in seinen südlicheren Teilen auch *Anguilla mauritiana* BENNETT. Von letzterer Art kennen wir aus der Nähe von Celebes den *Leptocephalus* (SCHMIDT 1925) und wissen, daß die jungen Aale, 14—23 cm lang, im Februar massenhaft in die Flüsse von Nordneuguinea aufsteigen.

Die australischen Arten *Anguilla reinhardti* und *Anguilla australis* sind noch wenig bekannt. Die neuseeländischen Spezies *Anguilla aucklandi* RICH. und *A. australis*, und *A. latirostris* werden sehr groß — bis 46 Pfund — und sind ein wichtiger Gegenstand der Eingeborenen-

Fischerei; sie sind auch schon in gefrorenem Zustand nach Europa versandt worden. Die 5—15 cm großen Jungaale werden häufig gefangen, und bereits die Maoris unterschieden zwischen aufwandernden, abwandernden und stationären Aalen und hatten für diese spezielle Fanggeräte. Der Aufstieg der Glasaale erfolgt von September bis Dezember. Die gleichen Aalarten kommen auch in den südlich und östlich von Neuseeland liegenden Inseln vor.

Von den verschiedenen Inselgruppen im Stillen Ozean beherbergen die westlichen alle Aale, nicht aber die östlichen; die Grenze liegt nördlich des Gleichers bei den Marshallinseln, im Süden bei der Mangaréwa-Gruppe (vgl. Abb. 40).

Die Verbreitung der Süßwasseraale über den Erdball läßt einige Gesetzmäßigkeiten erkennen. Zunächst stellen wir fest, daß mit Ausnahme des nördlichen Norwegens und eines kleinen Teiles von Südgrönland, Aale in arktischen und anarktischen Regionen fehlen. Die Breitengrenzen werden durch 70° N. und 50° S. markiert. Fünf in den gemäßigten Zonen lebenden Arten stehen mindestens 13 tropische gegenüber. Auffallen muß ferner das Fehlen von Aalen an der Westküste von Afrika und Amerika, als auch an dem größeren Teil der Ostküste von Südamerika, der West- und Südküste von Australien und in der indomalayischen Flachsee.

Augenscheinlich wird nach dem Stande unserer jetzigen Kenntnis die Verbreitung des Genus *Anguilla* bestimmt:

1. durch historische (phylogenetische) Faktoren;
2. durch den Lebenszyklus der einzelnen Arten (ontogenetische Faktoren);
3. durch die natürlichen Verhältnisse der Meere.

Mehrfach haben wir schon gehört, daß als Urheimat der Gattung *Anguilla* die indopazifische Region, wahrscheinlich der Pazifik südlich des Äquators anzusprechen ist. Um dieses Zentrum gruppieren sich die indomalayischen Spezies. Der Lebenszyklus dieser tropischen Aale ist jedoch noch so gut wie unbekannt, wenn er auch primitiver und einfacher zu sein scheint als der der atlantischen Arten. Seine Feststellung wird besonders dadurch erschwert, daß meist mehrere Arten im gleichen Gebiet vorkommen. Alles weist aber darauf hin, daß ihre Laichgründe in den tieferen Meeresregionen östlich und nordöstlich von Australien zu suchen sind.

Die Grenzregion zwischen dem Indischen und Stillen Ozean, die durch ein flaches Transgressionsmeer mit zahlreichen Inseln, das nur einige tiefere Straßen hat, zwischen Hinterindien und Nordaustralien bzw. Neuguinea gebildet wird, zeigt in ihrem Aalbestand, der besonders von DUNCKER und WEBER und BEAUFORT untersucht wurde, ganz eigentümliche Verhältnisse. Die von SCHMIDT gegebene Karte (Abb. 40), in der die 200-m-Tiefenlinie eingezeichnet ist, läßt ohne weiteres erkennen,



daß hauptsächlich nur an den Küsten Aale vorkommen, die nahe an die 200-m-Isobathe heranreichen. Vergleicht man diese Tatsache mit dem Vorkommen eines reichen Aalbestandes in der Nord- oder gar in der Ostsee, so kommt man zu dem Schluß, daß diese tropischen Aalarten ein viel geringeres Wandervermögen besitzen als die europäischen.

Die in gemäßigten Zonen vorkommende *Anguilla japonica* dagegen überquert das flache Gelbe Meer und die ostchinesischen Gewässer; er muß somit einen stärkeren Wanderinstinkt besitzen. Er verhält sich,

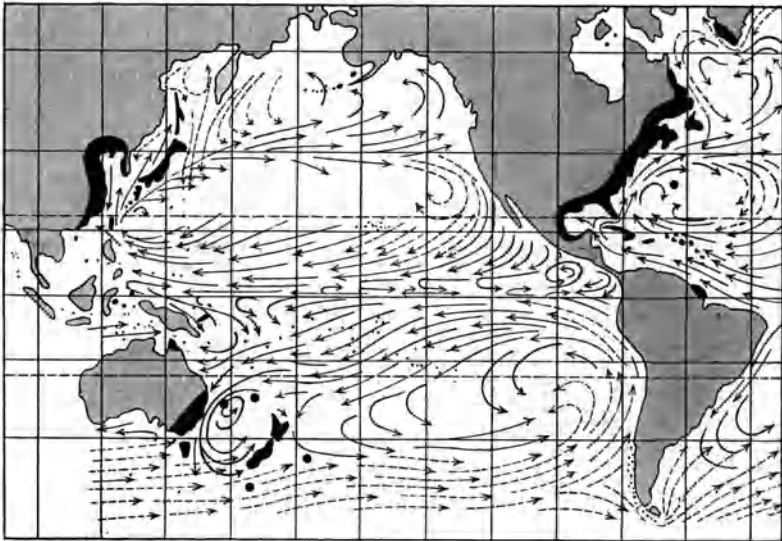


Abb. 41. Verteilung der 5 *Anguilla*-Arten der gemäßigten Zonen und Verlauf der Meeresströmungen (nach SCHMIDT). ——— warme Strömungen, - - - kalte Strömungen.

wie bereits erwähnt, ähnlich wie der amerikanische Aal, auch in bezug auf die Abwanderung der Silberaale im Herbst. Wohin diese ziehen, ist noch nicht sicher bekannt. Wahrscheinlich liegen die Laichplätze dieser Art südöstlich von Japan über dem großen pazifischen Tief. Dort, wo der japanische Golfstrom „Kuro Siwo“ seinen Ursprung hat (vgl. Abb. 41), haben wir ganz ähnliche, hydrographische Bedingungen wie in der Bermudasee. Hier treffen wir die höchste Wassertemperatur (13° C) des Pazifik (Abb. 42). Die Strecken, die von den Larven von diesem Geburtsplatz aus zurückgelegt werden müssen, um den Wohnort zu erreichen, sind nahezu die gleichen wie beim amerikanischen Aal, woraus sich wohl auch die Übereinstimmung in der Dauer des Larvenstadiums, als auch das Vorkommen in ungefähr denselben geographischen Breiten erklärt.

Die Laichplätze der südlichen Aalarten aus gemäßigten Zonen



(*A. australis*) dürfen auf Grund der hydrographischen Verhältnisse, als aus der Verbreitung der Fische im Osten von Australien vermutet werden, dort, wo wir über den großen Tiefen in 400 m ebenfalls Temperaturen von 13°C haben (Abb. 42). Von dort aus können auch die Meeresströmungen die Verfrachtung der australischen und neuseeländischen Aale nach den Wohnplätzen übernehmen.

Die hydrographischen Bedingungen also sind im Verein mit den beiden anderen erwähnten Faktoren verantwortlich für das Bild, das uns heute die Verbreitung der Aale bietet. Wir sehen, als Laichgebiete kom-

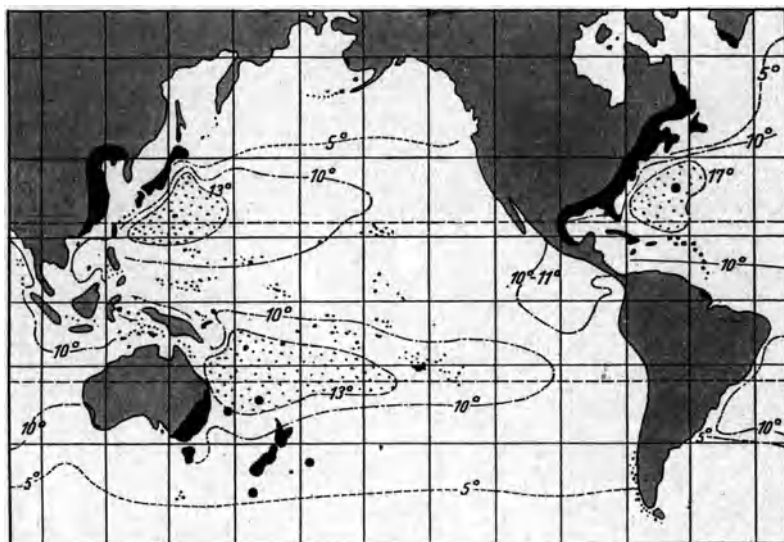


Abb. 42. Verteilung der 5 *Anguilla*-Arten der gemäßigten Zonen und Einfluß der Temperaturverhältnisse in 400 m Tiefe (nach SCHMIDT).

men nur Regionen mit hochtemperiertem Wasser (13–17°C in 400 m Tiefe) in Betracht, die zu gleicher Zeit der Ausgangspunkt von warmen antizyklonischen Strömungen sind (Abb. 41). Nur mit und in diesen können die jungen, pelagischen Aallarven wandern, und nur dort, wo Wasser mit einer Temperatur von über 5°C in 400 m Tiefe die Küsten bespült, finden wir Aale. Deshalb fehlt die Gattung *Anguilla* an der Westküste Amerikas, Afrikas und Australiens, sowie an der Ostküste Südamerikas und an der Südküste Australiens, weil dort, selbst im tropischen Gürtel, die Durchschnittswassertemperaturen der die Küste treffenden Strömungen geringer sind als z. B. im Golfstrom an der norwegischen Küste. Ein sehr schönes Beispiel der Abhängigkeit des Vorkommens der Aale von der Temperatur der Meere liefert die japanische Fischereistatistik. Die Hauptfänge von Aalen werden auf der Ostseite der japanischen Inseln gemacht, dort, wo der „Kuro Siwo“ vorbeie-

strömt. An den nach dem Japanischen See gerichteten Ufern ist unser Fisch selten; er fehlt sogar an der West- und Nordseite dieses Meeres. Der Grund dafür ist die sehr geringe Temperatur der Japanischen See von nur 1° C in 400 m Tiefe.

Ich habe S. 38 schon darauf hingewiesen, daß eine große Schwierigkeit besteht, die Abtrennung der beiden atlantischen Spezies von ihrer im tropischen indopazifischen Gebiet zu suchenden Urheimat plausibel zu machen. Wann diese in das eocäne Mittelmeer gelangten, und auf welchem Wege sich diese Wanderung vollzog, bleibt noch dunkel. „From the breeding grounds of the Atlantic eels in the western Atlantic to the presumed breeding grounds of the east Asiatic species south of Japan is a distance approaching half the circumference of the globe. By what roads *Anguilla vulgaris* and *rostrata* (or their common ancestors, as the case may be) made their way from the Pacific — where *Anguilla japonica* remained behind — to the Western Atlantic, we may perhaps never be able to determine with certainty. They have probably followed the western route; but, if the Pacific were once linked up with the Atlantic via what is now Central America, the migration may have taken place a more direct easterly route.“ (SCHMIDT 1925, S. 276.)

#### b) Conger.

Dem Genus *Anguilla* steht die Gattung der Meeraale (*Conger*, *Congromuraena*) nahe. Die Entwicklung derselben über ein *Leptocephalus*-Stadium ist der der Süßwasseraale sehr ähnlich. Das Laichen erfolgt, wie bei den Flußbaalen über größeren Meerestiefen mit hoher Temperatur und starkem Salzgehalt, wahrscheinlich bathypelagisch. Die Eier sind freischwimmend; die Larven führen weite Wanderungen zu den flacheren Meeresabschnitten aus, wo die Metamorphose vor sich geht. Ein Eindringen in das Süßwasser erfolgt jedoch nicht. Die Laichplätze, die noch nicht für alle Arten bekannt sind, scheinen nicht so eng begrenzt zu sein wie für die Gattung *Anguilla*. Die Wanderungen sind deshalb nicht ganz so ausgedehnt wie dort.

Das Genus *Conger* hat aber ebenfalls eine weite Verbreitung (Abb. 43). Wir treffen es im ganzen Mittelmeergebiet, wo Meeraale auch in den westlichen Teilen des Schwarzen Meeres bekannt sind. Auf beiden Seiten des Atlantik finden wir Meeraale, in der Alten Welt von den Kanarischen Inseln bis nach Norwegen — anscheinend aber nicht weiter nördlich als bis zum Trondhjemsfjord —; an den französischen und englischen Küsten ist besonders *C. vulgaris* häufig, ebenso im Kanal. In der Nordsee kommt er regelmäßig vor und dringt gelegentlich durch das Kattegat in die Ostsee ein. Auf der amerikanischen Seite verbreiten sich *Conger*-Arten von Brasilien (etwas südlich der Mündung des Amazonas) bis zu Cape Cod (Mass.). Wir sehen also, daß in der atlantischen Region das Verbreitungsgebiet des Genus *Conger* weitgehend mit dem von *Anguilla* zusammenfällt. Das gleiche gilt mit Einschränkung für die indo-pazifische Region, wo wir Meeraale von der

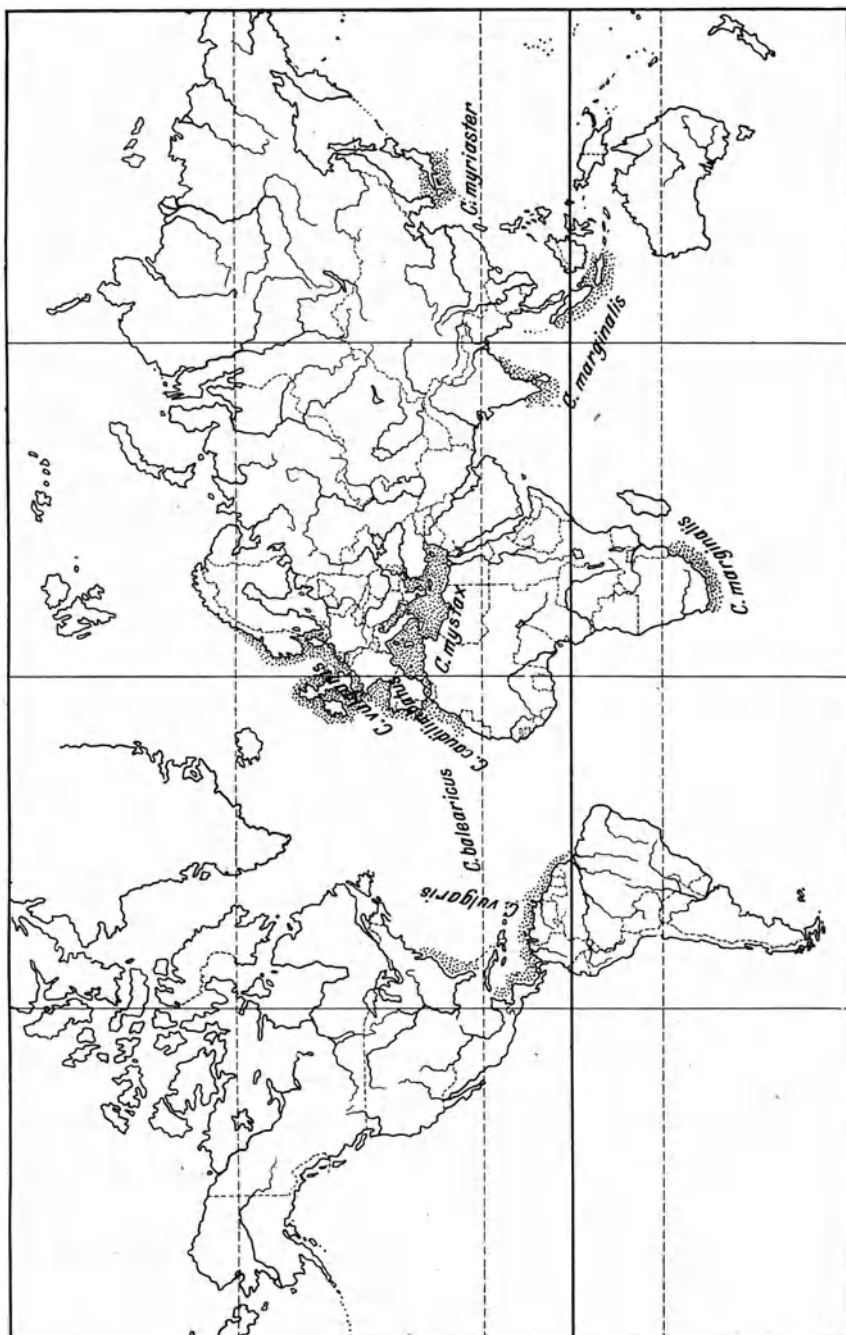


Abb. 43. Verbreitung des Genus *Conger*. (Geändert nach Meek.)

Ostküste Südafrikas, von Vorder- und Hinterindien, von einem Teil des indomalayischen Archipels und von Südjapan kennen.

Am besten bekannt sind die im Mittelmeer und im Atlantik lebenden Arten, besonders *Conger vulgaris*. Er kommt auf beiden Seiten des Ozeans vor. Die jüngsten 9 mm großen Larven stammen aus nächster Nähe der Laichplätze, die sich über den tieferen (2500—3000 und mehr Meter) Stellen des ganzen Mittelmeeres finden, so in der Levantinischen, Ionischen, Tyrrhenischen und Balearensee (Abb. 44). Die Laichzeit fällt in das Frühjahr und in den Sommer, etwas früher in den östlichen als in den westlichen Bassins. Am häufigsten sind junge, 20 mm lange Larven, zwischen den Balearen und Sardinien im August — nicht vor 1. Juli — direkt an oder in Nähe der Wasseroberfläche. Sie wachsen

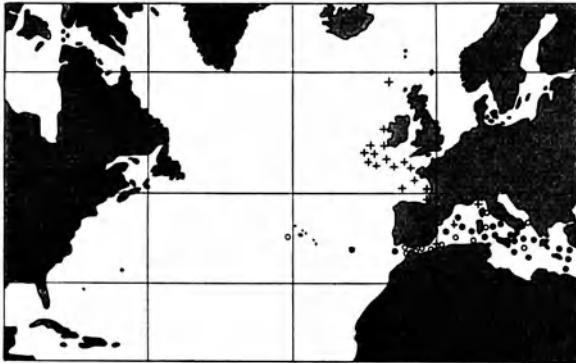


Abb. 44. Verbreitung der Larven von *Conger vulgaris* (nach SCHMIDT).  
 ● junge Larven (1—2 cm), ○ halberwachsene Larven, + völlig erwachsene Larven.

in 5—6 Monaten auf 50 mm heran, und vom Dezember bis Februar werden im ganzen Mittelmeer halb erwachsene, bis zu 70 mm große (keine unter 50 mm) *Leptocephalus morrisii* gefangen. Mit zunehmendem Alter gehen die Larven in die tieferen Wasserschichten von 100—200 m.

Im nordöstlichen Atlantik werden nur erwachsene *Leptocephalus morrisii* (Abb. 44) und solche, die bereits in Metamorphose sind, angetroffen. Sie sind zahlreich; westlich von Frankreich und England. 10 mm lange Larven, die 3 Wochen alt sein dürften, wurden bisher nur zwischen Gibraltar und den Azoren gefunden, womit bewiesen ist, daß *C. vulgaris* auch auf der europäischen Seite des nördlichen Atlantik über mindestens 3000 m Tiefe in warmem Wasser mit 36 vH Salzgehalt zwischen Europa und den Azoren zwischen 30° und 40° N. laicht. Die Laichzeit fällt auch hier ins spätere Frühjahr und in den Sommer. Alle Meeraale des Nordostatlantik und der Nordsee suchen diese Laichareale auf. Unbekannt bleiben bis jetzt noch die Laichplätze der amerikanischen Meeraale, und die Tiefen, in denen sich das Laichgeschäft vollzieht. Nach den

Eifunden im Mittelmeer zu schließen, dürfte sich letzteres bathypelagisch vollziehen. Für die amerikanische Küste kämen nach den Eifunden von EIGENMANN ebenfalls mehrere Laichplätze oder ein ganz großes ausgedehntes Gebiet im Mittelatlantik in Frage.

Die Metamorphose verläuft ähnlich wie bei den Flußbaalen, wenn die Larven 120—160 mm lang sind, im Frühjahr und Sommer; das pelagische Stadium dauert 1—2 Jahre. Die Größenreduktion ist noch stärker: von 120 auf 75 mm. Altersbestimmungen von *C. vulgaris* sind mir unbekannt. Über sein Wachstum macht CUNNINGHAM (1896) einige Angaben aus dem Southport-Aquarium, wonach ein Meeraal von 2—3 Pfund in 2 Jahren auf 21, in 4 Jahren auf 69 und in 5½ Jahren auf 90 Pfund herangewachsen sein soll.

Das Weibchen wird, wie beim Flußaal, größer als das Männchen. Letztere wurden verschiedentlich schon nahezu laichreif beobachtet, so 1880 von HERMES im Berliner Aquarium und verschiedene Exemplare aus dem Kanal von CUNNINGHAM. Die letzteren zeigten, wie bereits früher erwähnt, eine starke Vergrößerung der Augen und eine starke Erweichung der Kopfknochen, was darauf hindeuten scheint, daß auch die *Conger* nach dem Laichgeschäft absterben<sup>1</sup>.

Der Lebenszyklus von *Conger* ist somit dem vom Flußaal sehr ähnlich. Wir haben eine nach den flacheren Meeresabschnitten gerichtete passive Larvenwanderung (die Eigenbewegung von *Leptocephalus morrisii* ist offenbar sehr gering, wenigstens wird dies von SCHMIDT betont). Nach der Metamorphose scheint durch aktive Wanderung der junge *Conger* sich weiter auszubreiten; die herannahende Laichreife veranlaßt ihn zur Rückwanderung nach den Laichgebieten. Ob außer dieser Wanderbewegung noch andere jährlich stattfinden, ist nicht absolut sicher. Einige Beobachtungen und Fangstatistiken deuten darauf hin, daß er Sommers über küstennahe Gewässer aufsucht und sich im Herbst wieder in größere Tiefen zurückzieht.

Außer *Leptocephalus morrisii* (Synonym: *Leptocephalus punctatus* KAUPP) kennen wir aus dem Atlantik noch die Larven von: *C. balearicus* und *C. mystax* sowie *Leptocephalus lanceolatus*, *L. ingolfianus* und *L. andræae*; die Zugehörigkeit der drei letzten zu einer bestimmten *Conger*-Art ist noch nicht bekannt. Die *Leptocephalen* sind jedoch durch ihre Pigmentierung und Myomerenzahl zu unterscheiden. Der größte von ihnen ist mit 200 mm die Larve von *Conger balearicus* (Synonym: *L. eckmanni* STRÖMMAN, *L. latissimus*? SCHMIDT, *L. diaphanus* und *L. inornatus*). Die Larven, die dieser Gruppe angehören, kommen sowohl im Mittelmeer, als im Westen des Atlantik bis zu den Azoren, als im Golf von Mexico vor. Daß sie alle einer Art angehören ist sehr wahrscheinlich, wenngleich ge-

<sup>1</sup> Die Vergrößerung der Augen und die Erweichung des Skeletts konnte ich selber Anfangs August 1914 im Helgoländer Aquarium beobachten, wo ein mehrere Jahre dort gehaltenes Weibchen von *Conger vulgaris* starb. Es zeigte vor seinem Tode „fließenden“ Laich; die Eimenge wurde nach vorläufigen Zählungen auf 5—7 Mill. geschätzt. Leider verhinderte der Kriegeausbruch eine weitere Untersuchung.

ringe Unterschiede in der Myomerenzahl der Larven von verschiedenen Fundorten vorkommen und auf eine Gliederung in drei Formen oder Rassen hinweisen. Die aus dem Atlantik<sup>1</sup> stammenden Larven haben meist eine etwas höhere (im Durchschnitt 2—3 mehr), die im Golf von Mexico gefundenen eine etwas geringere Wirbelzahl, als die aus dem Mittelmeer (*L. diaphanus* und *L. inornatus*). Auch die Kopfform und die Pigmentierung stimmt bei den Larven verschiedener Herkunft nicht völlig überein.

Sehr ähnliche *Leptocephalen* sind ferner aus dem südlichen Atlantik, dem Indischen Ocean und den Philippinen bekannt.

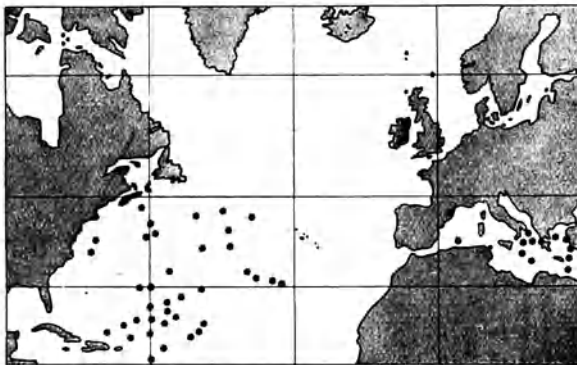


Abb. 45. Verbreitung der Larven von *Conger* (*Congromuraena*) *balearicus* (nach SCHMIDT).

Im Atlantik sind von Neufundland bis Guayana und westwärts bis zu den Azoren die Larven von *C. balearicus* die häufigsten, besonders zahlreich kommen sie zwischen 50—70° W. vor (Abb. 45). Die Mittelmeerform wird besonders häufig östlich von Italien gefunden. Da aber bis jetzt die jüngsten bekannten Larven schon 25 mm haben, können die Laichplätze nicht bestimmt werden. Sicher aber ist, daß wir es mit einer sehr weit verbreiteten Form zu tun haben, die an mehreren Örtlichkeiten laicht.

*C. mystax* scheint eine typische Mittelmeerform zu sein; die jüngsten Stadien, hauptsächlich aus den Regionen westlich und südlich von Italien, weisen darauf hin, daß diese Art etwas später im Jahr (Sommer und Herbst) und etwas mehr nach den Küsten zu laicht. Halberwachsene Larven finden sich im ganzen Mittelmeerbecken, im Atlantik aber nur in der Nähe von Gibraltar (Abb. 46). Die Verwandlung erfolgt bei einer maximalen Größe von 130 mm.

<sup>1</sup> SCHMIDT (1912) hegt die Vermutung, daß diese Larvenform (*L. latissimus*) möglicherweise zu dem von GOODE und BEAN („Deep-sea-fishes of the Atlantic basin“, S. 138, 1895) beschriebenen Meeraal *Congromuraena flava* gehört.

Nahe verwandte Arten oder vielleicht nur Rassen scheinen nach STRÖMMAN im südlichen Atlantik ( $30^{\circ} 18''$  S.B.,  $18^{\circ} 45''$  O.L.) vorzukommen.

Über aktive, individuelle Wanderungen von *C. balearicus*, *C. mystax*, als von der afrikanischen Art *C. caudilimbatus*, der indischen: *C. marginalis* und der japanischen: *C. myriaster* ist nichts bekannt, ebensowenig über die Larven der drei letzteren.

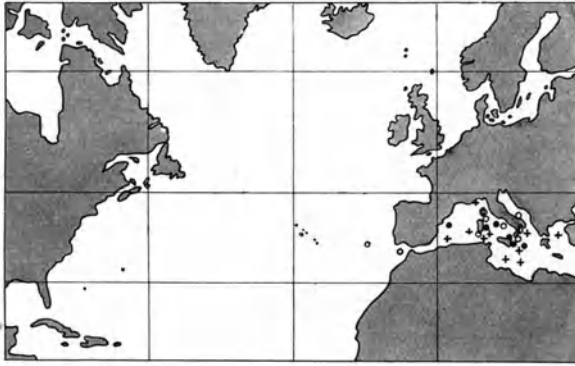


Abb. 46. Verbreitung der Larven von *Conger* (*Congromuraena*) *mystax* (nach SCHMIDT).  
● junge Larven (1–2 cm), ○ halberwachsene Larven, + völlig erwachsene Larven.

### c) Muraenidae, Ophichthyidae, Nemichthyidae und Symbranchii.

Neben den bisher besprochenen *Leptocephalen* kennen wir, wie bereits ebenfalls erwähnt, in den tropischen und gemäßigten Meeren noch eine große Reihe anderer, deren Zugehörigkeit zu bestimmten Apodenfischen nur in wenigen Fällen erkannt ist<sup>1</sup>. Die meisten hierher zu zählenden Familien sind pelagische (*Ophichthyidae*, *Nemichthyidae*) oder bathypelagische (*Saccopharyngidae*) Tiere. Die Larvenstadien leben meist in den oberflächlicheren Schichten und gehen später in die Tiefe, wo sich auch die Verwandlung vollzieht. Einige Vertreter der beiden erstgenannten Familien sowie die der *Muraeniden* sind an die Küsten gegangen, und manche von ihnen haben sich dem Leben in den Riffen und Korallenbänken angepaßt. *Ophichthys boro* und *Muraena polyuranodon* in Indien sind sogar in das Süßwasser eingedrungen. Sie, sowie die Uferformen, bleiben aber nur zum Nahrungserwerb dort; mit herannahender Geschlechtsreife machen sie sich alle auf die Wanderschaft nach ihren Laichplätzen. Diese liegen sicher für viele Arten weit draußen auf der Hochsee, für andere, besonders für *Muraeniden* mehr in Küstennähe (GRASSI, SCHMIDT, LEA), aber immer in warmem, salzreichem Wasser.

<sup>1</sup> Bekannt sind die *Leptocephalen* von: *Nettastoma melanurum*, *Saurenchelys cancrivorus*, *Synaphobranchus pinnatus*.

Außer den Larven- und Laichwanderungen zeigen anscheinend die meisten dieser Fische, sowohl die Uferformen als die der Hochsee, kleine, tägliche Wanderungen derart, daß sie nachts in höheren Wasserschichten anzutreffen sind als tagsüber.

Der Ordnung der *Apodes* wird die Unterordnung der schlangenförmigen *Symbranchii* oder *Symbranchiformes* angegliedert, obgleich einige Züge ihrer Organisation auf eine Verwandtschaft mit heringsartigen Fischen hinweisen. Sie leben im Süß- und Brackwasser, und die eine der beiden Familien, die der *Amphipnoidae*, ist durch den Besitz von secundären Atmungsorganen ausgezeichnet, die sich von den Kiemenhöhlen aus als zwei lange Säcke im Nacken hinziehen; die Kiemen selber sind weitgehend rückgebildet. Diese Tiere sind imstande Luft zu veratmen, und sie werden nicht selten bei Landwanderungen im feuchten Gras angetroffen. Der bekannteste Vertreter dieses Genus, *Amphipnouchia* in Indien, soll nach DAY sich beim Austrocknen der Sümpfe, in denen er vorzugsweise lebt, im Schlamme vergraben, ähnlich wie die *Dipnoi*.

### VIII. Ostariophysi.

Die *Ostariophysi* sind nach BOULENGER (1904) und REGAN (1909/II) eine der natürlichsten, systematischen Gruppen der Fische. Dem Beispiel SAGEMEHLS folgend, faßt erstere die *Characiniden*, *Cypriniden*, *Siluriden* und *Gymnotiden* auf Grund des Vorhandenseins der WEBERSchen Knochen zu dieser Unterordnung zusammen. Mit verschwindenden Ausnahmen sind alle hierher gehörigen Fische Süßwasserbewohner, von denen einige nur gelegentlich ins Brack- oder Salzwasser gehen. Alle führen zur Laichzeit mehr oder weniger ausgesprochene, anadrome Wanderungen aus.

Die ältesten fossilen Reste der *Ostariophysi* sind aus dem Eocän bekannt, doch weist ihre heutige, weite Verbreitung über den ganzen Erdball und die große Artenzahl entschieden auf ein höheres Alter hin. Ebenso deuten die morphologischen Charaktere auf verwandtschaftliche Beziehungen zu den primitiven *Malacopterygii* und selbst zu den *Proostei*.

#### a) Characinidae.

Die Verbreitung (vgl. Abb. 47) der *Characinidae* (*Heterognathi*), die sich in über 100 Arten im tropischen Atlantik und mit ungefähr 200 Arten im tropischen Südamerika finden und nur mit *Tetragonopterus mexicanus* (*argentatus*) auf die nördliche Halbkugel bis in den Rio Grande nach Texas vordringen, läßt ein frühes, mindestens vorjurasisches Vorkommen im Gondwanaland, der Verbindungsbrücke zwischen Afrika, der Antarktis und Südamerika, vermuten.

Die *Characiniden* sind teils kleine Friedfische, teils, wie die Gattungen *Erythrinus*, *Pygocentrus*, *Serrasalmo*, gefürchtete Raubfische. Ihre Biologie



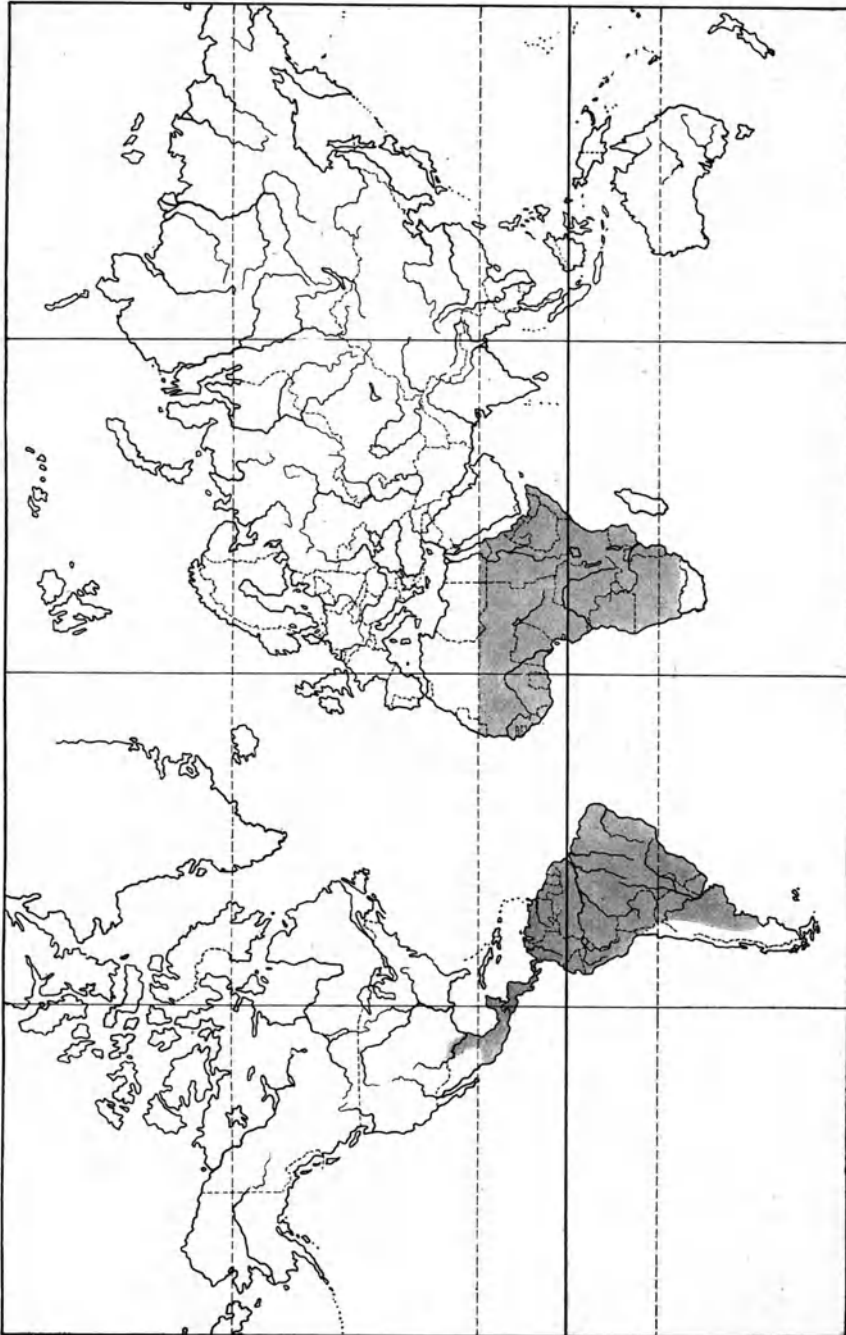


Abb. 47. Verbreitung der *Characiniidae* (nach МЕЕК).

ist noch nicht genügend erforscht. Viele der kleineren *Pyrrhulina* (aus Südamerika) sind nach Europa eingeführt worden, wo sie in Aquarien hauptsächlich wegen ihrer prachtvollen Hochzeitskleider gehalten werden. Sie setzen ihre Eier unter besonderen Liebesspielen unter breite Blätter oder auch auf sandigen Grund ab. Eine Art, der Spritzsalmler, *Pyrrhulina filamentosa*, klebt die Eier an Steine oder Blätter außerhalb des Wassers an, wobei die Tiere dicht neben oder hintereinander aus dem Wasser herauspringen. Die Eier werden dann von dem Männchen 2—3 Tage lang durch Schläge mit dem Schwanz mit Wasser bespritzt, bis sie ausschlüpfen.

Von den großen *Erythrinus*-Arten haben viele die Fähigkeit einer accessorischen Schwimmblasenatmung und sind deshalb gegenüber schlechtem Wasser und Austrocknung sehr widerstandsfähig.

Die Familie der *Serrasalminae*, die „Karibenfische“, z. B. *Pygocentrus nattereri*, sind die gefährlichsten Räuber der größeren, langsam fließenden südamerikanischen Flüsse. Mit ihrem scharfen Gebiß können die „Piraya“ selbst Menschen und Großtieren größere Stücke Fleisch aus dem Körper herausreißen und sie töten. Über ihre Laichgewohnheiten und eventuelle Wanderungen habe ich keine Angaben finden können. In Afrika sind ähnlich gefürchtete Räuber die *Hydrocyoninae*, die Wasserwölfe, die ihre Eier (2,5—3 mm groß), wie BUDGETT für *Sarcodaces odöi* in dem Gambia beobachtete, über überflutetes Grasland in großen, schwimmenden Schaumnestern absetzen. Die Jungen verlassen das Schaumgebilde und hängen mittels eines großen, kopfständigen Haftorganes an der Wasseroberfläche.

Die Gattungen *Gastropolecus* und *Carnegiella* in Guayana besitzen eine beilartige, tief gekielte Brustpartie und stark vergrößerte Brustflossen und sind nach EIGENMANN imstande, eine Art von Flug auszuführen. „Die vom Boot aufgejagten fliegenden Fische durchschnitten die Wasseroberfläche, indem sie Brust oder Schwanz im Wasser ließen und mit den Brustflossen die Wasseroberfläche schlugen. Eine Art strich 10—15 m am Wasserspiegel hin und erhob sich endlich 2—3 m weit ganz frei“ (zit. nach FRANZ in Brehm). Ob und wieweit Wanderungen ausgeführt werden, ist noch unbekannt.

Zu der hauptsächlich herbivoren Familie der *Citharimninae* gehört *Prochilodus reticulatus*. Dieser Fisch wandert in bestimmten Jahren im Mai oder Juni in 6—8 km langen und 8—12 m breiten, aber nur 10 bis 15 cm tiefen Schwärmen den Paraguay aufwärts nach Norden, wenn das Wasser zu steigen beginnt. Den Schwärmen folgt der ebenfalls zu den *Characiniden* gehörige *Salminus brevidens*.

#### b) Cyprinidae.

Die Familie der *Cyprinidae* ist mit nahezu 2000 Arten über die ganze nördliche Halbkugel und den Malayischen Archipel verbreitet, und in Afrika reicht sie weit südlich über den Äquator hinaus. Wir können vier Unterfamilien: die *Cyprininae* (die Karpfenartigen), die *Catostominae* (Suckers), die *Cobitidinae* (Schmerlen) und die *Homalopterinae* unterscheiden.

Die *Cyprininae* besiedeln ganz Europa und Asien einschließlich Ceylons, Borneos, Sumatras und Japans und einen Teil Afrikas (Marokko, Ägypten und die östlichen Teile des tropischen Afrikas bis zum Kongo, Sambesi und Kapland) und werden in ganz Nordamerika von Alaska bis nach Panama angetroffen (Abb. 48). Ich kann hier leider nicht auf Einzelheiten<sup>1</sup> der Verbreitung eingehen, so interessant diese Verhältnisse sind, und begnüge mich damit, darauf hinzuweisen, daß die meisten Tatsachen darauf hindeuten, daß wir im pontischen Gebiet (Schwarzes Meer — Baikargebiet) die Urheimat der *Cyprininen* zu suchen haben, wovon sie sich wahrscheinlich im Tertiär und vielleicht schon früher über das heute von ihnen bewohnte Areal ausbreiteten.

Die *Catostominae* sind am arten- und individuenreichsten in Nordamerika von Mexico bis nach Alaska, kommen aber nach BERG (1912) auch in sibirischen Flüssen vor und sollen auch in zwei Arten in China angetroffen werden (Abb. 48).

Die *Cobitidinae* sind Süßwasserfische von Europa und Asien, reichen aber in der Gattung *Nemachilus* nach Abessinien hinüber (Abb. 48).

Die *Homalopterinae* sind auf die gebirgische Region von Indien und dem Malayischen Archipel beschränkt.

Alle die hierher gehörigen Formen sind mit verschwindenden Ausnahmen Friedfische, die mehr Stand- oder Strichfische sind und nur zum geringen Teil größere Strecken durchwandern. Sie bewohnen Bäche, Flüsse und Ströme, Tümpel, Teiche und Seen, sind Frühjahrs- oder Sommerlaicher und führen zur Eiablage nicht sehr ausgedehnte, anadrome Wanderungen aus. Dabei werden von tiefergelegenen Bachstrecken aus bergwärts gelegene, rasch fließende, sandige oder krautige Stellen aufgesucht, oder die Eier werden auf grasigen, überschwemmten Uferstrecken abgesetzt, oder von Seen wird zu sandigen und pflanzenreichen Plätzen der Halde gezogen, besonders gern vor die Mündung von Zuflüssen oder in diese selber. Dort, wo die Fische zur Nahrungssuche ins Brack- oder Salzwasser übertreten, wandern sie zur Laichzeit immer ins nächste Süßwasser zurück, und nur ganz ausnahmsweise vollzieht sich das Laichgeschäft in der Nähe der Küste in brackischem Wasser, wie EHRENBAUM (Nordisches Plankton) für die Elritze (*Phoxinus laevis*) in der Ostsee und den Haffen beobachtete.

Alle Arten wandern und laichen in Scharen. Häufig findet besonders bei den *Catostominen* eine Art Begattung statt, indem sich mehrere Männchen fest an ein Weibchen anlegen. Die Männchen der meisten Arten, häufig auch die Weibchen, zeigen auffällige Hochzeitskleider, und sehr viele besitzen dann perl förmige Hautausschläge, die, wie besonders durch die Untersuchungen von REIGHARD nachgewiesen wurde, dazu

<sup>1</sup> Einzelheiten über Verbreitung einzelner Arten finden sich bei BERG für Rußland und Sibirien, bei BOULENGER für Afrika, bei DAY für Indien und bei JORDAN für Amerika.

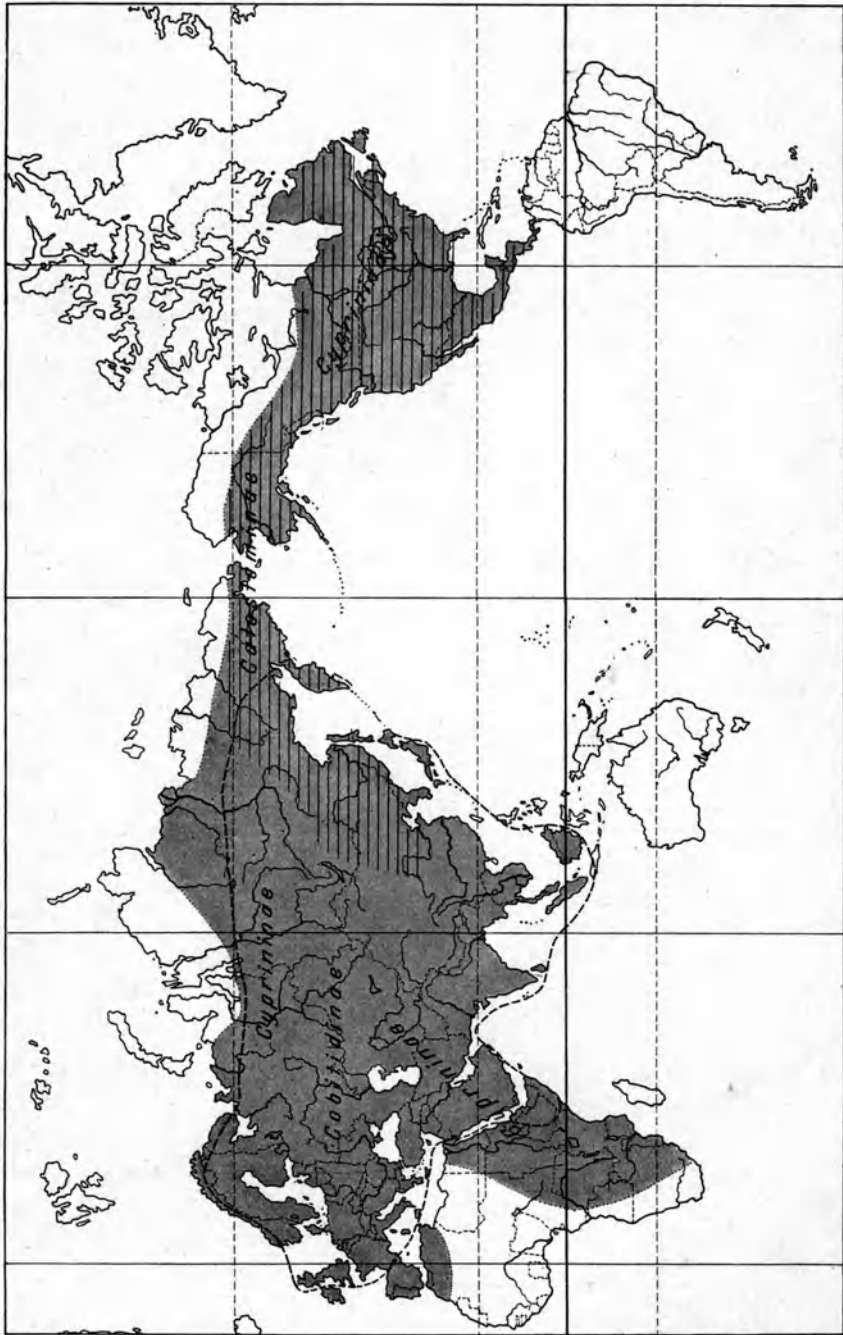


Abb. 48. Die Verbreitung der Cyprinidae; schattiert: Cyprinidae; liniert: Cyprininae; punktiert umrissen: Cobitinae (geändert nach MEYER).

dienen, die Rauigkeit des Körpers zu erhöhen und das Festhalten beim Anliegen an das Weibchen zu bewerkstelligen.

Meist werden die Eier an Pflanzen oder Steinen angeklebt und Brutpflege wird nur selten, z. B. bei *Semotilus*-Arten beobachtet. So baut z. B. *Semotilus bullaris* eine Art flaches, grubenförmiges Nest dadurch, daß mehrere Männchen eine flache Vertiefung aushöhlen und auch, nach REIGHARD, mit dem Maul die Steine in einer wallartigen Erhöhung um dieses herum zusammentragen. Bei *Rhodeus amarus* hat sich ein Brutparasitismus mit Muscheln herausgebildet; er legt seine Eier in die Mantelhöhle von *Najaden*, wo sie sich entwickeln.

Neben kurzen Laichwanderungen machen einige Arten zwecks Nahrungssuche im Sommer mehr oder weniger weite Streifen.

Sowohl für die Laichwanderungen als besonders für die Nahrungswanderungen ist die Temperatur ein ausschlaggebender Faktor. Nach einer Reihe interessanter Feststellungen von BUXBAUM (1892—1902) an einem Fischpaß bei Raunheim im Main beginnt der Aufstieg, sobald das Wasser anfängt sich zu erwärmen, ist am besten bei warmem, klarem, sonnigem Wetter und hört bei jedem Temperatursturz sofort wieder auf. Der Beginn der Bergwanderung ist völlig abhängig von der Stärke des Winters, und gewöhnlich erscheinen die Fische in einer bestimmten Reihenfolge. Zuerst kommt — manchmal schon Ende März — *Alburnus lucidus*; es folgen dann *Leuciscus*- und *Abramis*-Arten und erst später — Ende Mai und Anfang Juni — Döbel und Barbe. Sowohl laichreife als Jungfische wandern, erstere halten sich mehr in Strommitte und wurden, da sie durch die Schleuse gingen, nur selten im Fischpaß beobachtet.

Ergänzt werden die BUXBAUMSchen Beobachtungen in den letzten Jahren durch genaue Beobachtungen und Messungen von SCHMASSMANN und durch Markierungsversuche von STEINMANN. Die SCHMASSMANNschen Beobachtungen an Kontrollfängen in den Fischpässen von Stauwehren im Oberrheingebiet zeigten, daß die Bergwanderungen völlig von Temperaturreizen beherrscht werden, und „daß die 13° C-Temperatur eine (für diese Verhältnisse) relativ genau begrenzte Reizschwelle bedeutet, und daß erst oberhalb dieser Reizschwelle der Aufstieg nach Zahl der Fische in Einklang mit der Temperaturkurve verläuft. . . . Sinkt die Temperatur unter 13°, so wird die vorher in vollem Gang befindliche Wanderung praktisch aufgehoben“ (Abb. 49). Auch die exakten Beobachtungen von KRAUS (1928) an dem Fischpaß eines Stauwerkes in der Drau hatten fast das gleiche Resultat: „*Cypriniden* passieren den in der Barbenregion gelegenen Faaler Draufischweg mit zunehmender Jahreswärme in immer steigender Menge — im Juli in großen Massen —, um neue Weideplätze im Oberwasser zu erreichen, meiden ihn aber bei Wassertemperaturen unter 11° C.“

Neben der Temperatur spielt der Pegelstand, wie aus der Abb. 49 hervorgeht, ebenfalls, wenn auch eine nicht sehr bedeutende Rolle, was

bereits STEINMANN (1924) erkannt hat. Von DERJAVINE (1913) wurden in der unteren Wolga auch Windrichtung und Stromgeschwindigkeit als mit maßgebend für die Wanderung der Fische erkannt<sup>1</sup>, und KIOCK (1925) stellte fest, daß der Zug der Ukelei in der unteren Memel völlig aufhört, wenn starke Winde auf die Flußrichtung stehen.

Die Markierungsversuche von STEINMANN geben einigen, wenn auch erst vorläufigen Aufschluß über den Umfang und die Entfernungen, die

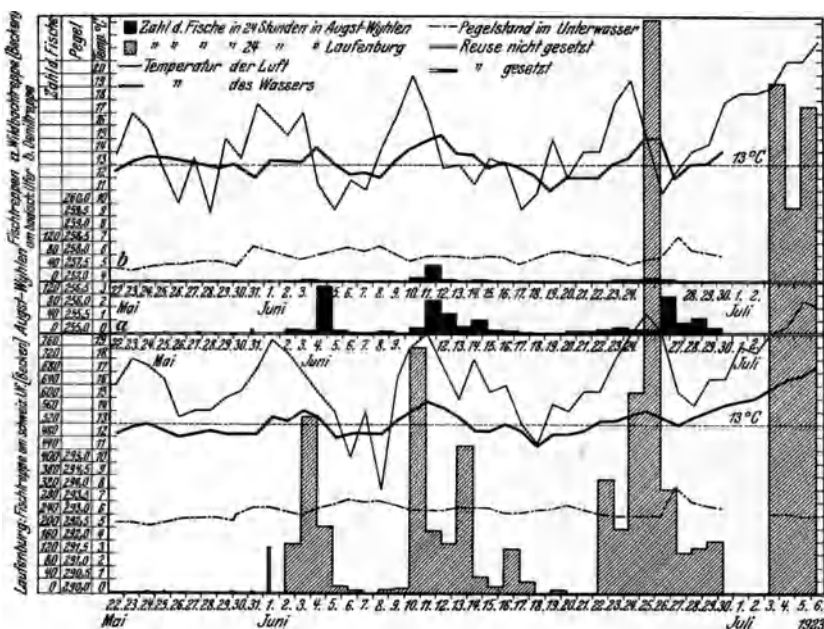


Abb. 49. Beziehungen zwischen Wassertemperatur, Pegelstand und Aufstieg von *Barben* und *Nasen* im Oberrhein, beobachtet in den Fischpässen der Stauwehre von Laufenburg und Augst-Wyhlen. (Nach SCHMASSMANN.)

von Fischen zurückgelegt wurden. Es wurden Barben und in geringem Umfange Nasen, Aland, Brachsen und Rotaugen von Juli bis August markiert. Nur 6—7 vH der Fische wurden wiedergefangen; davon 94,3 vH oberhalb des Aussetzungsortes. Es zeigte sich, daß die anadrome Wanderbewegung auch außerhalb der Laichzeit anhält, und STEINMANN meint sogar, daß gerade die vollreifen Weibchen und ein Teil der reifen Männchen während der Laichzeit passende Laichplätze in nächster Nähe ihres Wohnortes aufsuchen und die Wanderung unterlassen, weil besonders mittelgroße Barben von 200—500 g am häufigsten in die Kontrollreusen an den Fischpässen gingen, und weil sie die weitesten Strecken zurücklegten. Mir scheint dieser Schluß nicht ganz zwin-

<sup>1</sup> Siehe später S. 75 bei *Abramis*.

gend, da, wie wir bereits hörten, BUXBAUM schon feststellte, daß größere Barben mehr in Strommitte wandern und deshalb weniger in die Fischpässe, die mehr seitlich angebracht waren, einsteigen. Andererseits betont aber auch KRAUS, daß „die Laichzeit auf die Fischwegpassage keinen fördernden Einfluß ausübt“, und daß der eigentliche Zug erst nach dieser einsetzt. So stiegen z. B. im Juni zur Hauptbarbenlaichzeit nur etwa 240, „dagegen Tausende von Nasen und Barben nach der Laichzeit im Juli im Fischweg“ auf. Die durchschnittliche Tageswanderleistung der Fische betrug in den STEINMANNschen Experimenten für Barben und Nasen 2,57 km; die größte Tagesleistung für Barben 17 km, die größte von einer Barbe zurückgelegte Entfernung 59,5 km.

Die Wanderlust ist am stärksten und die zurückgelegten Strecken sind am größten im Sommer und geringer gegen den Herbst zu, ein Ergebnis, das zu erwarten war, nachdem die meisten *Cypriniden*, wenigstens in den gemäßigeren Zonen, im Winter tiefere Stellen aufsuchen und dort eine Art Winterruhe durchmachen. Bei einigen Arten kommt noch eine Art Sommerschlaf vor, und manche, besonders *Cobitidinae*, können im Schlamm eingegraben die heiße, trockene Jahreszeit überdauern.

**1. Cyprininae.** Es ist unmöglich bei der Artenfülle der *Cyprininen* alle in Betracht kommenden Fische einzeln zu besprechen, und ich greife nur einzelne Arten heraus, was um so mehr statthaft ist, als ihre Wanderbewegungen ähnlich sind.

*Cyprinus carpio*, der Karpfen, wird heute in größtem Maße in Teichen kultiviert und ist von seiner Urheimat, dem Kaspischen und Schwarzen Meergebiet, über fast alle gemäßigten und subtropischen Gegenden verbreitet. Seichte, schlammige, warme Teiche und Altwasser und Seen sagen ihm am meisten zu; er kommt aber auch in warmen, ruhig fließenden Bächen, Flüssen und Strömen vor und kann ein Gewicht von 20—25 kg erreichen. Im Sommer zieht er meist zu Scharen gesellt an flache, weichgründige, mit submersen Pflanzen bestandene Stellen, wo er nach seiner Nahrung (Würmer, Schnecken, Kruster, Insektenlarven und Pflanzensamen) wühlt. Dabei kann er, besonders in den Überschwemmungsgebieten der Flußmündungen, recht weit herumschweifen. So legt er z. B. in der unteren Donau nach ANTIPA oft Hunderte von Kilometern zurück. Auch bei den sommerlichen Überschwemmungen im mittleren Mississippigebiet, wohin der Karpfen 1885 eingeführt wurde, geht er gern auf die überschwemmten Maisfelder. Hin und wieder tritt er sogar ins Brackwasser und schwach salzige Meeresteile über, so z. B. in das Donaudelta und in die Ostsee.

Im Winter, wenn die Wassertemperatur unter 8° C sinkt, zieht sich der Karpfen in tieferes Wasser zurück und verbringt in großen Gesellschaften ohne Nahrungsaufnahme eine Art Winterruhe; nur in warmen Gegenden, z. B. in Florida und Californien, fällt diese weg.

Je nach den örtlichen Bedingungen laicht<sup>1</sup> der Karpfen an krautigen, seichten Stellen in Teichen oder Seen oder Altwässern und zieht auf mehr oder weniger weite Entfernung zu diesen hinan. Mit Vorliebe werden überschwemmte Wiesen aufgesucht. Manchmal zeigt er bei diesen, immer stromaufwärts gerichteten Wanderungen große Beharrlichkeit, und es wurde schon beobachtet, daß er kleinere Stromschnellen, Wehre und Fälle überspringt. Am ausgedehntesten sind die Laichwanderungen in den Deltagebieten der Flüsse, so auch hier wieder an der unteren Donau, wo der Karpfen in solcher Menge in die Überschwemmungsgebiete zieht, daß, wenn das sinkende Wasser sein Rückwandern in die Hauptwasseradern veranlaßt, schon bei Braila 28000 kg Karpfen in 3 Stunden an einem Fischwehr gefangen wurden (ANTIPA).

Die 1,5 mm großen Eier<sup>2</sup> werden unter lebhaftem Schlagen und Liebespielen bei einer Temperatur von mindestens 15° C abgesetzt und an Gräsern und Wasserpflanzen angeklebt. Die Brut schlüpft nach 6—8 Tagen und nährt sich zunächst von Plankton, später von Bodentieren und kann je nach den örtlichen Bedingungen im ersten Sommer 10—250 g, ja in den wärmeren Gegenden von Südeuropa und Amerika bis 500 g erreichen.

Dem Karpfen steht biologisch die Karausche, *Carassius carassius* am nächsten. Sie ist über fast ganz Europa verbreitet, sie stellt an Wasser und Umgebung weit weniger Ansprüche als der Karpfen und kommt deshalb auch in kleinen Tümpeln und moorigen, modrigen Teichen vor, die dem Karpfen nicht mehr zusagen. Sie wird im zweiten Jahr bereits geschlechtsreif und laicht<sup>3</sup> an flachen, krautigen Stellen im Mai.

Auch die Schleie, *Tinca tinca*, ist ein anspruchsloser Standfisch. Ihr Laichgeschäft vollzieht sich in Scharen ziemlich spät im Jahre (Juni bis Juli, ja bis August), ebenfalls an flachen, warmen, krautigen Stellen<sup>4</sup>.

Das Genus *Barbus* charakterisiert mit *Barbus fluviatilis* einen bestimmten Abschnitt eines Fließgewässers, nämlich den Teil, wo der Bach zum Fließchen wird, und wo rasch fließende Stellen mit langsam sich windendem Lauf und tiefen Kolken abwechseln. Die Barbe bevorzugt klares Wasser und kommt in den Voralpen bis zu 900 m vor, kann aber auch in stark verschmutztem und abwasserschüssigem Wasser gedeihen. Sie gründelt besonders nachts nach Würmern, Schnecken, Krustern, Fischlaich und tierischen Abfällen und ist dabei ziemlich beweglich. Sie legt dabei, wie wir bereits gehört haben, von unseren einheimischen Weißfischen die weitesten Strecken zurück. Zur Laichzeit (Mai bis Juni, selten bis Juli) ziehen große Scharen, meist die alten großen Weibchen voran, flußaufwärts bis in die Äschen-, mancherorts sogar bis zur

<sup>1</sup> Im dritten — im männlichen Geschlecht manchmal im zweiten Jahr — wird der Karpfen geschlechtsreif.

<sup>2</sup> Ein 2—2½ kg schweres Weibchen liefert 400—500000 Eier.

<sup>3</sup> Ein mittelgroßer Rogner setzt 200—300000 Eier ab.

<sup>4</sup> Ein ½ kg schweres Weibchen liefert 300000 Eier.



Forellenregion und heften am Grunde lebhaft fließender Strecken die Eier<sup>1</sup> an Steinen an. Nach dem Laichen streichen die Fische, wie erwähnt, noch ziemlich lebhaft bis zum Herbst umher, verbringen dann den Winter dichtgedrängt in tieferen Kolken.

Eine ähnliche oder die gleiche Lebensweise führen die anderen europäischen und asiatischen Barbenarten, von denen *Barbus tor* in Indien bis 2 m lang werden kann. Andere kleinere *Barbus*-, *Danio*- und *Rasbora*-Arten sind Fische flacher Gewässer und werden häufig als Zierfische gehalten. Einige Barbenarten treten ins Brackwasser, ja sogar anscheinend ins Salzwasser über, wie z. B. *Barbus mahecola* im Mündungsgebiet des Mahaveliganga, steigen zum Laichen aber wieder in die Flüsse auf<sup>2</sup>.

Durch ihre hohe, seitlich zusammengedrückte Gestalt sind die *Abramis*-Arten schon als Bewohner des ruhigen, schilfbestandenen Wassers des Mittel- und Unterlaufes von Flüssen und Strömen, von Seen und Haffen charakterisiert. Die *Abramis*-Arten bewohnen Mittel-, Nord- und Osteuropa und fehlen südlich der Alpen. Meist ziehen sie in kleinen Gruppen oder Herden umher und können in Seen, nach noch unveröffentlichten Markierungsversuchen von E. WAGLER, längs des Ufers recht bedeutende Strecken zurücklegen. Von den Haffen aus tritt *Abramis brama* (Brachsen) und besonders *A. vimba* (Zährte) gar nicht selten in die Ostsee über (EKSTRÖM, zit. nach FRANZ).

Zur Laichzeit<sup>3</sup> (April bis Juni) versammeln sich die Brachsen in großen Scharen an seichten, grasigen Uferstellen. Zuerst erscheinen die Männchen — die an ihrem Perlausschlag kenntlich sind —, und wenn die Weibchen angekommen sind, vollzieht sich das Laichgeschäft zur Nachtzeit unter weithin hörbarem Geplätscher<sup>4</sup>. Je nach der Temperatur kann die Laichablage in 3—4 Tagen erledigt sein, wird sie durch einen Temperatursturz unterbrochen, so ziehen sich die Fische vorübergehend wieder in tieferes Wasser zurück. Aus den Haffen und den brackischen Mündungsgebieten wandert der Brachsen und die Zährte zum Laichen immer in Süßwasser ein. Letztere laicht von Mai bis Anfang Juni, und hier tragen beide Geschlechter farbenprächtige Hochzeitskleider.

Eine spezielle Studie widmet TERESCHENKO der Brachsenwanderung vom Kaspimeer zur unteren Wolga. Das ganze Jahr über ziehen dort die Brachsen, wenn auch in verschiedener Intensität, vom Meere in den Fluß. Besonders im Herbst wandern fast alle im Meere vorhandenen Brachsen in die Wolga und bleiben dort den ganzen Winter über, wo sie in Gruben

<sup>1</sup> Die Barbe wird im 3.—5. Jahre geschlechtsreif und ein 1 kg schwerer Rogner produziert etwa 9000 Eier.

<sup>2</sup> Zit. nach MEEK aus Ceylon Administration Rep. 1914.

<sup>3</sup> *Abramis brama* erreicht meist schon Laichreife im dritten Jahre, die Männchen sind bis zu 8, die Weibchen bis zu 12 Jahren fortpflanzungsfähig. Anzahl der Männchen zu der der Weibchen = 47:53.

<sup>4</sup> Ein mittelgroßes Weibchen setzt 150—300000 Eier ab.

und Kolken des Unterlaufes ruhen. Setzen Seewinde ein (SSO—ONO), so werden die Fische beunruhigt, und sie wandern sogar im Winter weiter stromaufwärts. Wenn das Wasser 12—13° C erreicht, verläßt der Brachsen sein Winterlager und zieht zu den Laichplätzen. Die besten Stellen zur Laichablage sind die offenen Bassins im Wolgadelta, welche 25—60 cm tief sind, und in denen *Potamogeton*, *Myriophyllum* und andere Pflanzen wuchern. Die Laichzeit dauert hier von Mitte April bis Ende Mai (bis das Wasser 23° C erreicht hat), ihr Höhepunkt fällt in die ersten Maitage.

Die anderen europäischen *Abramis*-Arten, *A. sapa*, *A. ballerus* und *A. blicca*, ebenso wie die amerikanischen ähneln den beiden genannten in ihrer Biologie weitgehend. *A. ballerus* geht in der Ostsee bei der Nahrungssuche am weitesten nach Westen in die mehr salzhaltigen Teile. Alle *Abramis*-Arten halten an tiefen Stellen zu großen Scharen zusammengedrängt ihre Winterruhe.

Im Süß-, Brack- und Salzwasser des Ostsee- und Schwarzen Meerbeckens, so auch im Balatonsee, lebt gesellig *Pelecus cultratus* und steigt zum Laichen, das in Mai und Juni fällt, regelmäßig in die Flüsse hoch. In seinen sonstigen Gewohnheiten gleicht er dem Karpfen und hält sich meist in Ufernähe auf.

Seen, Haffe und langsam fließende Flüsse sind die Wohngewässer großer Scharen von *Alburnus lucidus* und der anderen *Alburnus*-Arten, wo sich die Fische meist in Ufernähe an der Oberfläche tummeln und von wo sie zur Laichzeit (Mai und Juni) in kleinere Bäche und Flüsse aufsteigen, um im klaren, rasch fließenden Wasser auf Steinen oder zwischen Pflanzen zu laichen. Die Züge können so großen Umfang annehmen, daß der Ukelei mancherorts zum wichtigsten Wirtschaftsfisch wird, und z. B. in der unteren Memel, besonders im Skierwiethstrome, ein Drittel der Gesamtfischausbeute auf diesen Fisch fällt. Hier ziehen die Ukeleis — verschiedene Größen und Arten — in mehreren Schwärmen von Anfang Mai bis in den August hinein bergauf. Der Fisch bleibt auch noch nach dem Laichen im Strome und besonders an warmen Tagen und Nächten werden noch im September gute Fänge auf ihn getätigt. Im Oktober sucht der Ukelei dann tiefere Stellen — zwischen Buhnen — auf, und den Herbst und Winter über hält er sich an den tiefsten Stellen des Flusses — Buchten, Altarmen, Kanälen — auf.

*Aspius rapax*, der Schied, ist unter den *Cypriniden* ein echter Raubfisch, der von Mitteleuropa bis nach Lappland in allen großen Strömen, Flüssen und Seen, wenn auch nicht häufig, vorkommt. Er lebt meist einzeln, wandert aber zur Laichzeit (März bis Juni) in kleinen Scharen an steinige, sandige Uferstellen.

*Idus idus (melanotus)*, der Nerfling, findet sich in nahezu ganz Europa in Seen, Flüssen und Strömen und meidet Brackwasser, ja selbst schwach salzhaltiges Wasser durchaus nicht. Den Winter verbringt er ebenfalls im

Ruhezustand in der Tiefe. Sein Laichgeschäft vollzieht der Fisch nur im Süßwasser auf seichten, grasbewachsenen Stellen und wandert in großen Scharen zu diesen hin. Seine Wanderungen können dabei sowohl was Individuenzahl, als was Entfernung anbelangt, sehr beträchtlichen Umfang annehmen, so besonders in den in die Ostsee mündenden Flüssen, z. B. in der Schlei und dann auch in der unteren Donau, wo nach ANTIPA Entfernungen von mehreren 100 km (häufig im Verein mit Karpfen) zurückgelegt werden. Große Wanderscharen dieses Fisches werden auch regelmäßig in Zuflüssen großer Seen oder Seengebiete, z. B. im Spreewald, beobachtet.

Fast gleich verhalten sich die Vertreter der Genera *Scardinus*, *Leuciscus*, *Telestes* und *Squalius*. *Leuciscus rutilus* kommt auch in der Ostsee stellenweise häufig, ja sogar vereinzelt in der Nordsee vor. Die regelmäßigen Züge der laichenden Plötzen bilden von April bis Juni (je nach der geographischen Lage) einen wichtigen Fischereigegegenstand in den Zuflüssen aller großen Seen. Auch im übrigen Jahr hält dieser Fisch meist in Scharen zusammen, streift im flachen Wasser umher und verbringt gesellig die Winterruhe.

In größerer Tiefe leben der Frauenerfing (*L. virgo*) und der Frauenfisch (*L. meidingeri*). Sie erscheinen nur während der Laichzeit (April bis Mai) in Ufernähe, und die Männchen besitzen dann einen äußerst charakteristischen und schönen Laichausschlag.

Die *Squalius*- und *Telestes*-Arten, z. B. *S. cephalus*, der Döbel, gehen in den Flüssen sehr hoch hinauf — in der Schweiz bis zu 1400 m. Er ist Allesfresser, der bald mehr oder weniger räuberische Gewohnheiten annehmen kann. Junge Tiere halten sich meist in Bächen auf, während alte Exemplare ruhige Stellen in Flüssen und Seen bevorzugen, von wo sie im Mai und Juni in großen Scharen zu ihren Laichplätzen bergwärts bis zum Beginn der Forellenregion wandern. Der Hasel, *S. leuciscus*, geht sogar noch etwas höher hinauf.

*Phoxinus laevis* ist in Moorgräben, Bächen, Flüssen, Teichen und Seen heimisch und geht auch ins Brackwasser. Zum Laichen zieht die „Elritze“ in Bäche und Gräben mit klarem Wasser, kann aber im See selber, ja sogar, wie wir bereits gehört, im Brackwasser laichen (vgl. S. 69). Die Wanderschwärme können so dicht stehen „wie die Heringe im Faß“.

Auch *Chondrostoma nasus*, die Nase, steigt im April und Mai von den größeren Flüssen, Seen und Teichen in dichten Scharen in die Nebenflüsse und Bäche, wobei sie, ebenso wie die Elritze, selbst kleinere Fälle und Wehre zu überwinden strebt. Über ihre Wanderungen außerhalb der Laichzeit wurde bereits berichtet.

Die amerikanischen *Cyprininen* (225 Arten, davon allein rund 100 von dem Genus *Notropis*) verhalten sich völlig ähnlich wie die europäischen. Bei einigen Genera zeigen sich besonders prachtvolle Laichaus-

schläge und Hochzeitskleider, z. B. bei *Campostoma* und *Chrosomus*. Die kleineren Arten (*Notropis*, *Pimephales* und *Cliola*), allgemein als „Minnows“ bezeichnet, sind die „Elritzen“ der amerikanischen Gewässer. Manche Minnows ziehen in großen Scharen umher, und in den Seen finden sie sich im Frühjahr und Frühsommer in flachem Wasser, in der „pond weed zone“, wo sie den *Ephemeriden*-Larven nachstellen und eifrig umherstreichen. Später wenn diese Nahrungsquelle versiegt, verteilen sich die Schwärme und suchen nach Fischlaich, halten sich aber immer lieber über Pflanzen als über Sandboden (HANKINSON und MICHAEL)<sup>1</sup>. Andere Arten leben in kleinen Creeks.

**2. Catostominae.** In ihrer Biologie gleichen die *Catostominae* weitgehend den *Cyprininen*. Hierher gehören, um nur die wichtigsten Genera zu nennen: *Catostomus*, *Cycleptus*, *Ictiobus*, *Carpiodes* und *Moxostoma*.

*Cycleptus elongatus* lebt im mittleren Ohio und Mississippi und kommt aus dem tieferen Wasser im Mai und Juni in Scharen zu flachen Ufern und in Zuflüsse. Die *Ictiobus*-Arten (Buffaloes): *I. cyprinella*, *urus* und *bubalus* sind sehr häufig und ähneln sowohl in Gestalt als in Biologie weitgehend dem Karpfen. Sie laichen im April in großer Menge an den Ufern, und jedes Weibchen wird dabei von 3—8 Männchen umlagert (MOSHER 1885, Bull. U. S. Fish. Comm., S. 190). Fast ganz gleich verhalten sich die *Carpiodes*-Arten.

Die Gestalt und der Aufenthaltsort sowie das Verhalten der zahlreichen *Catostomus*- und *Moxostoma*-Arten sind ungefähr die unserer Barbe. Wie diese wandern jene zur Laichzeit im Frühjahr zu rasch fließenden, kiesigen Flußabschnitten, wo unter bestimmten Liebespielen, die REIGHARD beschrieben hat, die Eier auf Steinen abgesetzt werden.

**3. Cobitidinae.** Die *Cobitidinae* (in Europa und Asien ungefähr 80 Arten, Abb. 49) sind meist schlechte Schwimmer, die in mehr oder weniger starkem Maße die Fähigkeit der akzessorischen Darmatmung haben, wodurch manche befähigt werden, im Wasser auszuhalten, das für andere Fische nicht mehr genug Sauerstoff besitzt. *Misgurnus fossilis* kann tage- und wochenlang im Schlamm aushalten, und ANTIPA berichtet von Exemplaren, die aus ausgetrockneten Altwässern der Donau ausgegraben wurden, wo der Schlamm oberflächlich so fest getrocknet war, daß er einen Wagen trug. In feuchtem Grase vermag der Schlammpeitzger kriechend sich für längere Zeit mit einer durchschnittlichen Geschwindigkeit von 1 m die Minute fortzubewegen (SCHREITMÜLLER). *Misgurnus* und *Nemachilus* gehen in brackisches Wasser und kommen auch in den Haffen der Ostsee, als auch im Finnischen und Bottnischen Meerbusen vor. Anscheinend wird dort jedoch nicht gelaicht. Für gewöhnlich werden die Eier im April bis Juni im klaren Wasser an Wasser-

<sup>1</sup> HANKINSON, T. L. und E. L. MICHAEL: Fish of Walnut Lake. Rep. St. Bd. Geol. Survey Michigan 1908.

pflanzen angeklebt, ohne daß größere Wanderungen unternommen werden.

4. **Siluridae.** Die Familie der *Siluriden* umfaßt über 1000 Arten, die biologisch mit zu den interessantesten der Fische gehören, wenn auch die von ihnen ausgeführten Wanderungen meist nur klein sind. Die Welse sind am arten- und individuenreichsten in dem Süßwasser tropischer und subtropischer Regionen, jedoch haben sich einige Arten in die gemäßigten Zonen ausgebreitet. Fossile Funde aus den verschiedensten Schichten des Tertiärs in Europa, Asien, Afrika und Amerika zeigen, daß schon damals eine Reihe der rezenten oder ihnen nahe verwandten Genera zum Teil mit etwas anderer Verbreitung auftraten. Heute lebt die Hauptmenge der *Siluriden* in Afrika, Asien und Amerika; in Europa finden wir nur eine Art und eine geringe Anzahl in Australien.

Die Systematik der *Siluriden* kann trotz der Versuche von BOULENGER und EIGENMANN noch nicht als definitiv angesehen werden, da wohl keine Familie so reich an spezieller morphologischer und biologischer Gliederung ist als gerade die Welse und ihre Verwandten.

Weitaus die größte Artenzahl der *Siluriden* kommt heute im Süßwasser vor. Andere Salz- und Brackwasserformen steigen zum Teil zum Laichen in die Flüsse ein, so das Genus *Galeichthys* in Asien, Afrika, Amerika und Australien; einige brüten in der Gezeitenzone.

Alle Welse üben eine mehr oder weniger spezialisierte Brutpflege — meist durch das Männchen — aus. Diese besteht im einfachsten Fall darin, daß von beiden Eltern oder nur vom Männchen das Gelege bewacht wird. Andere Arten wühlen oder bauen eine Art mehr oder weniger vollkommenes Nest, häufig unter Benutzung von Steinen, Holz, Blechbüchsen (*Ameiurus*) usw. oder durch Verflechten von Halmen (*Callichthys*), und das Männchen tut zunächst Wächterdienste und sammelt dann die Brut in Schulen. Bei sehr vielen Formen (*Galeichthys*-, *Platystoma*-, *Clarius*- und *Doras*-Arten) hat sich schließlich das Männchen zum Maulbrüter ausgebildet. Bei den *Aspredinidae* werden die Eier an dem Bauche des Weibchens befestigt und von blutgefäßreichen Papillen der schwammig gewordenen Haut umwachsen.

Unsere Kenntnis der Biologie der verschiedenen Arten hat noch sehr große Lücken, und ich will deshalb nur kurz die besser bekannten europäischen und amerikanischen Formen besprechen.

Mit Ausnahme vieler *Callichthyinae* und *Loricariidae*, die in steinigem Gebirgsbächen Südamerikas wohnen, und bei denen zum Teil das Maul zu einer Saugscheibe umgewandelt ist, mit Hilfe derer sie sich an Felsen in stärkster Strömung festhalten können (z. B. *Lithogenes*), lieben die meisten Welsarten schlammigen, weichen Untergrund. Viele sind gegenüber Wasserverunreinigungen und Sauerstoffmangel sehr widerstandsfähig. Manche können einen großen Teil ihres Sauerstoffbedarfes durch ihre nackte, schuppenlose Haut decken. Andere, besonders die *Clariinen*

<sup>1</sup> *Pseudoplatystoma fasciatum* und *P. coruscans* folgen den S. 68 erwähnten Schwärmen von *Prochilodus* im Paraguay.

und *Doradinen*, besitzen große, akzessorische Atmungsorgane hinter der Kiemenhöhle, und sie sind nicht nur imstande, den Wechsel der Gezeiten im Schlamm auszuhalten, sondern ähnlich wie die *Dipnoer* lange Zeit im Schlamm eingegraben die Trockenheit zu überdauern, und wie *Doras*, *Clarius* und *Heterobranchus* Landwanderungen auszuführen. Auch der elektrische Wels *Malapterurus* im Nil und den Flüssen des tropischen Afrika kommt zum Atemschöpfen an die Oberfläche, ist aber gegen Austrocknung seines Wohngewässers nicht sehr widerstandsfähig.

Die einzige europäische Welsart, *Silurus glanis*, ist ein Standfisch der größeren Flüsse, Seen und Teiche von Mittel- und Osteuropa und Westasien. Mit dem Rhein erreicht er seine Westgrenze; besonders häufig ist er in der Donau und den anderen Flüssen des Schwarzen Meerbeckens. Hin und wieder geht er auch ins Brackwasser und wird besonders in dem Kurischen Haff öfters gefangen. Im Schwarzen Meer und im Kaspisee wird der Wels auch gar nicht selten im Salzwasser angetroffen.

Der Wels liebt ruhiges, tiefes Wasser und Stellen, an denen er sich leicht unter versunkenem Holz tagsüber verbergen kann. Von seinem Versteck geht er gewöhnlich nur nachts auf Beutesuche und hält sich immer einzeln. Nur zur Laichzeit gesellen sich die Fische zu Paaren zusammen. Diese fällt in April bis Mai, wenn das Wasser Temperaturen von 18—20° C aufweist. Die Welspaare ziehen zu flachen mit Schilf bewachsenen Stellen oder wenn die Umgegend überschwemmt ist, auf Wiesen mit breitblättrigen Pflanzen, besonders gern in den Niederwald, wo sie manchmal zu mehreren Pärchen zusammen ihre Eier unter großen Blättern über faulendem, morschem Holz, am liebsten nachts oder bei Regenwetter, absetzen. Nach dem Laichen hüten die Eltern eine Zeitlang die Eier. ANTIPA beobachtet Welsmännchen, die noch bei dem Gelege aushielten, wenn bei fallendem Wasser der Rücken des Fisches schon herausragte. Das Tier legte sich dann um die Eier und bespritzte diese mit dem Schwanz mit Wasser. Nach dem Ausschlüpfen der Brut gehen die Fische wieder in tiefes Wasser zurück, und je größer der Wels ist — er kann bis zu 200 kg wiegen —, desto mehr zieht er sich als Einsiedler in tiefes Wasser zurück.

In Nordamerika gibt es 35 Welsarten aus verschiedenen Genera. Von ihnen ähnelt am meisten dem europäischen Wels *Ictalurus furcatus*, der auch meist in tiefem Wasser lebt und nur zur Laichzeit im Frühjahr in flachere Altwasser oder auf überschwemmtes Land geht. Von den *Ameiurus*-Arten ist am besten *Ameiurus nebulosus* bekannt, der auch nach Europa eingeführt wurde.

*Ameiurus nebulosus* laicht im Frühjahr — März bis Mai — bei einer Wassertemperatur von 18—20° C. Nach EYCLESHYMER und BIRGE halten sich die Fische streng monogam in Paaren zusammen und ziehen ins flache Wasser, in sandige Buchten und in das Überschwemmungsgebiet größerer Seen und bauen hier ihr Nest. Beide wühlen gemeinsam unter

überhängendem Gras oder Holz, oder unter im Wasser liegenden Gegenstände eine flache Grube aus; häufig werden letztere dem Nest eingefügt, und man findet nicht selten Gelege in Ofenröhren, Blechkannen und alten Töpfen. Die Eier ähneln dem Froschlaich und werden meist — besonders von dem Männchen bewacht — doch zeigen sich hier große individuelle Verschiedenheiten bei den verschiedenen Pärchen. Oft fächelt das Männchen dem Nest mit den Flossen Wasser zu. Nach dem Ausschlüpfen übernimmt das Männchen allein den Schutz der Brut und führt die Jungen aus. Wenn der Dottersack verschwunden und die Brut beweglich geworden ist, schließen sich häufig die Bruten verschiedener Pärchen zu einer Schule<sup>1</sup> unter der Obhut eines Männchens zusammen, so daß die Zahl der Jungen in einem solchen Schwarm von einigen 40 bis zu mehreren 100 schwankt. Schon diese jungen Fische zeigen den Hang zur nächtlichen Lebensweise und gehen völlig zu dieser über, wenn sich die Schulen auflösen.

Die anderen *Ameiurus*-, *Leptops*-, *Noturus*- und *Schilbeodes*-Arten ähneln in ihrer Lebensweise und ihrem Verhalten dem Zwergwels weitgehend. Größere Wanderungen führen auch sie nicht aus.

## IX. Haplomi.

Zu den *Haplomi* rechnen wir die: *Esocidae*, *Umbridae*, *Poeciliidae*, *Amblyopsidae* und *Scopelidae*.

Die *Esocidae* umfassen nur ein Genus mit fünf sicheren Arten:

*Esox lucius* (Europa westlich der Pyrenäen, über Nordasien und Alaska über die Großen Seen bis zum Atlantik);

*Esox reicherti* (Amur);

*Esox masquinongy* (Große Seen von Nordamerika und deren Umgebung);

*Esox reticulatus* (Südosten der Vereinigten Staaten);

*Esox vermiculatus* (Mississippiregion).

Alle Hechte sind typische Raubfische, die in ihrem Wohngewässer — Teichen, Flüssen und Seen — wohl bei der Nahrungssuche lebhaft hin- und herstreichen, aber keine eigentlichen Wanderungen unternehmen. Unser Hecht ist besonders im Sommer — vor allem die kleineren Exemplare — ein Bewohner des Schilfgürtels und zieht sich im Winter in größere Tiefen zurück. Schon im frühesten Frühjahr — Februar bis Mai — steigen dann die Hechte, zuerst die jüngeren, dann die mittelgroßen und zuletzt die

<sup>1</sup> Die Zusammenrottungen von jungen *Schilbeodes insignis* und *Ameiurus melas* hängt nach EDDY vom „Stoffwechsel“ ab (womit nach meiner Ansicht kaum etwas gesagt oder erklärt ist) und kann durch verschiedene Reizstoffe (Koffein, Alkohol, Strychnin in geeigneter Stärke) verstärkt, durch andere (Cyankalium, Chloreton) oder durch rasche Temperaturveränderungen gestört werden.

alten zum Laichen in Zuflüsse oder zu flachen Uferstellen auf, um entweder über sandigem Ufer oder grasigem, überflutetem Boden ihre Eier abzusetzen. Die junge Brut bleibt bis nach Resorption des Dottersackes in der Nähe der Wasseroberfläche; dann beginnt die Nahrungssuche, die die jungen Hechte selbst noch in kleine Moorgräben und kümmerliche Rinnsale führen kann. Mit zunehmender Größe ziehen sich dann die Fische während des Sommers und Herbstes in tieferes Wasser zurück, bewohnen aber mit Vorliebe den Pflanzengürtel.

*Esox lucius* verschmäht es nicht, ins brackige, ja selbst ins Salzwasser zu gehen, und an den Küsten der Ostsee, in den Haffen und besonders im Finnischen und Bottnischen Meerbusen wird er in großer Menge angetroffen. Ob sich dort auch das Laichgeschäft vollziehen kann, ist nicht sicher; KLOCK sah sofort nach dem Eisgang die Hechte von den Haffen in die Memel einsteigen.

Die anderen Hechtarten ähneln *Esox lucius* biologisch weitgehend.

Die *Umbridae*: *U. limi* (von Quebec bis nach Ohio und Michigan), *U. pygmaea* (Long Island und Neuse River), *U. umbra* (Ungarn und Südrußland) sind kleine, höchstens bis 8 cm große Fische, die in stagnierenden Tümpeln leben und keine Wanderungen ausführen. Das Hauptinteresse der Ichthyologen konzentriert sich auf die merkwürdige, noch ungeklärte Verbreitung dieser Familie.

Die *Poeciliidae* (*Cyprinodontidae*) „The killifishes“ umfassen Süßwasser- und Küstenfische in den wärmeren Teilen von Amerika, Afrika, Südasien (bis nach Japan) und Südeuropa. Die wichtigsten hierher gehörigen Gattungen sind *Cyprinodon*, *Fundulus*, *Fundulichthys*, *Heterandria*, *Xyphophorus*, *Lebistes*, *Oryzias*, *Tellia*, *Haplochilus*, *Percatopus*, *Gambusia* und *Anableps*. Von ihnen sind besonders die *Fundulus*-Arten der amerikanischen Ostküste bekannt, da sie sehr große Unbekümmertheit gegen den osmotischen Druck des sie umgebenden Wassers zeigen und sich in kurzer Zeit vom Süßwasser ans Salzwasser und umgekehrt gewöhnen. Auch ihre Eier ertragen, wie besonders J. LOEB und seine Schüler zeigten, außerordentlich starke osmotische Schwankungen.

*Fundulus heteroclitus* führt nach CHIDESTER zwischen den Strandstümpfen und dem Meere in New Jersey regelmäßige Wanderungen aus. Ende März (bei Temperaturen von + 15° C) steigen die Fische den Fluß innerhalb der Gezeitenregion aufwärts ins Brackwasser. Zuerst erscheinen mittelgroße Männchen, dann mittelgroße Weibchen und zuletzt gemischt junge und alte Tiere beiderlei Geschlechts. Das Laichgeschäft vollzieht sich von April bis Juli — ich habe auch noch im August in Woods Hole laichreife *Fundulus* gefunden. Nach dem Laichgeschäft ist der Killifisch erschöpft, und viele werden mit den Gezeitenströmungen wieder zum Meere zurückgetragen, wandern später wieder zum Teil aufwärts, andere bleiben in den Strandstümpeln bis zum Herbst, wenn die Temperatur nicht über 24° steigt (FIELD). Wo sie den Winter zubringen,



ist noch nicht sicher. Einige scheinen sich nach EDWARDS im Grund der Tümpel einzuwühlen und eine Art Winterruhe durchzumachen. Sicher ist, daß *Fundulus*, da sehr unabhängig von verschiedenen Salzkonzentrationen, oft zwischen Salz- und Brackwasser hin- und herwechselt, und anscheinend ist die Nahrungssuche dabei ein wichtiger Antrieb.

Andere Formen, besonders *Gambusia*-Arten<sup>1</sup>, sind lebendiggebärend. Die tropischen Arten haben anscheinend mehrere Bruten in einem Jahre, die der gemäßigten Zonen laichen im Sommer. Ausgesprochene Laichwanderungen kommen anscheinend nicht vor.

Die *Amblyopsidae*, die blinden Höhlenfische, sind so speziell an ihren Aufenthaltsort angepaßt, daß Wanderungen bei ihnen von vornherein ausgeschlossen sind.

Die Familie der *Scopelidae* stellt mit rund 100 Arten hauptsächlich Tiefseefische, die durch den Besitz von Leuchtorganen ausgezeichnet sind. Einige Formen sind Oberflächenfische, so *Myctophum glaciale*, eine kleine Art, deren Verbreitungszentrum im Atlantik nach JOHNSEN (1923) zwischen dem 45. und 50.° N. liegt. Im Mittelmeer kommt noch eine endemische Rasse, *M. glaciale thori*, vor, deren Verbreitungsareal von dem der Stammform offenbar getrennt ist, denn zwischen den Hauptverbreitungsgebieten werden die Fische nur selten oder überhaupt nicht beobachtet. So liegen aus dem Bereich der atlantischen Küste von Spanien und Portugal nur wenige und von der afrikanischen Küste bis zu den Azoren gar keine Funde vor. Wohl aber ist der Fisch im nördlichen Teil des Atlantischen Oceans überall dort, wo warmes und salzreiches Golfstromwasser in genügender Stärke vorhanden ist, wenn auch nicht häufig, so doch anscheinend ein ständiger Gast. Mit dem Golfstrom dringt *Myctophum* bis zur norwegischen und grönländischen See vor, und es sind von dort Exemplare in allen Größen von der Larve bis zum erwachsenen Fisch bekannt. JOHNSEN nimmt an, daß erstere wohl passiv getriftet sind (in der Nordsee wurden sie aber noch nie beobachtet); letztere als gute Schwimmer aktiv nach Norden gewandert sind. Ob sich die im Norden getroffenen Individuen auch hier fortpflanzen, ist noch nicht erwiesen. Einige Anzeichen sprechen dafür, denn im Norden ist der Fisch größer als im südlichen Atlantik, was damit zusammenhängen könnte, daß er infolge der niederen Temperaturen dort erst später geschlechtsreif wird. In seinem Hauptverbreitungsgebiet wird *Myctophum* im zweiten Jahre geschlechtsreif und stirbt dann ab; von der norwegischen Küste sind neben jugendlichen und 2jährigen Stücken einige 65—77 mm große Exemplare bekannt, die wahrscheinlich 3jährig sind. Im Atlantik fällt die Laichzeit ins Frühjahr, ist aber mit der geographischen Breite etwas wechselnd.

<sup>1</sup> *Gambusia* und *Cyprinodon*-Arten sind als Vertilger der Mosquitolarven bekannt und *G. affinis* ist zur Malariaabekämpfung auch in Südeuropa eingeführt worden und jetzt dort heimisch.

Die Mittelmeerform ist sicher eine Reliktform, die zur Eiszeit abgespalten wurde und sich auch im Mittelmeer wiederum in zwei getrennten Arealen, dem östlichen Becken und dem Marmarameer gehalten hat. Sie unterscheidet sich durch morphologische Charaktere und auch in ihrer Biologie von der atlantischen Art. So laicht *M. glaciale thori* im Winter, gelegentlich und vereinzelt auch in den übrigen Jahreszeiten.

In die Nähe der *Haplomi* gehören die *Xenomi*, vertreten durch eine einzige Art *Dallia pectoralis*, den „Blackfish“ in Alaska, St. Lawrence Island und Nordsibirien. Dieser bis 15 cm lange Fisch kommt dort in den süßen und brackigen Sümpfen der Tundren zwischen *Sphagnum*-rasen vor, wenn nach TURNER nur soviel Wasser vorhanden ist, um seine Haut naß zu halten. In Moos eingebettet überdauert der Fisch auch den Winter.

## X. Primitive Acanthopterygii.

Die *Acanthopterygii* sind eine relativ junge Gruppe, die höchstens bis zur Kreide zurückreicht. Heute ist sie trotzdem mit rund 6000 Arten bei weitem die artenreichste Gruppe der Fische. Sie umfaßt sowohl Salz- als Brack-, als Süßwasserfische, die alle zum Laichen in flacheres Wasser gehen.

Die systematische Abgrenzung der *Acanthopterygier* ist nicht ganz leicht. Mit den *Haplomi* werden sie durch die heute wohl meist als Unterordnungen angesehenen *Synentognathi*, *Percosoces* und *Rhegnopteri* verbunden.

Zu der Unterordnung *Synentognathi* oder *Scombresocidae* gehören die Familien der *Belonidae* und *Exocoetidae*. Sie umfassen rund 200 Arten und sind in ihrer Mehrzahl Hochseebewohner der tropischen Meere. Das best bekannteste Genus *Belone* ist fossil im unteren Eocän von Belgien und im oberen Eocän von Kroatien und Sizilien und die nächst verwandte ausgestorbene Gattung *Cobitopsis* im unteren Oligocän in Frankreich gefunden worden.

### a) Scombresociden.

Alle *Scombresociden* kommen zum Laichen in flaches Wasser, und ihre Eier sind durch eigentümliche, radiär gestellte lange Fäden ausgezeichnet, mittels derer sie, häufig in kleinen Klumpen oder Schnüren, an Wasserpflanzen befestigt werden.

*Belone vulgaris* (*Rhamphistoma belone*), der Hornhecht, bevölkert den Nordostatlantik von Madeira bis zur Höhe von Trondhjem, die Nord- und Ostsee und das Mittelmeer einschließlich des Schwarzen Meeres, wenn er auch an den Rändern des Verbreitungsgebietes seltener ist. Häufig treten die Hornhechte gemeinsam mit Makrelen auf.

Zur Laichzeit — Mai bis Juni — wandert *Belone vulgaris*<sup>1</sup> zu flachen mit Pflanzen bewachsenen Stellen. Nach dem Laichen halten sich die

<sup>1</sup> Der Hornhecht kann bis zu 60 cm lang werden; seine Laichreife erlangt er bei einer Länge von etwas über 30 cm.

Fische weiter in Ufernähe auf und gehen nicht allzu selten ins Brackwasser, gelegentlich sogar ins Süßwasser. Meist schwimmen sie in Scharen nahe an der Oberfläche, und häufig springen die Fische in größeren Sätzen aus dem Wasser empor. Sie stellen hauptsächlich den Sprotten, jungen Heringen, den Seestichlingen und den Sandaalen nach und ziehen sich mit diesen im Herbst in größere Tiefen zurück. Die Hornhechte des Sundes streichen im Sommer weit in der Ostsee herum und sollen im Herbst wieder in westlicher Richtung zurückwandern (SMITT).

Die Larve von *Belone vulgaris* schlüpft aus dem 3—3,5 mm großen Ei nach 4—5 Wochen. Sie ist 13 mm lang und entwickelt nach etwa 10 Tagen (18 mm lang) einen außerordentlich langen Unterkiefer, der etwas nach unten gebogen ist und bei einer Länge von 28 mm die Hälfte der Körperlänge ausmacht (*Hemiramphus*-Stadium). Wenn die Larve 56—60 mm mißt, wächst auch der Oberkiefer in die Länge und so wird der eigentümliche Schnabel von *Belone* gebildet.

Die jungen Hornhechte führen während dieser Zeit ein pelagisches Leben und werden bis zum September — 6—8 cm lang — in Ufernähe gefunden; später ziehen sie sich in größere Tiefen zurück. Im nächsten Frühjahr erscheinen die einjährigen Fische wieder im flachen Wasser, wachsen bis zu 22 cm heran und verlassen im Herbst wiederum die Küste. Dieser Wechsel zwischen einem Sommeraufenthalt im flachen Wasser und einem Verbringen des Winters in größerer Tiefe zeigen auch die älteren, geschlechtsreifen Jahrgänge.

Die Hornhechte, besonders die jüngeren Jahresklassen, halten in Schwärmen zusammen, und auch das Laichgeschäft erfolgt zusammengeschart. Die einzelnen Schwärme scheinen ein beschränktes Areal zu bewohnen und zu durchstreifen, denn das Erscheinen des Hornhechtes an verschiedenen Küsten ist zeitlich und besonders örtlich sehr variabel, zeigt manchmal aber eine gewisse Periodizität, die wahrscheinlich darauf zurückzuführen ist, daß gute oder schlechte Laichjahre den betreffenden Schwarm bald individuenreicher, bald ärmer machen oder ihn sogar für mehrere Jahre vernichten können.

Im Nordwestatlantik tritt an Stelle von *Belone vulgaris* *Belone (Tylosurus) marinus*. In seiner Biologie und seinen Wanderungen ähnelt er weitgehend der ersten Art, geht aber zum Laichen noch dichter an Land heran und soll gelegentlich auch im Brack- und Süßwasser seine Eier an Pflanzen anleben. Sicher ist, daß er auf der Nahrungssuche weit in Flüssen hinaufgeht.

*Scombresox saurus* hat eine mehr südliche Verbreitung als *Belone vulgaris* und bewohnt das Mittelmeer und den mittleren Atlantik, ist aber im Sommer im Bereiche der britischen Inseln nicht selten und dringt gelegentlich in das arktische Gebiet ein. So wurde er schon an der skandinavischen Küste bis zum Nordkap und bei Island, ebenso in den Belten

und Sunden beobachtet. An der amerikanischen Küste stößt er nördlich bis zum Cape Cod vor.

Das Laichen von *Scombrosax saurus* findet wahrscheinlich im tropischen Atlantik auf der Hochsee statt, und die Eier sind pelagisch. Sie tragen nach den Befunden von HAECKEL<sup>1</sup> am Ovarialei und nach Eifängen von HJORT und MURRAY<sup>2</sup> in der Sargossasee ebenfalls Filamente, die aber kürzer sind als die bei dem Ei von *Belone*. Auf der Hochsee werden auch die jüngsten Larvenstadien gefunden, von wo aus sie mit den Strömungen gegen die Kontinente getrieben werden. Auch die *Scombrosax*-Larven machen ein *Hemiramphus*-Stadium durch.

Die verlaichten Fische schließen sich zu Scharen zusammen und streifen weit umher, sie sind es, die im Sommer in den nördlichen Meeren angetroffen werden.

Andere hierher gehörige Arten der Genera *Belone*, *Tylosurus*, *Strongurus*, *Scombrosax*, *Cololabis* und *Hemiramphus* (bei letzterem ist nur der Unterkiefer stark verlängert) werden beiderseits des tropischen Amerika im Pazifik, im Indischen Ocean und in der Nähe von Australien gefunden. Die meisten Arten leben in Scharen nicht allzu weit von der Küste und laichen wahrscheinlich alle wie *Belone* in flachem Wasser, manche vielleicht im Brackwasser. Einige steigen wie *B. marinus* weit in Flüsse auf und *Potamorhaphis* hat sich in Flüssen von Brasilien und *Belone cancila* in Indien und auf den Malayischen Inseln ganz ans Süßwasser angepaßt.

Die *Exocoetidae*, die *Flugfische*, sind gesellig lebende, typische Hochseefische der Tropen, die über das Wasser herausspringen und mit Hilfe ihrer sehr stark vergrößerten Brustflossen im Gleitflug kürzere Strecken zurücklegen können. Die Flugfähigkeit, besser Segelfähigkeit, ist bei den verschiedenen Arten verschieden stark entwickelt. Alle haben, wie durch die Fänge von „Michael Sars“ festgestellt wurde, pelagische, mit Filamenten versehene Eier.

*Exocoetus volitans* hat anscheinend circumäquatoriale Verbreitung, dringt aber zur warmen Jahreszeit in Scharen nach Norden und Süden vor und wurde schon vor Norwegen beobachtet. Die Fische streifen weit umher, und da sie zur Sommerszeit in den Küstenregionen häufiger sind als im Winter, so hält es MEEK mit H. SAUNDERS<sup>3</sup> für möglich, daß sie ähnlich wie die *Beloniden* saisonelle Wanderungen ausführen. H. SAUNDERS hat *Exocoetus* in großen Scharen im März bei den Chincha-Inseln beobachtet und nimmt an, daß sie sich dort zum Laichgeschäft zusammen gefunden haben, da er nie einen Fisch in der Luft beobachtete; jedoch hat er den Beweis für die Laichablage nicht erbracht.

Andere fliegende Fische aus den Genera *Fodiator*, *Exonantes* und *Cypselurus* haben engere Verbreitungsgebiete; biologisch verhalten sie sich soweit bekannt ähnlich wie *Exocoetus*.

<sup>1</sup> Müllers Arch. 1855.      <sup>2</sup> The depth of the Ocean. II. ed.

<sup>3</sup> Zit. nach MEEK.

## b) Percosoces.

Zu den *Percosoces* wollen wir hier die Familien der *Atherinidae*, *Mugilidae* und *Sphyraenidae* rechnen.

Die *Atherinidae*<sup>1</sup>, die *Ährenfische*, umfassen mehrere Genera mit rund 60 Arten. Sie sind in der Hauptsache Küstenfische der tropischen und subtropischen Meere. Früher waren sie weiter verbreitet, wie Funde in eocänen und miocänen Schichten in Frankreich, Italien und Kroatien beweisen. Durchweg haben wir es hier mit kleinen oder nur mäßig großen, marinen Fischen zu tun, die sich in kleineren oder größeren Scharen an flachen Küstenstellen, am liebsten in sandigen Buchten, aufhalten. Viele treten ins Brackwasser, manche auch ins Süßwasser über, und einige Spezies sind zu Süßwasserbewohnern geworden. Manchmal erscheinen einzelne Arten in ungeheurer Menge an bestimmten Stellen der Küste.

Die bekanntesten Arten sind *A. hepsetus* und *A. mochon* im Mittelmeer, *A. boyeri* im Mittelmeer und im Ostatlantik — letztere soll nach COUCH im Oktober 1846 in großen Schwärmen an der Küste von Cornwall aufgetreten sein<sup>2</sup> —, *A. presbyter* in der südlichen Nordsee, im Kanal und im östlichen Atlantik bis zum Mittelmeer und *Atherinichthys notata* auf der amerikanischen Seite des Atlantischen Oceans.

Die Eier, deren Entwicklung und die Larven dieser Arten wurden von RAFFAÈLE, MARION, FABRE-DOMERQUE und BIÉTRIX, HOLT, EHRENBAUM, AGASSIZ und RYDER<sup>3</sup> beschrieben. Die Eier tragen wie die der *Scombrosociden* feine, haarartige Filamente, mittels derer sie an Wasserpflanzen befestigt sind. Die Eiablage erfolgt meist dicht am Ufer. *A. mochon* geht in der Rhonemündung aufwärts zu kleinen Zuflüssen und laicht hier (MARION). Die Eier von *A. hepsetus* und *A. boyeri* sind 2,5 bzw. 3,25—3,5 mm groß, die von *A. presbyter* nur 1,85—1,9 mm. Die Laichzeit fällt in den Sommer, für *A. presbyter* in den Juni und Juli. Die Larven dieser Art sind beim Schlüpfen 6,8—7,5 mm und völlig durchsichtig. Sie leben pelagisch und erscheinen 9 mm lang Ende Juni an den Küsten von Cornwall; Ende Juli sind sie hier 14—22 mm groß (HOLT). EHRENBAUM hat die bereits pigmentierten Stadien (27—35 mm lang) im August und September bei Helgoland nachgewiesen. Die Jungen werden mit den Gezeitenströmungen auf und ab und auch längs der Küsten getragen. Im Herbst ziehen sie sich, wie die Alten, in etwas größere Tiefe zurück, um im nächsten Frühjahr wieder zu erscheinen.

<sup>1</sup> JORDAN und STARKS: A review of the Atherine fishes of Japan. Proc. U. S. A. Nat. Mus. 24. 1901.

<sup>2</sup> Nach EHRENBAUM (1905) ist dieses Vorkommen, da Belegexemplare verloren gegangen sind, nicht sicher erwiesen.

<sup>3</sup> Genaue Literaturangaben siehe bei EHRENBAUM, „Nordisches Plankton“.

*Atherina*-Arten sind auch aus anderen Meeren bekannt, so *A. stipes* von den Westindischen Inseln, *A. bleekeri* von Japan, *A. insularis* und *A. lacunosa* aus Polynesien.

Die *Atherinichthys* (*Menidia*), *Atherinops*-, *Basilichthys*-, *Kirtlandia*- und *Chirostoma*-Arten leben dicht unter der Küste, z. B. *Atherinops affinis*, der Iso flos-maris in Japan, einige sogar in der Brandungszone und viele haben sich in Mexiko, an den Küsten des Südpazifik und Südatlantik völlig ans Süßwasser angepaßt. Eine ganze Reihe von *Chirostoma*-Arten, die alle bis zu 30 cm groß werden, lebt in den Seen von Mexiko.

Die *Mugilidae* ähneln biologisch den *Atherinidae* weitgehend. Sie sind aber noch ausgesprochener wie diese Küstenfische, die sich fast ausschließlich in der Gezeitenzone in flachem Wasser und in mit dem Meere in Verbindung stehenden Brack- und Süßwasserseen und -tümpeln aufhalten und oft beträchtliche Strecken in die Flüsse aufsteigen. In der Regel halten sich die *Meeräschen* in Scharen zusammen — nicht selten gemischt mit anderen Friedfischen der Küstenregion, wie mit Seearben — und folgen dem Flut- und Ebbstrom.

Die *Mugiliden* umfassen heute rund 100 Arten; auch sie sind in ihrer Hauptsache tropische und subtropische Fische, und das Zentrum ihres Verbreitungsgebietes liegt in Ostindien. Einige Arten haben ein sehr weites Verbreitungsgebiet, so besonders die bekannteste Spezies *Mugil cephalus*. Diese kommt im Roten Meer und im Mittelmeer, beiderseits des Atlantik und auf beiden Seiten des Stillen Ozeans von der Höhe von Chile bis zu der Montereybucht vor.

*M. cephalus* geht nicht selten in die Flüsse, z. B. in den Nil und andere Zuflüsse des Mittelmeeres, in den Mississippi und in japanische Flüsse, in Salz-, Brack- und Süßwassersümpfe, z. B. in die Lagunen von Comacchio, die Strandseen von Florida, Alabama, Mexiko, Kalifornien und Japan; außerdem wird er auch in weiter ab vom Meere gelegenen Binnenseen, z. B. in Tunis, angetroffen.

*Mugil (Liza) capito* verhält sich biologisch dem *M. cephalus* sehr ähnlich; sein Verbreitungsgebiet erstreckt sich vom Kap der Guten Hoffnung längs der Ostküste des Atlantik — einschließlich des Mittelmeeres — bis zur norwegischen Küste, wenn hier auch der Fisch nur gelegentlich einmal beobachtet wird.

*M. chelo* und *M. auratus* reichen südlich nur bis zu den Kanaren; die erste Art wurde gelegentlich schon im Kattegat und in der Ostsee angetroffen. *M. curema* bevölkert die Küsten des tropischen Amerika. Mehrere *Liza*-Arten kommen in Samoa und an anderen Südseeinseln vor. Das Genus *Agonostomus* lebt in Gebirgsflüssen der Westindischen Inseln und Mexikos, und die „Joturo“ und „Bobo“, *Joturus* und *Xenorhynchichthys*-Arten sind sehr robuste Süßwasserfische, die unterhalb der Wasserfälle in den Wildbächen von Cuba, Mexiko und Panama vorkommen.

Die Biologie der Süßwasserarten ist noch sehr wenig bekannt, und auch über die *Meeräschen* sind wir noch recht unvollkommen unter-

richtet. Die Eier des Genus *Mugil* besitzen eine große Ölkugel und sind allem Anschein nach an ein pelagisches Schwimmen im Salzwasser angepaßt; im Brack- und Süßwasser sinken sie zu Boden. Aller Wahrscheinlichkeit nach können viele *Mugil*-Arten, so *M. capito* und *cephalus*, im Salz-, Brack- und Süßwasser laichen; jedoch scheinen sich die gleichen Arten an verschiedenen Orten verschieden zu verhalten. Sicher ist, daß sie in den Nil, in spanische und südafrikanische Flüsse ziemlich weit eindringen. Die Laichzeit scheint der Frühling und Sommer zu sein.

Die Larven sind sehr klein (2 mm) und offenbar an ein pelagisches Leben angepaßt. Sie halten sich in Ufernähe auf und machen das Auf und Ab der Gezeiten mit. Ihr Wachstum scheint recht verschieden zu sein; während STEARN angibt, daß sie im Golf von Mexiko im ersten Jahre bis 15 cm heranwachsen, konnte CUNNINGHAM im Aquarium von Plymouth die Jungen von *M. chelo* nur auf 5,6 mm bringen.

Die jungen *Mugil* halten sich nach Jahresklassen gesondert dicht in Schwärmen zusammen, während die Laichschwärme aus Individuen mehrerer Jahresklassen bestehen. Besonders die letzteren machen sicher zur Sommerszeit nach der Laichablage weite Streifen, die sie längs der Küste bis zu den Grenzen der Verbreitungsgebiete führen. Wie im einzelnen diese Züge gehen, ist noch nicht bekannt. Immer erwecken sie den Eindruck, daß sie mehr erratisch als präzise sind<sup>1</sup>.

Die *Sphyraenidae*, „*Barracudas*“ oder „*Pfeilhechte*“ sind gefürchtete Räuber und gute Schwimmer, die nektonisch, aber selten in größerer Entfernung von der Küste leben. Die Heimat der Familie sind die tropischen Meere. *Sph. picuda (barracuda)* im Antillenmeer, *Sph. commersoni* in Polynesien und *Sph. jello* an der Küste von Liberia werden bis 2 m lang; *Sph. sphyraena* im Mittelmeer und *Sph. argentea* erreichen nur 1 m. Alle Arten ziehen im Sommer dichter an die Küsten heran und im Winter in tieferes Wasser zurück. Über Laichgewohnheiten und -wanderungen sind mir keine weiteren Daten bekannt.

### c) Rhegnopteri.

Die Unterordnung der *Rhegnopteri* wird vertreten durch die Familie der *Polynemidae*. *Polynemus*-Arten bewohnen die tropischen Küsten des Atlantischen, des Stillen und des Indischen Ozeans. Ihre Biologie ist noch wenig bekannt, doch steht fest, daß einige von ihnen, ähnlich wie die *Mugiliden*, in Flüsse eindringen.

---

<sup>1</sup> ROULE (1915) sucht nachzuweisen, daß sich die Fische einzig und allein von ihrem O<sub>2</sub>-Bedürfnis leiten ließen, eine Behauptung, gegen die KATHARINER Stellung nimmt. (Siehe Allg. Fischerei-Zeitg. 41, 160—161. 1916 und C. R. Acad. Sci. Paris 1915, S. 161.)

## XI. Perciformes.

### a) Salmopercae und Berycidae.

Die *Salmopercae* unterscheiden sich von den anderen *Acanthopterygiern* durch den Besitz einer Fettflosse und eines wegsamen Ductus pneumaticus. Vertreten sind sie durch die Familie der *Percopsidae* in Nordamerika. *Percopsis guttatus* bewohnt klare Gewässer, Flüsse und Seen vom Saskatchewan und von der Hudsonbucht bis nach Kansas und ist besonders häufig im Gebiet der großen Seen. Über Wanderungen dieser Form ist mir nichts bekannt; ebensowenig über solche der Reliktform *Columbia transmontana* in den Lagunen des unteren Columbia-river.

Die Familie *Berycidae* umfaßt mehrere Genera, von denen die bekanntesten *Beryx*, *Trachichthys*, *Myripristis* und *Holocentrum* sind. Alle sind weit verbreitet und ihre Vertreter leben in mäßigen oder größeren Tiefen der warmen Meere, dringen aber anscheinend gelegentlich, ähnlich wie die meisten makrelenartigen Fische, nach Norden und Süden vor. *Beryx decadactylus* wird vor Portugal, Madeira, Cuba, im Golfstrom und vor Japan gefunden, hin und wieder aber auch an der norwegischen Küste beobachtet. Die *Trachichthyiden* sind Warmwasserbewohner, gehen aber in sehr große Tiefen hinab. Die lebhaft gefärbten *Holocentriden*- und *Myripristis*-Arten, die „Soldatenfische“, sind Bewohner der Korallenriffe, wo sie sich hauptsächlich an dem meerwärts gerichteten Abfall aufhalten. Uferfische in Japan und Australien sind die *Monocentridae*, während die *Pempheridae* und *Polymixidae* in tiefem und tieferem Wasser des pazifischen Meeres leben.

Die *Aphredoderidae*, die „Piratenbarsche“, bilden eine kleine Familie, deren Typ durch *Aphredoderus sayanus* aus Nordamerika repräsentiert werden mag. Er lebt in schlammigen, langsam fließenden Flüssen, am liebsten in Creeks, wo er auch im Mai sein Nest baut, das von beiden Geschlechtern bewacht und verteidigt wird.

### b) Perciformes s. str.

Die *Elassomidae* und *Centrarchidae*, die Sonnenbarsche („Sunfish“) und Steinbarsche („Crappies“ oder „Rock bass“) sind in mehreren Gattungen über Nordamerika verbreitet und kommen besonders in kleineren Seen, Flüssen, Creeks und auch in Sümpfen vor; die größeren Crappies jedoch auch in größeren Seen. Soweit ihre Lebensweise bekannt, sind alle Frühjahrs-laicher und höhlen am Ufer ihres Wohngewässers in angeschwemmtem, sandigem oder krautigem Boden ein kleines Nest aus.

*Pomoxis annularis* und *P. sparoides* sind über die Vereinigten Staaten verbreitet und bewohnen sowohl klares als schlammiges Wasser; im Mississippigebiet halten sich die Jungen mit Vorliebe an überschwemmten Stellen auf. *Centrarchus macropterus* lebt in sumpfigen



Teichen und langsam fließenden Strömen der Südstaaten. *Ambloplites rupestris* zieht rasch fließendes Wasser vor. *Archoplites interruptus* ist der einzige Vertreter der Gruppe, der im Westen der Rocky Mountains angetroffen wird. Die verschiedenen *Lepomis*- und *Eupomotis*-Arten leben häufig in Scharen beisammen; das Laichen erfolgt paarweise in einem Sandnest in Ufernähe von Mai bis August<sup>1</sup>. Einige Arten sind typische Oberflächenfische, andere gehen tiefer; im Winter ziehen sie sich alle in größere Tiefen zurück. *Eupomotis*-Arten sind teils absichtlich, teils unfreiwillig (durch Aquariumsliebhaber) auch in europäische Gewässer überführt worden, und *E. aureus* kommt z. B. im Rhein nicht selten vor.

Die Vertreter des Genus *Micropterus* (*Grystes*), die „Schwarzbarsche“ („black bass“), sind größere, räuberische Fische und gehören in Amerika zu den wichtigsten Nutz- und Sportfischen. *M. dolomieu*, der „small mouthed bass“, liebt rasch fließendes, ziemlich klares Wasser, wo er hauptsächlich Fischen nachstellt. Den Winter verbringt er schläfrig an tiefen Stellen unter Steinen. Sein Nest legt er in ungefähr  $\frac{3}{4}$  m Tiefe in Sand oder auf Geröllgrund, besonders gern hinter einem größeren Stein oder Holzstamm an. Das Männchen wühlt in 4—48 Stunden mit dem Schwanz das 30—40 cm große Nest aus, wobei ein kleiner Wall um die Höhlung herum entsteht. Dann holt es sich ein Weibchen und zwingt es in das Nest; wenn die Eier unter lebhaftem Liebesspiel angelegt sind, verjagt das Männchen das Weibchen und bewacht die Eier und die Brut. Die Laichzeit fällt von April bis Ende Juni.

Der nächstverwandte *M. salmoides* zieht größere und trübere Flußläufe als auch Seen vor; er ist deshalb im Süden häufiger. Außerdem hält er sich mehr in tieferem Wasser auf, wo er sich zwischen Wurzelwerk, Holz und Steinen versteckt, und besonders alte Fische suchen die tiefsten Stellen auf. Im Frühjahr sieht man dann den Forellenbarsch oder „large mouthed black bass“ wieder in flachem Wasser, wo er von April bis Juli zwischen Laub und Wurzelfasern, selten in Sand oder Geröll sein Nest anlegt. Seine Laichgewohnheiten gleichen im übrigen völlig denen der vorhergehenden Form<sup>2</sup>. Die Inkubationszeit beträgt für beide

<sup>1</sup> Die *Ambloplites*-Arten bauen kein eigentliches Nest, das Männchen bewacht aber die Stelle, an der die Eier liegen und dann die Jungen, beißt nach anderen Fischen und sogar nach der Hand. *Lepomis*-Arten bauen ein Nest und auch hier verteidigt das Männchen so eifrig und ausdauernd das Nest, daß weggefangene und wieder zugesetzte Männchen sofort wieder in Wachststellung gehen (HANKINSON, T. L.: A biological survey of Walnutlake. Rep. St. Bd. Geol. Survey Michigan 1908).

<sup>2</sup> MEEK gibt für beide Formen an, daß sie die Flüsse zwecks Verrichtung ihres Laichgeschäftes aufstiegen. In der neueren Literatur, z. B. bei FORBES und RICHARDSON (1920) und JORDAN (1925) finde ich keine diesbezüglichen Angaben. Möglicherweise macht HENSHALL (1904), dessen „Book of the Black-Bass“ mir nicht zugänglich war, diese Angaben. Aber auch in der deutschen Literatur — beide Fische wurden 1883 in Deutschland eingeführt — sehe ich keine Angaben über anadrome Wanderungen.

Arten 10—14 Tage. Die Jungen von *M. dolomieu* zerstreuen sich bald nach dem Ausschlüpfen, während die von *M. salmoides* längere Zeit in Scharen beieinander bleiben.

Nahe verwandt mit den *Centrarchidae* sind die Familien *Kuhliidae*, *Kyphosidae*, *Lobotidae*, *Toxotidae*. Das Genus *Kuhlia* umschließt Fische des Meeres, Brack- und Süßwassers in Ostafrika, vom Äquator südlich bis zum Kap und in Madagaskar; besonders häufig kommen sie an und auf den ostindischen und polynesischen Inseln und Nordostaustralien vor, einige auch in Japan. In ihren Gewohnheiten gleichen die Süßwasserformen den Black bass; manche marine Arten scheinen im Brackwasser und selbst im Süßwasser zu laichen, andere Arten, z. B. *K. taeniura*, gehen nie in Flußnähe.

Die Jungen von *Lobotes surinamensis* wurden von GOODE<sup>1</sup> im Tuckahoe River, New Jersey, beobachtet, woraus auf eine anadrome Wanderbewegung dieser ziemlich seltenen Salz- oder Brackwasserfische geschlossen werden dürfte.

Die *Toxotidae*, die Schützenfische, bevölkern die oberflächlichen Wasserschichten in der Nähe des Ufers der Flüsse von Ostindien, Polynesen, Nordaustralien und Neuseeland und kommen auch in der Brackwasserregion vor. Vermittels eines aus dem Munde gespritzten Wasserstrahles schießen sie Insekten von Halmen und Büschen herunter. Über ihre Fortpflanzung und Wanderung ist nichts bekannt.

Die *Nandidae* in den tropischen Teilen vom Kongo, vom Amazonasgebiet und in Ostindien sind ebenfalls noch wenig bekannt; sowohl die Süßwasser- als auch die marinen Formen scheinen sich zwecks Laichens dem Ufer zu nähern.

Die *Percidae*, die Barsche, umfassen ungefähr 90 Arten von Süßwasserfischen der nördlichen Halbkugel. Am bekanntesten sind die europäischen Arten.

*Perca fluviatilis* ist über fast ganz Europa und Nordasien und in der Varietät *P. flavescens* auch in Nordamerika verbreitet (Abb. 50). In Flüssen der Äschenregion, selten der Forellenregion, bis zum Unterlauf und selbst im Brackwasser, aber auch in oligotrophen und nicht zu stark eutrophen Seen kommt der Barsch oft massenhaft vor. Er besitzt ein sehr weitgehendes Anpassungsvermögen an wechselnde Bedingungen, und SCHIEMENZ unterscheidet deshalb für Norddeutschland drei ökologische Rassen<sup>2</sup>: Krautbarsch, Tiefenbarsch und Jagebarsch. Ersterer lebt in Seen als Friedfisch auf der Halde und der Schaar; der Tiefenbarsch und Jagebarsch sind Raubfische der Halde und des freien Sees. Ähnliche, sich biologisch verschieden verhaltende Formen, kommen nach GASCHOTT im Bodensee vor, und im Königsee lebt ein kleiner Barsch als

<sup>1</sup> Zit. nach GOODE.

<sup>2</sup> Der Ausdruck „ökologische Rassen“ scheint mir in diesem Fall verfehlt, da nicht variationsstatistisch nachgewiesen ist, ob es sich tatsächlich um Rassen handelt. Mir wäre der Ausdruck „Freißformen“ sympathischer.

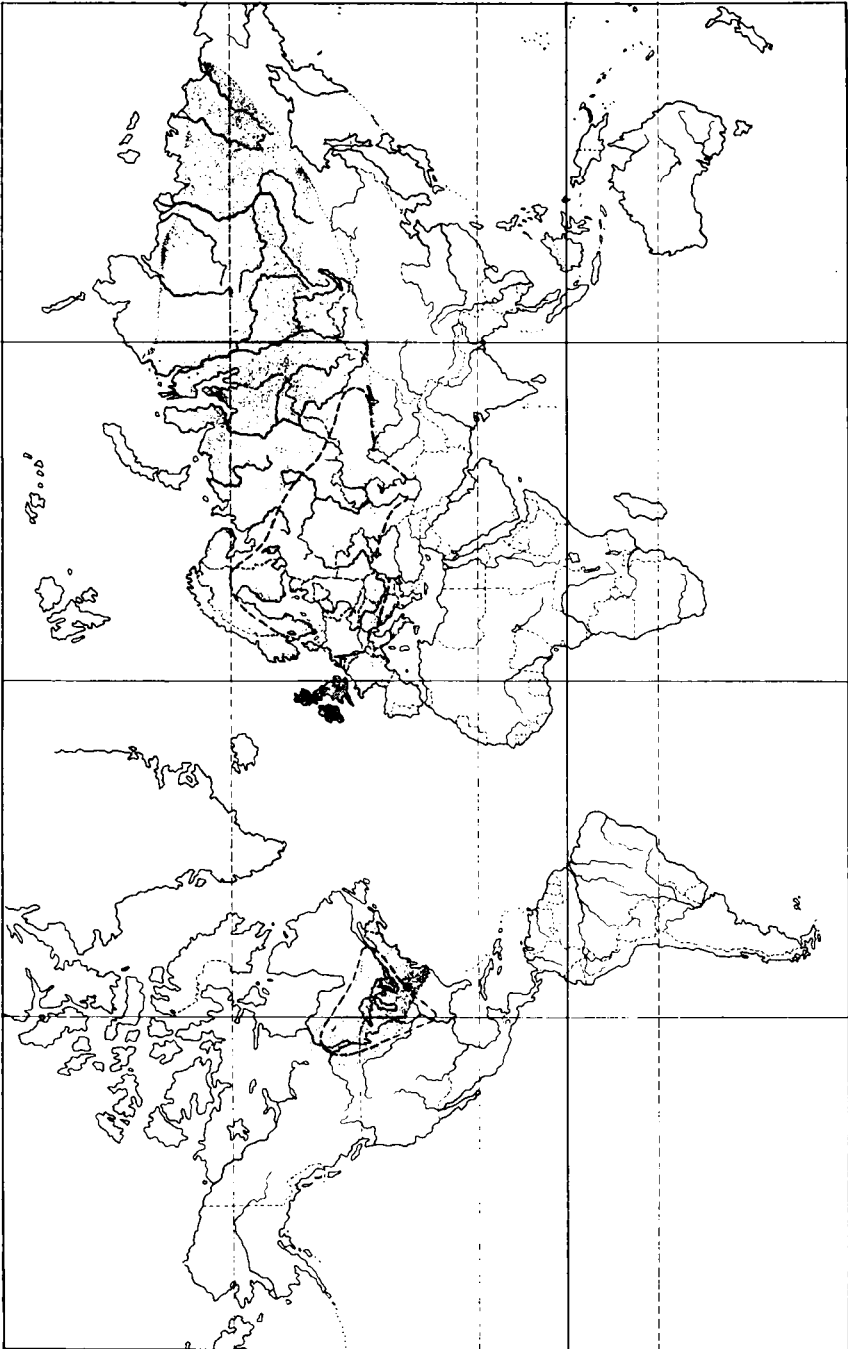


Abb. 50. Verbreitung der Genera *Perca* und *Lucioperca* (*Stizostedion*) (nach МЭБХ). *Perca*: schattiert; *Lucioperca*: mit gebrochener Linie umrandet.

Planktonfresser und ein großer Tiefenbarsch als Raubfisch. Nur für letzteren See ist festgestellt, daß wir es nicht mit verschiedenen Jahresklassen, sondern anscheinend mit wirklichen Rassen zu tun haben.

Die Laichzeit der Barsche fällt je nach Lage und Temperatur ihres Wohnortes von März bis Mai. Die Fische ziehen zu flachen Stellen und kleben ihren Laich<sup>1</sup> in Bändern oder Klumpen an Schilf, *Characeen*-Rasen, untergetauchtes Holz, Steinen und dergleichen fest. Die 5—6 mm lange Dotterbrut ist mit einer Ölkugel versehen und zunächst frei schwimmend; auch nach Resorption des Dotters lebt der junge Barsch bis zu einer Länge von 15—20 mm rein pelagisch und sucht dann das Litoral auf.

Junge Barsche findet man sowohl im See als im Fluß häufig in Schwärmen zusammen<sup>2</sup>, während ältere meist einzeln in einem Versteck stehen. Im Winter ziehen sich alle in größere Tiefen zurück.

Die Schwärme jüngerer Barsche zeigen oft ein starkes Überwiegen bald des einen, bald des anderen Geschlechtes, woraus geschlossen werden darf, daß sich die verschiedenen Geschlechter außerhalb der Laichzeit in getrennten Schwärmen zusammenhalten. Das Gesamtgeschlechtsverhältnis beträgt jedoch ungefähr 50:50.

Auch außerhalb der Laichzeit ist der Barsch mancherorts ein unruhiger Geselle und unternimmt oft in Scharen große Wanderungen. Die Gründe für diese sind noch unbekannt, nur steht nach G. SCHNEIDER fest, daß sie nicht durch Nahrungsmangel hervorgerufen werden. Im Mälarnsee wurden 1909 im August Scharen von Barschen (30—50 cm Länge) in unabsehbarem Zuge beobachtet, wie sie nach Westen gegen das Meer hinzogen (ANDERSON und HUITFELD-KAAS). Aus dem Wirzjerwsee ziehen alljährlich Scharen von einjährigen Barschen durch den Embach nach dem Peipussee (G. SCHNEIDER). Ziemlich regelmäßige Wanderungen hat HENKING im Stettiner Haff beobachtet und sie durch Markierungsversuche näher verfolgt. Sommers über halten sich die Fische mehr in der See auf, um im Winter in das Süßwasser zurückzuwandern. Dabei werden oft beträchtliche Strecken zurückgelegt: Ein im Kaminer Bodden ausgesetzter Barsch wurde 28 km nördlich von Kolberg wieder gefangen.

In Flüssen scheint dagegen der Barsch mehr ein Standfisch zu sein. Am Raunheimer Wehr (im Main) erscheint er nach den Angaben von BUXBAUM nur vereinzelt, ebenso an den Stauwehren des Oberrhein (SCHMASSMANN), und markierte Barsche entfernten sich im Oberrhein in 21 Tagen nur 0,5 km von dem Aussetzungsort (STEINMANN).

<sup>1</sup> Ein  $1\frac{1}{4}$  kg schwerer Barsch produziert bis 30000, ein 2 kg schwerer über 100000 Eier.

<sup>2</sup> Nach RYDER (Rep. U. S. A. Fish Comm. 5) und REIGHARD (Bull. Bur. Fish. 33) verhalten sich die amerikanischen Barsche genau ebenso.

Das Genus *Lucioperca* (einschließlich *Stizostedion*) hat ein ähnliches Verbreitungsgebiet wie *Perca*, nur nicht so ausgedehnt (Abb. 50). *Stizostedion* (*Lucioperca*) *vitreum*, *S. canadense* (*griseum*) im Osten und im Mittelwest von Nordamerika lieben klares Wasser und festen Sandboden. Der Laich wird im April in Ufernähe abgesetzt, und im flachen Wasser bringen die Fische, alte wie junge, den Frühling und Sommer zu, um sich im Winter in größere Tiefen zurückzuziehen.

*L. sandra*, der Zander, ist ein Fisch des östlichen und südöstlichen Europas, und sein Verbreitungsgebiet reicht bis nach Turkestan. *L. volgensis*, vielleicht nur eine Rasse des ersteren, findet sich im Schwarzen und Kaspischen Meergebiet. Als Wohngebiet werden Seen und Haffe gegenüber Flüssen vorgezogen, jedoch sind letztere auch, besonders im Unterlauf (z. B. die Elbe), vom Zander bevölkert<sup>1</sup>; allzu klares Wasser wird gemieden, und besonders werden eutrophe Seen mit geringer Sichttiefe vorgezogen (WILLER). Die besten Zanderseen sind solche bis zu 10 m Tiefe. Jedoch kommt der Zander auch in tieferen Seen vor und hält sich dort, wie z. B. im Ammersee, mehr am Ufer und in der Halde auf. Schlammgrund wird gemieden, ebenso Stellen, die allzu stark bewachsen sind.

Zur Laichzeit, je nach Gegend von April bis Anfang Juni, werden 1—2 m (RAUCH) oder 2—3 m tiefe, sandige, steinige Stellen der Halde aufgesucht und dort der „Bruch“<sup>2</sup> angelegt, d. h. eine 50—80 cm große Stelle, von Verunreinigungen und Schlamm glatt gefegt und die zahlreichen Eier an Würzelchen oder Steinen festgeklebt. Die Jungen ernähren sich zuerst von Plankton, dann von *Chironomiden*-Larven und gehen bald zu *Crustaceen*- (*Mysis*, *Gammarus*, *Crangon*) und Fischnahrung (Stint, Plötze, Ukelei usw.) über.

Außer diesen wenig ausgedehnten Laichwanderungen führen an manchen Orten die Zander, ähnlich wie die Barsche, größere Nahrungswanderungen aus. Im Ammersee folgt der Zander dem Ukelei in die Ammer, wenn dieser zum Laichen dorthin aufsteigt. Nach G. SCHNEIDER wandern im Baltikum 3—4 Monate alte Zander in die Haffe aus. In der Ostsee beobachtete HENKING regelmäßige Wanderungen zwischen dem dort schwach salzhaltigen Meerwasser und den Haffen. Seine Markierungsversuche im Stettiner Haff zeigten, daß die Zander im Juni und Juli die Ostsee aufsuchen, um im Spätherbst wieder in die Haffe zurückzuwandern.

<sup>1</sup> Wachstumsuntersuchungen von E. MOHR haben gezeigt, daß der Zander in stehenden Gewässern besser gedeiht als in fließenden, und daß er in einem Süßwassersee rascher wächst als im brackischen Haff.

<sup>2</sup> Durch Schaffung von künstlichen Brüchen und Auslegen von Bündeln, Wurzelwerkes oder Wacholderzweigen wird der Laich gesammelt und künstlich weiter gezüchtet, um Satzmaterial für Besetzung von Seen und Flüssen zu gewinnen; weitere Methoden der künstlichen Zucht siehe bei GASCHOTT.

Die Vertreter des Genus *Acerina* sind mehr Tiefen- und Bodenfische. Das eurasische Verbreitungsgebiet von *A. cernua*, des Kaulbarsches, ist nur wenig kleiner als das des Barsches; es erstreckt sich nicht auf die Mittelmeerländer, auf Irland und Schottland. In den größeren Strömen östlich der Elbe ist der Kaulbarsch ein wichtiger Wirtschaftsfisch (EHRENBAUM). Er lebt gesellig und zieht ebenfalls stehende Gewässer den fließenden vor; in Altwässern und Haffen findet er seine besten Lebensbedingungen. Nicht selten geht der Kaulbarsch auch in schwach salzhaltige Meeresabschnitte, wie in die östliche Ostsee. Er ist hauptsächlich Kleintierfresser, der bei Tag lebhaft umherzieht und bei Nacht am Grunde ruht.

Im Herbst suchen die Kaulbarsche die tiefsten Stellen ihrer Wohngewässer als Winterquartiere auf. Dabei ziehen sie aus den Flüssen und flachen Seen in tiefe Altwässer, Seen oder Haffe, manchmal in solcher Menge, daß richtige Wanderscharen sich zusammenfinden, die dann im Frühjahr die umgekehrte Richtung verfolgen. Ob diese Wanderungen sich regelmäßig wiederholen, und ob ein regelmäßiger Übertritt von Süß- bzw. Brack- in Salzwasser erfolgt, bedarf noch der Feststellung, da die Markierungsversuche HENKINGS zu gering sind, um zu einem sicheren Urteil zu gelangen.

Das Laichgeschäft des Kaulbarsches vollzieht sich je nach Gegend und Witterung von März bis Mai in der Uferregion an ziemlich seichten Stellen; gewöhnlich wird Schilfgrund, selten Steinboden, gewählt.

Der Schrätzer, *Acerina schraetzer*, ist auf das Donaugebiet beschränkt, wo er nur das fließende Wasser bewohnt. Auch er ist ein gesellig lebender Kleintierfresser und hält sich mit Vorliebe in tieferem Wasser auf. Zur Laichzeit führt er anscheinend anadrome Wanderungen in geringem Umfange aus. LABONTÉ stützt seine diesbezüglichen Angaben auf Aussagen von Fischern. Nach diesen soll der Schrätzer den größeren Teil des Jahres über in der Günz und Mindel fehlen und nur zur Laichzeit (April und Mai) dort angetroffen werden. Auch WIEDEMANN gibt an, daß dann der Fisch aus dem Hauptstrom in die Nebenflüsse aufsteigt.

Das Genus *Percarina* ist ein Tertiärrelikt und bewohnt das Brackwassergebiet des Schwarzen Meeres, dort, wo es schon stark ausgesüßt ist, *P. maeodica* z. B. den Golf von Taganrog und die Nord- und Ostküste des Asowischen Meeres. Zum Laichgeschäft im Juni und Juli ziehen die Fische zu den stärkst ausgesüßten Teilen. Die Jungen treiben sich in Schwärmen, die früh- und spätgeschlüpfte Tiere enthalten, umher. Außerhalb der Laichzeit zerstreuen sich die Schwärme längs der etwas salzreicheren Ostküste, werden aber nur selten in den westlicheren, salzigeren Teilen des Meeres gefunden. Die Brut nährt sich hauptsächlich von Nauplien und von *Popella quernei*, die Erwachsenen fressen je nach Jahreszeit und Aufenthaltsort: *Popella*, *Cumaceen* und *Chironomiden* im Golfe von Taganrog oder *Mysideen* und *Polychäten* im Meere, daneben

noch kleine *Gobididen*; zur Laichzeit wird das Fressen eingestellt (CUGU-NOVA).

Das Genus der Spindelbarsche, *Aspro*, ist eine arten- und individuenarme Gattung. *A. zingel* und *A. streber* im Donauegebiet und *A. asper* (= *A. apron*) in der Rhône sind Grundfische des seichten Wassers, die nachts auf Nahrungssuche gehen. Das Laichgeschäft scheint im März und April auf Sandbänken stattzufinden.

Die Subfamilie *Etheostomidae* („Darters“) ist im östlichen Nordamerika bis zu den Rocky Mountains von Kanada bis nach Mexiko in mehreren Genera mit ungefähr 150 Arten verbreitet. Die meisten Vertreter sind Fische des rasch fließenden, klaren Wassers und leben gewöhnlich am Boden; einige besiedeln auch die Uferbänke der größeren Ströme. Für gewöhnlich sind die Fische sehr scheu und entziehen sich der Beobachtung, so daß FORBES und RICHARDSON angeben, daß sie häufig selbst den einheimischen Fischern und Sportfischern unbekannt sind. Zur Laichzeit im Frühjahr sammeln sie sich in großen Schwärmen an sandigen, kiesigen und steinigen Stellen und sind dann gar nicht scheu. Die Männchen tragen lebhaftere Laichkleider und überwiegen anscheinend an Zahl beträchtlich. Für *E. coeruleum* hat C. D. REEVES das Laichgeschäft näher beschrieben. Es kommt dabei zu lebhaften Verfolgungen und Liebesspielen, und schließlich wühlt sich das Weibchen in den Kies ein und setzt dort in mehreren Portionen die Eier ab, während sich das Männchen mit Brust-, After- und Schwanzflosse auf dem Weibchen festhält und sein Sperma abläßt.

Weitaus die meisten Vertreter der Familie der *Serranidae* (40 Genera, 400 Arten) sind Fische der tropischen und subtropischen Meere; einige gehen im Sommer jedoch ziemlich weit nach Norden und Süden, andere steigen auch in Flüsse auf und eine geringe Anzahl ist auf das Süßwasser beschränkt.

In letzter Zeit wurden die *Apogonidae* und *Ambassisidae* von den *Serraniden* getrennt. Das Hauptverbreitungsgebiet der Gattung *Apogon* ist die polynesische und japanische See; einige kommen aber auch im Mittelmeer und bei den westindischen Inseln vor. *Ambassisidae* sind häufig in den Flüssen und Bächen von Indien und Polynesien; einige Arten steigen in die Flüsse auf; andere werden in heißen Quellen gefunden.

Von der Familie der *Serraniden* ist *Morone laprax* (*Iaprax lupus*) am besten bekannt. Seine Heimat sind die Küsten des südwestlichen Europa und des westlichen Mittelmeeres, er dringt aber besonders im Sommer regelmäßig bis zur Südküste von England (Bristolkanal und St. Georgkanal) vor, geht gelegentlich noch weiter nördlich und wird, wenn auch selten, in der Deutschen Bucht und an der norwegischen Küste gefangen. Gewöhnlich hält sich *Morone laprax* in Küstennähe auf und steigt nicht selten in Flüsse ein. So schätzten schon die Römer die

„Wolfsbarsche“ am meisten, die sie unterhalb Roms im Tiber fingen, wo sich die Fische an den Abfällen der Kloaken mästeten. Die Laichzeit von *Morone laprax* fällt in den Sommer; ob sein Erscheinen vor England damit zusammenhängt, ist noch nicht sicher.

Im Mittelmeer kommt ferner noch *Morone punctatus* vor, dessen Verbreitungsgebiet sich von der Biskaya bis nach Senegambien erstreckt. An der amerikanischen Küste treten *M. americana* und *M. lineata* in die Flüsse ein, um dort zu laichen und *M. interrupta (mississippiensis)* hat sich völlig ans Süßwasser angepaßt und bevölkert das Mississippigebiet von New Orleans bis nach Cincinnati. Das Laichgeschäft vollzieht sich an den Ufern im Mai. Auch die ersterwähnten, amerikanischen Arten lassen sich dauernd im Süßwasser halten.

*Roccus chrysops (Morone multilineata)*, der „white bass“, ist ursprünglich ein Seebarsch gewesen, der jetzt aber das Gebiet der großen Seen und das des Mississippi nördlich von St. Louis bewohnt.

*Roccus lineatus*<sup>1</sup>, der Rockfisch oder Streifenbarsch, lebt an der Ostküste von Nordamerika in flachem Wasser und steigt im Mai in Massen in die Flüsse auf, um dort zu laichen. Die Jungen wandern bald wieder ab und werden in Schwärmen dicht unter der Küste gefunden.

Einige sehr große Meerbarsche (bis 250 kg schwer) aus verschiedenen Genera (*Stereolepis*, *Erilepis*, *Promicrops*, *Garrupa*, *Glaucosoma* und *Polyprion*) aus wärmeren Meeren werden als „Jewfishes“ bezeichnet. Von ihnen kommt z. B. *Polyprion americanus (cernium)* im tropischen Atlantik und auch im Mittelmeer vor, von wo er gelegentlich bis nach Großbritannien und selbst bis nach Norwegen wandert. Seinen Vulgärnamen „Wrack bass“ hat er von seiner Gewohnheit, mit Treibholz und Wrackstücken zu ziehen; anscheinend nährt er sich von den kleineren Fischen, die ihrerseits dem Aufwuchs auf dem Triftmaterial nachstellen.

Von den *Serraniden* im engeren Sinne ist am besten bekannt *Serranus cabrilla*. Aus dem Mittelmeer, dem mittleren und östlichen Atlantik wandert er bis zu den englischen, deutschen und selbst zu den skandinavischen Gewässern. Er laicht von Mai bis August, anscheinend sowohl in Salz-, als auch in Brackwasser, möglicherweise sogar in Süßwasser; im ersteren sind seine Eier schwimmend (RAFFAËLE, HOLT, WILSON, EHRENBaum), in solchem von geringerem Salzgehalt sinken sie zu Boden. Die Eiggröße schwankt von 1,15—1,3 mm und ist am kleinsten im Mittelmeer, größer im Atlantik, noch größer in der Nordsee und am größten in der Ostsee. Die Jungen leben pelagisch, sammeln sich aber im nächsten Frühjahr in Buchten und vor Flußmündungen. DAY beobachtete, daß auch die alten Tiere vom Ozean her im Mai an der englischen Küste er-

<sup>1</sup> *R. lineatus* wird bis 50 kg schwer und ist der beliebteste Sportfisch der Amerikaner. 1880 wurde er in den Sacramento überführt und hat heute auch dort eine kommerzielle Bedeutung.



scheinen und im Oktober und November in größere Tiefen zurückwandern.

*Serranus scriba* ist ein Bewohner der felsigen Küste und der Korallenbänke des Mittelmeeres.

*Centropristes striatus*, der „Seebarsch“ oder „Rock bass“ kommt an felsigen Gestaden Amerikas in 10—30 m Tiefe vom Golf von Mexiko bis zur Höhe von Neuyork vor. In den südlichen Gegenden trifft man ihn das ganze Jahr über an der Küste, weiter nördlich zieht er sich im Winter in größere Tiefen zurück. Im Mai nähert sich der Fisch den Ufern, um dort im Juni zu laichen. Auch die Jungen werden dicht unter der Küste angetroffen.

Das artenreiche Genus *Epinephelus* und nahe verwandte Gattungen umfassen meist „Korallenfische“, d. h. solche, die zwischen den Korallenbänken der wärmeren Meere wohnen.

Die Unterfamilie *Centropominae* umfaßt in den Genera *Lates* (Afrika, malayisches Gebiet und Australien) und *Centropomus* (tropisches Amerika) sowohl Süß- als Salzwasserfische. Letztere dringen zum Teil zum Laichen in die Flußmündungen und selbst in Flüsse ein oder kommen dicht unter die Küste.

Alles in allem kann somit gesagt werden, daß die Familie der *Serraniden* die Mehrzahl ihrer Angehörigen im Meere hat, daß einige im freien Salzwasser, andere an der Küste, wieder andere in Flüssen laichen und einige dauernd zu Süßwassertieren geworden sind.

Die *Sparidae* (rund 200 Arten) sind in fast allen wärmeren Meeren verbreitet, dringen aber, wie sehr viele Makrelenartige, zur Sommerszeit weit nach Norden und Süden vor, wobei sie sich mehr oder weniger stark der Küste nähern. Anscheinend findet bei diesen Wanderungen auch die Laichablage im freien Wasser, mehr oder weniger weit von der Küste, selten in Flußmündungen, statt. Die Eier der *Spariden* sind mit Ölkugeln versehen (RAFFAËLE, GILCHRIST) und — vielleicht mit Ausnahme der von *Cantharus* (EHRENBAUM 1911) — pelagisch. Pelagisch leben auch, meist in Küstennähe, während des Sommers die Jungen. Die älteren Tiere sind jedoch Bodenbewohner und nähren sich hauptsächlich von Muscheln und kleinen Krebsen, gelegentlich sogar von Pflanzen, und nur wenige, wie *Dentex*, sind Fischräuber. Sommerliche, gegen das Ufer gerichtete Wanderungen werden sowohl von den alten, geschlechtstätigen, als auch von den jungen, noch unreifen Tieren ausgeführt, wobei sich manche Arten, z. B. *Pagellus centrodonatus*, mehr oder weniger ausgesprochen in aus einzelnen Jahresklassen bestehenden Schwärmen zusammenhalten. Von diesen gilt allgemein, ähnlich wie bei den verschiedenen Größenklassen der *Pleuronectiden*, daß die jüngeren näher der Küste als die älteren stehen.

Gegen Kälte sind alle *Spariden* sehr empfindlich, und sie meiden bei ihren Wanderzügen kalte Strömungen, die ihnen leicht verderblich wer-

den. So erliegen z. B. die afrikanischen Arten öfter in Massen den dort manchmal plötzlich einsetzenden kalten Strömungen (GILCHRIST, МЕЕК). Im Winter ziehen sich deshalb in den gemäßigeren Meeren alle *Spariden* in größere Tiefen zurück.

*Sparus (Chrysophrys) auratus* („Goldbrasse“), ein Küstenfisch des Mittelmeeres und des Atlantik von Gibraltar bis zum Kap der Guten Hoffnung, dringt in Lagunen ein und erscheint im Sommer auch ziemlich regelmäßig an der Südküste Irlands und Englands, seltener in der Nordsee. Ähnlich verhält sich *Box vulgaris*, *Dentex vulgaris* und *Cantharus lineatus*, von denen der letztere nicht selten bis zur norwegischen Küste vorstößt.

Auch verschiedene *Pagellus*-Arten (*P. centrodonatus*, *P. owenii*, *P. acarne*, *P. bogaraveo* und besonders *P. erythrinus*) besuchen die West- und Südküste Irlands und Englands und *P. centrodonatus* wird im Sommer in ziemlicher Menge vor Irland gefangen und hält sich dort auch vereinzelt das ganze Jahr über auf. *P. erythrinus* erreicht nicht selten die norwegische Küste.

Andere, den erwähnten Arten nahe verwandte, kommen an den ost-amerikanischen, südafrikanischen, australischen und japanischen Küsten vor. Sie verhalten sich den europäischen sehr ähnlich. So laichen z. B. *Sargus (Archosargus) unimaculatus* und *S. probatocephalus* in Amerika im Sommer in Buchten und vor Flußmündungen und ziehen sich im Winter wieder ozeanwärts zurück. Von den afrikanischen Arten gehen einige sehr dicht ans Ufer heran, und *Pagellus lithognathus* dringt selbst in die Unterläufe von Flüssen ein, um hier zu laichen.

Die *Stenotomus-* (*Pagrus-*) Arten sind am zahlreichsten an der atlantisch-amerikanischen Küste. *St. chrysope* zieht im Frühjahr gegen das Ufer und setzt dort seine pelagischen Eier ab. Die Jungen werden im Sommer in Massen in Ufernähe beobachtet, später im November ziehen sie, wie die Alten, in die Tiefe und werden dann massenhaft in den Mägen der weiter draußen gefangenen Dorsche gefunden.

Die *Maenidae* und *Gerridae*, Fische der tropischen Meere, besonders des Indischen Ozeans, wollen wir hier übergehen.

Die *Mullidae*, die Seebarsche, bewohnen gesellig lebend die Uferregion und mäßige Tiefen der warmen Meere. Das Genus *Mullus* findet sich im Mittelmeer und beiderseits des Atlantik bis hinauf nach Norwegen und Cape Cod; *Mulloidides* bevölkert den Pazifischen und Indischen Ozean. *Upeneus* kommt an beiden Küsten des tropischen Amerika vor, *Upeneoides* im Ostindischen und Australischen Meer und *Upeneichthys* nur in letzterem. Alle *Mulliden* führen ausgesprochene, sommerliche Wanderungen nach der Küste aus, wobei sie längs derselben in höhere Breiten vordringen. Auf diesen Wanderungen werden die mit Ölkugeln versehenen Eier abgelegt, und die Jungen ziehen, nachdem sie sich den Sommer über in Landnähe aufgehalten haben, im Herbst in größere Tiefen, um im näch-

sten Frühjahr wiederum an der Küste zu erscheinen. Alte wie junge Tiere vollführen die Uferwanderungen und sind dabei den verschiedenen Jahresklassen entsprechend in Schwärmen gesondert und halten sich auch diesen entsprechend — je jünger desto höher — in verschiedenen Tiefenzonen auf.

*Mullus barbatus* erscheint, offenbar vom Atlantik herkommend, bereits im März im Kanal und findet sich im Mai und Juni dicht unter der Küste. Hier vollzieht sich im Juni und Juli das Laichen, die Brut bleibt an der Küste bis sie 5—9 cm lang ist; Fische dieser Länge werden im Herbst z. B. häufig bei Helgoland angetroffen (EHRENBAUM).

*Mullus surmuletus* verhält sich ähnlich, geht sogar noch weiter nördlich als *M. barbatus*.

Die *Sciaenidae* sind ebenfalls Bewohner mäßiger Tiefen der wärmeren Meere und lieben im Gegensatz zu den *Mulliden*, die Schlammboden vorziehen, vorzüglich steinigen Grund. *Sciaena aquila*, die bestbekannte Form, reicht vom Kap der Guten Hoffnung bis nach England und kommt auch in der Nordsee bis zum Skagerrak vor, ist aber am häufigsten im Mittelmeer und in dem mittleren Atlantik. Sie streift allem Anschein nach weit umher. Die größten, weit nördlich gefangenen Tiere — COUCH<sup>1</sup> berichtet von 180 kg schweren Exemplaren — sind nach Ansicht MEEKS verlaichte Fische, die sich auf der Nahrungssuche befinden. Bei der Verfolgung anderer Fische geht *Sc. aquila* gelegentlich auch in Flußmündungen und Flüsse. Die Laichzeit fällt in den Sommer und Herbst; die Eier sind pelagisch (GILCHRIST).

Auch andere Vertreter der Familie, z. B. *Bairdiella armata*<sup>2</sup> die beiderseits des tropischen Amerika vorkommt, soll in Süßwasser aufsteigen, und *Umbrina cirrhosa* ist häufig vor den Flußmündungen des Mittelmeeres. Einige Vertreter des Genus *Bairdiella* sind Süßwasserbewohner geworden; und das Genus *Plagiöscion* lebt größtenteils in Flüssen von Südamerika.

*Cynoscion regalis* ist im westlichen Atlantik von Cape Cod bis nach Florida verbreitet. Im Mai erscheint dieser Fisch vereinzelt an der amerikanischen Küste, um sich dort von Mai bis November in großen Scharen aufzuhalten und zu laichen. Die Eier sind pelagisch. Die Jungen verhalten sich gleich oder ähnlich wie die der anderen *Mulliden*.

*Pogonias chromis* besucht im Sommer häufig die Austernbänke an den Küsten und richtet dort großen Schaden an.

Die *Sciaeniden* der amerikanischen Ostküste wurden 1923 von WELSH und BREDER genauer untersucht. Hier kommen *Cynoscion*-, *Larimus*-, *Bairdiella*-, *Stellifer*-, *Leiostomus*-, *Micropogon*-, *Menticirrhus*-, *Pogonias*-, *Eques*-, *Umbrina*- und *Corvina*-Arten vor. Alle haben kleine, pelagische

<sup>1</sup> Zit. nach JORDAN.

<sup>2</sup> Die Eier der *Bairdiella*-Arten sind ebenfalls planktonisch und werden im Juni und Juli gefunden (KUNTZ: Bull. Bur. Fish. 33. 1914).

Eier; trotzdem finden sich die Laichplätze aller Arten in relativer Landnähe, und wahrscheinlich werden die Eier dicht über dem Boden in mäßiger Tiefe abgesetzt. Die Laichzeit erstreckt sich bei den meisten Arten über die ganze warme Jahreszeit. Die Entwicklung und das larvale Leben vollzieht sich rasch und ist kurz. Alte wie junge Tiere zeigen ausgesprochen saisonelle Wanderungen; sommersüber finden sie sich in Ufernähe, wintersüber ziehen sie sich in größere Tiefen zurück. Die verschiedenen Arten werden zwischen dem ersten und vierten Jahre laichreif.

Die Familie der *Pseudochromididae* umschließt Tiefseefische, die biologisch noch wenig bekannt sind. Ihr werden wohl mit Recht die *Chiasmodontidae*, die Schlucker oder Schlinger, zugerechnet. *Chiasmodon niger* (mittlerer Atlantik) ist imstande, Fische, die größer sind wie er, zu verschlingen und gelegentlich werden solche monströse Exemplare an der Oberfläche treibend gefunden, die nach GILL (zit. nach JORDAN) durch die Verdauungsgase an die Oberfläche gerissen werden (!?).

Ein noch rätselhafter Fisch ist *Lopholatilus<sup>1</sup> chamaeleonticeps*. Er wurde gelegentlich aus größeren Tiefen (150—500 m) im westlichen Golfstrom erbeutet, und dann im März 1882 traf man nach schweren Nordstürmen unglaubliche Mengen dieses Fisches tot an der Oberfläche treibend (auf einem Areal von 50789 qkm nach Berechnungen 143800000 Fische), die wahrscheinlich durch kalte Strömungen getötet waren; erst 10 Jahre später wurden wieder vereinzelt Fische gefangen.

Die *Cepolidae*, die Bandfische, sind ebenfalls Bewohner der warmen Meere. *Cepola rubescens* ist häufig im Mittelmeer und geht von da in die benachbarten Teile des Atlantik, von wo er gelegentlich im Frühjahr bis zu den irischen und englischen Küsten vordringt. Auf diesen Wanderungen scheint auch das Laichen stattzufinden, denn HOLT<sup>2</sup> beobachtete im Juli (1890) ein reifes Weibchen im Magen eines Rochen; die Eier waren mit Ölkugeln versehen und sind wahrscheinlich pelagisch.

### c) Labyrinthici und Holconoti.

Die *Labyrinthici*, ein Seitenzweig der „*Percimorfes*“, sind mit akzessorischen Atmungsorganen ausgerüstet, können in feuchter Umgebung mehr oder weniger lange Zeit ihr Leben außerhalb des Wassers fristen, und einige haben sich der amphibischen Lebensweise so angepaßt, daß sie im Wasser sterben, wenn sie an der Luftatmung gehindert werden.

Die *Anabantidae* und *Ophiocephalidae* sind Bewohner von schlammigen Wasseransammlungen in Südostasien und Westafrika (siehe Abb. 51). Sie kriechen mit Hilfe ihrer Brust- und Schwanzflossen bei Gewitterregen oder zur Nachtzeit bei starkem Tau ans Land und können

<sup>1</sup> Auch die Schreibweise *Lopholatilus* wird häufig gefunden.

<sup>2</sup> HOLT, E. W.: Sci. Trans. Roy. Soc. Dublin 4. 1891.

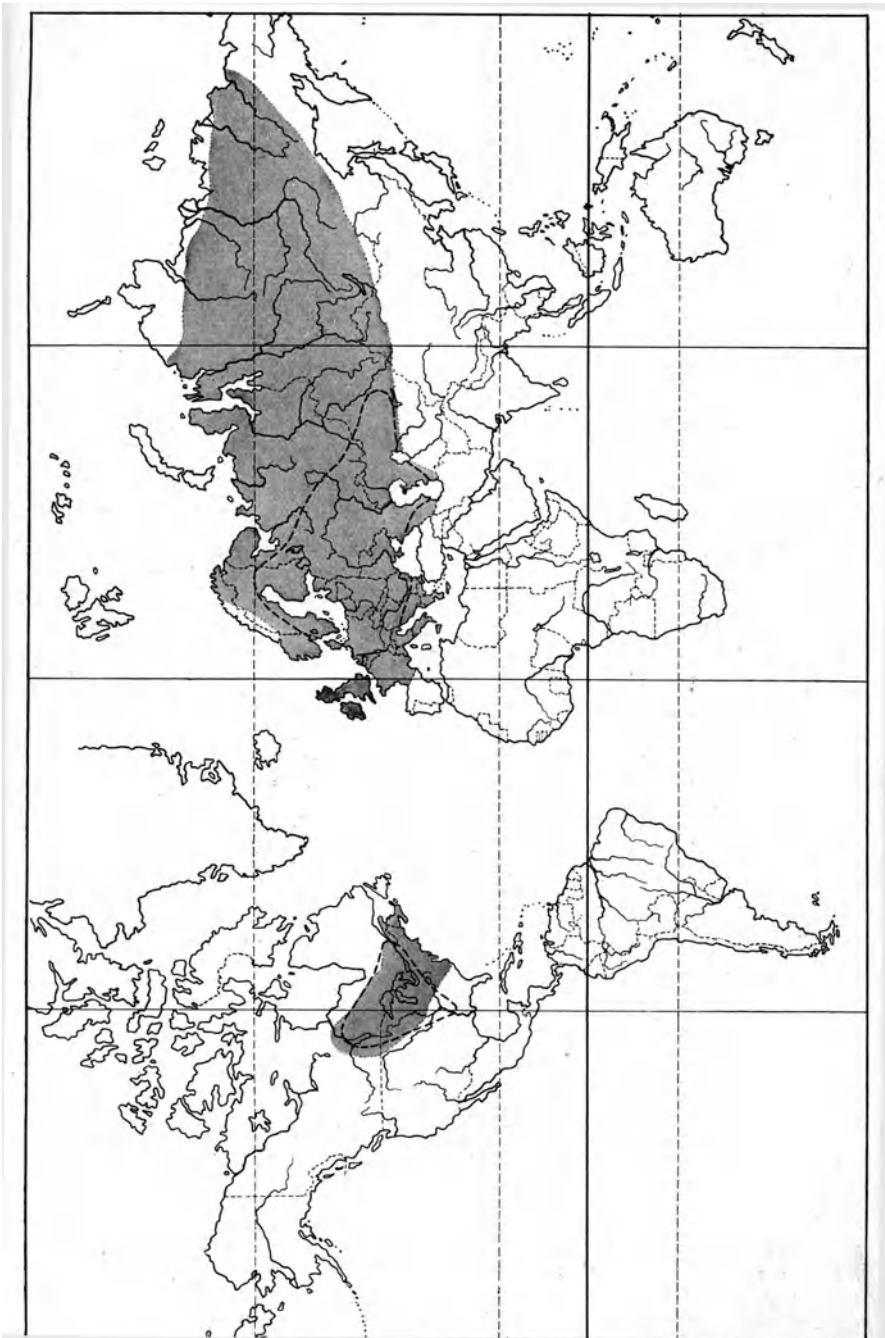


Abb. 51. Verbreitung der *Anabantidae* (schattiert) und *Ophiocéphalidae* (mit gebrochener Linie umrandet) (nach MEES).

von einem Tümpel zum anderen wandern. Außerdem haben sie die Fähigkeit, lange Zeit im Schlamm, selbst wenn dieser an der Oberfläche hart getrocknet ist, die dürre Jahreszeit zu überdauern und erwachen, wenn die Regenfälle einsetzen, zu neuem Leben; sie gaben mit Veranlassung zu den Märchen und Sagen über Fischregen<sup>1</sup>.

Die *Osphromenidae* (*Osphromenus*, *Macropodus*, *Betta*, *Polyacanthus*, *Micracanthus* und *Luciocephalus*) sind bekannt durch ihre eigentümliche Brutpflege. Das Männchen baut ein schwimmendes Gras- oder Schaumnest und bewacht die Eier und die Jungen. Wanderungen werden von ihnen anscheinend nicht ausgeführt.

Die *Embiotocidae*, die Brandungbarsche, sind lebendig gebärende Fische der Gezeitenzone an der pazifischen Küste von Nordamerika und von Japan. *Hysterocarpus traski* des Sacramentoflusses ist die einzige Süßwasserart dieser Gruppe und *Zalembeus resaceus* ist Bewohner der Tiefsee.

#### d) Chromides und Pharyngognathi.

Die „Serie“ *Chromides* und *Pharyngognathi* umfaßt eine Reihe von Gruppen, die teils als Familien, teils als Unterordnungen angesehen werden.

Die *Cichlidae*, eine gattungs- und artenreiche Familie, sind Süßwasserbewohner von Afrika und dem tropischen Amerika; einige kommen in Palästina und in Vorderindien vor. Nur wenige Vertreter steigen auch ins Brackwasser hinab.

Die nächstverwandte Familie, die *Pomacentridae*, sind weitverbreitete Bewohner der Korallenriffe.

In ihrer Mehrzahl sind auch die *Labridae* (400 Arten) Uferfische der tropischen Meere; jedoch gehen einige Vertreter in gemäßigte, ja in kalte Meere. Die *Labriden* halten sich mit Vorliebe zwischen Felsen und Korallenriffen auf, einige Arten werden aber auch zwischen Pflanzen auf weichem Grunde gefunden. Sie sind im allgemeinen Fische des mäßig tiefen Wassers und werden selten unter 50 m Tiefe beobachtet. Meist schwimmen sie lebhaft in kleinen Gruppen umher und *Coris julis* soll im Mittelmeer gelegentlich badende Menschen attackieren (SMITT). Sehr viele *Labriden* haben eine Brutpflege und die monogam zusammenhaltenden Paare bauen gemeinsam aus Algen und Pflanzenstengeln ein Nest, das von beiden Eltern bewacht wird.

Das Verbreitungsgebiet von *Labrus bergyllta* reicht von der Nordwestküste Afrikas und dem Mittelmeer bis nach Norwegen und gelegentlich dringt er in die Ostsee ein. *L. mixtus* kommt im Mittelmeer bis zur Westküste Skandinaviens vor und wird selten im Skagerrak gefunden. *Labrus* (*Crenilabrus*) *melops* verhält sich ähnlich und ist in der südlichen Nordsee nicht selten; *Labrus* (*Crenilabrus*) *exoletus* ist eine seltene, mehr nordische Form von den britischen Inseln und Norwegen und soll nach FABRICIUS bis nach Grönland vordringen. *Ctenolabrus rupestris* ist sowohl im Mittelmeer, als auch in der Nordsee häufig und auch in der westlichen Ostsee nicht selten. *Coris julis* wandert gelegentlich vom Mittelmeer bis nach England und Skandinavien. Auch die zahlreichen, westindischen Arten dringen an der amerikanischen Küste nach Norden vor, z. B. *Halichaeres bivittatus* bis zum Cape Hatteras und *Tautoga onitis* bis über Cape Cod.

<sup>1</sup> Vgl. DAY, F.: On amphibious and migratory fishes of Asia. J. Linnean Soc. (Zool.) 13. 1877. GUDGER, E. W.: Rains of fishes. J. Amer. Mus. 21. 1923.

Das Genus *Pimelomepoton* bewohnt die Tangzone der pazifischen Küste Nordamerikas. Die farbenprächtigen, artenreichen Genera *Thalassoma* und *Julis* von den westindischen und polynesischen Inseln sind biologisch, wie die meisten *Labriden*, noch wenig bekannt.

Die Laichgewohnheiten<sup>1</sup> der verschiedenen Genera und Arten sind verschieden. Die Eier von *Labrus bergyllta* sinken zu Boden, bzw. sie werden in einer Art Nest abgesetzt. Dieses besteht nach MATTHEWS aus größeren Mengen von Tang, die in halber Höhe der Gezeitenzone in Steinlöcher gezerrt und zusammengeballt werden. Die Jungen sind den Sommer über pelagisch. *L. mixtus*<sup>2</sup>, *L. exoletus* und *L. melops*<sup>3</sup> bauen ähnliche Nester. *Ctenolabrus rupestris* und *Coris julis* besitzen pelagische Eier, die von April bis August abgesetzt werden. Eigentliche Laichwanderungen der alten Fische werden nicht ausgeführt, jedoch werden die pelagischen Eier bzw. Larven durch Strömungen über weite Strecken verfrachtet und nach der Metamorphose ziehen die Fische wieder gegen die Küste. Viele Arten lassen dabei eine Zusammenballung in Schwärmen oder Scharen entsprechend den verschiedenen Altersklassen erkennen. Außerdem darf als sicher gelten, daß im Sommer längs der Küste weite (Nahrungs-) Streifen nach kalten Meeresabschnitten unternommen werden, und die Fische in kleinen Buchten und Haffen bis dicht unter die Küste vordringen; im Winter ziehen sie sich wieder in größere Tiefen zurück. Einige Arten, z. B. *Xyrichthis novacula*, graben sich wahrscheinlich den Winter über in Sand ein, wie dies auch manche *Labriden* nachts tun oder auch bei Tag, wenn die Temperatur unter 14° C sinkt<sup>4</sup>.

Die *Scariden* sind ebenfalls weit, aber nur in wärmeren Ländern verbreitet und leben hauptsächlich in und an den Korallenriffen, wo sie mit den Gezeitenströmungen täglich Auf- und Abwanderungen ausführen.

#### e) Squamipinnes und Plectognathi.

Biologisch ähneln die *Caproidae* (Eberfische) den *Mullidae*. Von wärmeren Meeren wandern sie im Sommer nach gemäßigeren Teilen, um dabei ihre pelagischen Eier abzusetzen. *Capros aper* dringt vom Mittelmeer und Ostatlantik im Sommer bis nach den Südküsten Englands vor. Im Mittelmeer selber geht er im Winter bis zu Tiefen von 100 m hinab.

<sup>1</sup> Ich folge den Angaben von EHRENBAUM (1911) (Nordisches Plankton) und verweise auch auf die dort angeführte Literatur.

<sup>2</sup> An der britischen Küste laicht *L. mixtus* im März bis April, im Mittelmeer soll nach RISSO zweimal zu nicht näher bestimmten Zeiten gelaicht werden.

<sup>3</sup> *L. melops* laicht an der englischen Küste im April, in Norwegen im Juli.

<sup>4</sup> Alle Lippfische sind ausgesprochene Tagtiere. Ich selbst beobachtete oft, daß *Ctenolabrus rupestris* in den Aquarien von Helgoland abends zwischen Steinen und Tang schlafen geht, d. h. dort unbeweglich aufgestützt ruht und erst nach einiger Zeit, wenn man die Becken beleuchtet, hervor kommt.

Die Vertreter des Genus *Antigonia* (westindische Inseln, Hawaii und Japan) leben in tiefem Wasser.

Die *Chaetodontidae* und *Ephippidae*, die Schmetterlingsfische, sind kleine tropische Fische der Korallenriffe; ihre Biologie ist noch wenig erforscht. Von *Chaetodipterus (Ephippus) faber* (Ostküste Amerikas von Kuba bis Cape Cod) weiß man durch BRICE und RYDER (zit. nach MEEK, S. 305), daß das Laichgeschäft von Juni bis August sich in Ufernähe vollzieht. Die 1,27 mm großen Eier besitzen Öltropfen und sind pelagisch; die Jungen werden dicht unter der Küste gefunden und schließen sich in große Schulen zusammen, die im Oktober und November gegen den Ozean wandern.

Verschiedene Genera, die jetzt in ostindischen und polynesischen Meeren häufig sind, waren im Tertiär in Europa verbreitet. Heute finden wir den größten Artenreichtum dieser Familie im Indischen und Pazifischen Ozean, wie die Genera *Drepane*, *Naseus*, *Acanthurus*, *Zanclus*, *Teuthis* usw. beweisen.

Einige dieser Gattungen, besonders die *Acanthuridae*, leiten zu den *Plectognathi* über. In dieser „Serie“ finden wir biologisch sich ziemlich verschieden verhaltende Fische. Hierher gehören die *Triacanthidae*, *Triodontidae*, *Balistidae*, *Monacanthidae*, *Ostraciontidae*, *Tetrodontidae*, *Diodontidae* und *Molidae*. Die ersten drei Familien sind Bewohner der felsigen Gestade tropischer und subtropischer Meere. Sie verbergen sich in Löchern und führen meist wohl eine mehr sessile Lebensweise, einige von ihnen können sich aber schon den Magen mit Luft füllen, an die Wasseroberfläche aufsteigen und weite Strecken treiben. *Balistes capricus* aus dem Mittelmeer und dem tropischen Atlantik wurde schon an den britischen Inseln gefangen. Da diese Art sehr wärmeliebend ist und z. B. in Neapel im Aquarium immer bei 14° C eingeht, müssen jene Exemplare jedes Jahr frisch vom Atlantik oder Mittelmeer in den Kanal einwandern. Tatsächlich wurden schon junge Fische in Scharen im Atlantik auf hoher See angetroffen. *Triodon bursarias* vom Malayischen Archipel trifft gelegentlich in die japanischen Gewässer. *Monacanthus hispidus* lebt als Pflanzenfresser zwischen den Tangmassen der Sargossasee.

Die *Ostraciontidae* sind Bewohner des flachen Wassers tropischer Meere und sehr träge in ihren Bewegungen. Die *Diodontidae* haben die Fähigkeit, ihren Magen mit Luft zu füllen und Bauch nach oben an der Wasseroberfläche zu treiben. Noch stärker ist diese Eigenschaft bei den *Tetrodontidae* entwickelt. Am artenreichsten sind die Genera *Tetrodon*, *Spheroides* und *Lagocephalus* im westlichen Pazifik und Indischen Ozean. *Lagocephalus lagocephalus* und *L. laevigatus*, *Spheroides maculatus* und *Sph. politus* kommen im westlichen Atlantik und im Golf von Mexiko vor. Ersterer wird auch gelegentlich in westeuropäischen Gewässern angetroffen, und *L. laevigatus* ist an der Ostküste von Nordamerika nicht



selten. Einige *Tetrodon*-Arten gehen auch auf größere Entfernungen in die Flüsse hinauf, so z. B. *T. fahaka* in den Nil, Senegal und Kongo.

Die *Molidae*, die Sonnen- oder Mondfische, sind riesige, pelagische Tiere (bis zu 600 kg), die in allen tropischen und gemäßigten Meeren vorkommen. So wird *Mola mola* in allen Ozeanen sowohl bei Australien als bei England gefunden. Häufig schwimmen sie an der Oberfläche, so daß die Rückenflosse über das Wasser hervorragte, manchmal treiben sie auch wie leblos auf der Seite. Jedoch gehen sie nur bei ruhigerem Wetter in höhere Wasserschichten, sonst hält sich der Sonnenfisch tiefer, wie besonders die Magenuntersuchungen gefangener Exemplare beweisen, die Bewohner größerer Tiefen besonders oft große Mengen von *Leptocephalus* zutage förderten. *Ranzania truncata*, im Mittelmeer gemein, erreicht ebenfalls die englische Küste, und *R. macua* treibt vom tropischen Pazifik bis nach Japan.

Die *Moliden* können sich nicht aufblasen; hier wird die Schwimmfähigkeit erhöht durch geringe Verknöcherung des Skeletts und durch Ausbildung eines stark fetthaltigen, spongiösen, leimgebenden Bindegewebes. Nach DAMANT (Nature 116, 1925) schwimmt *Mola* mittels gleichzeitiger seitlicher Schläge der Rücken- und Afterflossen. Die Steuerung wird durch den Schwanz bewirkt und durch Wasserströme unterstützt, die willkürlich durch die Kiemenöffnungen ausgestoßen werden können.

Über die Fortpflanzung der *Plectognathen* sind wir noch wenig unterrichtet. RYDER<sup>1</sup> (1885) gibt an, daß die 0,7 mm großen Eier von *Monaacanthus hispidus* am Boden liegen oder angeklebt werden, obgleich sie kleine Öltropfen enthalten. *Tetrodon laevigatus* wurde sowohl an der englischen als amerikanischen Küste im August laichreif oder bereits halb verlaicht erbeutet, und TRACY<sup>2</sup> fand die Larve in Ufernähe. *Diodon maculatus* ist von Mai bis Oktober häufig bei Rhode Island und soll dort im Juni laichen; wenigstens werden die Jungen oft in den Hummerzuchtanlagen von Wickford gefunden. Sie sind im Juli 3—4 mm, im August 10—18 mm und im September 16—70 mm groß. Bei Woods Hole finden sich 15—20 mm lange Stadien häufig an dem sandigen Strande von Juli bis Oktober, wo auch schon die Jungen anderer hierher gehörigen Arten gefunden wurden.

Aus diesen Beobachtungen und auch aus der Tatsache, daß *Tetrodon cutcutia* in Aquarien schon zur Fortpflanzung gebracht werden konnte, wo unter Liebesspielen die Eier an Steinen festgeklebt werden, darf man wohl schließen, daß die meisten *Plectognathen* in Ufernähe ihre nicht pelagischen (demersalen) Eier absetzen. Nur das bathypelagisch lebende Genus *Halimochirurgus* soll pelagische Eier haben. Das gleiche gilt nach RYDER

<sup>1</sup> Rep. U. S. Fish. Comm. 12 and 13.

<sup>2</sup> Rep. Comm. Inland Fish. U. S. 1910.

(1886) und SCHMIDT<sup>1</sup> (1921) für *Mola*. Letzterer hat in dem Material der „Dana“ eine ganze Reihe von jungen Larven sowohl von *Mola* als von *Ranzania* beschrieben, von denen die jüngsten Stadien nur 1,7 mm lang sind.

## XII. Catosteomi (Gasterosteiformes).

In der Unterordnung *Catosteomi* wollen wir die *Hemibranchii*, *Lophobranchii* und *Hypostomidae* zusammenfassen. Alle die hierher gehörigen Fische sind keine eigentlichen Wanderfische und führen, wenn überhaupt, nur geringe Wanderungen aus; nur wenige marine Arten können gelegentlich durch Strömungen weiter verfrachtet werden. Ich kann mich deshalb kurz fassen. Besonders interessant ist die Brutpflege dieser Gruppe, die immer vom Männchen ausgeübt wird.

Die Familie der *Gasterosteii*<sup>2</sup> (fünf Genera mit je einer Art) ist holarktisch. Das Genus *Eucalia* ist auf das Süßwasser beschränkt, *Apeltes* und *Spinachia* sind Salzwasserstichlinge, und *Gasterosteus* und *Pygosteus* können sowohl im Süß- als im Salzwasser vorkommen. Ihr Verbreitungsgebiet umfaßt Süßwasser-, Brackwasser- und Salzwasserbezirke. Besonders unbekümmert gegen verschiedenen Salzgehalt ist der dreistachelige Stichling, merkwürdigerweise allerdings nur für sein nordalpines Verbreitungsgebiet, im Süden und Westen der Alpen lebt er anscheinend in reinem Süßwasser<sup>3</sup>.

*Gasterosteus aculeatus* findet sich in den kleinsten Rinnsalen und Bächen, in kleinen perennierenden Tümpeln, in Flüssen, Seen und Haffen und kann besonders in letzteren, wie auch vor Fließmündungen im reinen Salzwasser in oft sehr großen Mengen vorkommen. Er meidet jedoch Stellen ohne jeglichen Bewuchs. Gegen Schwankungen im Salzgehalt ist er als typisch euryhaliner Fisch sehr unempfindlich und paßt sich in kürzester Zeit den veränderten osmotischen Bedingungen an.

Der Stichling ist ein sehr lebhafter Fisch. Während sich die Weibchen nicht selten in kleinere Trupps zusammenschließen, bleiben die Männchen mehr einzeln und sind besonders zur Laichzeit sehr streitsüchtig<sup>4</sup>. Das Männchen zeigt dann ein prachtvolles Hochzeitskleid und baut aus Wurzelfasern und Pflanzenstengeln am Grunde zwischen Pflanzen oder Wurzelwerk ein bis faustgroßes, rundliches Nest dadurch, daß es das Baumaterial mit einem Sekret seiner stark vergrößerten Niere zusammenklebt. Während des Nestbaues werden alle Artgenossen, auch die Weibchen, verjagt. Nach Voll-

<sup>1</sup> SCHMIDT, J.: Contributions to the knowledge of the young of the sun fishes *Mola* and *Ranzania*. Medd. Komm. Havunders 4, Nr. 6. 1921. (Siehe hier weitere Literatur.)

<sup>2</sup> Sowohl die Schreibweise *Gasterosteus* als *Gastrosteus* kommt vor.

<sup>3</sup> Über die mit dem Aufenthalt zusammenhängende Bildung verschiedener Varietäten siehe Referat bei GASCHOTT.

<sup>4</sup> Einzelheiten über die Kämpfe siehe bei W. WUNDER: Sitzungsber. d. dtsh. zool. Ges. 1928.

endung desselben sucht das Männchen mehrere Weibchen<sup>1</sup> zur Eiablage in dem Nest — teils mit Gewalt — zu bewegen, besamt die Eier<sup>2</sup> und führt ihnen frisches Wasser zu, wobei es sich schräg mit gesenktem Kopf vor den Nestzugang stellt und mit den Brustflossen fächernde Bewegungen macht. Ist die 1,5 cm lange Brut geschlüpft, so hütet sie der Vater und hält sie oft mit Gewalt im oder auf dem Nest zusammen, bis sie genügende Gewandtheit im Schwimmen erlangt hat. Der Nestbau unterbleibt häufig in stark verkrauteten Gewässern und fast immer im Salzwasser.

Im Herbst ziehen sich die Stichlinge in tieferes Wasser zurück, und in der Ostsee kann es nach NILSON dabei zu großen Ansammlungen kommen, die dann gefangen und zur Tranbereitung oder zum Düngen der Felder benutzt werden. GASCHOTT stellt über die Wanderungen des Stichlings folgendes zusammen: „Der Stichling unternimmt auch Wanderungen. So berichtet SELIGO 1890, daß im Frühjahr große Stichlingsschwärme von der Ostseeküste aus nach Ablauf der Frühjahrshochwasser in die Flüsse eindringen und diese mehr oder weniger weit hinaufwandern. Auch BERTIN führt eine Reihe von Beobachtungen an, aus denen hervorgeht, daß die im Meere lebenden Stichlinge zum Laichen den Sommer über in Brack- und Süßwasser gehen. In Übereinstimmung damit steht eine Beobachtung von GUEYLARD, nach der die Empfindlichkeit der Stichlinge gegen verschiedene Salzkonzentrationen von April bis August größer ist als im übrigen Jahr.“

Nach GERGENS (1862) sollen Stichlinge gelegentlich über Land in überrieseltem Grase wandern, um von einem Tümpel in einen anderen zu gelangen.

Neben diesen aktiven Wanderungen werden hin und wieder passive Verfrachtungen des Stichlings durch Gezeiten- und Küstenströmungen und im Binnenlande durch Hochfluten beobachtet.

Der Zwergstichling *Pygosteus pungitius* ist weiter nach Norden hin verbreitet und fehlt im Mittel- und Schwarzen-Meergebiet; in Ostrußland und Sibirien bildet er die Varietäten *platygaster*, *tymensis* und *sivensis*. Sein Nest baut er immer auf Pflanzen, im übrigen ähnelt er und auch die amerikanische Art *Eucalia inconstans* biologisch dem großen Stichling weitgehend.

Die beiden Salzwasserstichlinge *Apeltes quadratus* an der amerikanischen Küste von Maine bis New Jersey und *Spinachia spinachia* an den Küsten des Nordostatlantik bis zum Nordkap ähneln sich ebenfalls weitgehend, so daß ich nur *Spinachia* kurz bespreche. Im April bis Juni legt das Männchen Hochzeitsschmuck an und baut an felsigen, flachen Uferstellen in Algenbüscheln (*Halydris* wird bevorzugt) durch Verflechten

<sup>1</sup> Das Geschlechtsverhältnis des Stichlings ist stark zugunsten der Weibchen verschoben; nach DUNKER und MOHR Männchen : Weibchen = 43 : 57, nach MARESCA 24—38 : 76—62.

<sup>2</sup> Einzelheiten über den Vorgang der Laichablage siehe bei GASCHOTT und WUNDER.

und Verkitten der Zweige mit seinem Nierensekret und durch Hinzufügen anderen pflanzlichen Materials sein Nest. Wenn die Jungen der väterlichen Obhut entwachsen sind, bleiben sie den Sommer über in Küstennähe, gehen im Herbst dann in tieferes Wasser, von wo sie zwecks Laichens sich im Frühjahr wieder zur Küste begeben. Der Seestichling ist allem Anschein nach nur einjährig und geht bald nach Vollendung des Fortpflanzungsgeschäftes zugrunde.

Die übrigen Familien der *Hemibranchii*, die *Aulorhynchidae* (beiderseits des Pazifik von Kalifornien bis Alaska), die *Aulostomatidae* (Westindische Inseln, Hawaii und Japan), die *Fistulariidae* (Westindien und tropischer Pazifik) und die *Amphisilidae* (Indischer und Pazifischer Ozean), kann ich hier übergehen. Aus der Familie der *Macrorhamphosidae* (Tropischer Atlantik und Pazifik) wird *Macrorhamphosus scolopax*, der Schnepfenfisch, gelegentlich mit Strömungen vom Mittel-Atlantik nach der amerikanischen und selbst an die englische Küste getragen.

Zu den *Lophobranchii* gehören die unter sich, als auch mit dem *Hemibranchii* nahverwandten Familien *Syngnathidae*, *Solenostomidae* und *Pegasiidae*, von denen die erstere am bekanntesten und am verbreitetsten ist. Sie ist am artenreichsten in tropischen Meeren, dringt aber mit einigen Arten nach gemäßigten Teilen vor. Alle die hierher gehörigen Fische leben mehr „sedentär“ in dem Algenbestand, innerhalb oder dicht außerhalb der Gezeitenregion, wo sie sich entweder vermittels ihres „Greifschwanzes“ an Pflanzenstengeln anringeln und festhalten oder durch undulierende Bewegung ihrer Rückenflosse in senkrechter Stellung durch das Algengewirr schweben und gelegentlich auch an die Wasseroberfläche kommen. Bei allen *Lophobranchii* werden die Eier in einer Bruttasche am Bauche des Männchens ausgebrütet, und die Jungen bleiben nach dem Ausschlüpfen in der Nähe des Vaters, um bei Gefahr ihre Geburtsstätte wieder aufzusuchen<sup>1</sup>.

Von den *Syngnathiden* kennen wir eine Reihe mehr nördlicher Formen. *Syphonostoma typhle* (Mittelmeer und Atlantik von Gibraltar bis Finnmarken) brütet im Mai bis Juni und geht dazu vom Strande weg in 4—10 m tiefes Wasser. Die völlig entwickelten Jungen verlassen im Juli die Bruttasche und leben zunächst planktonisch; während dieser Zeit können sie passiv weit verbreitet werden.

*Syngnathus acus* brütet in der Nordsee im Frühjahr und Sommer; die 3 cm großen freischwimmenden Jungen werden nicht selten — vereinzelt auch erwachsene Tiere — planktonisch weit ab von der Küste gefunden.

*Nerophis aequoreus* setzt im Gegensatz zu den beiden eben genannten Genera ihre Jungen noch als Larven (sie besitzen noch die Brustflossen) ab, und die völlige Metamorphose vollzieht sich erst während des sommerlichen, pelagischen Lebens.

Die Gattung *Hippocampus* ist im tropischen Atlantik und Pazifik recht artenreich. *H. antiquorum* (Mittelmeer und mittlerer Atlantik) wird gelegentlich nach den britischen Inseln, in die Nordsee und bis nach Norwegen verschlagen. Die Tiere treiben mit Triftmaterial und Algen, an die sie sich mit ihren Schwänzen angeringelt haben. Die *Hippocampus*-Arten verlassen die Bruttasche, wenn sie völlig entwickelt und der Schwanz bereits greiffähig ist.

<sup>1</sup> Betreffs Einzelheiten verweise ich auf die Monographie von M. RAUTHER: Die Syngnathiden des Golfes von Neapel. Fauna Flora Golfo Napoli, Monogr. 36a. 1925.

Nur wenige Arten der *Lophobranchier* wie *Siphonostoma starskii* in Mexiko gehen ins Brack- und Süßwasser. Von dieser Art wurde beobachtet, daß sie ihre Jungen weit oberhalb der Gezeitenzone absetzt.

Die australischen Genera *Corythoichthys* und *Dorichthys* sollen wie *Fierasjer* in *Holothuriën* leben.

### XIII. Pareioplitae (Loricati).

Wenden wir uns jetzt zu der Gruppe der *Pareioplitae* (*Loricati*) zu, so haben wir in der Familie des *Scorpaenidae* einige Formen, die im Meer recht weite Wanderungen unternehmen. Ihre größte Verbreitung in bezug auf Zahl der Genera und Arten hat diese Familie in den pazifisch-indischen Meeren, jedoch reichen einige noch weit nach Norden und Süden. Die der hierher gehörenden Genera wie *Sebastes*, *Sebastodes*, *Sebastobolus*, *Sebastopsis*, *Sebastichthys* sind lebendig gebärend, andere haben, soweit bekannt, festsitzende Eier ohne Ölkugeln, wie *Agriopus spinifer* (GILCHRIST) und die von *Scorpaena* werden wahrscheinlich von einer schwimmenden Schleimhülle umgeben (RAFFAËLE).

Am besten bekannt sind die europäischen Arten. *Sebastes marinus* kommt in einer großen, bis 75 cm langen Varietät mehr nördlich und einer kleinen nur 25 cm langen mehr südlich im Atlantischen Ozean vor<sup>1</sup>. Die kleinere Form dringt in die Nordsee und in das Skagerrak ein und verbreitet sich längs der norwegischen Küste bis nach Trondhjem; sie bevorzugt Tiefen von 40—120 m. Die größere Varietät lebt in tieferem Wasser (120—200 m nach MEEK, 60—900 m nach JENSEN); sie ist häufig im Weißen Meer, der Barentssee, in isländischen und grönländischen Gewässern und reicht auf der Westküste Grönlands bis zu dem 71.° N.B. — bis zur Davisstraße — und auf der Ostseite bis zum 66.° N.B. Vor der amerikanischen Küste kommt eine intermediäre Form von Maine bis nach New Jersey in tieferem Wasser vor.

*Sebastes marinus* ist, wie dies zuerst NANSEN (1886) und HJORT (1900) feststellten, kein eigentlicher Bodenfisch<sup>2</sup>. Er zieht weit umher; jedoch sind seine Wanderungen, auf denen sich *S. marinus* offenbar in Scharen zusammenhält, im einzelnen noch nicht genügend bekannt. Der Begattungsakt soll im flachen Wasser stattfinden und darauf folgend werden katadrome Laichwanderungen nach tieferem Wasser ausgeführt. Die pelagischen Jungen werden jedenfalls im Frühling in freiem Wasser abgesetzt. GOODE und BEAN fingen sie in Massen vor der Küste Neuenglands in 200—400 m Tiefe. COLLET erbeutete sie im Juli 9—19 mm groß an der Oberfläche nahe der Bäreninsel und Spitzbergens. Sicher

<sup>1</sup> JENSEN (1922) unterscheidet zwei Arten: *S. marinus* und *S. viviparus*, jedoch ist dies für unsere Betrachtung hier ohne Belang.

<sup>2</sup> Die Hauptnahrung von *Sebastes* besteht nach JENSEN aus: *Macrurus reinhardtus*, kleinere Exemplare der eigenen Art, *Mallotus villosus* und Crustaceen (*Pandalus*).

werden die Jungen über große Entfernungen passiv verfrachtet, und JENSEN, der die Biologie von *Sebastes* am eingehendsten studierte, stellte fest, daß der Fisch nicht vor Westgrönland laicht, sondern daß die Brut von der Dänemarkstraße dorthin getrieben wird. Die jüngsten Stadien wurden von ihm meist an der Oberfläche über Tiefen von 1600—3200 m gefangen, aber auch in großen Tiefen, im norwegischen und arktischen Meer erbeutet. Ältere Stadien wurden meist aus größeren Tiefen hervorgeholt. Demnach scheinen die Jungen bathypelagisch geboren zu werden, suchen zunächst höhere Wasserschichten auf und gehen mit zunehmender Größe wieder tiefer. Die Larven, die in flacheres Wasser abtriften, gehen nach ihrer Verwandlung rasch in die Tiefe.

JENSEN macht auch Angaben über die Größe der Larven in verschiedenen Monaten und findet die jüngsten 7—9 mm großen Stadien im Mai, im Juni sind sie etwa 22—30 mm, im August und Oktober 27,5—49 mm und im Winter 47—69 mm; im nächsten Mai haben sie die Länge von 95—130 mm erreicht.

Eine ähnliche Erscheinung, wie wir sie bei *Lopholotilus* erwähnten (S. 102), wurde auch schon bei *Sebastes* beobachtet, nämlich daß große Mengen toter Fische auf der Oberfläche treiben. Für dieses Absterben dürften hier wie dort kalte Meeresströmungen in Frage kommen (JENSEN).

Über die Biologie der anderen *Scorpaeniden*, auch über die Mittelmeerarten *Scorpaena porcus*, *Sc. scrofa* und *Sc. dactyloptera* ist nur wenig bekannt. Junge Exemplare der letzteren wurden im Mittelmeer in großen Tiefen gefunden, ferner von HOLT und CALDERWOOD und SCHMIDT südwestlich von Irland und bei Island (zit. nach EHRENBAUM).

Nur im nördlichen Pazifik finden wir die Familie der *Hexagrammidæ*, die „greenlings“. *Pterogrammus monopterygius* (Atkainackerel), 35 cm lang und 3—4 Pfund schwer, ist ein wichtiger Nutzfisch auf den Aleuten, wo er im Sommer in großen Scharen erscheint. TURNER (1886) hat seine Biologie studiert. An den Atkainseln, wo der Fisch am häufigsten ist, erscheinen zuerst im Juni die größten, reifen Männchen (im Hochzeitskleid), einige Tage später kommen dann die laichreifen Weibchen und unreife Tiere. Mitte des Monats sind unermeßliche Scharen vorhanden, die sich über den Tangwiesen aufhalten, wo sie bei ruhigem Wetter eine eigenartige vertikale Schichtung aufweisen. Nächst der Oberfläche halten sich in drei, vier Reihen übereinanderstehend nur junge Männchen und unreife Weibchen auf. Unter ihnen stehen in mehreren Gliedern die älteren Fische, die noch nicht zur Laichablage geschritten sind, und die dritte Schicht besteht aus den laichenden Fischen. Wenn diese ihre Eier an den Tang abgesetzt haben, zerstreuen sie sich und gehen in den Ozean zurück, und höherstehende, laichreife Tiere nehmen ihren Platz ein.

Das Erscheinen der Schwärme ist ziemlich regelmäßig, variiert jedoch an den einzelnen Inseln als auch in den einzelnen Jahren. Die

Jungen und unreife Fische, die ebenfalls, wie aus obigem bereits hervorgeht, im Sommer an die Küste wandern, bleiben etwas länger — bis 3 Monate — dort und verschwinden dann ebenfalls wieder im Ozean. *Pl. monopterygius* ist ein Planktonfresser.

*Hexagrammus decagrammus* lebt ebenfalls beiderseits des Nordpazifik von der Beringstraße bis zur Höhe von Kalifornien und ist laichreif im Sommer ebenfalls in Küstennähe zu finden, wo sich auch die Jungen aufhalten. Ähnlich verhalten sich auch andere Mitglieder der Familie wie *Ophiodon elegans* und *Zaniolepis latipinnis*; die Brut und Junge des letzteren werden in küstennahen Gewässern bei Seattle beobachtet.

Die Familie der *Cottidae* umschließt meist am Boden lebende Fische und ist mit Ausnahme des Genus *Sclerocottus*, das antarktisch ist, auf die nördlich gemäßigte und arktische Zone beschränkt. Ihren Hauptartenreichtum hat die Familie im Pazifik. Die meisten Arten sind marin und leben in flachem Wasser oder in mäßigen Tiefen, nur aus dem Genus *Cottus* sind zahlreiche Vertreter in das Süßwasser übergegangen. Diese verschiedenen Süßwasser-*Cottiden* haben eine zirkumpolare Verbreitung. Ich nenne hier die wichtigsten eurasischen Arten: *C. gobio*, *C. poecilopus*, *C. spinulosus*, *C. sibiricus*, *C. kneri*, *C. keßleri* und *C. haitej* und die amerikanisch-pazifischen Arten: *C. asper*, *C. gulosus*, *C. aleuticus*, *C. cognatus* und *C. chamberlaini*, *C. ictalops*, *C. ricei* und *C. (Uranidea) kurulieni*, deren Verbreitung die Kartenskizze zeigt (Abb. 52). Einige von diesen gehen sicher, wie z. B. *C. gobio*, in der östlichen Ostsee auch ins brackige Wasser. Alle lieben klares, reines, sauerstoffreiches Wasser. Größere aktive Wanderungen sind nicht bekannt.

*C. scorpius* umschließt wahrscheinlich mehrere Varietäten und ist, diese mit eingerechnet, vom Golf von Biskaya bis zur Vega (einschließlich der Ostsee) und von Maine bis nach Grönland verbreitet. Auf der europäischen Seite ist er gemischt mit *C. bubalis* und auf der amerikanischen Seite mit *C. scorpioides*. *C. quadricornis*<sup>1</sup> ist regional um den Pol herum verbreitet und tritt gelegentlich auch ins Süßwasser über. Nordpazifische Arten sind: *C. claviger*, *C. bison*, *C. hexacornis* und dann das Genus *Gymnocanthus*. Die Genera *Centridermichthys*, *Icelus*, *Arteidiellus* und *Triglops* sind hochnordisch, die am artenreichsten in der pazifischen Region (Beringstraße) sind. *Cottunculus*, *Psychrolutes* und *Malacocottus* sind mehr Bewohner von tieferem Wasser, und *Cottunculus microps* ist bei Grönland, Spitzbergen und den Faröer-Inseln bis 20—1000 m Tiefe gefunden worden.

Die *Cottiden* sind ausgesprochene Winterlaicher; ihre Eier werden in Vertiefungen im Sand unter oder zwischen Steinen abgelegt und von Männchen bewacht. *C. quadricornis* laicht von November bis Februar

<sup>1</sup> *Triglopsis thompsoni* in den großen Seen Nordamerikas ist nach JORDAN eine Varietät von *C. quadricornis*.

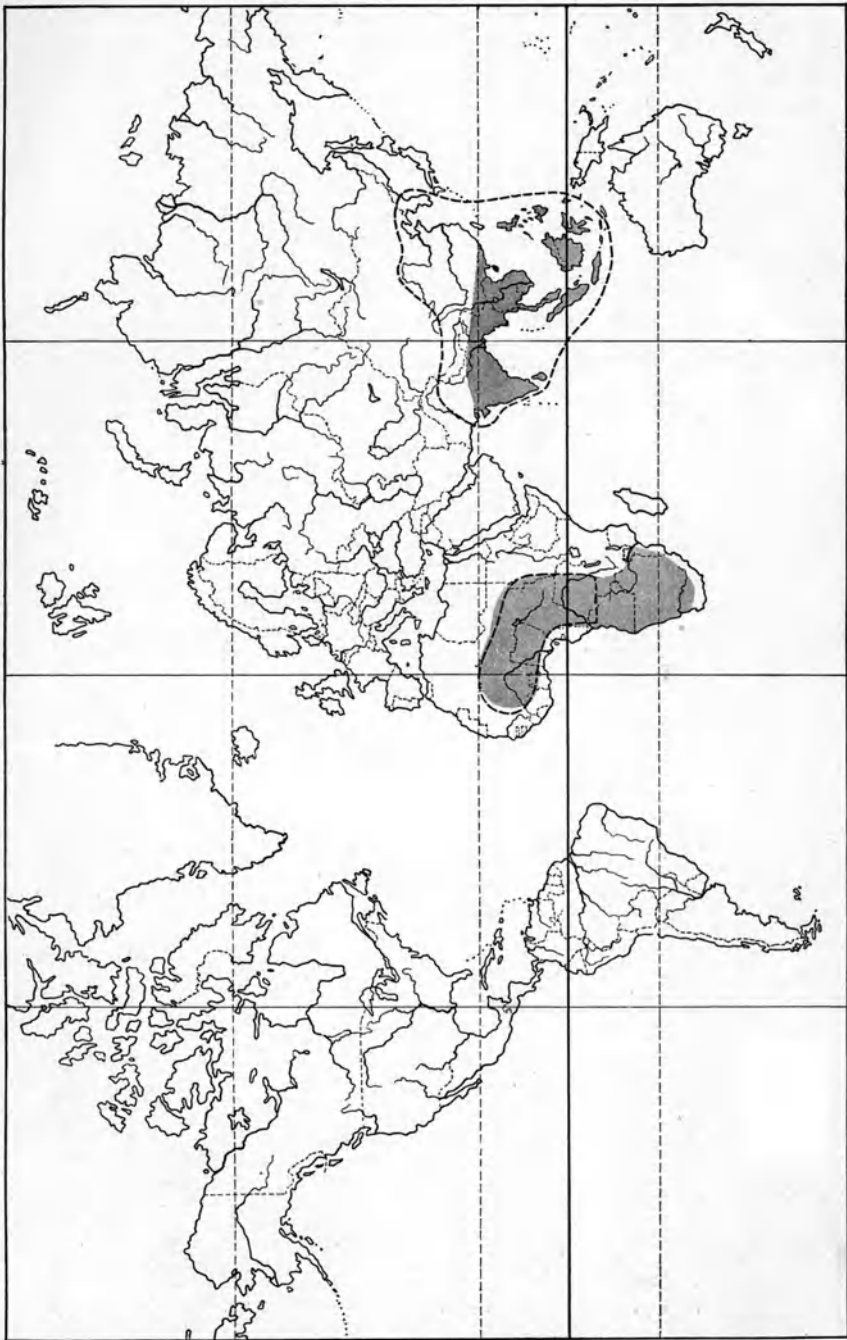


Abb. 52. Verbreitung der Süßwasser-Cottidae (teilweise nach МЭЕХ).



sowohl im Salz- als Brack- und gelegentlich auch im Süßwasser. *C. scorpius* setzt seine Eier in der Gezeitenzone vom Dezember bis März ab, *C. bubalis* am gleichen Ort von März bis April, in Grönland von Dezember bis Juni. Die Larven der *Cottiden* sind planktonisch und werden durch die Gezeitenströmung ziemlich weit verbreitet und oft meilenweit vom Land abgetriftet. Auch die Larven der anderen marinen Gattungen sind pelagisch, und die jungen Fische wandern nach der Metamorphose der Küste zu<sup>1</sup>.

Ziemlich reich an abyssalen *Cottiden* ist der Baikalsee (BERG). Die Genera *Abyssocottus*, *Batrachocottus*, *Asprocottus* und *Limnocottus* kommen unter 70—350 bzw. bis zu 1600 m Tiefe vor. *Procottus jeitelsi* reicht von 1—850, *Batrachocottus baikalensis* bis zu 100 und *Limnocottus megalops* bis zu 400 m hinab.

Im Baikalsee kommen auch die etwas abgeänderten *Cottiden* *Comephorus baikalensis*, *C. dybowski* und *Cottocomephorus grewingki* vor. Sie sind bathypelagisch und wandern zur Laichzeit zum flachen Ufer oder in den Angarafluß ein. Anscheinend sterben die Fische nach der Laichablage, wenigstens werden dann die Weibchen von *Comemorphus baikalensis* sterbend und tot an der Oberfläche des Flusses und Sees gefunden (BERG).

Den *Cottidae* ähneln in ihrer Verbreitung stark die *Agonidae*; auch sie sind auf die nördliche Kalotte der Erdoberfläche beschränkt und am artenreichsten im Nordpazifik. Nur eine Art, *Agonus (Agonopsis) chilensis*, kommt vor Chile und Patagonien vor. Auch die *Agoniden* sind in ihrer weitaus größten Mehrzahl Bewohner der Gezeitenregion und des flachen Wassers. Nur wenige Arten, wie z. B. *Bathyagonus nigripinnis*, im Nordwestpazifik leben in 700—1000 m Tiefe und *Agonus decagonus* geht bei Grönland und Neufundland von 100 m gelegentlich auf 500 m hinab.

Ich verzichte darauf, weitere Arten zu nennen, da die verschiedenen Vertreter der Familie sich in ihren Gewohnheiten weitgehend ähneln und außerdem ihre Biologie, da die Fische keinen wirtschaftlichen Wert haben, noch nicht genügend bekannt ist. Die meisten setzen ihre ziemlich großen Eier um Herbst oder im Winter in kleinen Haufen in Sandhöhlungen oder zwischen Wurzelwerk von Tang oder in Steinklüften in flachem oder mäßig tiefem Wasser ab. Die Larven schlüpfen im Frühjahr und leben mehrere Monate pelagisch. Während dieser Zeit werden sie, wie die der *Cottiden*, durch die Küsten- und Gezeitenströmungen weit verbreitet, haben jedoch offensichtlich das Bestreben, sich möglichst in der Küstenregion zu halten. Nach der Metamorphose sind alle *Agoniden* typische Bodentiere; ob und in welchem Umfang saisonelle Wanderungen, im Winter von der Küste weg, im Sommer ihr zu, ausgeführt werden, ist im einzelnen noch nicht klar erkannt.

<sup>1</sup> MEEK und ELMHIRST, zit. nach MEEK S. 355.

Die *Cyclopteridae* und ihnen nahestehende Familien (oder Genera) haben anscheinend ihre Urheimat ebenfalls im Nordpazifik und sind besonders im Nordwesten dieses Meeres häufig, wie folgende Zusammenstellung beweisen mag:

Tabelle 87. Verbreitung einiger wichtiger *Cyclopteridae* (nach GILBERT und BURKE 1912).

	Gesamtanzahl der Arten	In dem Japanischen Meer	In dem Ochotskischen Meer	An der Beringstraße und der Ostküste
<i>Cyclogaster</i> . . .	9	5	7	—
<i>Careproctus</i> . . .	16	6	11	2
<i>Crystallias</i> . . .	1	1	1	—
<i>Paraliparis</i> . . .	3	—	3	—
<i>Rhinoliparis</i> . . .	1	—	1	1
<i>Nectoliparis</i> . . .	1	—	1	1
Summa	31	12	24	4

Von Norden sind die mehr südlicheren Arten mit den kalten Strömungen in niedere Breiten gewandert und leben dort in tieferem, kühlerem Wasser. Atlantische Arten sind: *Eumicrotremus spinosus* (Spitzbergen, Island, Grönland, südlich bis Massachusetts) ist vielleicht synonym mit *E. orbis* des Nordpazifik und der Beringstraße. *Cyclopterus lumpus* bevölkert den ganzen nordatlantischen Ozean von Cape Cod und von dem Golf von Biskaya bis nach Grönland und Spitzbergen; er ist in der Nordsee häufig und dringt auch in die Ostsee ein. *Cyclogaster atlanticus* (*C. montagui*) kommt vom Cape Cod bis Neufundland und in dem Ärmelkanal, an der Nordküste von Norwegen und im Kattegat vor. *C. vulgaris* (*C. fabricii*) reicht von den arktischen Gewässern bis nach Connecticut im Osten bis zum Kanal. *Careproctus gelatinosus* (*C. reinhardtii*) ist eine Tiefseeform bei Grönland und in der Karasee, wird aber auch bei Island und den Faröer gefunden. *Paraliparis* besiedelt vor Norwegen Tiefen von 1100—1800 m.

Am besten bekannt sind die Lebensgewohnheiten von *Cyclopterus lumpus*. Er legt seine 2,2—2,6 mm großen Eier vom Februar bis Mai in großen Klumpen auf steinigem Grund in oder dicht unterhalb der Gezeitenzone ab. Das Männchen, das etwas kleiner ist als das Weibchen, bewacht dauernd den Eiklumpen, zeigt sich sehr angriffslustig und führt durch Fächeln mit der Brustflosse, als auch durch erhöhte Atemtätigkeit den Eiern während der 40—60 Tage währenden Inkubationszeit dauernd frisches Wasser zu. Die Jungen, die von März bis Juni schlüpfen, sind 5—7,5 mm lang, kaulquappenähnlich und heften sich mittels einer ventralen Saugscheibe an Steinen und Pflanzen fest. Sie sind aber keine seßhaften Strandtiere, sondern vielmehr planktonisch; zum Teil werden sie direkt oder mit Triftmaterial, an das sie sich zur Ruhe ansetzen, weit umhergetragen. Auch die Jährlinge scheinen mehr oder weniger planktonisch zu leben und erwachsene Exemplare wurden ebenfalls schon im freien Wasser sowohl an der Oberfläche, als auch bis zu 300 m Tiefe ge-

fangen. Daß die erwachsenen Lumpfische eine nach dem Ufer gerichtete Laichwanderung ausführen ist sicher. Ob die jüngeren Tiere im Sommer mehr flaches, im Winter mehr tiefes Wasser aufsuchen, wie MEEK anzunehmen gewillt ist, scheint mir noch nicht sicher.

Die *Liparis*-Arten kleben von November bis Januar ihre Eier von 1—60 m Tiefe *Hydroiden*-Stöckchen an. Die Larven sind ebenfalls pelagisch. Die älteren Fische scheinen saisonelle Wanderungen auszuführen, denn sie werden im Sommer häufiger in flachem Wasser gefangen als im Winter.

Die Tiefseeform *Paraliparis bathybi* laicht auf den kontinentalen Plateaus in mäßig tiefem Wasser und führt somit ebenfalls anadrome Laichwanderungen aus.

Die *Trigidae* sind ohne weiteres an dem Bau ihrer Brustflossen, deren ersten drei Strahlen frei und zu einer Art von Gehwerkzeug umgebildet sind, erkenntlich. Durch diese beinartigen Gebilde sind diese Fische bereits bis zu einem gewissen Grade als Bodentiere charakterisiert. Es wäre aber falsch, sie als reine Grundfische anzusehen, da diese Fische auch in mittleren und oberflächlichen Wasserschichten angetroffen werden, und sie zum Teil sehr agile Tiere sind, die auch gelegentlich bei ruhigem Wetter nachts an die Wasseroberfläche hochsteigen. Die Familie hat ihre meisten Vertreter in den wärmeren und tropischen Meeren der nördlichen Halbkugel. Einige Arten unter ihnen sind geschätzte Speisefische und über ihre Biologie sind wir relativ gut orientiert.

*Prionotus* („Sea robin“) bevölkert in mehreren Arten beide Küsten von Mittel- und Nordamerika. *Lepidotrigla* kommt sowohl im Mittelmeer als auch im westlichen Pazifik vor. *Pterygotrigla* umschließt australische Formen und *Peristedion* wird in größerer Tiefe im tropischen Atlantik und im Indischen Ozean gefunden.

Das Genus *Trigla* aus dem Mittelmeer und Atlantik geht am weitesten nach Norden. *Trigla gurnardus* ist im Atlantik von den Kanarischen Inseln bis zur West- und Südküste Englands häufig; in der südlichen Nordsee (in 40—100 m Tiefe) ist der „graue Knurrhahn“ gemein. Er dringt in die Ostsee ein; um Schottland herum geht er in die nördliche Nordsee, erreicht Island und Norwegen, und КНИПОВИТСК<sup>1</sup> hat vereinzelt Exemplare an der Murmanküste festgestellt. *T. hirundo* ist an letzterem Ort ebenfalls selten, wenn er auch schon bei den Lofoten festgestellt wurde; an der Westküste Englands und im Kanal ist er besonders im Sommer nicht selten und dringt durch diesen in Scharen in die südliche Nordsee vor. In größerer Menge wird er im Sommer jedoch nur südlich von der Doggerbank, an der holländischen und deutschen Küste bis hinauf nach Hornsriff angetroffen; in der übrigen Nordsee, als auch in der westlichen Ostsee tritt der „rote Knurrhahn“ nur vereinzelt auf.

<sup>1</sup> Zit. nach HERTLING.

Südlich soll er im Atlantik bis zum Kap der Guten Hoffnung reichen. *T. lineata*, *T. lyra*, *T. cuculus* und *T. obscura* dringen nur in geringer Menge vom Mittelmeer oder von den östlichen Teilen des mittleren Atlantik bis an die Südküste von Großbritannien und selten in die Nordsee vor.

Am besten bekannt sind die beiden öfter in der Nordsee vorkommenden Arten *T. gurnardus* und *T. hirundo*, besonders die erstere; sie machen einen nicht unbedeutlichen Teil der Kurrenfänge aus, und ihre Biologie ist von FULTON, EHRENBAUM, MEEK, HERTLING<sup>1</sup> u. a. näher untersucht.

Die Tiefen, in denen diese beiden Arten leben, sind verschieden. In der flachen Nordsee können sie ziemlich überall gefangen werden; die tiefsten, bis jetzt durch den „Michael Sars“ festgestellten Fundorte liegen westlich von Irland in 180 und westlich von Kadiz in 270 m Tiefe.

Die Wanderungen der Knurrhähne gehen im Sommer nach den kälteren Meeresabschnitten und werden teils von der Temperatur des Wassers, teils durch den Fortpflanzungstrieb kontrolliert; Einflüsse des verschiedenen Salzgehaltes auf die Wanderbewegungen konnten bisher noch nicht nachgewiesen werden. Nur in gewissen Teilen der Nordsee kommt der graue Knurrhahn das ganze Jahr über vor, so z. B. an einem schmalen Küstenstreifen der Westseite Schottlands (Firth of Clyde). Der Grund hierfür ist der, daß dort im Dezember und Januar die gleichen Bodentemperaturen gemessen werden wie im Firth of Forth im Juni und Juli. In letzterem fehlen, ebenso wie im Morayfirth, der St. Andrewsbai und der Aberdeenbai, wie bereits FULTON feststellte, die Fische von November bis April mit Ausnahme vereinzelter, kleinerer Exemplare fast vollständig. Der graue Knurrhahn erscheint im Firth of Forth Anfangs April. Zuerst kommen große Laicher, die anfänglich nur von wenigen kleineren Exemplaren begleitet werden; später mehren sich die letzteren, so daß sich im Mai und Juni das Verhältnis immer mehr zugunsten der kleineren verschiebt. Am häufigsten ist hier der graue Knurrhahn im Mai bei einer durchschnittlichen Wassertemperatur von 7,56° C. Mit steigenden Wärmegraden setzt ein kleiner Rückgang ein, dem später im Juli ein neues Zuwandern folgt; dieser Zustrom wird hauptsächlich von größeren, laichenden Fischen gestellt (FULTON).

Nach MEEK erscheinen bei den landwärts gerichteten Zuwanderungen im Frühling an der Küste von Northumberland zuerst unreife Fische, und die älteren Jahresklassen kommen sukzessive nach. Der Zuzug erfolgt hier deutlich von Norden her, wie MEEK durch Kontrollkurrenfänger an verschiedenen Stellen der Küste zu verschiedenen Jahreszeiten zeigen konnte; aus diesen Fängen ergab sich auch, daß die Zuwanderung sich rasch und hauptsächlich nachts vollzieht.

<sup>1</sup> Hier siehe auch ausgedehntes Literaturverzeichnis.

Die Nordsee wird während der wärmeren Jahreszeit ziemlich gleichmäßig von dem grauen Knurrhahn bevölkert, wenn auch die Fänge im Nordwesten etwas höher sind. In der Deutschen Bucht treffen die ersten Zuwanderungen ähnlich wie an der nordenglischen Küste im April ein; im Mai erfolgt ein weiteres Zuströmen, und im Juli ergeben die Fische Maximalfänge. Ihre Menge bleibt dann ziemlich konstant bis zum August. Im September setzt dann an sämtlichen genannten Punkten die Abwanderung ein; im Firth of Forth z. B. sind im Oktober die Mehrzahl der Fische verschwunden, und nur vereinzelte kleine Exemplare werden noch im Dezember und Januar angetroffen. Auch an der Küste von Northumberland ziehen sich die Fische im Laufe des September und Oktober von der Küste nach Norden zurück. Aus dem flachen, südlichen und östlichen Teile der Nordsee, somit auch aus der Deutschen Bucht, setzt die Rückwanderung — wahrscheinlich gegen und durch den Kanal — im Laufe des Oktober ein und wirkt sich so rasch aus, daß bereits Ende Oktober nur vereinzelte kleinere Exemplare vorhanden sind.

Für die Zuwanderung ist offenbar die Temperatur ein Hauptfaktor. Die untere Temperaturgrenze, bei der der graue Knurrhahn auftritt, beträgt nach FULTON 4,72° C. EHRENBAUM beobachtete, daß die *Trigla*-Arten in den Aquarien von Helgoland im Winter regelmäßig abstarben. Für die Abwanderung der Fische scheint jedoch die Temperatur nicht die einzige Ursache zu sein, da z. B. bei Helgoland, von wo die meisten Beobachtungen vorliegen, die mittlere Wassertemperatur im September höher als im Juni und Juli und nur wenig niedriger als im August liegt.

Aus dem bisher Gesagten geht schon deutlich hervor, daß sowohl jüngere als laichreife Fische Wanderungen ausführen. Daß auf diesen auch das Laichgeschäft stattfindet ist sicher, jedoch muß die ältere Ansicht FULTONS, wonach die Knurrhähne nur in Küstennähe ihre pelagischen Eier absetzen, erweitert werden. EHRENBAUM und STRODTMANN haben die Eier in der ganzen Nordsee gefunden, und auch EWART hat sie 120 km ab von Schottland und MIELCK nördlich der Doggerbank festgestellt. Bestimmte Laichareale werden anscheinend nicht eingehalten<sup>1</sup>.

Die Eier von *T. gurnardus* sind von denen von *T. hirundo* nicht zu unterscheiden; dasselbe gilt von den jungen Larven; weshalb sich folgende Angaben auf beide Formen beziehen. Die Eier sind 1,1—1,6 mm groß und mit einer 0,25—0,3 mm großen Ölkugel versehen. Sie kommen in der ganzen Nordsee verstreut vor, sind jedoch nördlich der Doggerbank und dicht unter der Küste seltener<sup>2</sup>, wurden aber auch noch in der Westerschelde bis Borssele (TESCH) und in der westlichen Ostsee

<sup>1</sup> Nur MASTERMANN macht für *Tr. gurnardus* eine diesbezügliche Angabe, betont aber auch, daß keine besonderen Zusammenscharungen der Laichfische erfolgen.

<sup>2</sup> EHRENBAUM fand querab von Norderney bis zu 25 m Tiefe 65 Eier auf den Quadratmeter.

bei Alsen und nördlich von Fehmarn (EHRENBAUM und STRODTMANN) gefunden.

Die Laichzeit<sup>1</sup> von *Trigla gurnardus* ist sehr ausgedehnt und örtlichen Schwankungen unterworfen. In der Nordsee dauert sie von April bis Ende August, vereinzelt bis in den September hinein (MÖBIUS und HEINCKE, EHRENBAUM und STRODTMANN); in der südlichen Nordsee hat sie ihren Höhepunkt im Juni (TESCH); in die erste Junihälfte fällt das Maximum der Eier an der schottischen Küste (FULTON); vereinzelt, je nach Jahr und Ort werden auch schon Eier vor und im April im Plankton festgestellt, so z. B. bei Plymouth und in der Tiefen Rinne im März (BROWN und BOEKE) oder gar schon im Januar bei Plymouth (CLARK) und in schottischen Gewässern (McINTOSH und PRINCE).

An manchen Orten zeigt das Laichgeschäft eine gewisse Aufeinanderfolge. Im April und Anfang Mai laichen die Fische in den Außenteilen des Firth of Forth, 21 km östlich von May-Island, später verlegen sie ihr Laichgebiet in die mittleren und inneren Teile des Firth.

Die pelagischen Eier schlüpfen bei 15° C nach 5 Tagen (EHRENBAUM); die Dauer der Dottersackperiode beträgt ungefähr 1 Woche (MEEK), jedoch dauert das planktonische Leben länger. Die Larven werden ebenso wie die Eier von den Strömungen weit verbreitet und vollführen an der Küste mit den Gezeiten tägliche Auf- und Abwanderungen; sie kommen über tiefem und flachem Wasser vor, sind aber am häufigsten zwischen 20 und 40 m. Die Eier von *T. cuculus* werden am häufigsten über 35 bis 40 m Tiefe gefangen (CLARK)<sup>2</sup>; durchwegs sind in flachem Wasser die älteren Stadien häufiger wie die jüngeren. Von der Entwicklung der Larven und von dem postlarvalen Wachstum interessiert uns hier nur, daß die Larven von *T. hirundo* länger als die von *T. gurnardus* pelagisch leben (HOLT). Alle Knurrhahnlarven gehen mit 0,5—1,5 cm allmählich von dem pelagischen zum Bodenleben über.

Oben wurde bereits erwähnt, daß jüngere Stadien sich auch im Winter an den Küsten und in der südlichen Nordsee finden; dies gilt besonders von den Jungfischen, die sich mancherorts im ersten Winter nicht weit von den Sommerplätzen entfernen (MEEK, HOLT). MEEK betont besonders, daß die Knurrhähne, die auf demselben Grund aufgewachsen sind, sich für Lebzeiten allgemein gut in Schulen zusammenhalten, und daß die verschiedenen Jahresklassen verschiedene Tiefen bewohnen, eine Tatsache, die sich in den Fangergebnissen durch Gleichmäßigkeit der verschiedenen Größenklassen an verschiedenen Fundorten ausdrückt. Diese „Pulsationen“ weisen an der schottischen und englischen Küste deutlich

<sup>1</sup> Die Laichmenge hat FULTON festgestellt: 32 cm langes Weibchen = 195 655 Eier, 35,6 cm lang = 244 860, 39,4 cm lang = 278 678 Eier.

<sup>2</sup> Die Larven von *T. lineata* scheinen flacheres Wasser zu bevorzugen, während die von *T. lyra* in größeren Tiefen leben und noch wenig bekannt sind.

auf ein Abwandern der größeren Stadien von der Küste nach Norden hin, so daß die größeren Exemplare immer mehr nördlich in tieferem Wasser gefangen werden (wir haben ja bereits gehört, daß der Zuzug von Norden her erfolgt); im Winter stehen die einzelnen Jahresklassen weiter auseinander in tiefem Wasser, im Sommer sind sie nach der Küste zu sammengedrängt. Verlaichte Tiere gehen wieder in tieferes Wasser zurück.

Auch HERTLING konnte feststellen, daß sich z. B. im September bei Helgoland und an der Doggerbank eine gleichmäßig zusammengesetzte Population von einer mittleren Länge von 20,6 cm findet, daß zu gleicher Zeit aber in der nordwestlichen Nordsee dagegen größere Exemplare von über 30 cm weit zahlreicher waren.

Die einzelnen Jahresklassen verteilen sich nach МЕЕК auf folgende Größenklassen, die infolge der lange ausgedehnten Laichzeit nicht ganz einheitlich sind:

I. Gruppe	=	7—12 cm
II. „	=	13—20 „
III. „	=	18—24 „

Die Männchen werden mit 18 cm, wahrscheinlich im dritten Sommer, die Weibchen mit 24 cm, wahrscheinlich im vierten Sommer laichreif. Auffällig ist das starke Überwiegen der Weibchen: Männchen : Weibchen = 24 : 76 (FULTON)<sup>1</sup>.

Der rote Knurrhahn wandert im Frühjahr durch den Kanal in die südliche Nordsee ein (CUNNINGHAM, HERTLING) und wird, wie bereits erwähnt, nur in den wärmeren flachen Teilen angetroffen. Im Herbst erfolgt eine fast völlige Rückwanderung, wenigstens aller älteren Exemplare. Die Laichzeit von *T. hirundo* beginnt etwas später und kann sich bis Mitte Oktober hinziehen. Wann und mit welcher Größe die Jungfische die Nordsee verlassen ist nicht sicher bekannt.

Für die Wanderung der amerikanischen *Prionotus*-Arten darf wohl angenommen werden, daß sie ebenfalls ähnliche Wanderungen in ähnlichem Ausmaße wie die europäischen *Trigliden* unternehmen, wenn auch diese im einzelnen noch nicht bekannt sind. Die Biologie der anderen Genera ist noch wenig erforscht.

Auch über die *Dactylopteriden*, die Flug-Knurrhähne, sind wir noch nicht genügend unterrichtet. Sie bewohnen die warmen, im Sommer auch die gemäßigten Meere. So ist z. B. *Dactylopterus volitans* an den warmen Küsten beiderseits des Atlantik und im Mittelmeer daheim, *Daicocus peterseni* wird vor Japan gefunden und *Dactyloptena orientalis* bevölkert die Küste von Ostindien, Japan und Hawaii. Die *Dactylopteriden* leben in Scharen an flachen Küsten und ihre Lebensweise gleicht anscheinend weitgehend der

<sup>1</sup> Möglicherweise hängt, wie FULTON wahrscheinlich zu machen suchte, die anormale Geschlechtsziffer mit der langen Erstreckung der Laichzeit zusammen, doch werden hier weitere Untersuchungen abgewartet werden müssen, um zu einem Verständnis der eigentümlichen Geschlechtsverteilung zu kommen.

der gewöhnlichen Knurrhähne. In neuerer Zeit wurde ihnen sogar schon die Fähigkeit, über das Wasser emporzuschließen und mit Hilfe ihrer ausgebreiteten, großen Brustflossen kurze Strecken im Gleitflug zurückzulegen, abgesprochen. Jedoch sprechen die meisten Angaben dafür, daß sie ein gewisses Flugvermögen besitzen.

## XIV. Scombriformes.

### a) Scombridae.

Die *Makrele*<sup>1</sup> *Scomber scombrus* ist einer der raschesten, elegantesten und gewandtesten Schwimmer unter den Fischen, ein typischer Bewohner des freien Wassers. „Ähnlich wie der Hering unternimmt sie teils auf der Suche nach Nahrung, teils um zu laichen gewisse regelmäßige Wanderungen, bei denen sie in die Nähe der Küsten gelangt“ und dann Gegenstand von Massenfängen wird. Die an bestimmten Orten gefangenen Mengen zeigen im Laufe der Jahre gewisse gesetzmäßige Periodizitäten<sup>2</sup>, die möglicherweise ebenfalls auf Wanderungen und Änderung der Wanderungsrichtung zurückzuführen sind, über die wir aber ebenso wie über andere mögliche Ursachen noch nicht genügend unterrichtet sind.

Die Wanderungen der Makrele sind wahrscheinlich sehr ausgedehnt, anscheinend mit einem periodischen Wechsel des Aufenthaltes in den höheren und tieferen Wasserschichten verbunden und zeigen — soweit unsere Kenntnisse reichen — häufig einen gewissen spontanen Charakter. Erschwert wird ihre Feststellung dadurch, daß die Makrele in ihrem weiten Verbreitungsgebiete nicht in verschiedene Rassen aufgespalten ist, und daß ihr biologisches Verhalten, z. B. Zeit und Ort des Laichens und Auswahl der Nahrung, in ganz verschiedenen Gegenden fast das gleiche ist.

„Das Verbreitungsgebiet der Makrele erstreckt sich an den skandinavischen Küsten bis zum äußersten Norden von Norwegen; durch das

<sup>1</sup> Die Makrele, *Scomber scombrus*, ist einer derjenigen Nutzfische, deren Biologie die „Internationale Kommission zur Erforschung der Meere“ schon eingehend studiert hat. 1913 hat E. EHRENBAUM als Referent für diesen Fisch all das, was in den Einzelarbeiten der verschiedenen Länder und Autoren geleistet war, zusammengetragen und ließ 1923 einen weiteren Bericht mit Ergänzungen und Erweiterungen folgen. In beiden Arbeiten ist unter völliger Berücksichtigung des gesamten vorhandenen Schrifttums der derzeitige Stand unseres Wissens (wie auch bis zu einem gewissen Grade die historische Entwicklung) geschildert, und ich folge deshalb im wesentlichen diesen Darstellungen.

<sup>2</sup> So war z. B. in den Vereinigten Staaten von Nordamerika in den achtziger Jahren die Makrelenfischerei an der Ostküste ein wichtiger Erwerb, jährlich wurden bis 478000 Faß Makrelen gesalzen; um die Jahrhundertwende ging der Ertrag dauernd zurück und war 1909 17500, 1910 3400 Faß. Da zur selben Zeit die Fänge auf der europäischen Seite stetig stiegen, wurde auch schon die Ansicht geäußert, daß eine Einwanderung der amerikanischen Makrelen nach Osten stattfände.



Skagerrak und Kattegat dringt sie auch in die Ostsee ein und gelangt hier vereinzelt bis nach Finnland. In der Nordsee sowie an allen britischen und französischen Küsten ist sie häufig; südwärts wird sie bis zu den Kanarischen Inseln beobachtet; aber auch im Mittelmeer, mit Einschluß des Schwarzen Meeres, ist sie weit verbreitet. In den westatlantischen Gewässern ist sie nach B. GOODE auf das Gebiet zwischen dem 25.° und dem 56.° C nördl. Br. beschränkt, von Cape Hatteras bis Labrador“ (Abb. 53 S. 132). (EHRENBAUM 1913, S. 10.)

Das periodische Erscheinen und Verschwinden der Makrele an manchen Küstenstrecken ließ schon früh die Erkenntnis reifen, daß die Makrele ein echter Wanderfisch ist. Über den Umfang und die Art der Wanderung gingen und gehen die Ansichten auseinander.

Wie nach der Theorie von ANDERSON der Hering, so sollte auch die Makrele ihre Winterquartiere im hohen Norden haben und von hier aus alljährlich große Wanderungen unternehmen; ein französischer Admiral<sup>1</sup> wollte bei Grönland Makrelen in ihrem Winterlager mit dem Kopf im Schlamm steckend beobachtet haben. BLOCH, FABRICIUS, G. O. SARS und ECKSTRÖM widerlegten diese Ansicht. Letztere, ebenso der Kanadier HIND glauben, daß die Wanderungen sich nur in einer Art von Pendelbewegung zwischen tiefem Wasser und den Küstengewässern auswirkten. Noch weiter geht CLIGNY (1912); er erklärt die Annahme von Wanderungen für die Makrele als überflüssig, da z. B. im Kanal der Fisch zu allen Jahreszeiten entweder in den höheren oder tieferen Wasserschichten zu finden sei. Auch HOLT neigt der Ansicht zu, daß die Makrele an der irischen Küste das ganze Jahr über vorkäme, ohne größere Wanderungen zu unternehmen, als etwa im Herbst durch den St.-Georges-Kanal in die Irische See und im Winter zurück.

Dieser, die Wanderung verneinenden Ansicht, hält EHRENBAUM zugute, daß, wie Kurrenfänge beweisen, tatsächlich im Kanal, als auch in der Nordsee ein gewisser Bestand von Makrelen in den Tiefen dieser Gewässer überwintert. Andererseits aber spricht entschieden für Wanderbewegungen die Tatsache, daß in anderen Meeresteilen, z. B. im Kattegat, in der westlichen Ostsee, in der südlichen Nordsee, im Golf von St. Lorenz die Makrele nur vorübergehend auftritt, sei es, um dort zu laichen, sei es, weil sie nach der Laichzeit an diesen Orten besonders gute Nahrungsbedingungen findet.

In der nördlichen Nordsee liefern die Makrelen schon im Dezember und Januar bis in den Mai hinein gute Kurrenfänge, erst im April bis Mai werden sie von den Trawlern in der südlichen Nordsee erbeutet, und bereits im Juni und Juli sind sie dort vom Boden verschwunden. Die Fische sind zum Laichen<sup>2</sup>, nachdem sie in der Tiefe herangezogen waren,

<sup>1</sup> Diese „Beobachtungen“ des Admirals PLÉVILLE zitieren LACÉPÈDE und CUVIER und VALENCIENNES.

<sup>2</sup> Ob bestimmte „Laichplätze“ streng eingehalten werden, scheint zwei-

in die oberflächlichen Wasserschichten aufgestiegen. Von August bis November werden in der südlichen und mittleren Nordsee Makrelen in wechselnder Menge wieder mit dem Trawl gefangen, ein Beweis dafür, daß sie sich am Boden oder in Bodennähe aufhalten. In den Kurrenfängen der nördlichen Nordsee aber erscheinen sie erst wieder im Dezember. Der Grund für dieses Verhalten ist wohl der, daß nach dem Laichen die Fische ein gesteigertes Nahrungsbedürfnis haben, und sich die Schwärme bei der Nahrungssuche — sie fressen zu dieser Zeit hauptsächlich Jungfische — sowohl in höhere als tiefere Wasserschichten zerstreuen und auch die Küsten, Buchten und Fjorde aufsuchen, weil dort der Tisch am reichlichsten für sie gedeckt ist<sup>1</sup>. Während des Herbstes, wenn sie wieder zur Plankton- und Krusternahrung übergehen, ballen sich die Makrelen wieder, zuerst in der mittleren Nordsee, später weiter nördlich, zu Schwärmen in Bodennähe zusammen. Wie die schottischen Trawlfänge beweisen, stehen diese jedoch nicht so dicht wie im Frühjahr. „Im Bereiche dieses Meeres zieht sich die Makrele im Winter nach den nördlichen tieferen Stellen zurück; im zeitigen Frühjahr zieht sie in südlicher und südöstlicher Richtung in der Tiefe heran, um zu Beginn der Laichzeit (Ende Mai) in höhere Wasserschichten aufzusteigen. Nach dem Laichen erfolgt eine Auflösung der Fischeschwärme; einige verbleiben in den höheren Wasserschichten, andere gehen in die Tiefe, und alle scheinen sich nordwärts oder westwärts (nach dem Kanal zu) zu bewegen und gegen Ende des Herbstes zu verschwinden“ (EHRENBAUM S. 13).

In den eigentlichen Wintermonaten finden wir wenigstens in der nördlichen Nordsee und in manchen Teilen des Kanals Makrelen. Sind diese Überreste des Hauptkontingents, der nach dem Ozean abgewandert ist, oder haben wir vielleicht eine weniger weit wandernde Lokalrasse vor uns? Gegen letztere Annahme sprechen eine Reihe von Tatsachen, besonders laut die Fangergebnisse in den verschiedenen Jahreszeiten, die auf ein Zuwandern vom Ozean hindeuten. Andererseits hat man noch nie Makrelen oder die ihnen nahe verwandten *Thunfische* oder deren Larven in einigermaßen erheblicher Entfernung von dem Kontinentsockel im offenen Meer gefunden. Ferner erleidet die Makrelenfischerei an den Küsten, die nahe an die 1000-m-Linie heranreichen, wie

felhaft. Die frühere Ansicht, daß z. B. die südliche Nordsee nicht oder kaum zum Laichen benutzt werde, ist durch die Eifunde von TESCH erschüttert. Wahrscheinlich wird man auch dort, wo man bisher noch keine Eier gefischt hat, solche bei intensiverem Suchen feststellen können. Andererseits beweisen die quantitativen Eierfänge verschiedener Forscher, daß an bestimmten Stellen das Laichgeschäft größeren Umfang annimmt als an anderen. Immer scheinen Küstengewässer oder solche über untermeerigen Rücken bevorzugt zu werden.

<sup>1</sup> Die in den oberen Schichten sich aufhaltenden Fische werden zu dieser Zeit besonders von der schwedischen Angelfischerei in vorzüglichem Ernährungszustand gefangen.

z. B. der von Irland, das ganze Jahr über keine oder nur kurze Unterbrechung. Diese beiden Tatsachen weisen darauf hin, daß die Wanderungen der europäischen Makrelen nicht wesentlich über den Abfall des europäischen Kontinentalsockels nach Westen hinausgehen.

Restlos sind die Wanderbewegungen der Makrele noch nicht aufgeklärt, jedoch dürfte folgendes feststehen. Die eigentlichen Wintermonate November bis Januar scheinen einer Art von Winterruhe gewidmet zu sein, wobei die Nahrungsaufnahme bei einem großen Teil der Tiere eingestellt wird. Zu dieser Zeit mit dem Trawl gefangene Makrelen aus der nördlichen Nordsee und dem westlichen Ausgange des Kanals haben meist leeren Magen, und erst im Februar und März zeigt ein zunehmender Prozentsatz einen gefüllten Darm. Ende März und Anfang April beginnen die Makrelen plötzlich in Küstennähe zu erscheinen, zuerst bei Irland und Cornwall, später bei Schottland und in dem östlichen Kanal, noch später an den skandinavischen, dänischen und deutschen Küsten. Dies deutet ebenfalls darauf hin, daß die Schwärme von dem Abfall des Kontinentalsockels her in der Tiefe heranziehen und erst in der Nähe der Küste in die oberen Regionen aufsteigen.

Welche Faktoren den einen Teil der Fische schon bei Irland hochgehen lassen, den anderen bestimmen noch weiter zu wandern, ist unbekannt. Die variationsstatistischen Untersuchungen von GARSTANG (1898) und WILLIAMSON (1900) an Makrelen der atlantischen Küste Irlands und des Kanals, als auch der Nordsee konnten keine verschiedenen Stämme oder Rassen feststellen, die vielleicht zu verschiedenen Geburtsplätzen ziehen. Andererseits ist sicher, daß die nordeuropäischen Makrelen gegenüber denen im Mittelmeer und den amerikanischen gewisse Unterschiede, besonders in der Eigröße und der Larvenpigmentierung, aufweisen, so daß wir mit drei getrennten Formen zu rechnen haben. Dazu kommt noch im gleichen Verbreitungsgebiet eine *Scomber scombrus* nahe verwandte Art *Scomber colias*, die aber nur im Mittelmeer größere Häufigkeit hat.

Die Rassenuntersuchungen hatten somit den Forschern kein Hilfsmittel in die Hand gegeben, die Wanderungen verschiedener Bestände und Schwärme zu verfolgen, man schritt deshalb dazu, Makrelen zu markieren. Es ist dies bei der Empfindlichkeit des Fisches ein recht schwieriges Unternehmen. Von 350 bei Helgoland durch Anlegen eines nummerierten Aluminiumringes um den Schwanzstiel gezeichneten Makrelen wurden nur zwei wiedergefangen: ein Exemplar bald nach dem Aussetzen bei Helgoland, das andere 2 Monate später bei Dünkirchen. Der Beweis, daß große Wanderungen unternommen werden, war trotz der geringen Anzahl von Wiederfängen damit erbracht.

Die Laichzeiten für die nordeuropäische und amerikanische Form stimmen weitgehend überein. Die Hauptlaichzeit fällt in den britischen Gewässern, der nordöstlichen Nordsee, dem Skagerrak, als auch an der

Küste von Cape Hatteras und in der St. Lawrence Bucht in Mai und Juni bis in den Juli hinein. Die Mittelmeerform laicht 2 Monate früher. Auffallend ist, daß an den verschiedenen Laichplätzen trotz weitgehender Unterschiede im Salzgehalt und der Temperatur des Wassers die Laichzeiten so genau übereinstimmen. Diese Tatsache weist darauf hin, daß alle die verschiedenen Schwärme den Winter über, also die Zeit des Heranreifens der Geschlechtsorgane, in völlig gleichen Bedingungen verbracht haben, so daß die Gonaden alle auf annähernd gleichem Entwicklungszustand stehen, daß dann das Heranziehen zum Laichplatz relativ rasch erfolgt, und so die veränderten Umweltsbedingungen — kühleres und salzärmeres Wasser — keinen Einfluß mehr auf die Reifung der Geschlechtsprodukte ausüben können.

Das Laichgeschäft selber scheint sich nicht, wie G. O. SARS angenommen hatte, in den oberflächlichsten Wasserschichten zu vollziehen, sondern in einiger Tiefe stattzufinden. Die Eier sind freischwimmend in der Nordsee 1—1,38 mm, im Westatlantik 1,10—1,26 mm und im Mittelmeer 0,86 bis 1,04 mm groß und besitzen eine 0,28—0,35 bzw. 0,20—0,22 mm große Ölkugel. Die Embryonalentwicklung als auch die freischwimmenden Larven sind durch zahlreiche Arbeiten bekannt. Letztere finden sich in den jüngeren Stadien, beim Ausschlüpfen sind sie 3,5—4,2 mm groß, bis zu 65 vH vorzüglich in den obersten 1—12 m, gehen aber, wenn sie größer werden, etwas tiefer. Über das Wachstum der Makrele und über die Durchschnittslängen der verschiedenen Altersgruppen sind die Meinungen noch nicht völlig einig, weshalb über das Alter der Fische, die die verschiedenen Schwärme zusammensetzen, nichts gesagt werden soll.

Kleine Makrelen bevorzugen die Ufernähe; bis zu 10 cm Länge werden sie gelegentlich sowohl in den europäischen als amerikanischen Gewässern (DAHL, HJORT, COLLET, MALM, DUNN, HIND u. a.) in nächster Nähe des Strandes in Scharen beobachtet<sup>1</sup>. Gegen den Herbst verschwinden die jungen Makrelen, sie wandern gegen die Tiefe, wobei anscheinend die größeren Exemplare den Anfang machen. In ihrem zweiten Lebensjahre scheinen die jungen Fische den Laichern in ihren Wanderungen vorauszugehen und weitere Strecken zurückzulegen; die Laichreife erhalten sie meist im vierten, selten im dritten Jahre.

Die noch nicht laichreifen Makrelen machen wahrscheinlich die weitesten Wanderungen. Sie setzen, neben wenigen bereits verlaichten Exemplaren, z. B. die in die Ostsee eindringenden Schwärme zusammen. Diese erscheinen in der Kieler Bucht Ende Juli (DALLMER, SCHNORR) oder Anfang August (MÖBIUS und HEINCKE) und bleiben dort bis Ende September, ausnahmsweise bis Anfang November. Wie bereits erwähnt, gehen diese Fische gelegentlich nach Osten bis nach Bornholm und weiter.

Betrachten wir uns noch kurz die Zu- und Abwanderung der Makrelen an einzelnen Küstenabschnitten, wie es sich uns aus den Fischereiverhält-

<sup>1</sup> An der deutschen Küste führen die kleinen, ungefähr handlangen Makrelen den Namen „Priegler“ oder „Prickler“.

nissen und Fischereistatistiken darbietet. In den *dänischen Gewässern* erscheint die Makrele im Mai von Norden kommend meist mit Nord- oder Nordwestwind. Sie laicht dort in Küstennähe — auch innerhalb von Skagen — von Ende Mai bis Anfang Juli und zieht dann wieder seewärts oder nach der Ostsee. Im August kommen die Fische zurück und halten sich an flachen Stellen (3,5—4 m Tiefe) auf. Meist sind die Schwärme aus großen und kleineren Fischen (aber keine unter 20 cm) gemischt; bei stürmischem Wetter stehen sie hoch, bei gutem tiefer und liefern manchmal am Eingang der Belte Massenfänge.

Das Erscheinen der Makrelen an der *schwedischen Küste* fällt Anfang Mai bis Juni, ist abhängig von der Windrichtung und von dem Wetter. Sie erscheinen meist bei mäßigem Nord- oder Nordwestwind. Manchmal dringen die Makrelen in dichten Schwärmen nahe an der Oberfläche schwimmend, an Stellen mit starker Strömung zwischen den Schären bis tief an die Küste vor. Die Hauptmasse trifft gewöhnlich im Juni ein, um zu laichen<sup>1</sup>. Ob dieses Massenaufreten, wie PETERSON glaubt, abhängig ist von dem Erscheinen von Nordseewasser (mit Salzgehalt = 34 vT) und dessen Ausbreitung im Skagerrak, wird von EHRENBAUM bezweifelt, da die Makrele auch zu gleicher Zeit an Orten mit weit geringem Salzgehalt auftritt.

Im Frühjahr 1925 wurde ein starkes Einströmen von atlantischem Wasser mit hohem Salzgehalt in das Kattegat und in die Beltsee am Grunde beobachtet. Das gleiche Jahr war auch ein gutes Makrelenjahr. JOHANSEN (1925) hält jedoch einen direkten Zusammenhang beider Tatsachen für unwahrscheinlich, da die Fische erst einen Monat später in den oberflächlichen Schichten auftraten. Wohl könnten aber nach seiner Ansicht größere atlantische Wassermengen auch die oberflächlichen Schichten abkühlen und den Salzgehalt erhöhen; besonders der erstere Faktor könnte die Makrelen, die nun bessere Laichbedingungen fänden, veranlassen, in größerer Zahl einzuwandern.

Makrelenschwärme können gelegentlich bis zu den Lofoten gelangen, für gewöhnlich ist jedoch ihre Menge an der nordschwedischen Küste nicht sehr groß, so daß keine nennenswerte Fischerei auf sie getätigt wird. Auffallend sind die großen Schwankungen der Erträge der Makrelenfischerei in den Fjorden, die in einem Jahre das 6—12fache des vorhergehenden sein können. Das wechselnde Einströmen der Fische in die Fjorde ist wahrscheinlich durch den dort jeweils vorhandenen Reichtum an Nährtieren (besonders an jungen Heringen) bedingt.

In der *Deutschen Bucht* treffen die ersten Makrelen Ende Mai oder Anfang Juni ein; in größeren Schwärmen aber erst später, und der Hauptfang fällt in die erste Hälfte des August, direkt nach der Laichzeit. Die Hauptmasse der Fische verläßt zu dieser Zeit die Gewässer Helgo-

<sup>1</sup> Die Fische können hier so zahlreich sein, daß an den Laichplätzen die Wasseroberfläche schaumig ist und nachts ein starkes Leuchten zeigt.

lands und geht nach der offenen Nordsee, um sich mit den dort laufenden Schwärmen, z. B. mit denen an der Doggerbank, zu vereinigen. Einige Exemplare bleiben aber bis in den November hinein. Sowohl an der nordwestdeutschen Küste, als auch in Holland kommen meist kleinere, 22—27 cm lange Makrelen dicht bis an den Strand der Wattenmeere, ja sogar in die Flußmündungen, letzteres wohl aber fast nur bei starken Springtiden, welche die Fische mittragen.

Die bereits erwähnten großen Schwärme in der *freien Nordsee* werden hauptsächlich in den Wintermonaten durch die Kurrenfischerei erfaßt. Sie stehen vorzüglich an der Doggerbank, an der großen Fischerbank und in der nördlichen Nordsee, dort, wo das untermeerige Plateau gegen die norwegische Rinne hin abfällt. Aus diesen Trawlfängen, die am schlechtesten zur Laichzeit im Juni und Juli sind, von September ab einen unregelmäßigen Anstieg erkennen lassen und ihr Maximum im März und April erreichen, lassen sich wertvolle Schlüsse auf die vertikalen und horizontalen Verschiebungen der Makrelenbestände ziehen, die ich bereits gestreift habe. Hier sei nochmals betont, daß anscheinend im März und April eine Ansammlung von Makrelen in der nördlichen Nordsee und bei der großen Fischerbank am Grunde stattfindet, erst im Mai dann an der englischen Ostküste. Wahrscheinlich ziehen die Schwärme aus ihren Winterquartieren im Atlantischen Ozean heran und liefern im Mai auch in der südlicheren Nordsee ergiebige Kurrenfänge.

Im *Kanal*, an der *englischen Ostküste* und in den *irischen Gewässern* verhält sich die Makrele etwas anders. Besonders eindringlich weist hier auf ein Heranziehen der Schwärme aus dem Ozean hin, daß die Frühjahrschwärme viel früher — wenn auch mit großen Unregelmäßigkeiten — schon im März und April, lange Zeit vor dem Laichen, erscheinen. Manchmal zeigen sich sogar die ersten vom Ozean kommenden Makrelen schon im Januar und Februar. Diese frühen Schwärme sollen besonders an der irischen Küste (nach COUCH) aus kleineren Fischen, meist Männchen, bestehen, die den Weibchen und den Laichern vorangehen. Welche Faktoren die Zeit und den Weg der Wanderung, der nicht feststeht, kontrollieren, ist noch unbekannt. Wind und Wetter werden wohl einen Einfluß haben; auf jeden Fall bestimmen sie, ob die Fische bald mehr oberflächlich, bald mehr in der Tiefe ziehen. Im letzteren Falle gehen sie häufig unter den am Kanaleingang aufgestellten Treibnetzen hindurch und tauchen in dem östlichen Teile des Kanals eher auf als in dem westlichen. Die Hauptmassen der großen Makrelen erscheinen im April und Mai, um Ende dieses Monats oder im Juni zu laichen. Im Juli sinken die Fangergebnisse, kleinere Mengen werden aber im Kanal und an der britischen Westküste bis in den Herbst hinein, manchmal auch noch im Winter, gefischt. Besonders am Ausgang des Kanals bei Boulogne entwickelte sich seit 1905 in den Wintermonaten eine intensive Trawlfischerei auf dicht gedrängte, scharf begrenzte „Bänke“ von

Makrelen, die in manchen Jahren bei Star Point (Nähe von Plymouth) schon im Oktober angetroffen werden. Wir haben es hier mit ähnlichen Ansammlungen über dem Boden zu tun, wie wir sie in der nördlichen Nordsee angetroffen haben. Ihr Vorhandensein im Kanal hatte CLIGNY Gelegenheit gegeben, seine bereits mitgeteilte Ansicht, daß die Makrele überhaupt keine größeren Wanderungen ausführe, zu bilden. In neuerer Zeit glaubt er aber, daß für das Zustandekommen der „Bänke“ das Vorhandensein von atlantischem Wasser nötig sei.

Ebenso wie im westlichen Kanal beginnt an der *Westküste von Irland* der Fang auf Makrelen im März oder Anfang April ergiebig zu werden<sup>1</sup>. Oft zeigt sich bei aus dem Ozean heranziehenden Schwärmen, daß sie innerhalb einer Bucht an deren Küste eher aufsteigen als weiter draußen. Die kleineren Fische gehen auch hier, wie an der südlichen Nordsee, dicht ans Land heran; die Schwärme der größeren aber stehen im großen und ganzen tiefer als die an der norwegischen Küste. Nach der Laichzeit zerstreuen sich die Makrelen auch in den irischen Gewässern. Aber schon Ende Juni erscheinen große Schwärme von kleinen 15 cm langen Fischen; später kommen nach und nach, besonders im Oktober, die großen. Letztere stammen sicher aus den großen Schwärmen, die im Frühjahr hier gelaicht hatten. Merkwürdigerweise fehlen aber unter ihnen — im Gegensatz zu den Verhältnissen in den amerikanischen und kanadischen Gewässern — die größten Klassen; ob diese nach dem Laichen sterben, oder wieder eher in den Ozean zurückwandern ist unbekannt. Die Ursache für das Erscheinen der Herbstschwärme, als auch dafür, daß die Fische so dicht unter Land gehen, ist wahrscheinlich das reichliche Vorkommen von 6—7 cm langen Sprotten, die mit dem Südwestwind herangetrieben werden und denen die Makrelen nachstellen.

Unser Wissen über *die Makrele des Mittelmeeres* ist, da dort die Fischerei auf diesen Fisch im wesentlichen nur als Küstenfischerei betrieben wird, auf das Verhalten der Fische an den Küsten beschränkt. In Südfrankreich, Spanien und Algier erscheint die Makrele früh im Frühjahr, mancherorts in manchen Jahren, wenn auch sehr unregelmäßig, schon im Dezember und Januar. Die Laichzeit fällt im Golf von Lyon von Ende März bis Mitte Mai. Zu den Laichplätzen erfolgt der Zuzug (MARION) ebenfalls in der Tiefe. Der Aufenthalt in Küstennähe ist auf kürzere Zeit beschränkt, als bei der nordeuropäischen Form (Ende März bis Anfang August); auch die Jungen verlassen zu dieser Zeit schon die Küsten.

In der Adria soll nach verschiedenen Autoren (KRISCH, SIRSKY und v. GAUSS-GARADY) die Laichzeit in die Wintermonate fallen und die

<sup>1</sup> Schwankungen in den Anfangsdaten scheinen weniger auf Abhängigkeiten des Fisches von hydrographischen Bedingungen als auf dem Verhalten des Fischers gegenüber dem Wetter und den Gewohnheiten der Fischer zu beruhen.

Fische in der Tiefe laichen. Nach EHRENBAUM liegt hier sicher ein Irrtum vor. Das Auftreten von Schwärmen in zwei Perioden, eine im April bis Mai (Laichschwärme) und die andere von August bis Oktober zeigt Ähnlichkeit mit dem Verhalten der nördlichen Form. Die Herbstschwärme sind gemischt aus großen und kleinen Individuen bis herunter zu solchen von 7—12 cm.

Von der afrikanischen Küste liegen mit Ausnahme von Algier nur spärliche Angaben vor, doch scheint sich nach ihnen der Fisch dort genau so zu verhalten wie im übrigen Mittelmeer.

Über die Makrelen des Asowschen und des Schwarzen Meeres haben wir alte Angaben von PALLAS, NORDMANN (1840—42) und KESSLER (1859—60). EHRENBAUM glaubt, daß die dortige Makrele mit der des Mittelmeeres identisch ist und von hier regelmäßig einwandert, da der geringe Salzgehalt des Schwarzen Meeres (17—18 vT) ein Laichen der Makrele als fraglich erscheinen läßt.

Die *amerikanische Makrele* erscheint sehr regelmäßig am 20. März bis 25. April bei Cape Hatteras, auf der Höhe von Delaware am 15. April bis 1. Mai und noch weiter nördlich vom 5.—25. Mai. Wir sehen ganz ähnliche Verhältnisse wie in den irischen Gewässern und im Kanal. Die nördlichen Teile der Küste werden später erreicht, z. B. die St. Lorenzo-Bucht Ende Mai und Juni. Dort verbleiben die Fische bis zum November, selten bis in den Dezember hinein. (Die Ähnlichkeit mit dem Verhalten in manchen Teilen der Nordsee ist offensichtlich.) Das Laichen erfolgt ziemlich gleichmäßig, in den südlichen Teilen kaum früher als in den nördlichen, im Mai bis Mitte Juli. Das Abwandern der Schwärme vollzieht sich in südlicher und westlicher Richtung.

Die Frage, von wo der Zug kommt und wohin er geht, ist schon oft und lebhaft erörtert worden und war sogar schon Gegenstand staatsrechtlicher Auseinandersetzungen zwischen Kanada-England und den Vereinigten Staaten bei den Streitigkeiten über die fischereirechtlichen Verhältnisse in der St. Lorenzo-Bucht. HIND und WITCHEL auf der kanadischen Seite nahmen an, daß die Makrelen auch in den Tiefen der kanadischen Gewässer überwinterten, während die amerikanischen Sachverständigen GOODE und BAIRD behaupteten, die Scharen zögen im Frühjahr in breiter Front aus den amerikanischen Gewässern von Süden nach Norden längs der Küste, wobei aber der Golfstrom vermieden werde. Als später, wie bereits erwähnt, die amerikanische Makrelenfischerei so stark zurückging, wurde dieser Streit überflüssig und er ist bis auf den heutigen Tag noch nicht entschieden.

Auch die jährlichen Fangergebnisse von Makrelen in den amerikanischen Gewässern zeigen, ähnlich wie in Nordeuropa, zwei Spitzen, die dem Auftreten der Frühjahrs- und Herbstschwärme entsprechen. Die Zusammengehörigkeit beider ist aber leichter festzustellen als auf der europäischen Seite, da man meist Übergänge von dem einen zu den anderen verfolgen kann. An der kanadischen Küste unterscheidet AMBROSE sogar drei Fangperioden. Mitte Mai erscheinen die Fische plötzlich in einer Breite



bis zu 100 Meilen, der erste Zug; er kommt anscheinend aus der See und bewegt sich längs der Küste nach Osten in Richtung auf Nova-Scotia. 1—1½ Monate später zeigt sich der zweite „Run“; er ist anscheinend der Laichschwarm und verschwindet ebenfalls in östlicher Richtung. Anfang August kommt dann aus Osten der dritte Zug, aus verlaichten Fischen bestehend. Diese sollen aber nach AMBROSE nicht aus der St. Lorenz-Bucht, sondern vom Meere herziehen; später sollen sich sehr große Fische einfinden, die wahrscheinlich von dort kommen. In diesem Punkte unterscheiden sich diese Herbstschwärme von den europäischen, da dort, wie erwähnt, die größten Klassen fehlen.

*Scomber colias* (*japonicus*) ist ebenfalls sehr weit verbreitet; sie kommt im Mittelmeer, im Atlantik von England bis südlich der Azoren und auf der Westseite vor den Küsten von Nord-, Mittel- und tropischem Südamerika vor, sie ist im Pazifik heimisch, in amerikanischen, japanischen und australischen Gewässern (Abb. 53) und liefert z. B. vor der japanischen Küste Massenfänge. Dort erscheint *Sc. colias* genau wie *Sc. scombrus* an den europäischen und amerikanischen Küsten in der Tiefe heranziehend ziemlich plötzlich im Frühjahr, und ihr Auftauchen scheint besonders begünstigt durch eine frische, mäßig starke Brise, der sogenannten „mackerel breeze“. Im übrigen wissen wir über *Sc. colias* nicht viel; ihre Biologie scheint der von *Sc. scombrus* sehr zu ähneln<sup>1</sup>.

Verschiedene Züge in den Wanderungsbewegungen der Makrelen deuten darauf hin, daß wir es mit Fischen zu tun haben, deren Heimat in warmen, tropischen Meeren zu suchen ist; darauf weist auch ihre Verbreitung (Abb. 53), noch mehr aber das Vorkommen ihrer nächsten Verwandten in warmen Meeren hin. Über die Wanderungen dieser Fische ist unsere Kenntnis noch sehr lückenhaft. Die meisten hierher gehörigen Arten zeigen eine Laichwanderung zu flacheren Küstenmeeren im Frühjahr oder Sommer und ein Rückkehren zu größeren Tiefen im Winter; alle besitzen schwimmende Eier und Larven.

Das Genus *Cybiium* (die sogenannte *spanische Makrele*) bevölkert den tropischen und subtropischen Wassergürtel beiderseits von Amerika (Abb. 53). Die wichtigste Art *C. maculatum*, die amerikanische „spanische Makrele“, zeigt einen ganz ähnlichen Turnus in ihrem Erscheinen und Verschwinden an der amerikanischen Westküste wie *Scomber scombrus*.

<sup>1</sup> *Sc. scombrus* und *Sc. colias* unterscheiden sich deutlich durch eine Reihe anatomischer Merkmale. Sehr auffällig scheint, daß erstere keine Schwimmblase besitzt, wodurch sie, wie ich vor Jahren ausführte, sicher besser in den Stand gesetzt ist, rasche, vertikale Wanderungen zu unternehmen. *Sc. colias* soll nach den mir vorliegenden Angaben eine Schwimmblase besitzen. Wenn diese Angabe richtig ist, so muß man erwarten, daß *Sc. colias* anscheinend ganz ähnliche Bewegungen wie *Sc. scombrus* ausführt, daß sie besondere Einrichtungen besitzt, den Gasdruck der Schwimmblase entsprechend der Wassertiefe zu regulieren, wie dies z. B. *Caranx trachurus* und die *Clupeiden* können.

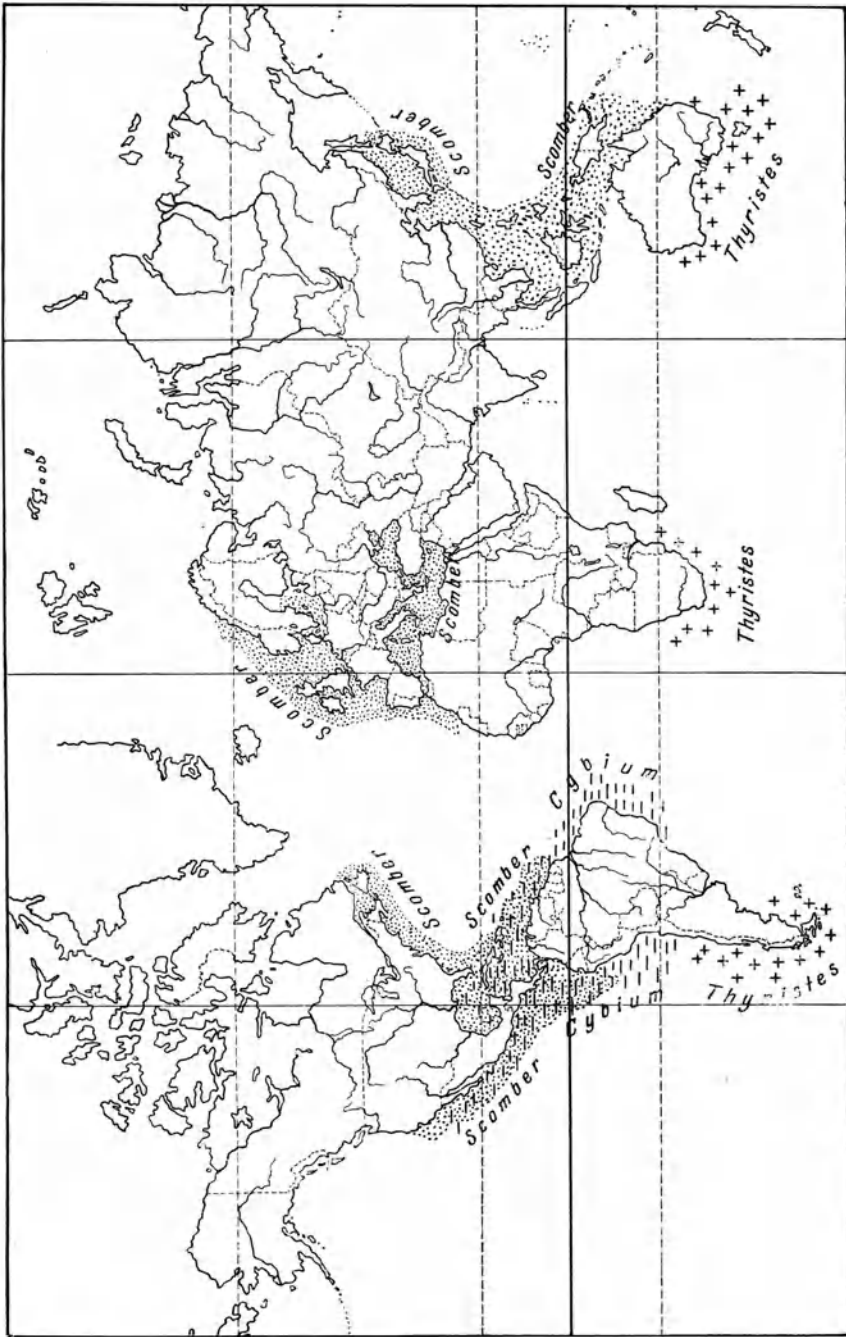


Abb. 53. Verbreitung der wichtigsten Genera der Scomberiformes (*Scomber*, *Cybium* und *Thyristes*).

Im April erscheinen die Scharen an der Küste von North Carolina, erreichen im Mai die Chesapeake Bucht und sind im Juli längs New Jersey bis nahe zu Cape Cod (Massachusetts) vorgedrungen. In dem warmen Küstenwasser laichen die Tiere, besonders vor der virginischen Küste, von April bis Juli; entsprechend ihrer Ankunft findet aber im Gegensatz zu der gewöhnlichen Makrele das Laichen im Süden eher statt als im Norden. Von September bis Oktober vollzieht sich dann die Rückwanderung<sup>1</sup>.

Das Genus *Sarda* ist durch *Sarda sarda*, dem „Bonito“ der Italiener, bekannt. Der Bonito erscheint ebenfalls im Sommer an den Küsten des Mittelmeeres und denen des tropischen Atlantik. Andere Angehörige des Genus leben im Pazifik, z. B. *S. chilensis*.

Angehörige des Genus *Thyristes* dringen auf der südlichen Halbkugel nach denselben Breiten vor, die *Scomber* auf der nördlichen bewohnt (Abb. 53).

#### b) Trichiuridae, Histiophoridae, Coryphaenidae und Bramidae.

Die Angehörigen der Familie der *Trichiuridae* sind alle tropische, pelagische oder bathypelagische Fische, die im Sommer in gemäßigtere Breiten wandern, manche von ihnen sowohl nach dem Süden als nach dem Norden. So kommt z. B. *Lepidopus caudatus* im Mittelmeer und im Ost- und Westatlantik vor, wo er gelegentlich die Gestade von Großbritannien erreicht; häufig ist er andererseits am Kap der Guten Hoffnung und an der Küste von Neuseeland. Ganz ähnlich verhält sich *Trichiurus lepturus*, der häufig in dem Westindischen Golf ist, aber gelegentlich sowohl in England als am Kap gesehen wird.

Wenn nun auch, wie für *Lepidopus* sicher ist, die Fische wahrscheinlich auf ihren Wanderungen laichen, so scheint andererseits dabei die Suche nach Nahrung sehr stark mitzuspielen, denn die meisten sind Raubfische. Von dem wichtigsten Vertreter dieser Gruppe, von *Thyristes atun*, weiß man, daß er an den australischen Küsten, ähnlich wie in unseren Meeren die Makrelen, den Schwärmen kleiner Fische folgt. Dieser Fisch vertritt auf der südlichen Halbkugel bis zu einem gewissen Grade die Makrele. Er ist an der australischen, chilenischen und südafrikanischen Küste ein wichtiger Nahrungsfisch des Menschen, und durch GILCHRIST sind wir über sein periodisches Auftreten am Kap der Guten Hoffnung unterrichtet. Große Scharen von *Atun* kommen im Frühjahr (September) am Kap an; sie sind mager, aber laichreif, und die Laichzeit beginnt sofort. Den Sommer über, um Weihnachten, werden sie fett und bleiben in der Nähe des Ufers, eifrig der dortigen „Sardine“ *Clupea sagax* nachstellend,

<sup>1</sup> Literatur: RYDER: Bull. U. S. Fish. Comm. 1. 1882. BRYCE: Rep. U. S. Fish. Comm. 23. 1897. TRACY: Ebenda 1910.

bis spät in den Herbst (Juni). Die jungen Fische bleiben ebensolange wie die alten in Schwärmen in Küstennähe.

Die Ähnlichkeiten zwischen dem Auftreten von *Atun* und der Makrele gehen noch weiter. In früheren Jahren waren die Fänge in Südafrika sehr groß, seit einigen Jahren fielen sie, und zu gleicher Zeit stiegen die Ausbeuten der Atunfischerei in den australischen Gewässern. GILCHRIST ist gewillt, daraus den Schluß zu ziehen, daß die Wanderungen des *Atun* durch hydrographische Bedingungen kontrolliert werden.

Die *Histiophoridae* (Fächerfische) und die *Coryphaenidae* (Goldmakrelen) sind große, pelagische Fische, die in allen tropischen Meeren heimisch sind; sie werden nur während der Laichzeit in nicht allzu weiter Entfernung vom Ufer angetroffen. Sie machen sehr weite Wanderungen, wobei z. B. *Coryphaena equisetis* (die sogenannte Dorade) und *Tetrapturus imperator* ins Mittelmeer gelangen. Erstere soll dort zum Laichen nur felsige Gestade wählen. Letztere ist in der Westindischen See häufig und unternimmt regelmäßige Wanderungen in den Golf von Mexiko (GOODE, LÜTKEN).

Von der Familie der *Bramidae* kommt *Brama raii* im Mittelmeer und an beiden Küsten des mittleren Atlantik vor. Während des Winters lebt der Fisch in den Tiefen, um zu Sommerszeiten in die oberflächlichen Schichten zu kommen und weite Wanderungen auszuführen, die ihn zu den Britischen Inseln, in die Nordsee und bis hinauf nach Norwegen und in die Höhe der Neufundlandbank vordringen lassen. Diese Wanderungen sind anscheinend Nahrungswanderungen, denn nach LÜTKEN laicht der Fisch in der Nähe des Äquators. Eine andere Art dieser Familie, *Brama longipinnis*, ist von Madeira, Irland, Island und Norwegen bekannt.

Ebensoweit dringt gelegentlich *Lampris luna* nach Norden. Dieser pelagische Fisch kommt sowohl im Atlantik als an den Küsten von Kalifornien vor. Ein nahezu laichreifes, weibliches Exemplar wurde von FULTON (1901)<sup>1</sup> bei den Shetlandinseln gefangen, und aus dem Zustande seiner Eier wurde geschlossen, daß diese pelagisch sein mußten.

### c) Zeidae.

Etwas anders scheinen sich von den übrigen *Scombriiformes* die *Zeidae* zu verhalten, obgleich unsere Kenntnis von ihrer Biologie und speziell von ihren Wanderzügen noch recht gering ist. *Zeus faber*, der Heringskönig, ist sehr weit verbreitet. Wir kennen ihn vom Mittelmeer und vom Atlantik, und nach McCULLOCH<sup>2</sup> ist die australische Form identisch mit der europäischen. Im Atlantischen Ozean geht *Zeus faber* nordwärts bis zu den britischen Inseln, gelegentlich in die Nordsee und selten bis hinauf

<sup>1</sup> FULTON: 9th Rep. Scot. Fish. Board 1901.

<sup>2</sup> McCULLOCH: Zool. Results of the Fishing Experiments. Endeavour. Pt. I. 1911.

nach Norwegen. In der Nähe der schottischen Küsten stellt er ein Fischereiobjekt dar, und deshalb sind wir durch THOMPSON<sup>1</sup> über sein Auftreten in diesen Regionen am besten unterrichtet. Er ist dort besonders auf der Ostküstehäufig; gegen die Orkney- und Shetlandinseln wird er seltener, nur vereinzelt kommt er an der Nordwestküste, in den Gewässern der Hebriden, sowie außerhalb der Küstenregionen in der Nordsee vor.

Eine jahreszeitliche Periodizität der Häufigkeit mit einem Maximum im Winter — an der Nordküste im Juni, einige Wochen später weiter nördlich — deutet auf ein Wandern oder Streichen hin. Der Wanderzug scheint entlang der Ostküste Großbritanniens zu gehen und dem sommerlichen Laichen in südlichen Gewässern zu folgen.

Diese Angaben stimmen nicht völlig mit den älteren von CUNNINGHAM<sup>2</sup> überein, der angibt, daß *Zeus* im Winter nach dem tieferen Wasser wandere, im Sommer sich den Küsten nähere und dabei in die Buchten, ja selbst in die Flußmündungen eindringe. Als Laichplatz sollen nach ihm der Kanal und die südliche Nordsee in Frage kommen. Ob die Eier freischwimmend oder am Boden vorkommen, ist nicht ganz sicher. Junge, 4 cm große Larven wurden von ihm in Ufernähe im Oktober gefischt; größere, 12—15 cm lange Jungfische werden in 5—35 m Tiefe von Juni bis September von den Trawlern im Kanal auf der Höhe von Plymouth gefangen.

Außerhalb der jährlichen Periodizitäten weisen die Ergebnisse der Fischerei auf größere Schwankungen des Bestandes innerhalb verschiedener Jahre hin. So stieg die Häufigkeit des „Heringkönigs“ an der schottischen Westküste im Jahre 1913 stark an; welche Bedingungen dafür maßgebend sind, ist unbekannt.

#### d) Carangidae.

Mit den Makrelen haben die *Pferdemakrelen* oder *Stöcker*, die *Carangidae*, viele biologische Züge gemein. Mit mehreren Genera sind sie Kosmopoliten der wärmeren Meere. Alle sind typische Hochseeformen, die im Sommer weite Wanderungen nach den Küsten und nach kühleren Meeresteilen ausführen, im Winter aber in tiefere Wasserschichten, vielleicht auch auf den Boden gehen.

Das Genus *Caranx* ist artenreich und hat sein Hauptverbreitungsgebiet in der indischen Region, wird aber auch in anderen warmen Meeren angetroffen. Der bekannteste Vertreter ist *C. trachurus*. Er ist ein häufiger Fisch an der Ostseite des Atlantischen Ozeans, von Norwegen bis zum Kap der Guten Hoffnung und im Mittelmeer. An der amerikani-

<sup>1</sup> THOMPSON, D'ARCY: The John Dory (*Zeus faber*) in Scottish waters. Wiss. Meeresunters. Helgoland 15. 1923. Festschrift HEINCKE Nr. 8, S. 1 bis 10.

<sup>2</sup> CUNNINGHAM: Journ. of Mar. Biol. Assoc. 11.

schen Küste ist er seltener, gemein aber wieder in den japanischen Gewässern<sup>1</sup>.

Die sommerlichen Wanderungen nach kälteren Meeresabschnitten, z. B. nach der Nordsee, sind Laichwanderungen, wenn auch die Fische noch lange Zeit nach dem Laichen sich dort aufhalten und ihrer Nahrung nachgehen. Das Laichgeschäft findet in der Nordsee von Juni bis August statt (EHRENBAUM). Aus den freischwimmenden 0,95 mm großen Eiern entschlüpft eine 2,5 mm große Larve, die bald unter den Schirmen verschiedener Quallen Schutz sucht und unter diesen immer zu finden ist<sup>2</sup>. Sie nährt sich dort hauptsächlich von den Gonaden der Qualle. SCHEURING (1915) gelang es nicht, junge *C. trachurus* mit Plankton großzuziehen, wohl aber, wenn die Fischchen mit *Cyanea* zusammen gehalten, oder sie mit deren Gonaden gefüttert wurden. Die Jungfische bleiben bis zu einer Größe von 7 cm unter den Quallen und treiben mit diesen umher, wobei sie sowohl die täglichen, als auch die durch die Wetterlage bedingten, vertikalen Wanderungen derselben mitmachen. Etwas älter vereinigen sich die Jungfische zu Schwärmen, die sich besonders in Gesellschaft von Sprotten und jungen Heringen in den Küstengewässern bis tief in den Herbst herumtreiben. Auch später halten die einzelnen Jahresklassen in Schwärmen zusammen, die im Winter nach tieferen Stellen in dem Ocean ziehen, im Sommer ein pelagisches Leben in Küstennähe führen und, wenn sie erwachsen sind, in den Laichschwärmen aufgehen.

Die Eier des Stöckers werden besonders häufig in der südwestlichen Nordsee (WOLLASTON), an der Küste von Belgien und Holland und bei Helgoland (EHRENBAUM) gefunden. Ein weiteres Laichzentrum scheint der westliche Teil des Kanals zu sein (HOLT). Die Eier und die Jungbrut werden anscheinend ziemlich rasch von den Strömungen verteilt, und so kommen in manchen Jahren die Jungfische zahlreich im Kattegat vor (MALM)<sup>3</sup>. Ältere Fische dringen durch die Sunde und Belte in die Ostsee ein, und besonders im Herbst werden sie bei Eckernförde und in der Kieler Bucht manchmal in beträchtlicher Menge gefangen; weiter östlich wie an der mecklenburgischen Küste wurden sie noch nicht beobachtet. An der englischen und irischen Westküste werden junge Stöcker im September beobachtet.

Andere Angehörige der Gattungen *Caranx* und *Carangus* an der kalifornischen und chilenischen Küste und bei Neuseeland scheinen sich in

<sup>1</sup> Da das Fleisch der Pferdemaikrele nicht sehr geschätzt ist, wird der Fang auf sie nur gelegentlich getätigt, weshalb wir über ihre Wanderungen im einzelnen noch schlecht unterrichtet sind.

<sup>2</sup> Die gleiche Lebensweise führen auch die Larven anderer Angehöriger der Gattung *Caranx*, als auch die der Familien der *Stromateidae*.

<sup>3</sup> MALM: Rep. R. Swed. Akad. 1852.

ihren Wanderzügen ähnlich zu verhalten wie *C. trachurus*. Das gleiche gilt von dem Genus *Mene* im Indischen Ozean.

Weiter gehört hierher die Gattung *Naucrates*. *Naucrates ductor*, der Pilot, ist ein in allen Stadien pelagischer Fisch der wärmeren Meere, der häufig in Gesellschaft von anderen großen Fischen, besonders von Haien getroffen wird und auch Schiffen, besonders Segelschiffen, über weite Entfernungen folgt. Im Sommer erscheinen Pilotfische zuweilen in Scharen an der Südostküste der Vereinigten Staaten. Im Mittelmeer ist *Naucrates* häufig, und seine Schwärme wurden auch schon weit nördlich an der Westküste von England, z. B. bei Falmouth in Cornwall, beobachtet (DAY)<sup>1</sup>.

Das Laichgeschäft vollzieht sich anscheinend auf der Hochsee. Die pelagischen Larven sind den erwachsenen Tieren so unähnlich, daß sie ursprünglich als zwei verschiedene Genera, *Nauclerus* und *Xystophorus*, beschrieben wurden.

Den *Carangiden* nahe steht *Pomatomus (Cheilodipterus) saltatrix* (von manchen Autoren auch zu den *Serraniden* gestellt), der Bluefish aus den wärmeren Teilen des Atlantischen Ozeans. Mit den Menhadenschwärmen (*Brevoortia tyrannus*) erscheint dieser gefräßige, bis 10 kg schwere Fisch im März und April an den Küsten von Südkarolina und gelangt im Mai bis in die Gegend von Newport; an der Küste von Massachusetts erscheint der Bluefish nur unregelmäßig und nicht jedes Jahr. Im Oktober wandert er wieder südlich, und seine letzten Züge passieren im November und Dezember Karolina. Auf diesen Wanderungen laicht der Blaufisch — wahrscheinlich im freien Wasser —, denn die jüngsten Stadien wurden immer in größeren Tiefen gefangen. 8—10 cm lang erscheinen die Jungen in Küstennähe, z. B. im August im Vineyard-Sound bei Woods Hole, Massachusetts. Im September verschwinden sie, um im nächsten Jahre wiederzukehren.

#### e) *Rachycentridae*, *Stromateidae* und *Tetragonuridae*.

Sommerliche Wanderungen nach gemäßigten Meeren machen auch die *Rachycentridae*, deren bekanntester Vertreter *Rachycentron canadum* im Sommer an den Küsten der United States erscheint und nordwärts bis zu Cape Cod, besonders häufig aber in der Chesapeake Bay angetroffen wird und auch dort ins Brackwasser eindringt.

Die *Stromateidae* und *Tetragonuridae* werden von manchen Autoren zu den *Percosoces* gestellt. Biologisch ähneln sie weitgehend den *Carangiden*, besonders die Genera *Nomeus* und *Peprilus* und *Schedophilus* und *Isosteus* und *Lirus*, die häufig unter Quallen gefunden werden. Andere Arten suchen auch als erwachsene Fische engen Anschluß an Wrack- und Triftmaterialien. Mit diesen machen sie weite Reisen. Die *Stromateidae*

<sup>1</sup> DAY: British fishes.

sind mehr Fische der oberflächlichen Wasserschichten, während die *Tetragonuridae* bathypelagisch leben, wenn auch einzelne der ersteren, so *Schedophilus medusophagus*, in größeren Tiefen vorkommen. *Tetragonurus cuvieri* im Mittelmeer, im tropischen Atlantik und Südpazifik wandert im August aus der Tiefe zu den Küsten, um hier zu laichen; und seine Jungen werden in der Kiemenhöhle von *Pyrosoma* und größeren Salpen gefunden (EMERY).

Alle hierher gehörigen Arten machen im Sommer mehr oder weniger ausgedehnte Wanderungen nach den Küstengewässern, auf denen wahrscheinlich die pelagischen Eier abgesetzt werden, und ziehen sich im Winter auf die Hochsee oder in größere Tiefen zurück.

#### f) Thynnidae.

Ebenso wie der Aal beschäftigten die Thunfische schon das griechische Altertum; ihr großer wirtschaftlicher Wert für die Mittelmeerländer und ihr regelmäßiges, periodisches Auftreten an den Küsten sind die Gründe, weshalb sie schon früh die Aufmerksamkeit der Menschen auf sich zogen. Als Thunfische werden eine ganze Reihe von größeren *Scombriformes* bezeichnet, deren bekannteste und wichtigste Vertreter sind:

*Orcynus thynnus* = *Thynnus vulgaris* = der große oder rote Thun und *Orcynus germon* = *Thynnus alalonga* = der weiße Thun oder Germon.

Ersterer ist für das ganze Mittelmeer die wichtigste Art — er stellt 90—99 vH des Gesamtthunfischfanges<sup>1</sup> —, kommt aber auch im Atlantik vor. Letzterer ist eine mehr atlantische Form, dringt aber auch besonders in das westliche Mittelmeer ein. Neben den beiden spielen einige kleinere Thonniden oder Thunniden, z. B. *Th. thunnina*, eine geringe Rolle.

Wir wollen uns zunächst die Wanderungen von *Orcynus thynnus* näher ansehen, die in den letzten Jahren von drei Autoren (EHRENBAUM, HELDT und STEUER) zusammenfassend behandelt wurden, und im Anschluß daran die Wanderbewegungen der kleineren Arten betrachten.

ARISTOTELES stellte auf der Periodizität des Erscheinens der Thunfische, die mancherorts regelmäßig auf den Tag an die Küsten kommen, fußend, die Theorie auf, daß sie im Frühjahr durch die Straße von Gibraltar in das Mittelmeer einträten und sich nur vorübergehend dort aufhielten, wobei sie eine der Uhrzeigerbewegung entgegengesetzte, zirkuläre Wanderung längs der Küste durch das ganze Becken ausführen sollten. Immer das Land zu ihrer Rechten lassend, sollten sie nacheinander der afrikanischen und asiatischen Küste folgend in das Asowische und Schwarze Meer gelangen, dort laichen und längs der europäischen Küste weiterziehend ihre Rundreise vollenden. Diese Umkreisungstheorie, die „Corologia“ der Italiener, ist von allen Naturwissenschaftlern

<sup>1</sup> In einzelnen Exemplaren kommt der Thun auch im Schwarzen Meer vor (STEUER, S. 259).



des Altertums (STRABO, PLINIUS) und des Mittelalters bis in die neueste Zeit mit verschwindenden Ausnahmen als richtig angesprochen worden, und noch GOURRET (1893—96) verfißt sie.

Immerhin ist bemerkenswert, daß der Jesuit CETTI (1777) behauptete, der Thunfisch laiche nicht im Schwarzen Meer, sondern im Mittelmeer, dort, wo er gerade sei, und deshalb sei die Migrationstheorie nicht richtig. Zu Anfang des 19. Jahrhunderts wurden immer zahlreichere Stimmen gegen sie laut. D'AMICI, HERZOG VON OSSADA, wollte das Laichen des Thunfisches im Mittelmeer beobachtet haben. VALENCIENNES nahm, auf diesen doch recht unzulänglichen Beobachtungen fußend, ebenfalls gegen die Umkreisungstheorie Stellung und betonte, der Thunfisch laiche bei Messina im Juni und bei Sardinien schon im Mai und führe nur kleinere Wanderungen aus. M. DE SERRES war ebenfalls der Ansicht, daß das ganze Jahr über Thunfische im Mittelmeer sind.

Wohl zeigen sie in ihrem Auftreten und Verschwinden an bestimmten Küsten ganz bestimmte Regelmäßigkeiten<sup>1</sup> betreffs der Richtung, aus der sie erscheinen und in die sie wegziehen. Aber es mußte allmählich doch auffallen, daß die alte Wandertheorie mit vielen Tatsachen nicht übereinstimmte und daß, worauf besonders PAVESI (1887) hinwies, die Thunfische gar nicht in zeitlicher und örtlicher Reihenfolge entsprechend der alten Theorie an den verschiedenen Küsten von Algier, Tunis, Ägypten und Syrien erscheinen, ja sogar schon im Osten früher auftreten als im Westen. Auch kommen die Fische gar nicht, wie die Umkreisungstheorie verlangt, an den südlichen Küsten des Mittelmeeres von Westen, an den nördlichen von Osten. So werden zuwandernde Thunfische gefangen in der Adria Ende März und im April, bei Algarve (Portugal) im Mai und Juni, bei Cartagena und Alicante im Januar und Februar, in Marseille, und Toulon im April, in Sizilien im Mai und Anfang Juni, in Smyrna und in den Dardanellen sowie im Bosphorus im Mai. Weiter stehen mit der Migrationstheorie die Fangergebnisse, die ihr zufolge im westlichen Mittelmeer am höchsten sein müßten, nicht im Einklang. So ist z. B. der Ertrag der portugiesischen Fischerei in den „tonnari di ritorno“ beinahe doppelt so groß, als in den „tonnari di corsa“.

Weiter steht fest, was bereits D'AMICI (1801) und GIGLIOLI (1881) wußten (zit. nach EHRENBAUM), daß Thunfische auch im Winter im Mittelmeer vorkommen. So ist z. B. vor Südfrankreich ihre Hauptfangzeit von Oktober bis Dezember. Durch D'AMICI waren auch bereits junge Thunfische in der Nähe von Palermo festgestellt; später wurden

<sup>1</sup> Auf dieser seit Jahrhunderten bekannten Tatsache beruht die Konstruktion und die Aufstellung der „Tonnari“ oder „Madragues“. Es sind dies teils fest eingebaute, teils schwimmende, wasserschloßartige Thunfischfallen, die je nach ihrer Aufstellung den zuziehenden Fisch (tonni di corsa, poisson de course) oder den abziehenden Fisch (tonni di ritorno, poisson de retour) fangen.

solche von DRAGO und DÖDERLEIN (zit. nach EHRENBAUM) bei Palermo und Genua, von GOURRET bei Marseille, von PAVESI bei Toulon, von BOURGE an der Küste von Tunis und von BOUNHIOL an der von Algier beobachtet.

SANZO (1910) konnte Anfang Juni in sizilianischen Tonnaren laichreife Fische<sup>1</sup> feststellen, die Eier gewinnen und diese beschreiben (1,05 bis 1,12 mm groß mit einer 0,27 mm großen Ölkugel); wenige Tage später wurden sie dann auch im Plankton gefischt, und nach 2 Tagen schlüpfte eine 1 cm lange Larve<sup>2</sup>. 34—90 mm große Larven wurden etwas später bei Palermo und Messina gefangen, und somit war sichergestellt, daß der Große Thun in diesem Gebiet laicht. Die Laichzeit scheint sich bis Ende Juni hinzuziehen, da dann noch in den „tonnari di ritorno“ Weibchen mit nur zu Dreiviertel entleerten Ovarien angetroffen werden.

PAVESI und in gewisser Beziehung schon B. GOODE (1877) hatten angenommen, daß die Thunfische während der Zeit, in der sie nicht zum Fang kommen, sich in großer Tiefe (bis 1000 und 1500 Faden), z. B. im Golf von Cadiz, im westlichen Mittelmeer und im Thyrennischen und Ionischen Meer aufhielten. Von hier sollten sie im Frühjahr zunächst in senkrechter Richtung aufsteigen und sich dann horizontal in bestimmter Richtung gegen die Küste und längs derselben bewegen, wodurch, wenn auch diese Wanderung nur in beschränktem Umfange geschieht, der Eindruck des Zu- und Abziehens zustande komme. SANZO beobachtete nun, daß die Farbe auf dem Rücken der Thune in den Tonnaren von dunkelschwarz bis hellblau wechselt, und schloß daraus, daß die dunklen Fische frisch aus der Tiefe gekommen seien, die hellen schon einige Tage in den Fangkammern gewesen wären<sup>3</sup>, und ihre Farbe entsprechend der stärkeren Belichtung geändert hätten. SANZO ist aber nicht gewillt, so große Tiefen als Aufenthaltsort der Thunfische anzunehmen wie PAVESI.

BOUNHIOL (1911) unterwirft die alte Wandertheorie einer Kritik auf Grund der Thunfischereistatistik von Algier und Südfrankreich und den Angaben von GOURRET und MARION. Will man die Migrationstheorie halten, so muß sie durch verschiedene Hilfsannahmen umgedeutet werden. Man müßte z. B. verlangen, daß sich der Hauptzug gleich bei Gibraltar teile, der stärkere Schwarm längs der afrikanischen, der schwächere längs der spanischen Küste ziehe und beide an verschiedenen Stellen sich wiederum aufspalteten, und daß nicht alle Fische das ganze Mittelmeer umkreisen, sondern einzelne Scharen nur bestimmte Becken,

<sup>1</sup> Bei diesen ist, wie auch später ROULE (1913) bestätigte, der Darmkanal leer.

<sup>2</sup> M. SELLA (1924) gibt eine genaue Beschreibung der embryonalen Entwicklung.

<sup>3</sup> Die Tonnaren werden je nach der Stärke des Zuges jeden 3.—4. oder spätestens jeden 5. oder 6. Tag geleert.

wie z. B. das westliche Mittelmeer oder das Thyrennische Meer, und auch manchmal in ihrer Zirkelbewegung an verschiedenen Stellen kehrtmachen, wie dies früher schon CETTI behauptet hatte. Es bliebe von der ursprünglichen Wandertheorie recht wenig bestehen. Gegen diese spricht aber auch schon die Tatsache, daß der Große Thun im Atlantischen Ozean mit Ausnahme des Golfes von Cadiz weniger häufig vorkommt als im Mittelmeer, wo er (vgl. die Angaben von GOURRET aus dem Golf von Lyon) das ganze Jahr über angetroffen wird. Weiter führt auch BOUNHIOL die Erscheinungszeiten der Fische gegen die alte Wandertheorie ins Feld. Er folgt somit weitgehend den Ansichten von PAVESI und SANZO, nur im Hinblick auf den Aufenthalt der Fische in der Tiefe ist er anderer Meinung. Dort würde der Thunfisch wohl kaum in genügender Menge seine bevorzugte Nahrung (Sardinen) finden, und wenn er gleichmäßig temperiertes Wasser bevorzuge, so fände er solches von 13—14° C schon in 150 m Tiefe (an der algerischen Küste zeigen nur die ersten 30—40 m starke Temperaturschwankungen). Die dort herrschende geringe Lichtintensität würde auch vollauf genügen, die Veränderungen des Farbkleides, die SANZO beobachtete, hervorzurufen.

Im wesentlichen auf den Verhältnissen aufbauend, wie sie für *Th. vulgaris* und *Th. thunnina* an der algerischen Küste bestehen, kommt BOUNHIOL zu dem Schluß, daß es im Mittelmeer eine „population locale“ von Thunfischen gibt, und versucht eine neue Hypothese für die rhythmischen Wanderungen derselben auszubauen. Die Frühjahrswanderungen nach den Küsten mögen dadurch bedingt sein, daß die Fische dort in dem wärmeren Wasser (19—22° C) erstens reichere Nahrung finden, und zweitens die höhere Temperatur zur Ausreifung und Ablage ihre Geschlechtsprodukte brauchen<sup>1</sup>. Das spätere wiederholte Auftauchen an den Küsten glaubt BOUNHIOL bedingt durch „le régime éolien et hydrodynamique local“, d. h. er sieht diese Bewegung als mechanische Folge lokaler Strömungen an, in die das Wasser durch jeweils vorherrschende, regelmäßige, regionale Winde versetzt und durch die Eigenart der Küstenbildung — viele vorspringende Kaps und Halbinseln und vorgelagerte Inseln — in bestimmte Richtung gezwungen wird. Die Fische sollen sich immer gegen die Strömung orientieren, und wenn diese im Laufe des Jahres regelmäßig ihre Richtung ändert, kämen zwei einander entgegelaufende Zugrichtungen des Thunfisches zustande, auf denen die „pêche de course“ und „pêche de retour“ beruhen.

EHRENBAUM (1924) weist auf die Schwächen dieses Erklärungsversuches hin. Der wichtigste Einwand ist der: neben den vielen lokalen Strömungen im Mittelmeer besteht sicher eine Wasserbewegung längs der Küste, die der Bewegung des Urzeigers entgegenläuft, vgl. Abb. 39

<sup>1</sup> Die Laichzeit dauert nach BOUNHIOL nie länger als 1½ Monate, bei Algier 6.—18. Juni, bei Sizilien 1.—15. Juli, bei Tunis von Ende Mai bis Anfang Juli. Die Eier werden in mehreren Portionen abgesetzt.

S. 43. Wenn also der Thunfisch sich gegen die Strömung orientierte, so müßte eine Wanderrichtung herauskommen, die gerade entgegengesetzt verlief wie die, auf deren Beobachtung fußend die alte Wanderrtheorie entstand. Dagegen spricht schon die Fängigkeit der nach den Regeln der Migrationstheorie aufgestellten Tonnaren.

Desgleichen lehnt L. ROULE die Theorie von BOUNHIOL ab. Er versucht die rätselhaften Wanderungen des Thunfisches — wohl zu einseitig — durch dessen eng stenotherme und stenohaline Anpassungen zu erklären. Die Fische sollen nur in Meeresteilen mit einer Temperatur von über 18° C und einer Salinität von 37,52—37,63 vT vorkommen und die Küstengewässer sofort verlassen, wenn deren Salzgehalt durch längere Regengüsse etwas herabgesetzt wird. Nicht nur die Nahrungswanderungen sollen durch die engen Anpassungen an Temperatur und osmotischen Druck bestimmt werden, sondern auch die Laichwanderungen. Ob letztere Annahme zu Recht besteht, kann jetzt wohl kaum entschieden werden, da unser Wissen von den Laichverhältnissen des großen Thuns noch zu gering ist.

Zwei Ansichten über die Laichablage stehen sich diametral gegenüber. DE BUEN gibt an, daß *O. thynnus* das ganze Jahr über zerstreut auf der Hochsee lebt, sich erst kurz vor der Laichzeit in Regionen mit hoher Temperatur und großem Salzgehalt sammelt und gegen die Küste zu wandert. So kommen die Fische gegen den Golf von Cadiz von Südwesten und wandern gegen die Meerenge von Gibraltar, wo sie anscheinend vor dieser laichen und sich dann in Richtung auf die portugiesische Küste zurückziehen. Die Eier sollen mit dem atlantischen Strom, vgl. Abb. 39, der sich durch hohe Temperaturen, starken Salzgehalt und reiches Plankton auszeichnet, in das Mittelmeer eingeschwemmt werden und an der marokkanischen Küste häufig sein, wo neben Larven auch noch junge Thunfische von 1—4,5 kg nicht selten sind.

Nur wenig später kommt ROULE gerade zu den entgegengesetzten Resultaten: nach ihm laicht der Thun in den oberen warmen Wasserschichten in Küstennähe. Niemals aber werde seine Brut und junge Fische dort gefunden, woraus zu schließen ist, daß diese in die Tiefe gehen und daß wahrscheinlich ein Teil davon durch die Meeresströmungen nach der Straße von Gibraltar und durch diese in den Atlantik getragen wird.

Die alte Migrationstheorie hatte angenommen, daß die Thunfische im Frühjahr in größerer Menge durch die Straße von Gibraltar in das Mittelmeer einwanderten. Werden nun auch tatsächlich solche Eindringlinge beobachtet? Älteren Aussagen von Fischern zufolge (zit. nach PAVESI) soll die Einwanderung beobachtet worden sein. GIGLIOLI meint auf Grund eigener Erfahrungen, daß nur gelegentlich ein Exemplar durchginge. DE BUEN glaubt, daß die häufig dort herrschenden niederen Temperaturen den Thunfisch vom Passieren der Meerenge abhielten.

SELLA (1926) hat nun bei in Sizilien und Sardinien gefangenen Thunfischen aus Tarifa (am atlantischen Ausgang von Gibraltar) stammende Angelhaken festgestellt, und auch im westlichen Mittelmeer und Atlantik wurden Fische gefangen mit Angelhaken aus dem Bosphorus, von Neapel und von Gibraltar. Er schließt daraus, daß entsprechend der alten Meinung besonders größere Thune in erheblicher Anzahl zwischen dem Mittelmeer und dem Atlantik hin und her wechseln und das Mittelmeer keine lokale Population von Thunfischen habe (vgl. Abb. 54 u. 55). Die kleineren Thunfische (jüngere Jahrgänge?) freilich scheinen enger an bestimmte Lebensbedingungen gebunden zu sein und weniger umher-

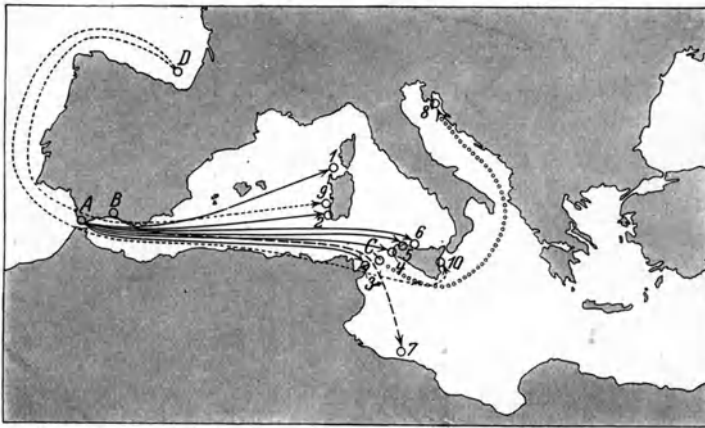


Abb. 54. Einwanderung durch Angelhaken markierter Thune ins Mittelmeergebiet nach den Angaben von SELLA 1926. Buchstaben bezeichnen den Ort, wo der Thun den Haken aufnahm, Zahlen den Ort, wo er gefangen wurde (nach STEUER).

<i>A1</i> ... Tarifa (Spanien)	— Saline (I. Asinara auf Sardinien)	<i>A6</i> ... Tarifa (Spanien)	-- S. Nicola bei Palermo (Sizilien)
<i>A2</i> ... Tarifa (Spanien)	-- Carloforte (Sardin.)	<i>B7</i> ... Malaga (Spanien)	— Gargaresch (Tripolis)
<i>A3</i> ... " "	-- Sidi Daud (Tunis)	<i>C8</i> ... Sizilien o. Tunis	-- S. Martino (I. Cherso)
<i>A4</i> ... " "	-- Favignana (Sizilien)	<i>D9</i> ... Golf v. Biskaya	— I. Piana (Sardinien)
<i>A5</i> ... " "	-- Castellamare del Golfo (Sizilien)	<i>D10</i> ... " "	-- Brucoli (Sizilien)

zuwandern. Nach ROULE beweisen nun diese Beobachtungen von SELLA nur, daß einzelne Individuen durch die Straße von Gibraltar gehen können, mit den Massenwanderungen in Schwärmen haben diese Erscheinungen nichts zu tun.

Allerdings sind die Wanderungen auch keine periodischen und hängen nicht mit dem Laichgeschäft zusammen. Auffällig ist ferner, daß im Mittelmeer noch nie Exemplare mit Angelhaken von den Kanaren und von Madeira gefangen wurden, und daß die weit wandernden Exemplare immer nur große alte Tiere waren. SELLA will auch eine bestimmte Sortierung verschiedener Größenklassen innerhalb des Mittelmeeres feststellen können. In den Gewässern von Sizilien, Sardinien und an der spanischen Südküste, also im Zentrum des Verbreitungsgebietes, fänden

sich besonders große Exemplare und nur wenig kleine Tiere; an der Peripherie ihres Vorkommens, in der Adria, dem Thyrennischen Meer, dem Golf von Lyon, bei den Balearen, ferner vor Nordspanien, bei den Azoren, bei Madeira und den Kanaren und vor der Küste von Marokko sollen die kleinen Exemplare überwiegen und diese könnten auch hier noch im Winter in Küstennähe gefunden werden.

STEUER (1927) unternimmt es, die alten Anschauungen über die Wanderung der Thunfische mit den neueren zu versöhnen. Er schließt auf Grund langjähriger Planktonstudien auf ein schubweises Eindringen atlantischen Wassers durch die Straße von Gibraltar in das Mittelmeer.

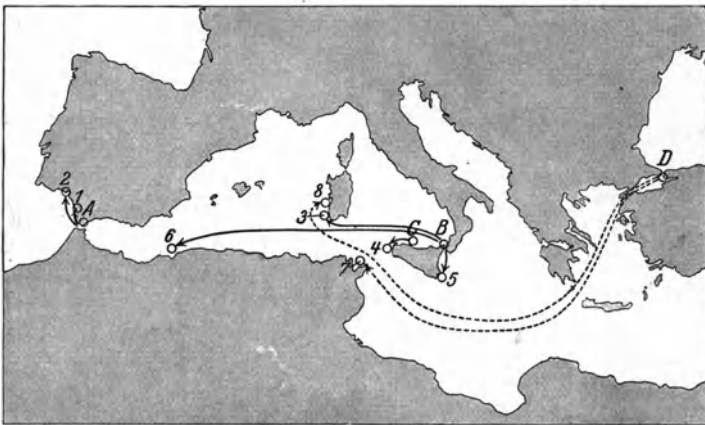


Abb. 55. Abwanderung durch Angelhaken markierter Thune aus dem Mittelmeergebiet nach den Angaben von SELLA 1926. Buchstaben bezeichnen den Ort, wo der Thun den Haken aufnahm, Zahlen den Ort, wo er gefangen wurde (nach STEUER).

A1... Tarifa (Spanien)	— S. Petrie (bei Cadiz)	B5... Messina (Sizil.)	— Marzamemi (Sizilien)
A2... „ „	— I. Cristina (span.-portug. Grenze)	B6... „ „	— Alzeu (Algier)
B3... Messina (Sizil.)	— Carloforte (Sardinien)	D7... Konstantinopel	— Sidi Daud (Tunis)
C4... Palermo (Sizil.)	— Favignana (Sizilien)	D8... „ „	— Porto Paglia (Sardin.)

Durch dieses werden bestimmte Planktonorganismen mit eingeführt, die dann Veranlassung zu Ansammlungen von Fischen geben können, die wiederum von den Thunen verfolgt werden und diese so zum Eindringen in das Mittelmeer veranlassen. Sie bleiben größtenteils im Mittelmeer und pflanzen sich hier fort, und von ihrer Nachkommenschaft will STEUER die kleineren Thunfische des Mittelmeeres ableiten. Mir erscheint, wie wohl bis zu einem gewissen Grade dem Autor selber, diese letzte Annahme verfrüht, solange noch keine Altersbestimmungen von großen und kleineren Exemplaren vorliegen.

Über die Wanderung des Großen Thuns außerhalb des Mittelmeeres ist noch weniger bekannt. Im Atlantik scheint er häufig nach Norden vorzudringen und im Herbst bis zur Nordsee und selten zur Ostsee zu gelangen; an der amerikanischen Ostküste wird er ebenfalls von Juni bis

November in Scharen beobachtet. Meist ist aber bei diesen Angaben nicht sicher, um welche Art der verschiedenen Thunfische es sich handelt; andererseits scheinen ihre Gewohnheiten sehr ähnlich zu sein und sicher ist auch das Verbreitungsgebiet des Großen Thuns sehr weit, vielleicht umspannt es sogar alle Meere, wenigstens ist dadurch, daß nach KISHINOUE *Orcynus orientalis* SCHLEG dieselbe Wirbelanzahl wie *Orcynus thynnus* hat, die Möglichkeit der Identität beider nahegerückt (zit. nach EHRENBAUM).

Von den verschiedenen Wandertheorien hat also für den Großen Thun bis jetzt keine völlig befriedigt. Wir werden sehen, für die anderen thunartigen Fische gilt das gleiche. Allgemein können wir mit EHRENBAUM sagen, „daß er (der Thunfisch) in seinem Verhalten bei der Nahrungssuche und namentlich in seinen Laichwanderungen viel Ähnlichkeit zeigt mit der Makrele, daß er wie diese in der Tiefe heranzieht, und zum Laichen aufsteigt, und daß vermutlich bei beiden Formen das Bedürfnis einer Anpassung an geringere Druckverhältnisse den Hauptantrieb zu diesen Vertikalwanderungen gibt“. Schon MEEK hatte diese biologischen Ähnlichkeiten mit Makrelen hervorgehoben und auch betont, daß anscheinend die jungen Thune, wie die Makrelen, Schwärme bilden, aber im Gegensatz zu den erwachsenen nur kleine Wanderungen ausführen.

Wie schon erwähnt, trifft sehr vieles, was über den *Großen Thun* gesagt wurde auf den *Germon* zu. Doch haben wir auch einige spezielle Angaben über diesen Fisch, aus denen hervorgeht, daß er erstens nicht die rein atlantische Spezies ist, als die er von mancher Seite hingestellt wurde — SANZO ist es gelungen, sowohl laichreife Fische, als auch freischwimmende Eier in der Straße von Messina festzustellen —, und daß zweitens seine Wanderbewegungen im wesentlichen durch seine eng begrenzte stenothermen und stenohalinen Neigungen, die auch die Larven besitzen (KISHINOUE), bedingt zu sein scheinen.

Besonders LE DANOIS setzt sich in einer Reihe von Arbeiten für diese letztere Theorie ein; wohlgemerkt handelt es sich aber bei allen seinen Beobachtungen um „Nahrungswanderungen“ abgelaichter Tiere. Diese halten sich an der westfranzösischen Küste nur in den oberflächlichen Wasserschichten bis zu 50 m Tiefe auf, wo die Temperaturen nicht unter 14° C sinken. Hier folgen die Streifen des Germon seiner bevorzugten Nahrung. Bei Herannahen des Winters werden subtropische Meere aufgesucht und dabei wahrscheinlich Gewässer mit Temperaturen unter 12° C vermieden.

Über Laichwanderungen des Germon wissen wir nicht viel. CRUVEL und CONSEIL beobachteten das Erscheinen von Schwärmen des Weißen Thunfisches im Antillenmeer von Mitte April bis Ende Juli. Die Tiere waren voll Laich, während die Schwärme, die im Juni bis September an der atlantischen Küste Europas auftreten, aus verlaichten Individuen

bestehen. Wahrscheinlich befindet sich ein großes Laichzentrum für den Germon im Antillenmeer.

Von den kleineren Thunfischarten (*Thunniden* oder *Thonnidés*) kommen im Mittelmeer noch Angehörige der Gattungen *Euthynnus* (*Pelamis*), *Xiphias*, *Thunnina*, *Seriola* und *Auxis* vor. Auch sie führen Wanderungen aus. ATHANASSOPOULUS berichtet über große Schwärme besonders von *Auxis*, die auf hoher See angetroffen werden. Die Verbreitung und die Häufigkeit der Thunniden läßt das Vorhandensein von zwei „Konzentrationsbecken“ der Thunfische annehmen: ein westliches, zwischen der afrikanischen, spanischen und französischen Küste und den italienischen Inseln und ein anderes östliches im Ägäischen Meer nahe der griechischen Küste.

Über die Wanderungen des *Schwertfisches* (*Xyphias gladius*) und ähnlicher Fische aus dem Atlantik und Pazifik ist unsere Kenntnis gering. Wir wissen nur, daß er alljährlich große nordwärts gerichtete Wanderungen ausführt, die ihn im Atlantik bis zu den britischen Küsten, in die Nordsee hinein bis hinauf nach Norwegen und auch in die Ostsee bringen. An der amerikanischen Seite geht er bis über die Neufundlandbänke hinaus. Wie weit sich die Wanderungen des Schwertfisches im Pazifik erstrecken, ist mir unbekannt. Seine Laichzeit scheint für das Mittelmeer und den Atlantik in das Frühjahr und in den Frühsommer zu fallen (MEEK nach LÜTKEN).

Von älteren Autoren wurde des öfteren die Fähigkeit des Schwertfisches betont, große vertikale Wanderungen in kurzer Zeit zurücklegen zu können. KINGSLEY (1922) berichtet von einem *Xiphias*, der bei „Georgesbanks“ einwärts der 500 Fadenlinie gefangen worden war, und der in seinem Magen *Scopeliden* hatte, die nicht oberhalb der 800 Fadenlinie vorkommen. Der Schwertfisch steigt also anscheinend zur Nahrungssuche in große Tiefen und kann offenbar sehr rasch wieder höhere Schichten erreichen.

## XV. Gobiodei, Discocephali und Taeniosomi.

Die Familie der *Gobiidae*, die auch den Rang einer Unterordnung (*Gobiodei*) zugeteilt erhalten hat, umfaßt meist kleine Fische der Uferregion der tropischen und gemäßigten Meere und ist am artenreichsten im Indischen Ozean, der wohl auch als ihre Heimat angesehen werden darf. Einige Vertreter kommen im Brackwasser vor, andere steigen in Flüsse auf, und ein nicht geringer Teil hat sich völlig an das Süßwasser gewöhnt und lebt in Seen, Teichen und Sümpfen, in Flüssen und Bächen. So kommen z. B. gerade die größten Arten *Eleotris dormitor* (bis 50 cm lang) in Flüssen von Mexiko und Westindien und *E. marmorata* (bis 70 cm lang) in Siam, Borneo und Sumatra im Süßwasser vor.

Viele Arten graben sich in Sand oder Schlamm ein oder führen ein



verstecktes Leben unter Steinen, so z. B. *Gillichthys mirabilis* in der Gezeitenzone der kalifornischen Küste, wo die Erwachsenen sowie die Jungen im Schlamm eingewühlt die Ebbe überdauern. *Apocryptes* in Siam baut sich Schlammröhren, und der blinde *Typhlogobius californicus* lebt in der Gezeitenzone unter Steinen. Von den zahlreichen pazifisch-indischen Genera seien hier nur *Boleophthalmus* und *Periophthalmus* (letztere Gattung kommt auch in Westafrika vor) erwähnt, da sie sich an eine vollkommen amphibische Lebensweise im Schlamm der Flußmündungen angepaßt haben und direkt wasserscheu geworden sind. *Periophthalmus* baut sich am Ufer eine Schlammburg und geht an Land, um Insekten und Spinnen zu jagen. Er läuft und springt dabei mit Hilfe seiner Brust- und Schwanzflosse, und einige Arten werden nicht selten auf den Zweigen der Uferbüsche beobachtet.

Die europäischen Genera *Gobio*, *Aphia*, *Crystallogobius* schließen meist Uferfische wie *G. minutus*, *G. ruthensparri* und *G. niger* und *Aphia minuta* und *Crystallogobius nilssonii*. Einige gehen in tieferes Wasser, wie *G. jeffreysii*, und andere, wie *Gobio fluviatilis* und *G. uranoscopus*, sind Süßwassertiere. Die meisten Arten haben eine ziemlich weite Verbreitung. Auffallenderweise fehlen aber *Gobiiden* im Baikalsee, obwohl sie in mehreren endemischen Arten im Kaspischen Meer und im Aralseegebiet vorkommen.

Alle *Gobiiden* ähneln sich in ihren Laichgewohnheiten ziemlich stark<sup>1</sup>. Die Ufer- und Flußformen setzen im Frühjahr und Sommer ihre Eier in kleinen Klumpen unter Steinen und Muschelschalen ab. Die Eier haben eine doppelte Umhüllung, sind länglich, keulenförmig und werden durch Haftfäden mit dem spitzen Ende der Keule festgehalten. *G. minutus* und *G. niger* laichen am Ufer und entfernen unter einer leeren Muschelschale oder einem flachen Stein den Sand und kleben an der Unterseite dieses Daches der entstandenen Höhlung ihre Eier fest<sup>2</sup>. Diese Eigentümlichkeit finden wir bei fast allen *Gobiiden* und bei sehr vielen Arten zwingt das Männchen mehrere Weibchen in das Nest und bewacht die Eier. *G. ruthensparri* laicht in der Gezeitenzone, *G. jeffreysii* in etwas tieferem Wasser.

Von den marinen Formen, die anadrome Laichwanderungen in Flüsse ausführen, ist *Leucosparion petersi* durch die Beobachtungen von KITAHARA<sup>3</sup> am besten bekannt. Dieser Fisch ist in den Küstenmeeren um Japan herum häufig; er sammelt sich in Scharen im März und April vor den Flüssen und steigt, wenn auch meist nur 5 oder 6 km, in diese hoch. Dort baut er sich nach der oben beschriebenen Art sein Nest, und die Jungen gehen nach dem Ausschlüpfen sofort wieder in die See.

<sup>1</sup> PETERSEN, C. G. J.: On the eggs and breeding of one Gobiidae. Rep. Dan. Biol. Stat. 2. 1892. On the development of our common Gobies. Ebenda 24. 1916. Our gobies. Ebenda 26. 1919.

<sup>2</sup> Die Gewohnheit, in und unter leeren Muschelschalen zu laichen, hat bei manchen Fischen zu einem Brutparasitismus in lebenden Muscheln geführt, so z. B. bei *Urophycis*, dann bei *Oligocottus*, *Batrachus* und *Ophidium*.

<sup>3</sup> Note on the *Leucosparion petersi* HILG. Annot. zool. Japon. 4. 1904.

Die Larven der marinen Arten werden durch Strömungen ziemlich weit verbreitet, zeigen aber die Tendenz, möglichst bald nach ihrer Metamorphose die Küste wieder zu erreichen.

Die *Echeneididae* (*Discocephali*) werden häufig als Unterordnung in die Nähe der *Gobiiden* gestellt, wenngleich sie, wie CUVIER bereits nachwies, auch verwandtschaftliche Beziehungen zu den *Scombriformes* haben. Mit letzteren haben sie sicher mehr biologische Ähnlichkeiten, als mit den *Gobiiden*.

Mittels der auf dem Kopf gelegenen Haftscheibe saugen sich die *Echeneididae* an größeren Fischen (besonders Haien), an Schiffen und Wrackstücken fest und machen mit diesen weite Reisen. Die Hauptgattungen *Remora*, *Rhombochirus* und *Echeneis* sind am zahlreichsten an den Küsten der wärmeren Meere. Sommersüber sind diese Formen in Landnähe häufig, während sie sich im Winter in die Tiefe zurückziehen und dort entweder auf dem Grund oder bathypelagisch leben. Wenn die Fische sich auch meistens passiv transportieren lassen, so sind sie doch gute Schwimmer und stellen den kleineren Heringsarten und den Sardinen eifrig nach. Wo und wie die *Echeneididae* laichen, ist noch unbekannt; vermutlich werden die aller Wahrscheinlichkeit nach pelagischen Eier ins freie Wasser abgesetzt.

*Echeneis naucrates* (nahezu kosmopolitisch in den tropischen Meeren, besonders zahlreich an den westindischen Inseln) und *Remora remora* (kosmopolitisch in tropischen Meeren) werden im Sommer auch weit südlich und nördlich angetroffen. Erstere ist dann z. B. noch nördlich von Cape Cod nicht selten, letztere gelangt gelegentlich bis zur britischen Küste.

Die Unterordnung der *Bandfische*, der *Taeniosomi*, zerfällt in die Familien *Regalecidae* und *Trachypteridae*. Diese Fische sind recht sonderbar gestaltete Bewohner der Weltmeere mit seitlich stark zusammengedrücktem und sehr stark in die Länge gezogenem Körper<sup>1</sup>. Wahrscheinlich leben sie in mäßiger bis größerer Tiefe, jedoch ist ihr natürlicher Aufenthalt noch wenig bekannt, da sie im freien Ozean nur selten beobachtet werden und meist nur, wenn sie ein Sturm ans Ufer geworfen hat, dem Forscher in die Hände kommen. Biologisch, als auch systematisch ist deshalb diese Gruppe, die vielleicht auch ein abgeänderter Seitenzweig des *Scombriformes* ist, noch wenig bekannt.

*Regalecus glesne* wird nicht gerade selten an den Küsten von Norwegen, Schottland, Nordengland, an den Faröer und seltener an den Bermudas und an Florida angetrieben; außerdem wurde er an verschiedenen Punkten des Atlantik festgestellt. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist *R. russelli* aus dem Pazifischen Ozean (Küste von Kalifornien, Mexiko

<sup>1</sup> *Trachypterus arcticus* ist z. B. bei einer Länge von 1,5 m 20 cm hoch und nur 2 cm dick.

und Japan) synonym mit *R. glesne*. Das größte bis jetzt bekannte Exemplar strandete am 22. Januar 1901 bei Newport in Orange County (Kalifornien); es war 5,5 m lang und wog 200—250 kg.

Soweit bekannt, scheint dieser Fisch, dessen Muskulatur sehr weich und wasserhaltig und dessen Skelett zart und fragil ist, sich durch undulierende Bewegungen seiner langen Rückenflosse und durch Schlängeln seines Körpers fortzubewegen. Jüngere Stadien sind so gut wie unbekannt. SMITT (Scandinavian fishes) erwähnt ein 36 cm langes Stück aus dem Mittelmeer, und vielleicht gehört eine 22 cm lange Larve, von GÜNTHER<sup>1</sup> mit *Stylophorus* bezeichnet, die 1790 zwischen Kuba und Martinique gefunden wurde, hierher.

Aller Wahrscheinlichkeit nach ist die Lebensgeschichte der *Regalecidae* der der *Trachypteridae*<sup>2</sup> sehr ähnlich, und über diese sind wir besonders durch EMERY und LO BIANCO und in letzter Zeit durch C. HUBBS<sup>3</sup> etwas besser unterrichtet.

*Trachypterus arcticus* ist im Atlantischen Ozean nicht selten, und das eine oder andere tote Exemplar wird fast nach jedem schweren Sturm an der norwegischen, schottischen oder englischen Küste angetrieben. Dort wurden auch schon gelegentlich lebende Stücke in Küstennähe gefunden, und aus dem Mittelmeer sind solche in ziemlicher Anzahl bekannt. *T. iris (taenia)* ist im Mittelmeer nicht selten; seine Entwicklung ist durch die oben erwähnten Forscher studiert. *T. rex-salmonorum*<sup>4</sup> kommt an der pazifischen Küste (von Norden ab Puget-Sound und Kalifornien) vor, und *T. ishikawae* wurde von JORDAN aus japanischen Gewässern beschrieben.

Die *Trachypteren* leben normalerweise in der Tiefe (unter 400 m) und die Art ihrer Bewegung ist noch wenig bekannt. NILSSON und OLAVSON (zit. nach JORDAN), die an der norwegischen Küste noch lebende Exemplare sahen, geben an, daß die Fische halb auf der Seite träge am Grunde schwimmen. Diese Beobachtung kann sich nur auf Tiere in nicht normaler Umgebung, die bereits dem Verenden nahe waren, beziehen; aller Wahrscheinlichkeit nach sind diese bis zu 2 m langen, zarten Fische gute, pelagische Schwimmer.

Eier von *Trachypteren* (2,8 mm groß) wurden zuerst von „Michael Sars“ südlich von den Azoren gefunden. Später wurden die Eier und Larven von *T. iris* (Eier 2,8—3 mm groß, Larven 3, 6, 9 und 16 mm

<sup>1</sup> Rep. Challenger Exp. 22.

<sup>2</sup> Im ganzen werden jetzt 16 Arten unterschieden, von denen aber sicher einige synonym sind.

<sup>3</sup> EMERY, C.: Le metamorfosi del *Trachypterus taenia*. Mitt. d. zool. Stat. Neapel 1. 1880. LO BIANCO, S.: Uova e larva di *Trachypterus taenia* Bl. Ebenda 19. 1908. HUBBS, C. L.: The metamorphosis of the Californian Ribbon Fish., *Trachypterus rex-salmonorum*. Pap. Mich. Acad. Sc. Arts and Letters 5. 1925.

<sup>4</sup> Die Larve von *T. rex-salmonorum* ist nach HUBBS *T. selenivis*.

groß) im Februar, Mai und Oktober von EMERY<sup>1</sup> und später auch von LO BIANCO im Mittelmeer festgestellt, und HOLT<sup>2</sup> fischte Eier, die denen, die „Michael Sars“ erbeutet hatte, sehr ähnlich waren in 1550—1800 m Tiefe im Westen von Irland. Eine 3 cm lange *Trachypterus*-Larve wurde ferner im Pacifischen Ozean nahe den Philippinen gefunden (zit. nach MEEK). Die Larven sind typisch planktonisch und werden aller Wahrscheinlichkeit nach von Strömungen weit verfrachtet; dabei vermeiden sie anscheinend die Oberfläche und halten sich in größerer Tiefe. Wo und in welcher Tiefe gelaicht wird, ist noch nicht bekannt, aller Wahrscheinlichkeit nach ziemlich tief und bei niedrigen Temperaturen. Ob die Vermutung von MEEK, daß bestimmte Laichplätze, ähnlich wie von den Aalen aufgesucht werden, richtig ist, müssen fernere Untersuchungen lehren. Dann wird auch entschieden werden können, ob das öftere Auftreten von *Trachypterus* und *Regalecus* an den nördlichen Küsten auf passiven oder aktiven Wanderungen beruht, und ob ein regelmäßiges (eventuell passives) Zuwandern der alten Fische nach den Laichplätzen stattfindet, wie es MEEK bereits für „evident“ hält.

## XVI. Heterosomata.

Die *Heterosomata* sind durch die seitliche Asymmetrie ihres Körpers und durch das Fehlen der Schwimmblase als bodenbewohnende Fische charakterisiert. Sie leben teilweise in Sand eingeschlagen und ernähren sich entweder von Kleintieren (Würmern, Krustaceen, Schnecken und Echinodermen) wie die Schollen und Zungen und Verwandte, oder sie sind Raubfische wie die Steinbutte und Verwandte. Trotz ihrer relativ schwerfälligen Körperbewegungen führen einzelne Arten weite Wanderungen aus, sowohl um verschiedene Futterplätze, als auch um bestimmte Laichplätze aufzusuchen. Das Laichen erfolgt immer am Boden; die Eier sind freischwimmend und steigen zu verschiedenen Höhen auf; sie, wie auch die planktonischen Larven, werden durch Strömungen weit verbreitet.

Da viele *Heterosomata* zu den wichtigsten Nutzfischen, besonders der nördlichen Halbkugel, gehören, sind sie recht gut bekannt, vor allem die europäischen. Ich will deshalb auch das Hauptgewicht auf letztere legen.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Plattfische sind noch nicht völlig geklärt. Während viele Systematiker in ihnen einen Seitenzweig der *Anacanthini* erblicken, stellen sie andere in Übereinstimmung mit BOULENGER in die Nähe gewisser *Percomorphen* (*Scombiformes*), besonders der *Zeiden*<sup>3</sup>. Für unsere Betrachtung wollen wir aus praktischen

<sup>1</sup> Nach LO BIANCO gehören die jüngsten von EMERY beschriebenen Stadien wahrscheinlich zu einer *Pleuronectide*: *Symphurus* (*Bibronia*) *ligulata*.

<sup>2</sup> Zit. nach MEEK, S. 246.

<sup>3</sup> Fossile Reste von *Heterosomata* sind aus dem oberen Eocän des Mittel-

Gründen die *Heterosomata* als Unterordnung ansehen und die vier natürlichen Gruppen, in die sie zerfallen, als Familien betrachten. Die vier Familien sind:

- |   |               |
|---|---------------|
| I. <i>Hippoglossinae</i>                  | = Heilbutte,  |
| II. <i>Pleuronectinae</i>                 | = Schollen,   |
| III. <i>Psettinae</i> ( <i>Bothinae</i> ) | = Steinbutte, |
| IV. <i>Soleinae</i>                       | = Zungen.     |

Die Heilbutte und Schollen sind mehr nördlich arktische Tiere, die Steinbutte und Zungen mehr subtropische Vertreter.

#### a) Hyppoglossinae.

Die *Hippoglossinae* haben ihr Hauptverbreitungsgebiet im nördlichen Pazifik. So sind die Genera *Atheresthes*, *Eopsetta*, *Verasper*, *Psettottes*, *Xystreuryx* und *Pseudorhombus* pazifischer oder indopazifischer, und die Gattungen *Paralichthys*, *Hippoglossus*, *Platysomatichthys* (*Reinhardtius*) und *Hippoglossoides* artenreicher im Pazifik als im Atlantik.

1. *Hippoglossus vulgaris* (*hippoglossus*), der Heilbutt (bis zu 2 m Länge und bis zu 200 kg Gewicht), kommt zirkumpolar vor und sein

Verbreitungsgebiet reicht im Pazifischen Ozean von der Beringstraße<sup>1</sup> bis zu der Höhe von San Franzisko und im Atlantik von Grönland, Island und der Murmanküste bis zur Biscaya. In der süd-

lichen Nordsee und der Deutschen Bucht ist der Fisch selten und wird sehr selten auch in der westlichen Ostsee angetroffen, häufig dagegen an der norwegischen Küste einschließlich dem Skagerrak und der schotti-

meeres, Italiens und Deutschlands, ebenso aus dem Oligocän, Miocän verschiedener Stellen Europas und aus dem unteren Tertiär von Alabama bekannt.

<sup>1</sup> Eine naheverwandte Art, *H. stenolopis*, bevölkert den Ochotzkischen Meerbusen.

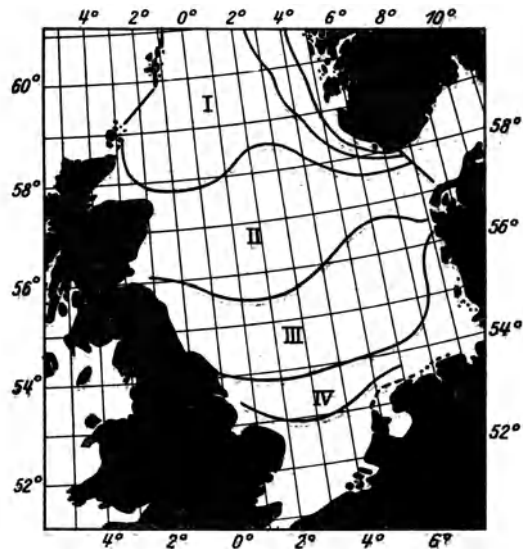


Abb. 56. Verteilung des Heilbuttes (*Hippoglossus vulgaris*) in der Nordsee auf Grund der Trawlfänge (nach MASTERMAN).

I	< 5 kg pro Tag gefangen
II	5—0,5 „ „ „ „
III	0,5—0,1 „ „ „ „
IV	0,1—0 „ „ „ „

schen, besonders der westschottischen Küste und bei den Faröer. Dort, bei Island und auf der amerikanischen Seite bei der Neufundlandbank ist er ein wichtiger Gegenstand der Fischerei. Seine Verbreitung in der Nordsee wird durch Abb. 56 gut dargestellt.

*H. vulgaris* laicht nach JESPERSEN von Januar bis April an oder unterhalb der 1000-m-Linie im Atlantik westlich von Nordschottland, von den Faröer und von Island. Dort wies auch WILLIAMSON die 3—4,2 mm großen, durchscheinenden Eier, die keine Fettkugel besitzen, nach. JESPERSEN gelang es westlich von Island verlaichte Exemplare, als auch postlarvale Stadien zu erbeuten, letztere auch etwas weiter südlich, wo sie vorher schon von SCHMIDT festgestellt waren. 13,5—34 mm lange Larven wurden von SCHMIDT 1904 am häufigsten von Mai bis Anfang Juli südlich und südwestlich von Island und um die Faröer-Inseln herum gefischt.

*H. vulgaris* wird im neunten bis zehnten Jahre geschlechtsreif, und da bisher die Larven noch nie in der Nordsee gefunden wurden, müssen die dort vorkommenden Exemplare eine recht weite Reise von ihren Futterplätzen nach den Laichstellen ausführen. Die bevorzugten Weidegründe sind nicht ganz in Küstennähe liegende Bänke in 80—200 m Wassertiefe.

2. *Platysomatichtys (Reinhardtius) hippoglossoides*, der *kleine oder schwarze Heilbutt*, bewohnt den arktischen Teil des Atlantischen Ozeans von der Murmanküste bis nach Grönland und zum amerikanischen Kontinent, wo er mit den kalten Nordströmungen südlich bis nach Cape Cod hinuntergeht; auf der europäischen Seite überschreitet er nicht den Polarkreis. Der Fisch liebt tiefes Wasser. Über seine Laichzeit ist noch nichts Sicheres bekannt. SCHMIDT (1904) fand 34 und 36,5 mm große, noch nicht völlig verwandelte Stadien in der Davisstraße und bereits metamorphisierte 51—65 mm große Junge an der Westküste von Grönland.

3. *Hippoglossoides limandoides* (= *Hippoglossus platessoides* = *Drepanopsetta platessoides*), die *Rauhe Scholle* oder *Falsche Seezunge*, *Longrough Dab* der Engländer, kommt an der amerikanischen Küste südlich bis zum Cape Cod vor, ist häufig bei Grönland, Spitzbergen, Island, an der West- und Nordküste Großbritanniens und in den nordöstlichen Teilen der Nordsee, vor der Nord- und Westküste Norwegens bis zur Barentsee. Weniger häufig kommt die „Falsche Seezunge“ in der südlichen Nordsee bis zum Kanal hin vor und selten in der westlichen Ostsee. Sie laicht von Mitte Januar bis zum Mai sowohl in der mittleren und nördlichen Nordsee (PETERSEN, EHRENBAUM) als im Norden und Westen von den britischen Inseln und bei Island (MCINTOSH, HOLT, PETERSEN, SCHMIDT). In der Nordsee fällt der Höhepunkt des Laichens in März und April. Die Eier und Larven sind planktonisch. Letztere beginnen bei einer Länge von ungefähr 20 mm mit der Metamorphose. Diese setzt im

Norden später ein als im Süden, so daß die kleinsten Bodenstadien in der Nordsee 24 mm (EHRENBAUM)<sup>1</sup>, bei Island 31 mm (PETERSEN) messen.

### b) Pleuronectinae.

*Pleuronectinae* kennen wir sowohl im Pazifik als im Atlantik mit einem Plus für die pazifischen Arten. Allen voran steht sowohl an wirtschaftlicher Bedeutung, als auch an wissenschaftlicher Durcharbeitung *Pleuronectes platessa*, die „Scholle“.

**1. *Pleuronectes platessa*.** Die Scholle hat ein ziemlich weites Verbreitungsgebiet. Es reicht an der europäischen Küste hinauf bis zum Weißen Meer und wahr-

scheinlich über dieses hinaus bis zur Beringstraße, wenn die dort vorkommenden *Pl. quadrituberculatus* nur eine Varietät von *Pl. platessa* ist. Besonders häufig ist sie in den flacheren Meeresabschnitten von 0—100 m (selten tiefer), somit in der Nordsee, der Irischen See, im Westen von Schottland, um die Faröer herum und südlich von Island, im Skagerrak, im Kattegat und auch im westlichen Teil der Ostsee; hier geht sie etwas über Bornholm nach dem Osten hinaus. In der Nordsee tritt die Scholle auch in den Zuidersee über.

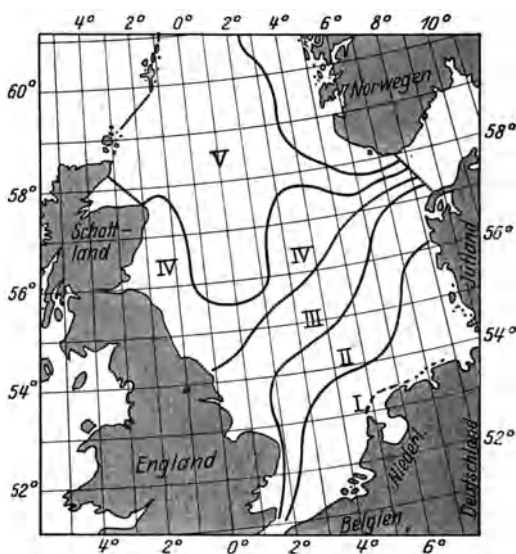


Abb. 57. Verteilung der Scholle in der Nordsee auf Grund der Trawlfänge (nach MASTERMAN).

I	> 200 kg pro Tag gefangen
II	200—90 „ „ „ „
III	90—50 „ „ „ „
IV	50—15 „ „ „ „
V	15—0 „ „ „ „

In den südlichen Teilen der Nordsee ist die Schollenpopulation viel dichter, wie aus der Abb. 57 hervorgeht, die die Fangmengen aus den verschiedenen Gebieten der Nordsee wiedergibt.

Wie bei ihrer weiten Verbreitung zu erwarten, zeigt die Scholle eine Sonderung in Rassen oder Stämme, die durch eine große Reihe von Untersuchungen festgestellt wurde (HEINCKE, DUNKER, KYLE, CUNNINGHAM, PETERSEN, JOHANSEN, KEILHACK, REICHARD, REDEKE, MEEK,

<sup>1</sup> Weitere Literaturangabe siehe bei EHRENBAUM, Nordisches Plankton.

BOWMAN u. a.). Ich kann nicht im einzelnen auf all diese Untersuchungen eingehen und begnüge mich damit, die fünf wichtigsten Rassen oder Stämme zu nennen: Die Nord- und Südscholle der Nordsee, eine Belt-scholle, die Ostsee-(baltische) Scholle, eine Barentseescholle; und außerdem dürfte die Islandscholle ebenfalls eine eigene Rasse sein.

Die Nordscholle ist großwüchsig und bevölkert die nordwestlichen Teile der Nordsee nördlich der Doggerbank, z. B. die schottische Küste. Sie laicht ziemlich weit nördlich. Zur Südscholle gehören die Bestände der südlichen Nordsee einschließlich der Doggerbank (südlich von 54° 30' nördl. Br.) vom Kanal bis zur jütländischen Küste.

Die beiden Rassen der Nordseeschollen werden, wenigstens im Westen, durch die 80 m tiefe Rinne, die sich zwischen den seichten, südlichen Teilen der Nordsee und dem verhältnismäßig kleinen, unterseeischen Plateau an der schottischen Küste hinzieht, ziemlich scharf getrennt, da die Nordseeschollen selten unter die 80-m-Isobathe hinabgehen.

Wahrscheinlich zerfallen diese beiden Stämme und auch die Ostseescholle wiederum in weitere Lokalformen. So können die Nordseeschollen weiter aufgespalten werden in die Bestände vor Nord- und Nordwestschottland, in die bei den Faröer und, wie bereits erwähnt, in die isländischen Schollen. Die Rassenuntersuchungen können außerdem noch nicht als völlig abgeschlossen betrachtet werden, und sicher haben wir an manchen Stellen, z. B. im südlichen Kattegat, auf der Amrumbank und vor der englischen Küste zwischen 54 und 55° nördl. Br. starke Mischpopulationen (Abb. 60, S. 164).

Daß wir es bei den verschiedenen „Rassen“ nicht mit Wachstumstypen, sondern mit — wenn vielleicht auch nicht absolut festgelegten — erblichen Genotypen zu tun haben, beweisen neben den variationsstatistischen Untersuchungen die großangelegten Markierungs- und Transplantationsversuche, die sowohl Schollen aus der Ostsee in die Nordsee und umgekehrt, als auch Fische verschiedener Bestände innerhalb der Nordsee transferierten. Ostseeschollen behielten, trotzdem sie von ihren mageren Weideplätzen in die futterreichen Gründe der Nordsee gebracht wurden, ihr langsames Wachstum bei, und umgekehrt wuchsen Nordseeschollen in der Ostsee rascher als die dort einheimischen (REICHARD 1910). Schollen der Deutschen Bank nach der Doggerbank verfrachtet zeigten stärkere Wanderungstendenzen nach Süden, als die dort autochthonen Bestände, wieschließlich ja überhaupt die Wanderbewegungen der Nord- und Südschollen ganz verschieden sind. Andererseits bleiben Schollen aus der Nordsee, die in den Limfjord übersetzt werden, dort und wachsen bedeutend rascher als auf ihren Weidegründen. Die Rasseneigentümlichkeiten verschiedener Schollenbestände zeigen sich schließlich auch schon bei deren Larven in mehreren Merkmalen, z. B. in der Anzahl der Flossenstrahlen.

In Abhängigkeit der Sonderung in Stämme und Rassen kennen wir





Tiefen Rinne vor dem Kanal; weitere, weniger besuchte Laichplätze finden wir nordöstlich von der Humburmündung zwischen Doggerbank und Helgoland, wo besonders nach dem Kriege infolge der durch diesen bewirkten Schonzeit nach den Feststellungen von MIELCK (Ann. Hydrograph. 49, 1921) die Zahl der Eier zugenommen hat (Abb. 58 u. 60).

Die Beltscholle laicht im südlichen Kattegat und zwischen den dänischen Inseln. Die Eier der Ostseescholle finden wir sowohl in den tieferen Becken der westlichen Ostsee, als auch im Bornholm-Tief (Abb. 60, S. 164).

Die meisten dieser Stellen liegen somit in relativer Küstennähe in einer durchschnittlichen Tiefe von 30—55 m. Innerhalb der 20-m-Zone findet kein Laichen statt (EHRENBAUM, HEINCKE), ebenso nie unter 100 m (BOWMAN). Bevorzugt werden solche Stellen, wo nicht eine gleichmäßig gerichtete Strömung herrscht, sondern wo sich am Rande derselben oder bei deren Aufeinanderstoßen Wirbel bilden.

Von welcher überragenden Wichtigkeit der Laichplatz in der Tiefen Rinne (zwischen  $51^{\circ} 30'$  und  $53^{\circ}$  nördl. Br.) gegenüber den anderen Laichplätzen, z. B. an der großen Fischerbank und nordwestlich von Helgoland, ist, mag folgende Angabe belegen. In der Tiefen Rinne werden pro Quadratmeter 250—570 Eier, an den beiden anderen Plätzen 30—40 Eier gefunden (vgl. Abb. 58).

Auf den Laichplätzen, wo die Eier von November bis Juni abgesetzt werden, beginnt der Lebenslauf der Scholle. Örtlich schwankt die Laichzeit etwas und fällt z. B. in der südlichen Nordsee von Januar bis Anfang Juni, in der Ostsee von November bis August; an beiden Orten zeigt sie einen deutlichen Höhepunkt im Februar und März, in der östlicheren Ostsee bei Bornholm etwas später.

Für das Laichgeschäft und die Auswahl der Laichplätze ist, wenigstens für die Nordsee, neben dem Salzgehalt (34,4—35 vT) und der Tiefe und Küstennähe die Temperatur maßgebend. Damit hängt z. B. auch zusammen, daß auf manchen Laichplätzen, z. B. im Moray Firth, das Laichen näher bei der Küste beginnt und sich mit Steigen der mittleren Minimaltemperaturen (4,5—8° C) seewärts nach der Tiefe zu verschiebt. Weiter wird dadurch bedingt, daß die Stellen, wo maximale Eizahlen gefunden werden, sich von Jahr zu Jahr sowohl zeitlich wie örtlich etwas verschieben können.

Die Abhängigkeit der Laichzeit von der Temperatur erkennt man auch daran, daß in der Tiefen Rinne manchmal bereits im Dezember Eier gefunden werden, besonders dann, wenn starke, warme Wassermassen durch den Kanal in die Nordsee einströmen. Das Temperaturintervall kann manchmal jedoch beträchtlich schwanken, und wenn das Laichgeschäft maximal bei Temperaturen von 5—8° ist, so wurde es doch auch schon bei 12° beobachtet. Daß zum Laichen zu kalte Temperaturen nicht geeignet sind, geht daraus hervor, daß die Eier bei 0—2° C starke Sterblichkeit und anormale Entwicklung zeigen (REIBICH). Ganz un-

wesentlich ist jedoch der Salzgehalt für das Laichgeschäft nicht, wie schon daraus hervorgeht, daß in der östlichen Ostsee östlich von Bornholm die Schollen nicht mehr laichen, und daß in der Tiefen Rinne solche Stellen bevorzugt werden, die einen Salzgehalt von 35 vT besitzen.

Die laichenden Fische sind nicht gleichmäßig über die Laichzentren verbreitet, sondern an einzelnen Stellen in dichteren Scharen massiert.

Die frisch abgelegten Eier<sup>1</sup> steigen meist in die oberen Wasserschichten auf, werden aber auch gelegentlich tiefer gefunden; mit fortschreitender Entwicklung zeigen sie die Tendenz, wieder tiefer zu sinken — das spezifische Gewicht der Eier wird während der Entwicklung größer (FRANZ, JACOBSEN und JOHANSEN) —, so daß sämtliche Wasserschichten Eier transportieren. Die Eier sind 1,66—2,17 mm groß und besitzen keine Ölkugel; gegen Ende der Laichzeit werden sie kleiner.

Die Eier der Ostseescholle sind etwas kleiner, als die der Nordseescholle. Nach einer Reihe von Arbeiten (FRANZ, JACOBSEN und JOHANSEN, REIBICH, STRODTMANN) schwankt das spezifische Gewicht und damit die Schwimmfähigkeit der pelagischen Fischeier stark, je nach dem Salzgehalt des Wassers. Scholleneier sinken in Wasser mit schwächerem Salzgehalt zu Boden, passen sich aber im Versuch bis zu einem Salzgehalt von 14 vT an und werden wieder freischwimmend. In der Ostsee wurden noch freischwimmende Eier bei einem Salzgehalt von 11,95, ja selbst bei 8,31 vT gefunden. Auch zu Boden gesunkene Eier können sich weiter entwickeln, so z. B. Eier von Ostseeschollen bei einem Salzgehalt von 7,01 vT, wenn auch dann die Sterblichkeit weit größer ist. Daß die Eier der Ostseeschollen geringeren Salzgehalt vertragen, hängt sicher damit zusammen, daß auch der Salzgehalt des Blutes und der Ovarialflüssigkeit der Ostseeschollen geringer ist, als der der Nordseeschollen (DAKIN, STRODTMANN<sup>2</sup>). Bei geringerem Salzgehalt, also im Osten der Ostsee, steigt die Zahl der unbefruchteten Eier<sup>3</sup>.

Die Inkubationsfrist wechselt und wird durch rund 100 Tagesgrade bestimmt. Die frisch geschlüpfte Larve mißt 6,5—7,5 mm, ihr Dottersack ist in 10—12 Tagen bei einer Größe von 7—8 mm resorbiert. Bei 10—12 mm langen Larven zeigen sich die ersten zur Asymmetrie führenden Umwandlungserscheinungen. Die Metamorphose wird beendet bei einer Länge von 10—17 mm. Während der Umwandlung bleibt die Larve

<sup>1</sup> Nach FRANZ produzieren Schollen verschiedener Größe folgende mittlere Eimenge:

21—25 cm	55400 Stück
26—30 „	87600 „
31—38 „	187000 „

<sup>2</sup> Vgl. weitere Literaturnachweise bei letzterem (1918).

<sup>3</sup> Diese Tatsache darf vielleicht mit Beobachtungen von SCHEURING an Forellensperma in Vergleich gesetzt werden, das bei geringerem Salzgehalt weniger lebhaft und lang beweglich ist, und geringere Befruchtungsziffern ergibt.

pelagisch. Die Größe bei der, und der Zeitpunkt zu dem die Metamorphose beendet ist, und die jungen Schollen zum Bodenleben übergehn, ist recht verschieden und wahrscheinlich von dem Salzgehalt und der Temperatur und der Entfernung von den Küsten abhängig. In der Deutschen Bucht finden wir die ersten metamorphisierten Tiere im Juni am Boden, so daß hier die Larvendauer rund 4 Monate beträgt. An anderen Stellen der Küste treffen wir die ersten Bodenschollen schon, wenn auch selten, Ende April, in größerer Zahl jedoch erst im Mai, in der Ostsee Ende Juni und Anfang Juli. Die kleinsten in der Deutschen Bucht und der Nordsee beobachteten Schollen messen 13,8 mm, die in dänischen Gewässern gefundenen 10—11 mm und am größten sind sie bei Island und den Faröer Inseln.

Schon während des Larvenlebens zeigt die Brut, die sich in Schwärmen zusammenschart, trotzdem sie größtenteils passiv durch Strömungen verbreitet wird, die ausgesprochene Tendenz, küstenwärts zu wandern, und die Entfernungen, die diese zarten Tiere zurücklegen, sind ziemlich beträchtlich. Sie betragen z. B. von den Laichplätzen nordwestlich von Helgoland bis zu den Küsten der Elbe- und Wesermündungen über 120 km Luftlinie, was einer täglichen Wanderstrecke von 1 km entspricht. Für die im Kanal erzeugten Schollen, die, wie wir noch sehen werden, auch einen beträchtlichen Teil der Bevölkerung der Deutschen Bucht stellen, sind die Entfernungen noch größer. Sicher ist, daß die Wanderungen zum Teil aus eigener Kraft ausgeführt werden, jedoch ist noch unbekannt, welche Sinne und Instinkte die Larven dabei leiten.

Die jungen Schollen finden wir am Ufer, dort, wo die Laichplätze in nächster Nähe sind, zahlreicher als in größerer Entfernung von ihnen. Die allerjüngsten schon „gelandeten“ Exemplare, die ihre Metamorphose noch nicht völlig abgeschlossen haben, werden des öfteren an Stellen gefunden, wo etwas Seegras vorkommt (REIBICH). Am häufigsten leben die jungen Fische auf Sandboden innerhalb  $\frac{1}{2}$ —5 m, somit zum Teil noch innerhalb der Gezeitenzone. Hier wandern sie täglich mit den Gezeitenströmungen auf und ab. Dabei verschieben und sondern sie sich in vertikaler Richtung, so daß die älteren Stadien in etwas tieferem Wasser als die jüngeren sich aufhalten. In geringerem Maße gehen sie in der Nordsee zur 10-m- und vereinzelt bis zur 20-m-Linie, aber nur selten darüber hinaus, hinab. Unterhalb 5 m ist die O-Gruppe meist mit Tieren der I-Gruppe gemischt.

In der Ostsee hält sich die O-Gruppe der Scholle meist in Ufernähe zwischen 0 und 20 m auf, doch geht sie hier ebenso wie im Belt den örtlichen Verhältnissen entsprechend auch weiter, bis über 40 m hinab. Sie scheut Schlickgrund, kommt aber auf Sandboden sowohl an offenen, dem Wellenschlag ausgesetzten, als an geschützten Stellen vor, wenn der Salzgehalt mindestens 6—7 vT beträgt; häufiger sind jedoch die jungen Schollen dort, wo der Salzgehalt auf 23—30 vT ansteigt, also in der west-

lichen Ostsee und gegen den Belt zu. Die O-Gruppe der Ostseescholle geht somit nördlich bis zum Kattegat und östlich bis zur Höhe von Bornholm, darüber hinaus kommt sie nur vereinzelt vor. Die Beltschollen, ebenso wie die Nordseeschollen, sind enger an einen bestimmten Salzgehalt angepaßt, und die minimalsten ihnen zuträglichen Werte liegen zwischen 15 und 20 vT. Damit hängt es wohl auch zusammen, daß die O-Gruppe der Beltscholle am häufigsten längs der Ostküste Jütlands in den nördlichen Teilen und nur selten im südlichen Kattegat gefunden wird.

Je nach dem Nahrungsreichtum wachsen die Fische bis zum August auf 3—5 cm, bis zum Oktober auf 5—10 cm heran. Sie wühlen sich in Sand ein, genau wie die alten Tiere, und im Herbst geht der größere Teil etwas tiefer, meist jedoch nur dicht unter die Gezeitenzone; ein anderer wandert vor die Estuarien der Flüsse, jedoch bleiben alle in Küstennähe. Hier verbringen sie anscheinend in einer Art Ruhe im Sand vergraben den Winter, denn sowohl aus vergleichenden Messungen junger Schollen vom Herbst und vom Frühjahr, als auch aus der Struktur der Otolithen geht hervor, daß sie den Winter über nur ein ganz geringes oder überhaupt kein Wachstum zeigen. Örtliche Ausnahmen kommen jedoch gelegentlich vor.

Die I-Gruppe erscheint im Frühjahr, je nach der Gegend, im März oder April wieder, und vom zweiten Jahre ab zeigen die Schollen ganz bestimmte, vertikale, jahreszeitliche Wanderungen.

Die O- und auch die I-Gruppe verbreiten sich aber auch in der Horizontalen ziemlich stark. Sie sind es, die z. B. in der Ostsee (hier oft zusammen mit der II-Gruppe) weiter nach Osten vordringen; sie wandern in die Fjords und enge Meeresbuchten, wie z. B. in den Limfjord, ein. Dort kommen erst Schollen, wenigstens in seinem westlichen Teile vor, nachdem Anfang des 19. Jahrhunderts die Verbindung mit der Nordsee zum Durchbruch gekommen war. Ein Laichen findet in dem Fjord nicht statt, und die ganze Population rekrutiert sich aus Einwanderern, soweit nicht seit 1892 durch großangelegte Transplantationen der Bestand erhöht wird. Im Mai und Juni erscheinen die 4,2—11 cm langen Fische der O- und I-Gruppe am Eingangskanal und wandern allmählich, auch noch als II-Gruppe weiter nach Osten. Ein Übertritt von Nordseeschollen in die Ostsee wurde aber noch nicht beobachtet.

Das Problem des Schollenwachstums<sup>1</sup> und der Schollenwanderungen wurde exakt verfolgt, sowohl durch sehr ausgedehnte Markierungsversuche<sup>2</sup> aller an der internationalen Meerforschung beteiligten Länder,

<sup>1</sup> Wohl über keinen anderen Fisch als über die Scholle liegen so ausgedehnte Altersbestimmungen vor. Ich verweise auf die verschiedenen zusammenfassenden Berichte von HEINCKE.

<sup>2</sup> Betreffs der verschiedenen gebräuchlichen Schollenmarkierungsmethoden siehe HEINCKE und BOLAU (1905).

als durch überaus zahlreiche Kontrollfänge und Messungen. Hinzu kommen noch die bereits erwähnten Transferierungsversuche, wobei gezeichnete Schollen in großem Ausmaß künstlich verfrachtet wurden. Es ist hier kaum möglich, auf all diese Arbeiten von HEINCKE, HENKING, EHRENBaum, STRODTMANN, JOHANSEN, GARSTANG, BOLAU, REICHARD, PETERSEN, MEEK u. a. im einzelnen einzugehen, und ich will deshalb versuchen, nur in großen Zügen die Wanderungen der Schollen für die Nord- und Ostsee zu schildern.

Die Markierungsversuche gaben Aufschluß sowohl über die jahreszeitlichen (Nahrungs-) Wanderungen, als auch über das Ziehen nach den Laichplätzen. Die Zeit, die zwischen Aussetzung und Wiederfang verstrichen war, schwankte von einigen Tagen bis zu 10 Jahren. Der Fundort des größeren Teiles der wiedergefangenen Fische, besonders der nach kurzer Frist wieder eingebrachten, liegt innerhalb von 0—100 km vom Aussetzungsort. Einige Fälle aber zeigen, daß (besonders bei Transferierungen) vereinzelt Schollen recht beschleunigte und weite Wanderungen unternehmen. So legten z. B. Schollen von Horns Riff den Weg nach Norderney (160 km) in 28 Tagen und die Entfernung nach dem Skagerrak (220 km) in 43 Tagen zurück, was einer auf Luftlinie bezogenen täglichen Strecke von 5,5 km entspricht. Ein anderes Exemplar war in 289 Tagen rund 600 km = 2,1 km täglich gewandert.

In bezug auf die jahreszeitlichen Wanderungen, die im wesentlichen Nahrungswanderungen sind, kann allgemein gesagt werden, daß die Scholle im Laufe ihres Lebens eine progressive Bewegung nach größeren Tiefen ausführt, nur wird diese unterbrochen durch zeitweise Umkehrbewegungen. Die Folge des seewärts gerichteten Vordringens nach der Tiefe ist eine Sonderung, besser gesagt eine „Stratifikation“ der verschiedenen Altersgruppen in verschiedenen Tiefen, derart, daß die Tiere, je älter sie sind, desto tiefer stehen.

Wir haben schon gehört, daß sich die O-Gruppe in der Gezeitenzone und dicht am Ufer aufhält. Dies trifft auch für die Fische der I-Gruppe in großen Zügen zu, die am häufigsten in Tiefen bis zu 10 m lebt. In der ersten Hälfte ihres zweiten Lebensjahres ähneln sie biologisch noch weitgehend der O-Gruppe, im Herbst aber ziehen sie sich ausgesprochener als jene nach der Tiefe zurück. Die II-Gruppe (minimal 18—20 cm lang) hält sich in 10—20 m Tiefe auf; die III-Gruppe (mindestens 25—28 cm lang) lebt in 20—30 m Tiefe, und die größeren Schollen vom 4. Jahre aufwärts (über 25—28 cm lang) besiedeln die 40-m-Kante, und größere Tiere stehen noch tiefer. Letztere kommen sowohl auf Sand als, beinahe häufiger, auf gröberem und grobem Steingrund vor und gehen auch in die offene See hinaus. Diese Angaben gelten hauptsächlich für Nordseeschollen im Frühjahr und im Herbst, denn sowohl während der heißen, als auch während der kalten Jahreszeit findet ein Absteigen nach der Tiefe in kühleres (im Sommer) bzw. wärmeres Wasser (im Winter) statt.

Einen recht guten Überblick über den Aufenthaltsort der verschiedenen Größenklassen gibt eine Karte von GARSTANG (Abb. 59), wengleich dazu bemerkt werden muß, daß sie die Nord- und Südscholle nicht ausein

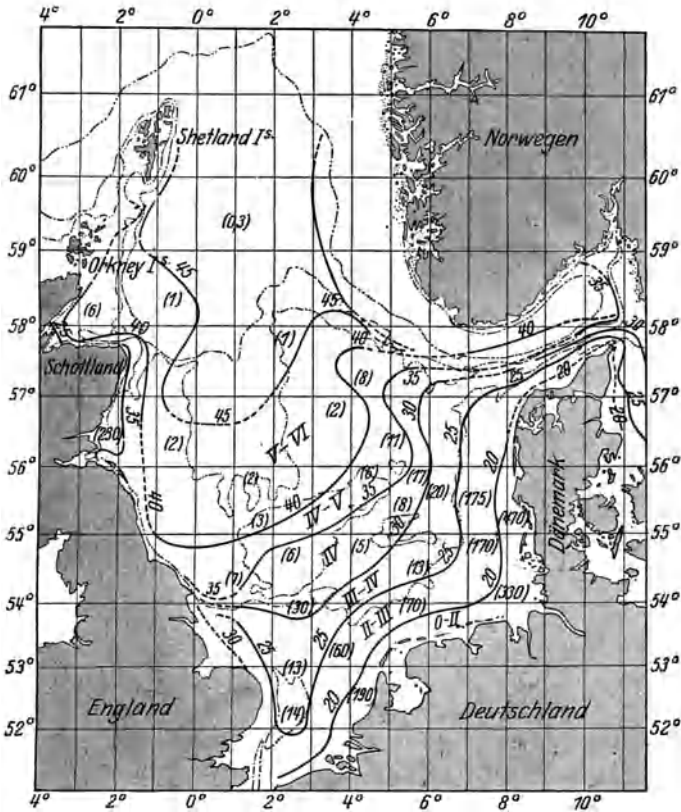


Abb. 59. Verbreitung der Scholle in der Nordsee nach der Größe (nach GARSTANG, Distribution of the Plaice pp. 65—133, 1909) aus HEINCKE, 1913.

Die Linien der Karte sind Linien gleicher mittlerer Schollenlänge (in cm-Zahlen an die Linien gesetzt). In der Zone zwischen zwei Linien herrschen diejenigen Schollenlängen vor, die zwischen den an den Linien verzeichneten cm liegen. Die römischen Ziffern bezeichnen die in den betreffenden Zonen vorherrschenden Altersgruppen der Scholle. Die in Klammern gesetzten arabischen Ziffern geben Bestimmungen der Dichtigkeit der Schollen an einzelnen Punkten, d. h. Fangzahl p. Trawlstunde der wissenschaftlichen Dampfer.

anderhält und infolgedessen wohl an einzelnen Stellen kleinere Abänderungen erfahren müßte.

Sowohl jüngere als ältere Tiere unterliegen diesen saisonellen Schwankungen, wenn auch in verschiedenem Maße. Die kleinen Größenklassen legen kürzere Wege zurück als die großen, wodurch im Sommer ein näheres Zusammenschieben und im Winter ein weiteres Auseinanderziehen der verschiedenen Jahresklassen bewirkt wird. Außerdem halten

die jüngeren Tiere allem Anschein nach im Sande eingewühlt von November bis März eine Art Winterschlaf, während die älteren auch zu dieser Zeit ziemlich aktiv sind. Damit hängt es wohl zusammen, daß sich im nächsten Frühjahr (März und April) meist die größeren und älteren Tiere zuerst mehr in Ufernähe zeigen.

Der Hauptgrund für die Auf- und Niederwanderungen der Schollen ist sicherlich neben der Nahrungssuche die Temperatur; sowohl hohe als zu niedere Temperaturen werden gemieden. JOHANSEN hat z. B. festgestellt, daß bei Esbjerg und bei Horns Riff maximale Schollenfänge bei Wassertemperaturen von 4,5—8° C sowohl im Frühjahr als im Herbst gemacht werden. Junge Schollen sind viel stärker von der Temperatur abhängig als alte, weshalb sie sich auch horizontal längs des Ufers meist nur innerhalb schmalere Tiefenzonen verbreiten.

Der Weg, den die einzelnen Jahrgänge bei den jahreszeitlichen Wanderungen zurücklegen, ist selbstverständlich abhängig von örtlichen Bedingungen. Daß die durchmessenen Strecken recht ausgedehnt sein können, beweisen Markierungen im nördlichen Eismeer, wo am 21. Juli bei Nowaja Semlja markierte Schollen am 30. August bei Kap Kanin wieder gefangen wurden.

Temperatur und Nahrungssuche sind wohl auch die Gründe dafür, daß zu bestimmten Zeiten in bestimmten Gebieten bald größere, bald kleinere Ansammlungen von Schollen vorkommen. So finden wir besonders im Frühjahr große Schwärme von Schollen an der deutschen Küste, die im Laufe des Sommers sich nach der 40-m-Linie und darüber hinaus zurückziehen. Wo sie im Winter bleiben, ist noch nicht völlig sicher, aller Wahrscheinlichkeit nach findet sowohl eine stärkere Zerstreung gegen die Doggerbank hin, als ein Abwandern der laichreifen Schollen nach den Laichgebieten hin statt; die jüngeren werden sich wahrscheinlich im Sande einschlagen.

Zu den jahreszeitlichen Wanderungen kommen bei Schollenmännchen im 3. oder 4. Jahre, bei Weibchen im 4. oder 5. Jahre die Laichwanderungen hinzu. Wenn wir uns diese näher betrachten, so will ich, dem Vorgange REICHARDS folgend, das Verhalten der Schollen in einzelnen Gebieten getrennt schildern. Es muß jedoch betont werden, daß das Bild, das ich davon entwerfen kann, nicht immer als vollständig betrachtet werden darf, da noch nicht alle Einzelheiten bekannt sind, und außerdem auch nicht immer scharf zwischen Laichwanderungen und eventuellen Nahrungswanderungen unterschieden werden kann. Denn die Schollen halten während ihres Laichgeschäftes und kurz vorher nicht strenge Karenz. Auf Abb. 60 S. 164 habe ich versucht, die Wanderbewegungen der Scholle einzutragen.

Wir erwähnten bereits verschiedene Laichzentren. Diese sind, wie von verschiedener Seite betont, natürlicherweise Rekrutierungsdepots



für die Weidegründe der Scholle, die dichter dort stehen werden, wo diese näher bei dem Laichplatz liegen.

Die Zuwanderung der laichreifen Schollen zu den Laichzentren beginnt je nach der Entfernung des Weideplatzes vom Laichgrund zu verschiedenen Zeiten. Wir kennen auch von dort Rückwanderungen der verlaichten Schollen, wenn auch bis jetzt noch in sehr viel geringerem Maße. Das Zuwandern zum Laichplatz ist für die mittelgroßen Schollen aus mittlerer Wassertiefe meist seewärts gerichtet, für die alten, in tiefem Wasser sich aufhaltenden Exemplare, eine landwärts orientierte Bewegung.

Das größte Laichzentrum findet sich, wie bereits erwähnt, in der Tiefen Rinne am Eingang der Kanals (vgl. Abb. 58 u. 60). Die laichreifen Kanalschollen, d. h. die Population des Südwestzipfels der Nordsee südlich vom 53.<sup>o</sup> nördl. Br., gelangen eigentlich schon zwangsläufig bei ihren nach der Tiefe gerichteten winterlichen Wanderungen zu den Laichplätzen. Sie sammeln sich an der 40-m-Kante, jedoch mit einer ausgesprochenen Betonung der etwas innerhalb davon gelegenen Teile zwischen dem 52. und 53.<sup>o</sup> nördl. Br. und dem 3. und 4.<sup>o</sup> östl. L. Weiter südlich lebende Schollen wandern etwas in nordöstlicher Richtung; die der englischen Küste gehen nach Osten, die der südholändischen Küste nach Westen. Auch außerhalb der Laichzeit ist der Schollenbestand des Kanaleingangs sehr dicht, so daß die Kanalscholle ein relativ langsames Wachstum zeigt, und es eigentlich wundernehmen muß, daß die dortigen Bestände zur Nahrungssuche sich nicht stärker zerstreuen. Nur eine ganz geringe Anzahl (höchstens 3 vH) streift etwas weiter umher nach Norden bis zum 54.<sup>o</sup> nördl. Br. und nach Osten bis zum 5.<sup>o</sup> östl. L. (ungefähr die Höhe des Zuidersees) heran.

Die Schollen der holländischen und nordwestdeutschen Küste nördlich des 53.<sup>o</sup> nördl. Br. und östlich bis 6<sup>o</sup> oder 6<sup>o</sup> 30' östl. L. (Höhe des Dollart) zeigen eine ausgesprochene Wanderrichtung nach Südwesten und Süden auf die Tiefe Rinne (Abb. 60). Rund 40 vH der Wiederfänge markierter Fische liegen südlich des 53.<sup>o</sup> nördl. Br., wenn auch bei allen Markierungsversuchen der größte Prozentsatz der markierten Fische bald nach der Aussetzung in der Nähe des Markierungsortes gefunden wurde. Eine geringe Anzahl wendet sich direkt nach Westen bis zu dem 2.<sup>o</sup> östl. L., ungefähr zu dem Nordwestrand der Tiefen Rinne, nur rund 3 vH gehen direkt nördlich in das tiefere Wasser vor und westlich der Doggerbank, und eine verschwindende Anzahl richtet ihren Kurs nach Osten oder Nordosten nach der deutschen Küste oder nach den tiefen Gründen nordwestlich von Helgoland.

In einem Bezirk (Abb. 60) vor der englischen Küste zwischen dem 53. und 54.<sup>o</sup> nördl. Br. und 1<sup>o</sup> 30' bis 3<sup>o</sup> östl. L., also dicht nördlich oder nordwestlich der Tiefen Rinne erweisen sich die Schollen als relativ stationär. Am stärksten ist bei ihnen noch die Tendenz ausgebildet, nach

Süden zu ziehen, und ungefähr ein Fünftel überschreitet den 53. Breitengrad. Nur wenige wandern nach Norden in Richtung auf die Doggerbank bis zu  $54^{\circ} 30'$ , ganz selten bis zu  $55^{\circ}$  nördl. Br. und somit auf

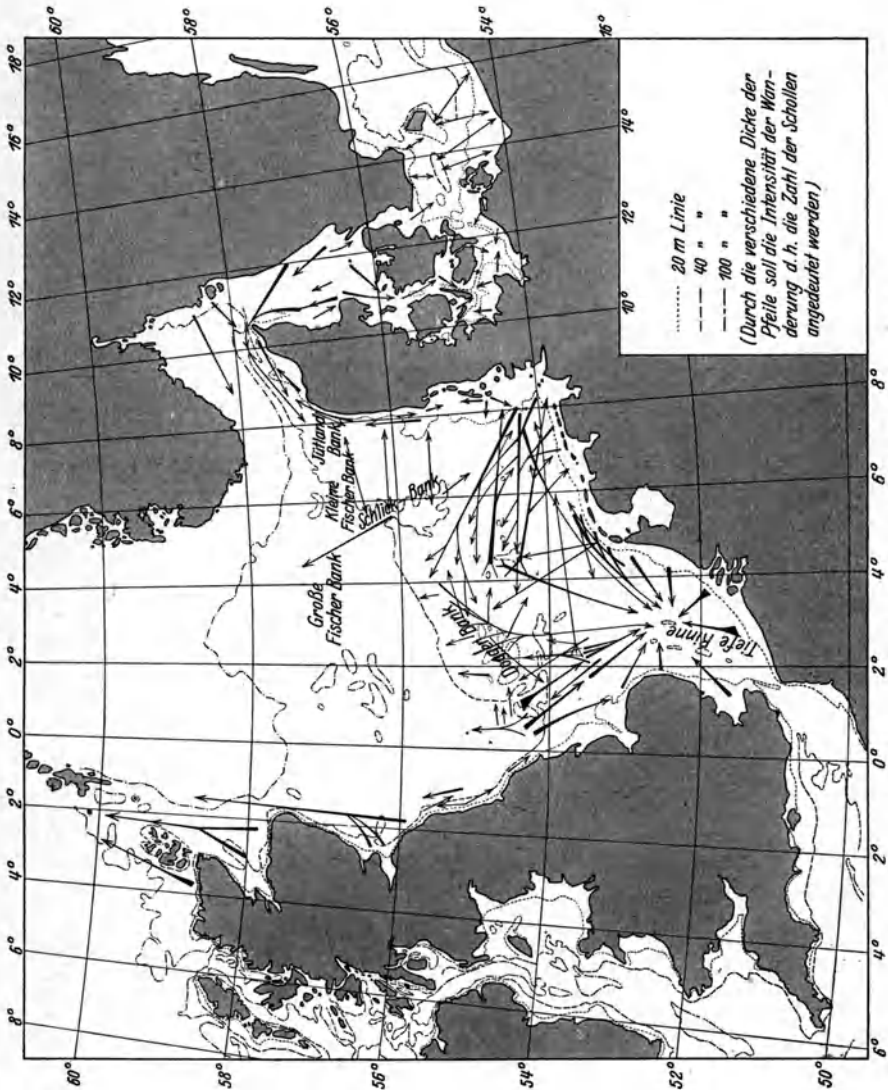


Abb. 60. Die Hauptwanderrichtungen der Nord- und Ostseeschollen.

die Doggerbank selber. Noch geringer ist eine Bewegung nach dem Osten, und nur ausnahmsweise dringen welche bis zum  $6^{\circ}$  östl. L. vor.

Hauptsächlich nach Süden ziehen die Schollen aus dem 20—40 m tiefen Gebiet zwischen der Westkante der Doggerbank und der eng-

lischen Küste ( $0^{\circ} 30' - 1^{\circ} 30'$  östl. L. und  $54^{\circ} - 54^{\circ} 30'$  nördl. Br.). Rund 60 vH werden in dem vorher besprochenen Areal wieder gefangen und viele von diesen gehen weiter südlich, um in das Kanalgebiet einzudringen. Der Zug nach der Tiefen Rinne geht teilweise auch längs der Küste, wie Fänge innerhalb der 20-m-Linie beweisen. Nur ganz selten richten einige Fische den Kurs nach Norden und nach Osten, treten aber nur ausnahmsweise auf die Doggerbank über, denn merkwürdigerweise liegen weitaus die meisten Wiederfänge aus diesem Gebiet am Süd- bzw. Westrand dieser untermeerischen Erhebung (Abb. 60).

Mit  $54^{\circ} 30'$  nördl. Br. erreichen wir die nördliche Grenze der Süd-scholle (Abb. 60); wir werden später noch sehen, daß alle nördlich davon vorkommenden Stämme nicht mehr nach dem Kanal wandern.

Die meisten Markierungen wurden in der Deutschen Bucht ausgeführt. Wenn auch hier rund 80 vH aller Wiederfänge im Markierungsgebiet selber liegen, so zeigen die anderen doch eine stärkere Verschiebung des Schollenbestandes nach Nordwesten und Westen (Abb. 60), besonders im Herbst und im Winter. Diese Wanderungen führen die Fische in das tiefere Wasser südöstlich von der Doggerbank und auf diese selber, wenn auch auffallenderweise wiederum der größere Teil vor derselben haltmacht und nur eine relativ geringe Menge auf das Plateau selber übertritt. Ein anderer Teil, der nach Westen geht, wendet sich südwestlich und schließlich südlich der Tiefen Rinne zu, die sicher auch ein wichtiges Laichgebiet, z. B. für die Helgoländer Schollen ist. Merkwürdigerweise lassen die Wiederfänge von deutschen Schollen in der Tiefen Rinne ein stärkeres Überwiegen der Männchen erkennen, eine Tatsache, die auch durch englische Untersuchungen bestätigt wurde und ihren Grund wohl darin hat, daß die Männchen agiler sind und wohl auch, wie besonders auf der Doggerbank und in der Ostsee, durch Alters- und Wachstumsuntersuchungen und Markierungen festgestellt wurde, länger an den Laichplätzen bleiben. Damit hängt auch das Überwiegen der Männchen auf dem Laichplatz zusammen, wo wir ein Geschlechtsverhältnis Männchen : Weibchen = 55,5 : 44,5 (REICHARD) oder 62,7 : 37,3 (HEFFORD) finden, während das Gesamtgeschlechtsverhältnis berechnet nach Fängen des ganzen Jahres Männchen : Weibchen = 48 : 52 ist.

Das Überwiegen der Männchen auf den Laichplätzen könnte auch andere Gründe haben. Die Männchen werden, wie wir bereits sahen, ein Jahr eher geschlechtsreif, und sie wandern deshalb auch eher von ihren Freßgründen weg. HEFFORD wies nach, daß auch außerhalb der Laichzeit deshalb in den inneren, landnahen Fangplätzen mehr Weibchen, an den weiter draußen gelegenen mehr Männchen gefangen werden. Die gleiche Feststellung machte SMITH für Horns Riff-Schollen; da dort die Männchen auch rascher abwandern, überwiegen in den Fängen unter den höheren Jahresklassen die Weibchen. Schließlich könnte man daran denken, daß, da die Weibchen etwas rascher wachsen als die Männchen

und sich länger auf den stark befischten landnahen Gründen aufhalten, eine künstliche Selektion zugunsten der Männchen auf den Weidegründen bewirkt würde, und daß umgekehrt auf den Laichgründen deshalb die Männchen stärker gefangen werden müssen, woraus sich dann auch die Tatsache erkläre, daß unter den Fischen höheren Alters immer die Weibchen die Männchen an Zahl überwiegen.

Durch die Wiederfänge deutscher Schollen im Kanalgebiet ist jedenfalls erwiesen, daß dieses Laichzentrum auch für die Population der Deutschen Küste von Wichtigkeit ist. Der Grund, weshalb sie diese weite Reise machen, ist noch nicht bekannt. Wohl finden sie dort Wasser von hohem Salzgehalt und von relativ hoher Temperatur, jedoch würden sie auch die gleichen oder ganz ähnliche, hydrographische Bedingungen nördlich der Doggerbank, also in kürzerer Entfernung antreffen. Wahrscheinlich leiten sie, neben einem noch rätselhaften Heiminstinkt, rheotaktische Reize. Sie gehen nämlich im großen und ganzen der Strömung entgegen. Ein Gegen-den-Strom-Anwandern ist sicherlich zweckmäßig für die Verbreitung der Eier. Diese werden in unserem Falle durch eine Strömung, die aus Südwesten aus dem Kanal herauskommt, einerseits bis  $54,5^{\circ}$  nördl. Br. nach der englischen Ostküste verfrachtet, wo der Strom aufgabelt. Ein anderer, stärkerer Ast zieht längs der holländischen und deutschen Küste bis zur Höhe Helgolands. Von ihm werden die Scholleneier und Larven aus dem Kanal zu den bis jetzt besprochenen Gebieten transportiert. Da im Kanal und auch später der Strom nicht reißen ist und durch Wirbel und durch die Gezeitenströmungen örtlich häufig abgelenkt wird, haben die Larven überall die Möglichkeit zum Bodenleben an den Küsten überzugehen.

Die Wanderung deutscher Schollen nach und vor die Doggerbank ist sicherlich zum großen Teil nur eine Nahrungswanderung, denn wir haben ja bereits gehört, daß in dem Bestand der Schollen in der Deutschen Bucht stärkere jahreszeitliche Schwankungen vorkommen. Die dort im Frühjahr beobachteten Zusammenscharungen kommen sicher zum Teil von ihren Winterquartieren aus den Tiefen vor der Doggerbank.

Markierungen in den Gebieten zwischen Austern-Grund und der südlichen Schlickbank (Abb. 60), also dem Areal südöstlich vor der Doggerbank, haben ein stärkeres „Rückwandern“ der dortigen Schollen nach Osten und Südosten zu den flachen Küstengebieten, speziell der Deutschen Bucht, besonders im Frühjahr gezeigt. Ein ungefähr halb so großer Teil wandert von diesem Gebiet nach Südwesten bzw. Süden, geht aber hier nicht bis zur Küstenregion. Aller Wahrscheinlichkeit nach zeigt die Wanderrichtung dieser Schollen weiter nach der Tiefen Rinne, wenn auch bis jetzt nur eine von Helgoland nach dem Gebiete zwischen Austerngrund und Südlicher Schlickbank transferierte Scholle im Kanal wiedergefangen wurde.

Auffällig ist auch, daß das Verhalten dieser Bestände ganz mit denen

der Deutschen Bucht übereinstimmt, und auch sie nur in verhältnismäßig geringer Zahl auf die Doggerbank übertreten. Dieses Verhalten ist um so merkwürdiger als die Doggerbank ein sehr nahrungsreicher Grund ist, und von der Deutschen Bucht nach dort transportierte Schollen, soweit sie dort blieben, eine drei- bis viermal größere Längen- und Gewichtszunahme zeigten als die Küstenschollen. Auch auf die Südliche Schlickbank überführte Schollen wiesen ein besseres Wachstum als in der Deutschen Bucht auf.

Ob nun dieses Gebiet südöstlich der Doggerbank auch zu gleicher Zeit Laichgebiet ist, ist noch nicht völlig sicher, wenn auch dort pro Quadratmeter 1—10 bzw. 11—30 Eier gefunden werden. Von großer Bedeutung ist es auf jeden Fall nicht. Die Eier und Larven könnten aber mit einem von Nordwest herkommenden Strom sowohl nach den östlicheren Teilen der Deutschen Bucht, als nach der Westküste Schleswig-Holsteins und Jütlands transportiert werden.

Die Schollen der Doggerbank wandern zum Teil sicher zum Laichen ebenfalls in die Tiefe Rinne (Abb. 60) nach Süden bzw. Südsüdwesten, was ebenfalls sehr merkwürdig ist, da besonders im Winter und Frühjahr nördlich der Doggerbank die gleichen hydrographischen Bedingungen herrschen, wie in der Tiefen Rinne und nach Norden eine Abwanderung somit naheliegend wäre. Dennoch ist der Zug nach Norden nur sehr gering. Noch weniger Schollen wandern nach Osten oder Südosten, dagegen eine relativ beträchtliche Anzahl nach Westen und Südwesten in die tieferen Gewässer vor der englischen Küste.

Die Herkunft des Schollenbestandes der Doggerbank ist noch nicht geklärt. Ganz kleine, eben verwandelnde Schollen fehlen dort, und die Population muß sich aus Zuwanderern der O- und I-Gruppe, vielleicht auch älterer Jahresklassen ergänzen, obgleich, wie bis jetzt die geschilderten Markierungen zeigten, der Großteil der von Süden und Südosten herkommenden Fische vor der Doggerbank haltmacht.

Alle die bisher erwähnten Regionen werden von der Südscholle bevölkert. Es fragt sich nun, kommen, wenn die ihr angehörigen Populationen alle ein Hauptlaichzentrum im Kanal haben, Rückwanderungen der verlaichten Fische zu ihren ursprünglichen Futtergründen vor. Wir wissen darüber noch wenig, jedoch muß die Möglichkeit offen gehalten werden, und vielleicht sind diejenigen Fische, die wir von der holländischen und nordostdeutschen Küste nach Osten ziehen sahen, solche verlaichte Exemplare. Bisher steht jedoch sicher, daß die Zuwanderung zum Kanal erheblich stärker ist, wie die Rückwanderung nach den Futtergründen.

Als ein Mischgebiet der Südscholle und der Nordscholle kann der Amrumgrund angesehen werden (Abb. 60). Markierungen an der Küste Schleswig-Holsteins und Jütlands von Amrum bis nach Hanstholm haben folgendes Ergebnis gezeigt: In dem südlichen Teil (ungefähr bis zum 54.<sup>o</sup> 30'

nördl. Br.), in dem Amrumgrund zeigen die Schollen noch eine stärkere Wandertendenz nach Westen und Südwesten; sie verhalten sich somit genau wie die Bestände bei Helgoland. Auch von ihnen machen diejenigen Fische, die geradeaus nach Westen ziehen, meist vor der Doggerbank halt. Man muß deshalb wohl diese Population noch der Südscholle zurechnen, wenn auch eine gewisse stärkere Wanderung nach Norden bis zum 55.° 30' nördl. Br. wie bei den Helgoländer Schollen stattfindet. Das Gebiet zwischen dem 54.° 30' und 55.° 30' zeigt den typischen Mischbestand zwischen Amrumscholle (Südscholle) und Horns Riffscholle (Nordscholle).

Aus dem Areal vor Horns Riff liegen zahlreiche, besonders dänische, Markierungsversuche vor, bei denen rund ein Drittel der Fische wiedergefangen wurde. Nicht weniger als 90 vH dieser Schollen haben ganz geringe Wanderungen ausgeführt, meistens nur eine kurze Strecke nach Westen. Einige, besonders Männchen, gehen weiter und dringen bis zu der Region südlich und südöstlich der Doggerbank und zur Schlickbank vor. Eine ganz geringe Abwanderung richtet sich nach Süden und nach Norden, und höchst vereinzelt wendet sich ein Fisch nach Südwesten, offenbar in Richtung nach dem Kanal (Abb. 60).

Die weiter nördlich lebenden Schollen (nördlich vom 56. Breitengrad bis Hanstholm) verhalten sich ähnlich wie die bei Horns Riff. Die Hauptmenge wurde in der Nähe des Aussetzungsortes wieder erbeutet. Ein geringer Teil geht nach Westen in Richtung auf die Schlickbank, vereinzelte wandern nach Süden, überschreiten jedoch den 55. Breitengrad nicht, und eine Anzahl dringt in das Skagerrak ein.

Als das Laichgebiet dieser dänischen Schollen dürfen vielleicht die tiefen Gründe zwischen der Doggerbank und Helgoland angesehen werden, von wo, wie wir bereits gehört, eine Verbreitung der pelagischen Eier und Larven durch Strömungen möglich wäre. Ein Transport der Eier aus dem Gebiet der Großen Fischerbank durch Strömungen wäre aber ebenfalls möglich, und es scheint nicht unwahrscheinlich, daß dieses Gebiet auch als Laichgebiet für die norddänischen Schollen von Wichtigkeit ist. Das Laichgebiet im Kanal kommt für die Horns Riff- und Hanstholscholle nicht in Frage, da in Anbetracht des Verlaufes und der Geschwindigkeit des bereits erwähnten, aus dem Kanal kommenden Stromes, alle Larven schon ehe sie die dänische Küste erreicht hätten, sich verwandelt haben müßten, und man keine Anhaltspunkte dafür hat, daß diese Gegend erst von älteren Bodenstadien besiedelt wird.

Von der südlichen Schlickbank gilt ähnliches wie von dem tiefen Areal südlich der Doggerbank. Sie ist im wesentlichen ein Weidegrund für die dänischen Schollen, die von hier eine starke Rückwanderung nach Norden und Nordosten, selten nach Südosten, zeigen. Außerdem erfolgt zwischen beiden Gebieten (Schlickbank und tiefem Areal südlich der Doggerbank) eine Mischung der Bestände, jedoch so, daß auf der süd-

lichen Schlickbank die dänischen (Nordschollen) und südlich und westlich davon die deutschen (Südschollen) dominieren (Abb. 60).

Die nördlichen Tiefengebiete der Nordsee, z. B. die nördliche Schlickbank, weist eine mehr stationäre Schollenpopulation auf, wenn auch ein gewisser Austausch mit dänischen Schollen stattfindet. Über die Wanderung der dortigen Bestände, besonders nach Norden zu der Fischerbank hin, die vielleicht das Laichgebiet für sie ist, sind wir noch nicht genügend orientiert.

Über die Wanderungen der Scholle im Skagerrak, Kattegat und der Beltsee geben deutsche, hauptsächlich aber schwedische und dänische Markierungsversuche Aufschluß. Es zeigt sich, daß ein charakteristischer Unterschied der zwei Schollenformen besteht, deren jede ihr begrenztes Wandergebiet hat. Zum Wandergebiet der nördlichen Form gehört die Nordsee, das Skagerrak, das Kattegat und der nördliche Teil der Beltsee. Zu dem Wandergebiet der südlichen (Belt-) Form gehört das Südkattegat, die Beltsee und die Ostsee (Abb. 60). Schollen des östlichen Skagerraks (von Bohuslän) wandern in der Richtung nach Skagen und auch darüber hinaus, zum Teil selbst in der Richtung der Deutschen Bucht und auch schon in Richtung der Doggerbank. Nie aber werden diese Schollen in der Beltsee oder in der westlichen Ostsee wiedergefangen. Andererseits wandert die südliche Form vom Kattegat in die Beltsee und selbst in die Ostsee ein. Auch Rassenuntersuchungen zeigen, daß die größeren Schollen des nördlichen Gebietes nicht in die Beltsee einwandern.

Der Schollenbestand des Skagerraks wird durch mit der ostwärts gerichteten, von der Nordsee herkommenden Strömung eingeschwemmte Eier und Larven dauernd ergänzt. Das Laichgebiet dieser Scholle liegt in der Nordsee. Zwischen Skagerrak und dem nördlichen Kattegat geht ein lebhafter Austausch von Schollen vor sich, und zwar scheinen die Schollen, die vom Skagerrak zum Kattegat wandern, größtenteils junge Fische zu sein, während die, die in der entgegengesetzten Richtung ziehen, meistens größere und ältere Fische sind. Die nördliche Form schweift überhaupt stärker umher als die baltische. So wurde z. B. bei einem Transferierungsversuch aus dem Kattegat nach Helgoland eine Scholle nach 174 Tagen bei Grimsby wiedergefangen.

Mit diesen Feststellungen ist auch bereits gesagt, daß keine nennenswerte Einwanderung von Schollen aus der Beltsee, dem Kattegat oder selbst dem Skagerrak nach der Ostsee, wie sie früher angenommen wurde, vorkommt. Besonders die Arbeiten von STRODTMANN und JOHANSEN haben völlige Klarheit darüber geschaffen, daß der Schollenbestand der Ostsee einheimisch ist. Nur selten stoßen die großen Schollen aus dem Kattegat nach Süden und Südosten bis in die Gegend von Rügen vor (Abb. 60 S. 164). Auch innerhalb der Ostsee erfolgt nur ein geringer Zuzug aus dem westlichen Becken nach Osten, und wir hörten ja bereits, daß auch diese östlichen Schollen im Bornholmer Tief einen

eigenen Laichplatz haben. Markierungsversuche und Transferierungen bei Bornholm zeigten nun, daß die Fische meistens südlich oder südwestlich, einige westlich und nur ganz wenige nördlich nach der schwedischen Küste wanderten; die meisten wurden in der Umgebung des Aussetzungsortes wiedergefangen oder sie gingen zu der pommerischen und mecklenburgischen Küste. Eine erreichte die Kieler Bucht, wo sie nach 13 Monaten in einer Entfernung von 340 km vom Aussetzungsort vor der Schleimündung wieder gefangen wurde. Markierungsversuche in dem westlichen Becken ergaben einen ziemlich stationären Schollenbestand (Abb. 60). Die sommerlichen Wanderungen nach Süden und Westen sind sicherlich Nahrungswanderungen, denn die Fauna der Ostsee verarmt mit abnehmendem Salzgehalt, und deshalb ist dort der Zuwachs der Scholle desto schlechter, je weiter man nach Osten kommt.

Die Laichwanderungen der Ostseeschollen stellen sich ziemlich einfach dar. Von den Küstengebieten ziehen sich die Tiere im Herbst nach den tieferen Becken mit höherem Salzgehalt zurück. Die laichreifen Tiere (Männchen 3—4 jährig, Weibchen 4—5 jährig) verlassen nach dem Laichen sehr bald wieder die Tiefe und suchen im Frühjahr die flacheren Weidegründe wieder auf. Die Männchen harren etwas länger auf dem Laichplatz aus als die Weibchen.

Wir haben bereits gehört, daß an der Ostküste der Nordsee die Grenze zwischen Süd- und Nordscholle bei  $54^{\circ}30'$  nördl. Br. liegt und haben in der Amrumbank ein Mischgebiet zwischen beiden Schollenrassen kennen gelernt. An der Westküste der Nordsee finden wir auf der gleichen Höhe ein Mischgebiet, auf dem jedoch nur ein geringer regelmäßiger Austausch stattfindet. Der Grund dafür ist, daß sich zwischen der Doggerbank und zwischen dem kleinen untermeerischen Plateau, auf dem Schottland liegt, eine 80 m tiefe Rinne hinzieht und die Schollen nur vereinzelt diese überschreiten. Nach FULTON gehen von den Nordschollen nur 0,6 vH südlich. Dicht unter der Küste ist zwischen  $54^{\circ}30'$  und  $55^{\circ}$  nördl. Br. der Austausch beider Rassen etwas stärker (BOWMAN). Weiter nördlich wandern alle Schollen nach Norden, wo wir ja auch bereits eine Anzahl kleinerer Laichgebiete kennengelernt haben. Markierungsversuche, sowohl vor den Firth of Forth und Firth of Tay als auch im Moray Firth und noch weiter nördlich vom Dornoch Firth haben gezeigt, daß alle Schollen nach Norden wandern. Auffällig ist dabei, daß die Wiederfangplätze von Schollen der eben genannten Stellen durchweg getrennt liegen und meist jeweils nicht sehr hoch nach Norden. So gehen die vom Firth of Forth nicht über den 59. Breitengrad hinaus (Abb. 60). Dies deutet darauf hin, daß die Schollen vom Norden Schottlands zu den jeweils nächstliegenden Laichplätzen wandern, und daß von dort die Eier und Larven auch nur über kurze Entfernungen mit dem von Norden herkommenden Strom an die betreffende Küste getrieben werden.



Bei den Faröer-Inseln wachsen die jungen Schollen der O- und I-Gruppe im Innern der Fjorde heran. Ältere Jahrgänge werden weiter draußen gefischt, und es findet eine dauernde Abwanderung der älteren Jahrgänge aus den Fjorden nach dem Meere zu statt, so daß 4-jährige Tiere immer außerhalb der Fjorde erbeutet werden. Sie gehen sowohl nach Norden als nach Süden um die Insel herum auf die Westseite derselben, mit einer leichten Bevorzugung der nördlichen Route. Die meisten Wiederfangplätze liegen in Nähe der 100-m-Kante. Einige Fische, besonders die nach Westen gewanderten, wurden in 150 m Tiefe gefunden. Laichplätze sind in der gesamten Umgebung der Insel zerstreut (Abb. 61).

Von der Nordküste Islands wandern die laichreifen Schollen sowohl auf der Westseite der Insel mit dem kalten Polarstrom, als gegen den warmen Südstrom auf der Westseite nach den südlich von Island gelegenen Laichplätzen (Abb. 61). Wir haben hier somit ein Beispiel dafür, daß rheotaktische Reize bei den Laichwanderungen nicht von ausschlaggebender Bedeutung sind, wie man vielleicht für das Wandern der Südscholle nach dem Kanal hin hatte annehmen können.

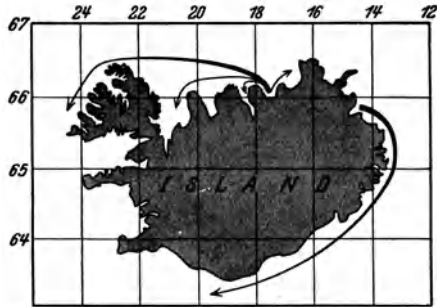


Abb. 61. Wanderrichtung der Islandscholle (nach HJORT).

Die Eier der Islandscholle werden von der warmen Südströmung nach den Süd-, West- und Nordküsten der Insel verfrachtet.

Noch wenig untersucht sind die Wanderbewegungen der Schollen im Westen von Großbritannien und von Frankreich. Über ihre Wanderungen in der Irischen See drücken JOHNSTONE und BIRTWISTLE und SMITH ihre Meinung dahin aus, daß für eine genaue Kenntnis der Wanderung daselbst noch nicht genügende hydrographische und biologische Untersuchungen vorlägen. Es scheint mir auch die Rassenfrage für diese westlichen Schollen noch nicht geklärt, und die eben genannten Verfasser sprechen von langsam- und raschwüchsigen Populationen, die früher oder später die Küste von Lancashire verlassen.

**2. *Pleuronectes flesus*.** Die *Flunder* ist um ganz Europa herum, vom Schwarzen Meer über das Mittelmeer und den Atlantischen Ocean bis zum Weißen Meer hinauf, einschließlich der Nord- und Ostsee, verbreitet und kommt auch in der Lokalform *Pl. stellatus* im Nordpazifik vor; weitere Arten im Sibirischen Meer, wie *Pl. glacialis* dürften ebenfalls als Varietäten in den Formenkreis von *Pl. flesus* gehören. Die Flunder variiert je nach ihrem Standort beträchtlich, was sich schon in ihrer Wertung als Marktfisch ausdrückt. Am besten bekannt ist die Flunder aus der Nord- und Ostsee. Auch hier können wir mit DUNKER

und REDEKE mindestens zwei Rassen unterscheiden, eine Nordsee- und eine Ostseeflunder, die wahrscheinlich wieder (besonders in der Ostsee) weiter aufspalten. Rein äußerlich unterscheiden sich die beiden Rassen schon durch ihr Wachstum, das bei der Ostseeflunder viel geringer ist.

Die Flunder laicht in der Nordsee immer in Küstennähe innerhalb der 40-m-Kante, höchstens bis 90 km vom Lande entfernt; in der Ostsee geht sie sowohl im Bornholmer als im Danziger Tief bis über 80 m hinab. Sie begnügt sich andererseits aber besonders in dem östlichen Teil dieses Binnenmeeres mit recht flachen Stellen, und SANDMANN stellte die Laichplätze von finnischen Flundern in 4—18 m Tiefe fest. Bestimmte Laichareale werden auch von den Flundern eingehalten, und ähnlich wie für die Scholle wurde besonders durch die Markierungsversuche von EHRENBAUM und REDEKE und TESCH bewiesen, daß die deutschen und holländischen Flundern in der südwestlichen Nordsee vor dem Eingange in den Kanal fast an der gleichen Stelle wie die Südschollen der Nordsee laichen. Am massenhaftesten wurden die Eier über dem Haaks- und Egmondgrund und über Breevertien festgestellt. Nur gehen die Flundern näher wie die Schollen an das Ufer heran, und BOEKE hat Flunderneier in nächster Nähe der Küste gefunden. Der gemeinsame Laichplatz zwischen 51° 30' und 53° 30' nördl. Br. läßt auch das Vorhandensein eines einheitlichen Flundernstammes in der südlichen Nordsee als sehr verständlich erscheinen, weil hier ja die verschiedenen Laichschwärme immer wieder gemischt werden müssen. Zu dem gleichen Stamm gehören auch aller Wahrscheinlichkeit nach die Kanalflundern, da durch die Markierungsversuche schon Einwanderungen von holländischen Flundern in den Kanal und in die Seine festgestellt wurden.

Neben diesem großen Laichareal finden sich andere Laichplätze von geringerer Wichtigkeit in der südöstlichen Nordsee (EHRENBAUM). Das Laichgebiet bei Helgoland ist aber nicht so stark besucht, als das vor dem Kanal, was sehr deutlich aus den maximal unter 1 qm Wasseroberfläche gefundenen Eizahlen hervorgeht, die sich wie 10—22:93 verhalten. Weiter nördlich, z. B. bei Horns Riff, werden nur spärlich Eier angetroffen, ebenso kommen sie vereinzelt im ganzen südlichen Gebiete der Nordsee bis zum Kanal hin vor.

In der Ostsee finden wir eine stärker ausgesprochene Sonderung der Flundern dieses Gebietes in verschiedene, örtliche Bestände, die ihre eigenen getrennten Laichplätze haben. Diese liegen in den verschiedenen Vertiefungen westlich der Darsserschwelle, im Rügener Becken, Bornholm Tief, Danziger Tief und den tieferen Stellen des Finnischen Meerbusens.

Über die Laichplätze der Flundern im Mittelmeer und Schwarzen Meer, ebenso über die der nördlichen Bestände sind mir keine Angaben bekannt.

Die Laichzeit der Flunder fällt von Januar bis März, in der Ostsee bis Johanni, bei Temperaturen von 2—12° C aufwärts, und es werden hier sandige, harte oder auch schwach mit *Fucus* bewachsene Stellen zur Laichablage gewählt (SANDMANN).

Die Eier sind 0,82—1,13 mm groß und werden gegen Ende der Laichzeit, ebenso wie die der Scholle, kleiner. Sie sind glashell und freischwimmend, treiben aber mehr in der Nähe des Grundes als in den oberflächlichen Wasserschichten. In der Ostsee finden wir, daß die Anzahl der unbefruchteten Eier von Westen nach Osten proportional der Abnahme des Salzgehaltes zunimmt und im Finnischen Meerbusen bis 66 vH beträgt<sup>1</sup>. Die Inkubationsdauer richtet sich nach 50—70 Tagesgraden. Nach der Resorption des Dotters ist die Larve 4 mm lang; bei 9—11 mm beginnen die ersten Metamorphosenerscheinungen, und die Larven verschwinden rasch aus dem Plankton und gehen zum Bodenleben über. Während der weiteren Umwandlung wandern die Larven dem Ufer zu, wenn sie nicht schon vorher ins Brack- oder selbst ins Süßwasser eingetreten waren. Dieser Übergang in weniger salzreiches Wasser beginnt an der deutschen Küste bereits Anfang Mai; während dieses Monats vollzieht sich die Metamorphose, und mit Beginn des Juni sind alle Stadien am Boden. Die während des Larvenlebens zurückgelegten Entfernungen sind selbstverständlich abhängig von der Entfernung des Ufers von dem Laichplatz, und damit hängt auch bis zu einem gewissen Grade die Dauer des Larvenstadiums und die Länge des Bodenstadiums zusammen. Deshalb sind die jüngsten Bodenflundern in der Ostsee kleiner als in der Nordsee; für erstere gibt PETERSEN selbst so kleine Maße wie 8 mm an.

Die Bodenstadien der Flunder zeigen den Altersklassen entsprechend, ähnlich wie die Schollen, eine Horizontalschichtung nach der Tiefe. Jedoch ist diese nicht ganz so scharf und reicht nicht so weit in die See hinaus (vgl. Abb. 62). Das jahreszeitliche Vor- und Zurückwandern erstreckt sich auch mehr auf die Strandzone, und infolgedessen sind die zurückgelegten Strecken kleiner.

Die jungen Flundern halten sich dicht an dem Ufer, in den Flußmündungen und selbst im Fluß auf. In der Ostsee finden wir die O-Gruppe weit strenger an das Ufer gebunden als irgendeine andere Plattfischart, wenn sie auch hier entsprechend den örtlichen Verhältnissen einmal tiefer gehen kann. Die Fischchen kommen sowohl auf Sand als auf Schlickgrund vor, scheinen aber gemischten Boden vorzuziehen; sie werden sowohl an offenen als an geschützten Uferstellen getroffen, lieben aber im allgemeinen starken Wellenschlag nicht. Da die Flunder nicht an einen bestimmten Salzgehalt gebunden ist, dringt sie weit nach Osten zum Finnischen und Bottnischen Meerbusen vor und ist in der Ostsee

<sup>1</sup> Vgl. die gleiche Erscheinung bei der Scholle, S. 157.

am häufigsten bei einem Salzgehalt von 0,3—15 vT, kommt aber auch noch bei einem solchen von 23 vT vor und kann ebensogut reines Süßwasser aufsuchen. In der Nordsee finden wir die O-Gruppe aber auch in Wasser von 35 vT Salzgehalt. Stärker abhängig ist die junge Flunder von der Temperatur; sie liebt warmes Wasser und zieht diesem nach, und die Hauptabwachsgründe für die jugendlichen Flundern sind deshalb die Unterläufe der Flüsse.

Die relative Unbekümmertheit um den Salzgehalt des Wassers ist auch der Grund, weshalb ältere Flundern so häufig in das Süßwasser übertreten.

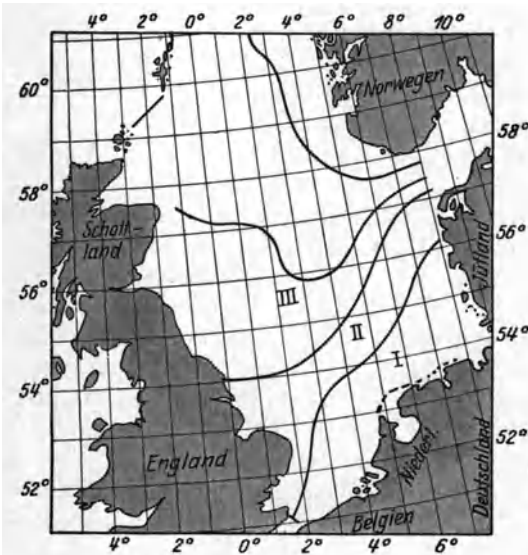


Abb. 62. Verteilung der Flunder (*Pleuronectes fesus*) in der Nordsee auf Grund der Trawlfänge (nach MASTERMAN).

I	> 1 kg gefangen pro Tag
II	1—0,5 „ „ „ „
III	0,5—0 „ „ „ „

abhängen. Junge Jahrgänge sind im Winter — wie auch bei der Scholle — sicher weniger beweglich als ältere; aber auch letztere halten an manchen Orten eine Art von Winterschlaf. Im Frühjahr und Frühsommer wird dann oft von den Mündungen aus weite Strecken den Fluß aufwärts gewandert, immer aber nur von unreifen, noch jugendlichen Exemplaren. Wir haben schon von Fängen in der Seine gehört. Im Mündungsrhein steigt die Flunder regelmäßig bis zur holländischen Grenze auf. Im Dollart und im Unterlauf der Weser und Elbe ist der „Butt“ ein wichtiger Wirtschaftsfisch. In die untere Donau dringt er regelmäßig ein (ANTIPA). Aber wir kennen auch eine große Reihe von Funden aus Flüssen und Kanälen Mitteldeutschlands. v. SIEBOLD erwähnt Exemplare aus dem Rhein bei Mainz, aus dem Main bei Klingenberg — in

übertreten. Ja, als Überwinterungsplätze werden häufig die tiefen Rinnen vor Flußmündungen gewählt, und durch die Untersuchungen EHRENBACHS und SCHNAKENBECKS ist es sicher erwiesen, daß in der Unterelbe sowohl die „Elbutte“ als die „Wattbutte“ überwintern. (Ob sich die Fische in ihren Winterquartieren in Sand einschlagen und eine Art Winterruhe durchmachen oder noch Nahrung suchen, wird von den jeweiligen Temperaturen und auch von dem Alter der Tiere

neuester Zeit von THIENEMANN erneut bestätigt, — aus der Elbe oberhalb von Magdeburg; LANDAU fand solche aus der Fulda bei Kassel. LAUTERBORN beobachtete Flundern im Neckar bei Heidelberg und im Rhein bei Worms. In Westfalen wird die Flunder, wenn auch selten, in der Lippe und Ems (LANDOIS) und im Dortmund-Emskanal (THIENEMANN) gefunden; die Stücke aus letzterem müssen sechs Schleusen passieren. In der Aller ist der „Butt“ ein ständiger Gast, sowohl im Sommer als im Winter (DOOSE). In Belgien steigt die Flunder durch die Schelde und Nethe bis Waterloo, durch die Maas und Ourthe bis Lüttich hoch. In der Themse wurden früher oberhalb von London bedeutende Fänge an Flundern gemacht, jetzt aber infolge der Verunreinigung des Wassers nicht mehr. Überhaupt sind auch in den anderen Flüssen aus diesem Grunde die Wege der Flunder kürzer und ihre Anzahl ist geringer geworden.

Wenn die Laichzeit herankommt suchen alle Flundern das stärkst salzhaltige Wasser auf, das sie erreichen können. Die Ostseeflunder ist in dieser Hinsicht, ebenso wie die Ostseescholle, weniger anspruchsvoll als die Nordseeflunder. Letztere geht dann sowohl von der deutschen als von der holländischen Küste zu dem bereits erwähnten Laichareal in der Tiefen Rinne. Die holländischen Flundern tun dies anscheinend restlos, denn bis zu 55 vH der markierten Tiere konnten dort wieder gefangen werden, und auch die Kanal- und Seineflundern suchen wahrscheinlich, ostwärts wandernd, das große Laichfeld auf. Die deutschen Flundern machen sich zum Teil zu dieser Reise, z. B. aus der Elbemündung, während der Wintermonate auf den Weg (SCHNAKENBECK).

Auf der Laichwanderung nehmen die Flundern, wie von EHRENBAUM ausgeführte Gewichtsbestimmungen beweisen, keine Nahrung auf, und infolge des Stoffverbrauches und der Laichabgabe verlieren die Männchen ein Fünftel, die Weibchen zwei Fünftel ihres Gewichtes.

Den seewärts gerichteten Laichwanderungen folgen Rückwanderungen, die die Tiere aber nur zum geringen Teil in den Fluß oder das Gebiet, in dem sie aufgewachsen waren, zurückführen. Wohl wurden auch markierte Flundern nach Jahresfrist oder mehr wieder im gleichen oder benachbarten Fluß wieder gefangen, aber andere von der holländischen und deutschen Küste treten in den Kanal ein, und Maasflundern gehen zum Teil in den Zuidersee.

Merkwürdigerweise finden sich bei den wandernden Laichern auch jugendliche Tiere, die noch nicht laichreif sind. Überhaupt lieben es die Flundern anscheinend, etwas unbestimmt herumzustreichen. An der deutschen Küste gehen sie in größerer Menge nicht über das Wattenmeer hinaus, einige aber werden das ganze Jahr über um Helgoland herum angetroffen. Von den Flundern der Deutschen Bucht wandern auch sicher nicht alle nach dem Laichplatz in der Tiefen Rinne sondern zu dem Teillaichgebiet in der östlichen Nordsee, nordwestlich von Helgo-

land. An der schottischen Küste zeigten Markierungsversuche ebenfalls eine gewisse Unregelmäßigkeit in dem Verhalten der dortigen Flundern; welche gingen im Winter in die Flußmündungen und Buchten, andere der Küste entlang nach Norden in tieferes Wasser. Die Laichwanderungen gehen hier aber anscheinend nach Süden.

Die Ostsee flunder ist mehr stationär. Ihre Wanderungen wurden in den letzten Jahren von STRODTMANN studiert. Die Verschiebungen der Flundern in der Ostsee sind im wesentlichen Laichwanderungen; ein Übersiedeln größerer Flundermengen von dem zusammenhängenden Gebiet eines Beckens in das andere findet nicht statt. Die Flunderbestände der einzelnen Tiefenzonen der westlichen Ostseebecken, des Bornholmer und des Danziger Tiefs, wandern jeweils von der Küste nach diesen Bodensenkungen, um dort zu laichen und gehen im Frühjahr wieder zur Küste zurück. Die Einwanderung nach der Tiefe beginnt im Herbst und geht zunächst nur zu den etwas flacheren Stellen bis zu 60 m Tiefe. Hier beginnt auch das Laichgeschäft, das sich allmählich in größere Tiefen hinabzieht und auch dort am längsten dauert.

Einzelne Flundern sind offenbar aber auch in der Ostsee recht agil, und so ging z. B. ein südlich von Bornholm markiertes Tier in den Sund hoch. Die überragende Mehrzahl aber wandte sich der mecklenburgischen und pommerischen Küste und nur vereinzelt nach Norden der schwedischen Küste zu; noch weniger gingen nach Osten. Flundermarkierungen in der Danziger Bucht zeigten, daß sich alle Flundern an der Küste derselben bis nach Samland und zur Kurischen Nehrung verteilten.

Die jahreszeitlichen Wanderungen im Winter nach der Tiefe und im Frühjahr zurück nach den Ufern wurden früher, besonders von Fischern, ausschließlich als von der Temperatur ausgelöst betrachtet; die Flundern sollten dabei das kalte Wasser meiden. STRODTMANN hat diese Ansicht größtenteils widerlegt und bewiesen, daß auch andere Faktoren, besonders Nahrungssuche, diese Verschiebungen mit bewirken, die aber auch lange nicht so groß sind wie bei der Scholle.

**3. *Pleuronectes limanda*.** Die *Kliesche* lebt auf sandigem Boden in 4—100 m Tiefe von der Biscaya bis zur Murmanküste. Besonders häufig ist sie in der südwestlichen Nordsee (Abb. 63); in der Ostsee reicht sie bis Gotland.

Die Laichplätze der Kliesche liegen durchweg etwas tiefer wie die der Flunder und meist tiefer wie die der Scholle: 20—40 m in der südlichen Nordsee und in der westlichen Ostsee und bis zu 100 m in der nördlichen Nordsee. Die Laichplätze sind nicht so scharf umgrenzt wie die der Scholle und der Flunder. *Pl. limanda* laicht sowohl in der südlichen, mittleren und auch nördlichen Nordsee, hier besonders zahlreich auf der Großen Fischerbank, weiter westlich vor der Küste von Northumberland und auch bei Island. In der südöstlichen Nordsee werden die Eier am häufigsten bei Helgoland und Borkum gefunden, wo bis

1000 Stück auf den Quadratmeter kommen können; weiter westlich, ebenso nach Nordosten gegen das Skagerrak zu, werden sie spärlicher. In der Ostsee sind sie am häufigsten in tiefem Wasser.

Die Laichzeit der Kliesche erstreckt sich von Januar bis Juli, kann sich aber mancherorts in verschiedenen Jahren bis zum September hinziehen; ihr Höhepunkt fällt von März bis Mai.

Die Eigröße schwankt in der Nordsee von 0,66—0,98 mm; in der Ostsee sind die Eier etwas größer — bis 1,2 mm —; die kleinsten Eier kommen gegen Schluß der Laichzeit. Zur Entwicklung braucht die Larve 50—75 Tagesgrade: 3,8 mm lang hat sie den Dottersack resorbiert, und bei einer Länge von 7 mm zeigt sie die ersten Anzeichen beginnender Metamorphose. Die Larvenperiode ist ziemlich ausgedehnt und dauert nach den Beobachtungen von SCHMIDT und EHRENBaum 2—3 Monate. Mit 12—13 mm verschwinden die Larven in der südlichen Nordsee aus dem Plankton, um mit 15—18 mm das völlig verwandelte Bodenstadium zu erreichen. Jedoch können die Ver-

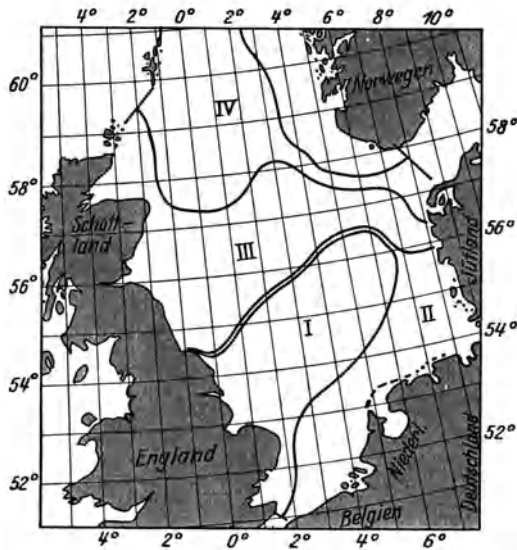


Abb. 63. Verteilung der Kliesche (*Pleuronectes limanda*) in der Nordsee auf Grund der Trawlfänge (nach MASTERMAN).

I	> 20	kg	gefangen	pro	Tag
II	20—10	„	„	„	„
III	10—5	„	„	„	„
IV	5—0	„	„	„	„

hältnisse recht verschieden sein, und MIELCK beobachtete Larven im Gebiete der Doggerbank, die mit 12 mm noch völlig symmetrisch waren und fand Stadien von 15 mm, die bereits völlig metamorphosiert waren und zum Bodenleben übergingen, während andere, 17 mm lang, noch pelagisch lebten. Die Larven gehen häufig schon vor Abschluß ihrer Metamorphose zum Bodenleben über, treiben auch schon früher mehr in größerer Tiefe über dem Boden, als in den oberflächlichen Wasserschichten. So fand OTTERSTRÖM im Skagerrak auch die jungen Stadien nicht in über 20 m Tiefe.

*Pt. limanda* unterscheidet sich von den beiden vorher besprochenen *Pleuronectiden* dadurch, daß sie in der Nordsee keine so charakteristischen Wanderungen ausführt wie jene, eine Tatsache, die sich sowohl in den

Fängen der Fischdampfer als auch in Versuchskurrenfängen zeigt (Abb. 63). HEINCKE (1904) sagt von diesem Fisch: „sämtliche Entwicklungsstufen vom Ei bis zum fortpflanzungsfähigen Fisch sind über den größten Teil des Nordseebodens überall, mit Ausnahme der ganz flachen Strandzone, gleichmäßig und nebeneinander verbreitet. Wanderungen in horizontaler Richtung kommen weder bei den Larven noch bei den ausgebildeten Fischen vor, höchstens daß die nahe dem Laichen stehenden Fische die flachen Stellen der Küstengewässer verlassen, um etwas weiter hinaus an und jenseits der 20 m-Grenze zu laichen“. Dennoch scheint zur Laichzeit an manchen Stellen, wie auch aus dem bereits Gesagten hervorgeht, eine stärkere Ansammlung von Klieschen stattzufinden, so z. B. bei Borkumriff, wo EHRENBAUM über 37 m die erwähnten maximalen Eizahlen fand, und in der Ostsee im Bornholmtief.

Entgegen den HEINCKESchen Feststellungen stehen Angaben von MEEK über die Klieschen der Küste von Northumberland. Hier erscheinen die Fische regelmäßig im April in Ufernähe und verlassen diese wieder im Oktober. Sie zeigen dabei eine ähnliche Anordnung der verschiedenen Jahresklassen wie die Scholle, nur ziehen sie sich nicht wie diese im Herbst nach dem Norden, sondern nach dem Süden zu ins tiefere Wasser zurück. Die Larven der Kliesche kommen an der nord-schottischen Küste, wie die der Scholle von Norden. Die O-Gruppe hält sich aber immer unterhalb der Gezeitenzone in 20—100 m Tiefe auf. Die Jungfische bleiben hier den ersten Sommer und Winter über (3—7 cm lang) und ziehen sich im zweiten Sommer etwas näher zur Küste, um im folgenden Herbst (10 cm lang) die jahreszeitlichen Verschiebungen mitzumachen.

**4. *Pleuronectes microcephalus*.** Die *Kleinköpfige Scholle* oder *Rotzunge* (LEMAN DAB) hat eine ähnliche Verbreitung wie *Pl. limanda*, geht in der Ostsee aber nicht soweit nach Osten. Sie bevorzugt rauhen, steinigen Grund in 40—200 m Tiefe und ist deshalb besonders häufig an der nordenglischen und nordschottischen Küste (Abb. 64).

Das Laichgeschäft der Rotzunge vollzieht sich im Kanal, in der Nordsee, im Skagerrak, bei den Faröer und bei Island; ein besonders stark besuchtes Laichareal findet sich im Nordosten der Nordsee (Fischerbank); aber es wird auch an anderen Stellen gelaicht.

Die Laichzeit fällt von April bis Anfang September, kann aber z. B. im Kanal schon im Februar beginnen und in der nordwestlichen Nordsee bis Oktober dauern. Die Eier sind 1,13—1,45 mm groß, freischwimmend und haben 60—70 Tagesgrade zur Entwicklung nötig. Die frischgeschlüpfte Larve ist 3,5—5,5 mm lang. Bei einer Länge von 13—15 mm beginnen die ersten Umwandlungserscheinungen. Die Metamorphose vollzieht sich sehr langsam, nach starkem Längenwachstum, und erst zwischen 27 und 30 mm Länge gehen die planktonischen Jungfische in relativ tieferes Wasser und allmählich zum Bodenleben über. Die spät



geschlüpften Larven verwandeln sich wahrscheinlich erst im nächsten Frühjahr. So sieht z. B. HOLT Exemplare von 5—7 cm, die im Oktober und November an der Humbermündung erscheinen, als solche an, die in der vorjährigen Laichperiode erzeugt wurden.

Die O- und I-Gruppe hält sich in relativer Ufernähe, meist auf Steingrund<sup>1</sup>, auf. Die älteren Jahrgänge zeigen ähnliche saisonelle Verschiebungen zu und von der Küste wie die Scholle. Diese „Pulsationen“ werden mit zunehmendem Alter der Fische größer und sind, wenigstens an der schottischen Küste, von Norden nach Süden und zurück gerichtet.

Laichreif wird *Pl. microcephalus* mit 21 cm, 4—5 Jahre alt. Markierungsversuche wurden bei den Faröer angestellt. Sie ergaben meist Wiederfänge in dem gleichen oder benachbarten Fjord. Ob man daraus auf einen stationären *Microcephalus*-Stamm schließen darf, ist nicht ausgemacht, da eventuell ausgewanderte Tiere sich auf Steingrund begeben, wo sie nicht von den Fanggeräten erfaßt werden.

### 5. *Pleuronectes cynoglossus*. Die

*Hundszunge*, auch *Rotzunge*, geht von den bis jetzt genannten *Pleuronectiden* am tiefsten hinab und wurde von dem „Albatroß“ vor der amerikanischen Küste von 20—1400 m Tiefe festgestellt. Vom Nordatlantik und von den arktischen Meeren reicht ihr Verbreitungsgebiet in Amerika bis zum Cape Cod, in Europa bis zur Biscaya. In der südlichen Nordsee ist sie nicht häufig (Abb. 65) und in der westlichen Ostsee selten.

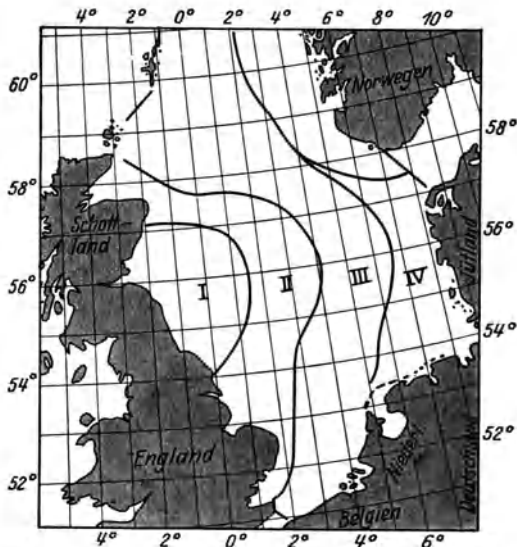


Abb. 64. Verteilung der kleinköpfigen Scholle (*Pleuronectes microcephalus*) in der Nordsee auf Grund der Trawlfänge (nach MASTERMAN).

I	>	15	kg	gefangen	pro	Tag
II	15—	6	„	„	„	„
III	6—	3	„	„	„	„
IV	3—	0	„	„	„	„

<sup>1</sup> Die Jungen der O- und I-Gruppe werden deshalb auch oft dort nicht gefunden, wo die Eier und Larven vorkommen, da sie vom Fanggerät nicht erreicht werden.

Die Hundszunge laicht in der mittleren und nördlichen Nordsee von Mai bis September, in der Irischen See schon im April. Die 1,07 bis 1,25 mm großen, freischwimmenden Eier haben die gleiche Inkubationszeit wie die von *Pl. microcephalus*. Das planktonische Larvenstadium dauert bei dieser Art am längsten, denn die Metamorphose beginnt erst bei einer Länge von 25 mm, und die kleinsten Bodenstadien, die PETERSEN im November im Skagerrak fand, maßen 42 mm, während HOLT und GOODE und BEAN solche von 50 und 57 mm Länge erwähnen, von

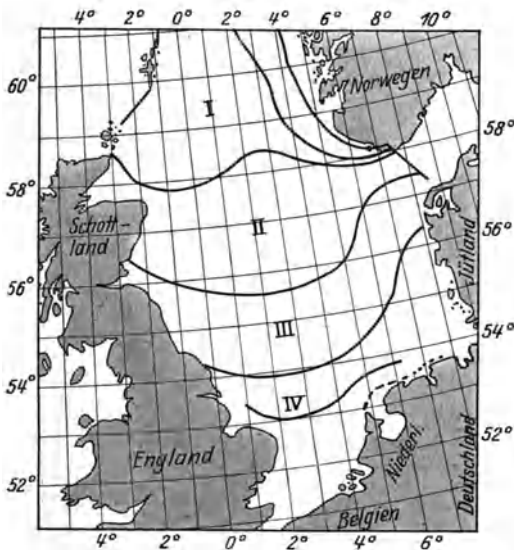


Abb. 65. Verteilung der Hundszunge (*Pleuronectes cynoglossus*) in der Nordsee auf Grund der Trawlfänge (nach MASTERMAN).

I	>	25	kg	gefangen	pro	Tag			
II	15—	6	..	..	..	..			
III	6—	3	..	..	..	..			
IV	3—	0	..	..	..	..			

denen das letztere noch nicht völlig asymmetrisch war. Es muß deshalb auch die Möglichkeit offen gelassen werden, daß das planktonische Stadium über den Winter dauern kann. MIELCK (1923) betont, daß gerade bei dieser Art die verschiedenen Stadien nicht an eine bestimmte Größe gebunden sind. Nicht nur das Auftreten der Flossenstrahlen sondern auch die Metamorphose ist weitgehendst unabhängig von der Länge.

Die Hundszunge ist eine typische Kaltwasserform (vgl. Abbild. 65), und deshalb finden wir bei ihr eine umgekehrte jahreszeitliche Wanderung, wie bei den bis jetzt besprochenen *Pleuronectinen*. Im Sommer schart sie sich in größeren kühleren Tiefen von 200—250 m zusammen, so auch in der mittleren und nördlichen Nordsee, und im Winter zerstreuen sich die Fische mehr in die flacheren Teile der betreffenden Meere. Die Rückwanderung nach den Tiefen vollzieht sich im Spätwinter und im Frühjahr. Diese Wanderungen werden hauptsächlich von den jüngeren Jahresklassen ausgeführt; aus ihnen bestehen die Fänge, die in flacherem Wasser gemacht werden. Anscheinend wandern die Männchen stärker, denn sie überwiegen in den Fängen. Nahrungssuche und Laichtrieb kontrollieren auch hier die Wanderbewegungen.

denen das letztere noch nicht völlig asymmetrisch war. Es muß deshalb auch die Möglichkeit offen gelassen werden, daß das planktonische Stadium über den Winter dauern kann. MIELCK (1923) betont, daß gerade bei dieser Art die verschiedenen Stadien nicht an eine bestimmte Größe gebunden sind. Nicht nur das Auftreten der Flossenstrahlen sondern auch die Metamorphose ist weitgehendst unabhängig von der Länge.

Die Hundszunge ist eine typische Kaltwasserform (vgl. Abbild. 65), und deshalb

## c) Psettinae.

Unter den verschiedenen Genera der *Psettinae* wollen wir uns ebenfalls nur die europäischen näher ansehen, wenn auch ihre Biologie, verglichen mit der Scholle, noch nicht sehr gut bekannt ist. Wie bereits erwähnt, sind die *Psettinae* mehr tropische Tiere, und am artenreichsten ist die Familie im tropischen Atlantik und besonders im Pazifik. An den europäischen Küsten kommen Vertreter von vier Gattungen vor: *Arnoglossus* (*Platophrys*), *Rhombus* (*Psetta*), *Lepidorhombus* und *Zeugopterus* (*Scophthalmus*).

Alle *Psettinae* haben freischwimmende Eier, die eine einzige Ölkugel besitzen. Sie werden im Frühjahr oder Sommer abgesetzt, und die Jungen halten sich, genau wie die der *Pleuronectinen*, nach der Metamorphose in Landnähe auf. Die größeren Stadien gehen auch hier wieder tiefer.

**1. Arnoglossus.** *Arnoglossus thori*, im Mittelmeer und Nordostatlantik, reicht bis zu den südlichen Küsten der Britischen Inseln.

*Arnoglossus* (*Platophrys*) *grohmanni* ist hauptsächlich im Mittelmeer verbreitet, aber auch noch häufig längs der Westküste Europas bis in den Kanal hinein und westlich von Irland und tritt wahrscheinlich auch gelegentlich in die südöstliche Nordsee über. Die im Atlantik 0,72 bis 0,74 mm, im Mittelmeer nur 0,67—0,68 mm großen Eier werden im Mittelmeer, im Golf von Biscaya und westlich vom Kanal und von Irland gefunden. Die Larve, die beim Ausschlüpfen 2—3 mm lang ist, verbringt den ersten Winter freischwimmend und erreicht dabei ziemliche Größe.

*Arnoglossus* (*Platophrys*) *laterna*, die *Lammzunge* oder *scaldfish*, wird nur 11 cm lang und hat deshalb wenig wirtschaftliche Bedeutung. Ihr Hauptverbreitungsgebiet ist das Mittelmeer und der Ostatlantik bis hinauf nach Norwegen; in der Nordsee ist sie stellenweise recht häufig, besonders an den britischen Küsten; im Osten reicht sie bis ins Kattegat; südlich soll sich ihr Verbreitungsgebiet bis nach dem Kap der Guten Hoffnung ausdehnen.

Die Lammzunge besitzt die kleinsten, pelagischen Eier (0,6—0,76 mm). Die Larve ist beim Schlüpfen 2,6 mm groß, resorbiert sehr rasch ihren Dotter und metamorphosiert mit einer Länge von 16 mm.

**2. Rhombus (Psetta).** Der *Steinbutt* (*Turbot*), *Rhombus* (*Psetta*) *maximus*, hat ein ähnliches Verbreitungsgebiet wie die Flunder und reicht vom Schwarzen Meer bis zu den Faröer und nach Norwegen (Bergen) und in der Ostsee bis nach Finnland (über die Alandsinseln). Neben dem Heilbutt ist der Steinbutt der größte Vertreter der Plattfische unserer Fauna. Besonders häufig ist er im Mittelmeer, um Süd- und West-Irland, an der westschottischen Küste und in der Südostecke der Nordsee (Deutsche Bucht). Über die Dichtigkeit der Steinbutt-

bevölkerung in der Nordsee gibt Abb. 66 Aufschluß. Tiefen von 0 bis 150 m werden von ihm bewohnt. In der Ostsee haben wir sicher eine eigene Rasse, die bis zu gewissem Grade eine Zwergform darstellt.

Der Steinbutt laicht in der Nordsee von April bis August. Meist findet man seine Eier nicht sehr reichlich über Tiefen von 10—40 m. Ein etwas stärker besuchtes Laichareal scheint sich für diese Art ebenfalls in der südwestlichen Nordsee zu finden, doch hat auch MIELCK 4,5 mm große Larven an der Nordwestkante der Doggerbank erbeutet. Große

Laichplätze finden sich im Süden und Westen der britischen Inseln; dort sowohl, als im Mittelmeer in relativ flachem Wasser. Auch in der Ostsee laicht der Steinbutt.

Die Eier sind 0,9 bis 1,2 mm groß und werden ebenfalls gegen Ende der Laichzeit kleiner. Die Larve mißt beim Schlüpfen 2,2—2,8 mm, nach Resorption des Dottersackes, 7 Tage später, 3,2—4,8 mm. Die Metamorphose beginnt mit 10 cm, und die Bodenstadien messen zwischen 27—30 cm. Nicht ganz metamorphosierte Butte findet man häufig zwischen Algen.

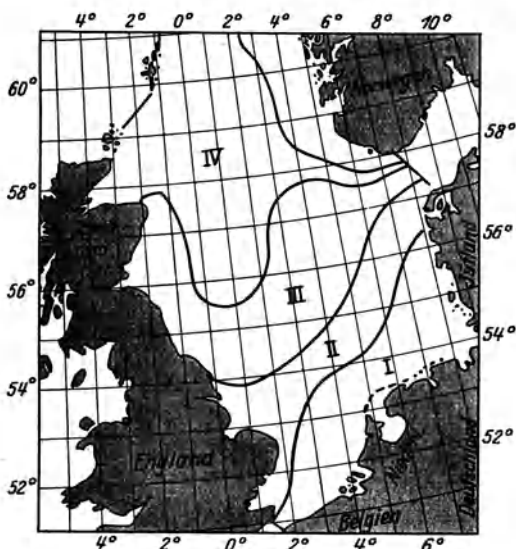


Abb. 66. Verteilung des Steinbutts (*Rhombus maximus*) in der Nordsee auf Grund der Trawlfänge (nach MASTERMAN).

I	>	15	kg	gefangen	pro	Tag
II	15—10	"	"	"	"	"
III	10—3	"	"	"	"	"
IV	3—0	"	"	"	"	"

Die jüngsten Stadien leben dicht an der Oberfläche in der Gezeitenzone auf Sandgrund und sind allem Anschein nach ziemlich wärmebedürftig. In der Ostsee findet man die O-Gruppe von 0—1,5, selten in 3 m Tiefe den ganzen Sommer über, im Herbst zieht sie sich in etwas tieferes Wasser zurück. Am häufigsten ist sie an sandigen, offenen Küstenstellen mit etwas Wellenschlag. Neben der Flunder stellt der junge Steinbutt an den Salzgehalt des Wassers die geringsten Anforderungen und geht deshalb bis zum Finnischen und Bottnischen Meerbusen.

Die I-Gruppe (8—12 cm lang) wird in Tiefen von etwa 5—15 m gefunden. Über die Wanderbewegungen der älteren Butte sind wir noch nicht genügend unterrichtet. Markierungsversuche wurden bisher nur in

geringem Umfange durchgeführt, so von FULTON<sup>1</sup> an der schottischen Küste und von JOHANSEN im Kattegat und in der Ostsee. Aus ersteren kann kaum etwas geschlossen werden, da die Wiederfänge zu gering. Im Kattegat verteilen sich die Wiederfänge auf 1—27 Monate. Steinbutte des nördlichen Teiles wurden in weitaus überwiegender Zahl in der Nähe des Aussetzungsortes, doch meist etwas nördlich davon, wieder gefangen, die des südlicheren Kattegats wurden etwas weiter nördlich und westlich wiedererbeutet. Ganz selten hatten sie sich nach Süden dem Sund zu gewandt. Markierungen bei Bornholm bewiesen, daß die Steinbutte den Sommer über in ganz flachem Wasser sich aufhalten und hier längs der flachen Küste kleinere horizontale Wanderungen ausführen. Nur ein Exemplar, das 25 Monate später wieder gefangen wurde, hatte sich von Bornholm nach der schwedischen Küste begeben.

*Rhombus (Psetta) laevis*, der Glattbutt (Brill), ist mehr ein Südfisch wie der Steinbutt und ist deshalb nicht so weit als dieser verbreitet; er fehlt im Schwarzen Meer und reicht nach Norden nur bis zur Südwest-

küste Norwegens, in der Ostsee nur bis zur mecklenburgischen Küste. In der Nordsee ist er am häufigsten in den südlichen und südwestlichen Teilen (vgl. Abb. 67). Der Glattbutt geht nicht so tief hinab wie der Steinbutt; er wird von 0—100 m Tiefe gefunden.

Laichplätze finden sich in der südwestlichen Nordsee und auch weiter nördlich, z. B. 9—11 km vor der Küste von Northumberland. Jedoch scheint sich das Laichgeschäft in der Nordsee nur in geringem Umfange zu vollziehen. Stärker ist es im Kanal. Im Süden erstreckt sich die Laichzeit von März bis August, weiter nördlich von Mai bis Juli. Der Glattbutt bevorzugt zum Laichen flaches, mäßig salzhaltiges Wasser. In

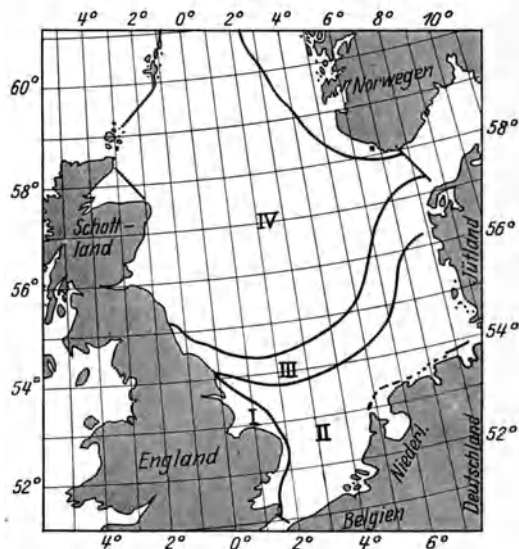


Abb. 67. Verteilung des Glattbutts (*Rhombus laevis*) in der Nordsee auf Grund der Trawlfänge (nach MASTERMAN).

	I > 10 kg gefangen pro Tag			
II	10	5	„	„
III	5	0,5	„	„
IV	0,5	0	„	„

<sup>1</sup> FULTON: II. Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland.

der Ostsee finden sich Eier nur spärlich (3—4 auf den Quadratmeter), in dem südwestlichen Teil.

Die Eier sind 1,2—1,5 mm groß; die frisch ausgeschlüpfte Larve mißt 4 mm, und die Metamorphose ist mit 28 mm beendet.

Die O-Gruppe lebt an den gleichen Stellen wie die vom Steinbutt und ist in der Ostsee etwas empfindlicher gegen Salzgehalt wie diese. Sie verträgt nicht weniger als 7—9 ‰ und geht deshalb nicht so weit östlich wie der Steinbutt. Im übrigen gleicht die Biologie des Glattbutts, besonders was die vertikale Verteilung der verschiedenen Altersklassen anbelangt, völlig der des Steinbutts.

**3. Lepidorhombus.** *Lepidorhombus whiff* (*megastoma*), der *Megrim* oder *Flügelbutt*, ist im Mittelmeer und Nordostatlantik heimisch und dringt in den Kanal und in die nördliche Nordsee ein. Da er Tiefen von 200—500 m bevorzugt, fehlt er in der südlichen Nordsee. Die Laichplätze dieser Art liegen an der West- und Nordküste von Schottland, in der nördlichen Nordsee bei Island und westlich von Irland. Die 1,1—1,5 mm großen Eier werden über tieferem Wasser gefunden. Die frisch geschlüpfte Larve mißt 4 mm. Über die späteren Stadien ist noch keine völlige Klarheit geschaffen, und PETERSEN gibt die Länge der jüngsten Bodenstadien, die er bei Island in 120—400 m Tiefe fand, mit 7,2—32 mm, HOLT für solche westlich Irlands mit 19 mm an.

*Lepidorhombus* (*Zeugopterus*) *bosci* kommt vom Mittelmeer bis zur Westküste Englands vor. Seine Laichplätze liegen im Mittelmeer und im Atlantik westlich von Europa im tiefen Wasser. Larven wurden südwestlich von Irland über Tiefen von 1000 m gefunden.

**4. Zeugopterus.** *Zeugopterus* (*Scophthalmus*) *unimaculatus* wird im Mittelmeer und an der Westküste Europas bis zu den britischen und Shetlandsinseln gefunden. Larven kennt man von den Hebriden.

*Zeugopterus punctatus* reicht etwas weiter nach Norden und Osten; er kommt auf Steingrund von der Biscaya bis zu der Westküste Norwegens (Trondhjem) und auch im Skagerrak, selten bis zum Sund, vor. Die 1—1,07 mm großen Eier werden im April und Juni abgesetzt.

*Zeugopterus norvegicus* (bis 12 cm lang) ist eine mehr nordische Form, die von Island über Irland bis zum Kanal und in der ganzen Nordsee bis zum Kattegat verbreitet ist. Ein Hauptlaichgebiet scheint sich in der Nordsee in der Nähe von Helgoland zu befinden, jedoch werden Larven im Juni und Juli in der ganzen Nordsee und auch im Norden und Westen von Irland und Schottland gefunden. Die Eier sind 0,72—0,92 mm groß, und die 2,52—2,76 mm große Larve wächst unter rascher Resorption des Dotters sehr stark und beginnt bereits mit 9 mm sich zu metamorphosieren. Die jüngsten Bodenstadien von der nördlichen Schlickbank messen 9—11,5 mm.

## d) Soleinae.

Die *Soleinae* sind in allen wärmeren Meeren weit verbreitet, und die Genera *Solea* und *Cynoglossus* sind in dem tropischen und subtropischen Gürtel kosmopolitisch; andere, wie *Synaptura*, sind auf den Pazifischen und Indischen Ozean beschränkt, wenn sie auch sehr weit südlich, bis zum Kap der Guten Hoffnung, reichen. Einige Vertreter der Familie haben sich weit nach Norden oder nach Süden verbreitet und dringen weit in die gemäßigte, ja bis an die Grenze der kalten Zone vor. In ihrer Lebensweise ähneln die „Zungen“ weitgehend den *Pleuronectiden*, sind aber noch enger wie diese an den Boden gefesselt. Einige von ihnen können ähnlich wie die Flunder auch in das Süßwasser eindringen, so *Achirus fasciatus* an der Westküste des Nordatlantik. Am besten bekannt sind die europäischen Vertreter der Gattung *Solea*, da sie sehr geschätzte Speisefische sind; von ihnen wiederum ist *Solea vulgaris* „der feinste, wohlschmeckendste und höchstbezahlte unter den Plattfischen und allen als Frischfische auf die europäischen Märkte gebrachten Meeresfischen“.

*Solea vulgaris*, die Seezunge, lebt im Westatlantik vom Senegal bis nach Schottland und Norwegen, einschließlich des Mittelmeeres und wahrscheinlich des Schwarzen Meeres. In der Nordsee ist sie besonders häufig in deren südlichen Teile sowohl an der englischen als an der deutschen Küste. Im Kattegat wird sie noch reichlich angetroffen, wird aber gegen die Ostsee hin immer seltener und reicht in dieser selber nur bis zur mecklenburgischen Küste. Häufig ist die Zunge auch im Kanal und in der Irischen See.

„Die Seezunge lebt in engerer Verbindung mit dem Grunde des Meeres als die meisten Plattfische; nicht nur, daß sie ihn selten verläßt, sie wühlt sich oft auch mehr oder weniger tief in den Boden ein“ (EHRENBAUM 1914). Diese Gewohnheit bedingt, daß sie Schlickgrund oder Schlicksandgrund dem harten Sandgrund vorzieht und deshalb besonders häufig in den Wattenmeeren erbeutet wird. Ihr Aufenthaltsort sind Tiefen von 5—60 m, jedoch werden die von 15—25 m vorgezogen, obgleich sie auch bis zu 100 m hinabgehen kann.

Die Verbreitung der Zungen in den verschiedenen Tiefen wird gut durch die englischen<sup>1</sup> Fangstatistiken illustriert. Für die Jahre 1909 bis 1913 wurden gefangen:

Tabelle 88. Fangstatistik für Seezunge in den Jahren 1909—1913.

von 0—20 m Tiefe	rd. 5 vH	der engl. Zungenausbeute	in der Nordsee					
„ 20—40 „ „ „	60 „ „ „	„ „ „	„ „ „	„ „ „	„ „ „	„ „ „	„ „ „	„ „ „
„ 40—60 „ „ „	34 „ „ „	„ „ „	„ „ „	„ „ „	„ „ „	„ „ „	„ „ „	„ „ „
„ 60—80 „ „ „	0,9 „ „ „	„ „ „	„ „ „	„ „ „	„ „ „	„ „ „	„ „ „	„ „ „

<sup>1</sup> England kann nicht weniger als  $\frac{5}{8}$  der Zungenfänge in der Nordsee für sich in Anspruch nehmen.

Diese Verteilung der Zungen nach dem Tiefenareal läßt auch die Abb. 68 deutlich erkennen.

Ähnlich wie bei den Schollen stellen wir auch bei der Seezunge jahreszeitliche Wanderung nach dem Ufer hin und von diesem weg fest. Im Frühjahr beginnt — in der Nordsee im März und April — ein Zuströmen der Zungen nach den Flachwassergebieten von 0—20 m Tiefe, so daß die Fänge dort im Mai und Juni ihr Maximum erreichen und allmählich absinken, um im September<sup>1</sup> ein Minimum zu erreichen. Da sowohl kleine als große Zungen diese jahreszeitlichen Wanderungen ausführen, findet

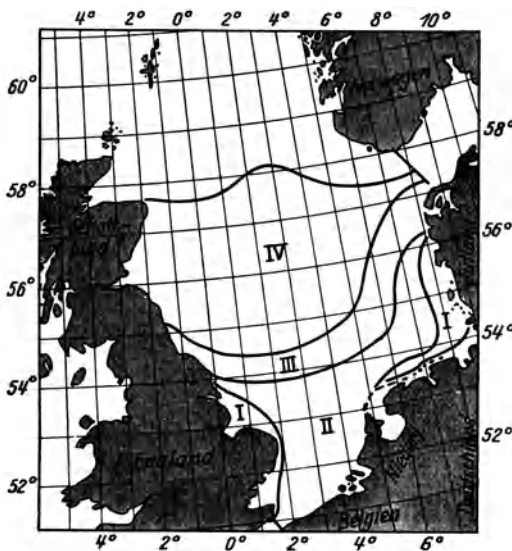


Abb. 68. Verteilung der Seezunge (*Solea vulgaris*) in der Nordsee auf Grund der Trawlfänge (nach MASTERMAN).

	I	II	III	IV
>	20	7,7	0,5	0
kg gefangen pro Tag	„	„	„	„

in umgekehrter Zeitfolge eine Verarmung bzw. Anreicherung von Zungen in der Tiefe statt. Dort werden die maximalen Fänge im Winter, während der Monate Dezember und Januar gemacht. Die Zungen suchen bei ihren nach dem tiefen Wasser gerichteten, winterlichen Wanderungen besonders gern bestimmte, tiefere Löcher (pits) in der 20—40-m-Zone auf, wo dann besonders an der englischen Küste Massenfänge gemacht werden.

Da sowohl alte, als junge Zungen diese Wanderungen ausfüh-

ren, tritt keine so scharfe, vertikale Sonderung der einzelnen Jahresklassen wie bei der Scholle in Erscheinung; angedeutet ist diese jedoch ebenfalls, da die großen Exemplare die flacheren Gründe eher — meist sofort nach dem Laichen — wieder verlassen.

Die jahreszeitlichen Wanderungen werden nämlich sowohl durch die Nahrungssuche und das Nahrungsbedürfnis, als durch den Geschlechtstrieb veranlaßt.

Nach REDEKE und TESCH sinkt das Nahrungsbedürfnis der Zungen von Januar bis April stark herab, um vom Mai bis August sehr schnell

<sup>1</sup> In den eigentlichen Wintermonaten ruht die Fischerei in den Watten.



zuzunehmen. Daneben werden die Wassertemperaturen ebenfalls auf die Wanderrichtung mitbestimmend wirken. Sicher aber hat einen bedeutenden Einfluß die Geschlechtstätigkeit. Die Männchen werden meist im 4. (20—25 cm lang), die Weibchen im 5. (30—35 cm lang) Jahre geschlechtsreif.

Die Laichgebiete der Seezungen liegen im ganzen Verbreitungsgebiet der Seezunge innerhalb der 40-m-Zone; am häufigsten zwischen 10 und 30 m, jedoch gar nicht selten auch schon bei 8 m. Für gewöhnlich beginnt sogar das Laichen an den flacheren Stellen und zieht sich allmählich nach der Tiefe hin, und es wurden auch schon, wenn auch selten, Eier außerhalb der 40-m-Linie festgestellt. Typische, engumgrenzte Laichareale kommen anscheinend bei der Zunge nicht vor, wenn auch an manchen Stellen weit mehr Eier als an anderen gefunden werden. Solche dichtere Laichplätze finden sich z. B. bei den nordfriesischen und ostfriesischen Inseln (35 Stück pro Quadratmeter), im Kanal, an der ostenglischen Küste im Washgebiet, dann an der Küste von Cornwall und in der Irischen See.

Die Laichzeit erstreckt sich für das ganze Verbreitungsgebiet von Januar bis August. In der Nordsee ist die Hochlaichzeit im Mai. Das Laichgeschäft beginnt an den nordfriesischen Inseln im April, etwas früher an den ostfriesischen Inseln, im Kanal im März, in der Biscaya im Februar und im Mittelmeer im Februar oder noch früher.

Die Eier der Seezunge sind im Durchschnitt 0,95—1,38 mm groß, variieren aber sehr stark, und man kennt solche von 1,58 mm (HOLT) und 1,6 mm (FABRE-DOMERQUE und BIÉTRIX); gegen Ende der Laichperiode werden die Eier kleiner. Sie sind leicht an dem segmentierten Dotter und an den in Gruppen zusammenliegenden kleinen Ölkugeln kenntlich.

Die Inkubationsdauer beträgt rund 100 Tagesgrade. Die 3,2 mm lange Larve resorbiert in 10 Tagen ihren Dottersack und ist dann 4,2 mm lang. Mit 7 mm beginnt die Metamorphose und mit 11 mm, wenn noch nicht völlig verwandelt, geht sie zum Bodenleben über. Mit 12—14 mm ist die Metamorphose beendet.

Die O-Gruppe lebt dicht am Ufer, meist an geschützten, etwas schlickigen Stellen. Sie ist in bezug auf den Salzgehalt des Wassers nicht sehr anspruchsvoll, und in der Nordsee hält sie sich sogar mit einer gewissen Vorliebe in brackigem Wasser in Buchten und Flußmündungen auf, z. B. im Dollart und vor der Elbemündung. Im Skagerrak und Kattegat findet man die jüngsten Stadien in den Fjorden dicht am Ufer; im Laufe des Sommers verbreiten sie sich aber hier bis zu 50 m Tiefe hinab. In der Ostsee treffen wir junge Zungen in der Eckernförder Bucht und auch weiter östlich, wo ihre Verbreitungsgrenze durch die 10—11 vT Isohaline gebildet wird.

Markierungsversuche liegen für Zungen nur wenige vor. Davon haben

die von JOHNSTONE und MONHAGHAN<sup>1</sup> in der Irischen See zu keinem Resultat geführt. Auch GARSTANG hatte an der englischen Ostküste (Norfolk und Lincolnshire) nur zwei Wiederfänge, einen nach 6 Monaten 150 km südlich und einen nach 11 Monaten in der Nähe des Aussetzungs-ortes. Schließlich bewiesen die Versuche von JOHANSEN im Kattegat nur, daß die Zungen den Sommer über in flacherem Wasser sind als im Winter, wenn auch andererseits eine gewisse Tendenz bestand, etwas nach Norden abzuwandern. Die Zungen scheinen demnach relativ stationäre Tiere zu sein, wofür auch die von DUNKER<sup>2</sup> festgestellte Sonderung in mehrere Rassen spricht.

Eine ähnliche Lebensweise wie *S. vulgaris* führt *S. lascaris*, die *Französische Zunge*. Sie ist eine mehr südliche Form und kommt vom Mittelmeer bis zu den Südwestküsten Englands, in der Irischen See, im Kanal und gelegentlich in der südwestlichen Nordsee vor. Wahrscheinlich infolge ihres größeren Wärmebedürfnisses hält sie sich in flacherem Wasser als die Seezunge, in 3—15 m, auf. Ihre Laichzeit fällt in den Mai bis Juli.

*Solea variegata*, die *Dickrückige Zunge* (*Thick-back sole*) hat die gleiche Verbreitung wie *S. lascaris*, geht aber in viel tieferes Wasser — von 35—300 m Tiefe. Sie laicht im Mittelmeer und auch im Südwesten von England.

Sehr häufig, wenn auch ohne wirtschaftliche Bedeutung, ist die *Kleine Zunge*, *Solea lutea*. Sie hat ein ähnliches Verbreitungsgebiet wie die echte Zunge, geht aber nicht ganz so weit nach Norden und im Osten nicht über das Kattegat hinaus. Das von ihr besiedelte Tiefenareal geht um ein geringes tiefer als bei *S. vulgaris*.

*Solea lutea* laicht auf denselben Plätzen wie *S. vulgaris*, nur beginnt die Laichzeit etwas später; in der östlichen Nordsee, wo der Fisch sehr häufig ist, im Mai, etwas früher an den ost- und westfriesischen Inseln und an der holländischen und englischen Küste. Die Eier sind etwas kleiner wie die der echten Zunge (0,69—0,94 mm), ähneln diesen aber im übrigen sehr stark. Häufig werden sie in großen Mengen gefunden, so im Juni bei Amrum bis 300 Stück auf den Quadratmeter und in ähnlicher Menge an der holländischen Küste und an bestimmten Stellen (Schwarze Bank und Well Bank) der englischen Küste.

## XVII. Jugulares.

### a) Ammodytidae und Zoarcidae.

An sandigen Stellen der tropischen und nördlichen Meere leben hauptsächlich in der Brandungszone, aber auch tiefer hinab, die *Ammodytidae*, die *Sandaale*.

<sup>1</sup> JOHNSTONE and MONHAGHAN: Rep. of the exper. with marked Fish. 1913.

<sup>2</sup> Siehe Anhang zu der Arbeit von E. MOHR.

*Ammodytes tobianus* finden wir an den europäischen Küsten von dem Golf von Biscaya bis zum Weißen Meer und zur Nordostküste Sibiriens; besonders häufig ist er in der Nordsee und in der Ostsee bis zum Finnischen Meerbusen und außerdem bei Island und Grönland. In der Nord- und Ostsee geht der Fisch auf sandigem Grund bis zu 40 und 50 m hinab.

Das Laichgeschäft erfolgt in der Nordsee in den Herbstmonaten, weiter nördlich später, außerhalb der 20-m-Linie, nach MEEK sogar bis zu einer Tiefe von 70 m. Die Eier werden an Sandkörner angeklebt; sie besitzen eine Ölkugel, werden häufig von ihrer Unterlage losgerissen und treiben dann wie die vom Stint im Wasser. Vereinzelt findet man 4,5 mm lange Larven bereits im Herbst, die Hauptmasse aber erst im Frühjahr. Die im Frühjahr geschlüpften Larven sind größer, 5—6 mm lang. Sie halten sich zunächst in den unteren Wasserschichten über dem Boden auf und steigen bei einer Länge von 1 cm allmählich höher und werden, 1,5 cm lang, in oft ungeheuren Mengen in den oberflächischen Wasserschichten gefunden. Oberflächenfänge bei Helgoland Ende Juni ergaben bis zu 2400 Exemplaren, quantitative Vertikalfänge bei Danzig bis zu 400 und solche bei Horns Riff bis zu 531 Stück pro Quadratmeter (EHRENBAUM). Auch an anderen Stellen der Nordsee, z. B. im Firth of Forth, wurden von BOWMAN<sup>1</sup> riesige Larvenmengen festgestellt. Es scheint, als ob gewisse, wenn auch nicht scharf umgrenzte Laichplätze eingehalten würden, und BOWMAN will an der schottischen Küste drei solcher Zentren unterscheiden.

Mit ungefähr 3 cm führen die Jungen das Leben der Alten und bevorzugen die mittleren und unteren Wasserschichten. Da aber die erwachsenen Fische auch häufig an der Oberfläche getroffen werden, kann der Zeitpunkt des Überganges zu dem Bodenleben nicht scharf bestimmt werden.

Die einzelnen Jahrgänge halten sich in gesonderten Schwärmen dicht beisammen und stehen im Winter tiefer — bis zu 100 m —, im Sommer mehr in Küstennähe, und bei ruhigem Wetter kann man dicht unter dem Ufer in 1—4 m Tiefe oft große Scharen der Fische beobachten. Werden sie gestört oder von Feinden (z. B. von Tümmlern) verfolgt, so bohren sie sich rasch mit dem Kopf voran in Sand ein oder springen sogar häufig aufs Trockene. Im Sand eingegraben können sie die Ebbe überdauern, wenn sie auch, besonders bei heißen Tagen, dabei oft der Tod ereilt. Die Schwärme streifen ziemlich weit umher, und wahrscheinlich findet auch ein Zuströmen zu den bereits erwähnten Laichzentren statt. So soll *Ammodytes cicerellus* im Mittelmeer vor Nizza nach RISSO<sup>2</sup> im Mai und Juni von Westen herkommend in Scharen erscheinen und nach Osten ziehen.

<sup>1</sup> BOWMAN; Fisheries of Scotland. Scientif. investig. 3. 1914.

<sup>2</sup> Zit. nach MEEK.

*A. americanus* und *A. dubius* an der amerikanischen bzw. grönländischen Küste sind wahrscheinlich nur Varietäten von *A. tobianus*, und auch *A. personatus* im Nordpazifik ähnelt ihm weitgehend.

*A. lanceolatus* ist nicht so weit nach Norden und Osten wie *A. tobianus* verbreitet und kommt in der Ostsee nur selten vor. Er laicht etwas früher, von Mai bis August, und gleicht in Eigröße und seinem Verhalten weitgehendst *A. tobianus*.

In Japan finden wir *Hypotychus dybowskii* und in tropischen Meeren die Genera *Bleekeria* und *Embolychthys*. Sie gleichen in ihren Lebensgewohnheiten den besprochenen Formen.

Die Familie der *Zoarcidae* hat wahrscheinlich ihr Ursprungsgebiet im Nordpazifik, wo sie noch heute am gattungs- und artenreichsten ist; von hier aus ist sie nach Süden und Osten vorgedrungen. Einige Arten sind zirkumpolar und zwei Gattungen finden sich in der Antarktis und mehrere am Kap Horn.

Die *Zoarcidae* sind im wesentlichen ebenfalls Küstenfische, und nur einige Formen sind zu Bewohnern der Tiefsee geworden. Sie sind entweder lebendiggebärend, wie *Zoarces viviparus*, oder haben große, am Boden liegende Eier, wie *Gymnelis viridis*.

*Zoarces (Euchelyopus) viviparus*, die Aalmutter, ist von dem Golf von Biscaya bis zum Weißen Meer, einschließlich der Nord- und Ostsee, verbreitet und dringt häufig ins brackische Wasser ein. Gelegentlich und wohl ausnahmsweise steigt sie auch in Flüssen hoch und wurde schon in der Havel bei Spandau angetroffen.

Die glashellen Jungen — bis 200 Stück von einem Weibchen — werden 4—5 cm lang, schon weit entwickelt, von Dezember bis Februar geboren<sup>1</sup> und leben wie die Alten am Ufer zwischen Steinen und Pflanzen. Über Wanderungen der Aalmutter ist wenig bekannt. DAY gibt an, daß die Fische schon vor Hochsommer sich von der Uferregion in tieferes Wasser zurückziehen, und auch GOFFIN und HOWES<sup>2</sup> beobachteten in Woods Hole, daß die Aalmutter zum Laichen aus dem wärmeren in kälteres Wasser geht.

*Zoarces anguillaris*, von der atlantischen Küste Nordamerikas, ist nahe mit *Z. viviparus* verwandt und gleicht diesem, wie *Z. elongatus* vom Ochotskischen Meer, anscheinend weitgehend in seiner Biologie.

Die eierlegenden Formen, z. B. *Gymnelis viridis* vom Eismeer (bis zum 81° 52' nördl. Br.) und *Lycodes*<sup>3</sup> vom nördlichen Westatlantik haben 3 bzw. 4—7 mm große Eier, die am Boden festgeheftet werden (KNIPOWITSCH und JENSEN). Die Laichzeit fällt in den Sommer und von ersterer Art fand KNIPOWITSCH im Juli am Boden 3—3,5 cm lange Junge, die wohl bereits 1 Jahr alt waren.

<sup>1</sup> Der Geburtsakt wurde schon wiederholt im Aquarium beobachtet. Die frisch geschlüpften Jungen sind 1—2 Tage fast unbeweglich und werden oft von den Alten aufgefressen.

<sup>2</sup> Zit. nach CHIDESTER.

<sup>3</sup> *Gymnelis* und *Lycodes* sind ausgesprochene Kaltwasserformen.

## b) Gobiesocidae, Brotulidae und Batrachidae.

Die *Gobiesocidae* (*Xenopterygii*) besitzen eine kehlständige, von den teilweise umgewandelten Bauchflossen gebildete Saugscheibe. Es sind in der Hauptsache kleine Uferfische der Tropen, wie das Genus *Gobiesox* zu beiden Seiten des tropischen Amerikas, und nur das Genus *Lepadogaster* ist im Nordostatlantik und im Mittelmeer heimisch.

*Lepadogaster bimaculatus* lebt in der Gezeitenzone des Mittelmeeres und der Ostküste Europas bis nach Norwegen, einschließlich der Nord- und Ostsee; *L. gouani* reicht vom Schwarzen Meer und Mittelmeer bis zur Nordsee. Die Fische führen eine stationäre Lebensweise und halten sich meist in Verstecken zwischen Gestein auf. Die flach elliptischen Eier werden im Juni und Juli, ähnlich wie die der *Gobiidae* an leere Muschelschalen angeklebt. Die Larven sind den Sommer über pelagisch und werden von Strömungen auch nach dem tiefen Wasser getragen. Von dort wandern sie im nächsten Frühjahr, 2,5 cm groß, gegen das Ufer zurück. Auch die älteren, 5—5,5 cm großen Tiere, die im 3. Jahr geschlechtsreif werden, scheinen jahreszeitliche Wanderungen, vom und gegen das Ufer zu, zu unternehmen.

Die meisten Vertreter der Familie der *Brotulidae* sind tropische Arten, die zum Teil in der Tiefsee (*Cataetyx*, *Bathyonus*, *Bythites*), zum Teil am Ufer (*Ogilbia*, *Brotula*) leben und auch in geringer Anzahl zu Süßwasserrelikten geworden sind, so die blinden kubanischen Höhlenfische *Stygicola* und *Lucifuga*.

Die *Batrachidae*, die Krötenfische, sind am besten bekannt in *Batrachus (Opsanus) tau*, der an der Küste von Nordamerika von Cape Cod bis nach Kuba häufig ist. Die Fische bringen den Winter über in tiefem Wasser zu und wandern zur warmen Jahreszeit nach der Küste, wo sie dicht unter Land, ähnlich wie manche *Gobiiden*, unter einem Stein eine Höhlung auswählen und an dessen Unterseite die bis 5 mm großen Eier ankleben. Das Gelege wird von den Männchen bewacht. Die Jungen tragen auf dem Dottersack einen akzessorischen Saugnapf, mittels dessen sie sich während der Zeit der Dotterresorption an dem Stein festhalten.

*Batrachus didactylus* wird gelegentlich in der Nordsee und im Skagerrak angetroffen; sein Hauptverbreitungsgebiet sind die Küsten des östlichen Atlantik. In ihrer Biologie gleicht diese Art völlig der vorhergehenden.

Vertreter der Genera *Thalassophryne* und *Thalassothia*, der giftigen Krötenfische Südamerikas, steigen an der atlantischen Küste in Flußmündungen und eine Strecke weit in die Flüsse selber ein; ähnlich verhält sich das Genus *Daector* an der pazifisch-amerikanischen Küste.

Auf beiden Seiten des tropischen Amerika kommt die mit Leuchtorganen versehene Gattung *Porichthys* vor, die Uferfische umschließt. Mir sind Daten über Wanderungen derselben ebensowenig bekannt als

über das ostindisch-australische Genus *Congrogadus* und über die Tiefseeformen *Podateles*.

c) Blenniidae und Anarrhichidae.

Die Familie der *Blenniidae* ist sehr artenreich — etwa 30 Gattungen mit 300 Arten — und, mit Ausnahme der Gruppe der *Clinidae*, eierlegend. Ihr Hauptverbreitungsgebiet haben die *Blenniidae* in den tropischen Meeren. Doch trifft man sie auch in allen warmen und gemäßigten Seen und einige sind sogar zu hoch nordischen oder zirkumpolaren Tieren geworden. Durchwegs sind sie Bewohner der Küstenregion, die nur zu bestimmten Jahreszeiten größere Tiefen aufsuchen. Einige Vertreter gehen in Flüsse, so *Tripterygium jensestratum* in Neu-Seeland, *Criiceps australis* in den Swan River von Australien und in die Flüsse von Tasmanien und *Petroscirtes heyligeri* in den Moesifluß bis nach Palembang (Sumatra). Andere Arten sind Süßwasserformen („landlocked“) geworden, so z. B. *Blennius vulgaris* in Italien, der mit der marinen Küstenart des Mittelmeeres *Bl. cagnota* nah verwandt ist.

Von den zahlreichen Arten der Gezeitenzone der tropischen Meere gehen einige Genera (*Rupiscartes* und *Salarias*) häufig an Land und führen eine ähnliche Lebensweise wie *Periophthalmus*.

Die verschiedenen Arten der *Blenniidae* sind in ihrer Biologie noch nicht genügend bekannt. Alle legen ihre Eier am Boden, meist in Klumpen ab und für gewöhnlich wird das Gelege vom Männchen bewacht. Die Eiablage der meisten hierher gehörigen Arten erfolgt im Winter in Küstennähe. Die jungen Larven sind bei vielen Arten sicher pelagisch.

Das Genus *Lumpenus* lebt zirkumpolar. So wird *L. maculatus* südlich bis Bohuslän, besonders häufig dann bei Island, Spitzbergen und Grönland und an der nordamerikanischen bzw. kanadischen Küste beobachtet. Von Oktober bis Dezember erscheint der Fisch an den Küsten, setzt dort seine Eier ab und zieht sich wieder in tieferes Wasser zurück, wo er die übrige Zeit des Jahres verbringt. *L. medius* ist noch ausgesprochener nördlich und kommt ebenfalls zirkumpolar vor. Etwas weiter südlich geht die nordatlantische Art *L. lampretiformis*, nämlich bis Cape Cod auf der amerikanischen und in die Nord- und Ostsee bis zum Finnischen Meerbusen auf der europäischen Seite. In der Nordsee wird der Fisch in den Wintermonaten häufiger angetroffen als im Sommer. Sein Laichgeschäft fällt wahrscheinlich in die Weihnachtszeit, wenn auch seine Eier, die, wie sicher anzunehmen ist, zu Boden sinken, noch unbekannt sind. 17—23 mm lange Larven von *L. lampretiformis* wurden in der westlichen Ostsee als auch in der Nordsee (Schlickbank) im Februar bzw. März gefunden.

Die Gattung *Blennius* umfaßt ausschließlich Küstenfische, die mit

Vorliebe in der Gezeitenzone zwischen Steinen und Pflanzen leben. Ihre Laichzeit fällt in das Frühjahr bis zum Sommer. Die Eier werden in Klumpen in kleine Höhlungen meist innerhalb der Gezeitenzone abgelegt und vom Männchen bewacht. Die Jungen sind pelagisch. Am artenreichsten ist das Genus in den wärmeren Teilen des atlantischen Beckens einschließlich des Mittelmeeres und im Indischen Ozean bis zu den australischen Gewässern. Einige Arten kommen vom Mittelmeer und dem mittleren Ostatlantik an die nordwesteuropäische Küste, so *Bl. gattorugine*, *Bl. ocellaris* und *Bl. galerita* bis zu den westenglischen Küsten und *Bl. pholis* bis nach Norwegen.

*Chirolophis* steht *Blennius* sehr nahe und gleicht ihm auch in der Lebensweise weitgehend, jedoch mit dem Unterschied, daß die zu diesem Genus gehörigen Arten Winterlaicher und mehr nordische Tiere sind. *Ch. galerita*, in der Nordsee bis hoch hinauf nach dem Norden und bis in die westliche Ostsee, setzt ihre Eier von Oktober bis November in Ufernähe ab. Die pelagischen Larven werden von Dezember bis Ende März im Plankton gefunden.

In der Gezeitenzone des Nordatlantik, südlich bis nach Woods Hole und zum Kanal und östlich bis zum Finnischen Meerbusen, lebt *Pholis gunellus*. Die glashellen, 2 mm großen Eier werden vom November bis Januar in Klumpen abgelegt, um die sich das Weibchen herumschlingt, das wiederum von dem Männchen bewacht wird. Die 9 mm langen Larven schlüpfen von Januar bis März und werden noch 25—30 mm lang im Juli planktonisch angetroffen (EHRENBAUM). Sie halten sich hauptsächlich in Landnähe auf, wo sie mit der Gezeitenströmung auf und ab wandern, gelegentlich aber auch weit in die See hinaustriften.

Vertreter des gleichen Genus oder des ihm nahestehenden *Apodichthys* sind zahlreicher in der Beringstraße.

Die *Anarrhichidae* bewohnen mit drei Arten den Nordatlantik und nur *Anarrhichas lupus*, der *Seewolf*, geht südlich bis zum Golf von Biscaya und bis Kap Hatteras. Die Art ist besonders häufig bei Grönland, Island, den Faröer, in der nördlichen Nordsee und an der Küste von Norwegen bis zum Weißen Meer. In der Art der Laichablage, die in die Monate November bis Januar fällt, stimmen die *Anarrhichas*-Arten weitgehend mit den *Pholiden* überein, nur vollzieht sich das Laichgeschäft in größerer Tiefe. Die Eier sind 5,5—6 mm, die Larven beim Schlüpfen 1,2 cm groß. Letztere leben pelagisch in den unteren Wasserschichten. Der Dottersack wird sehr langsam im Verlauf von 3½ Monaten rückgebildet.

*A. lupus* scheint im Frühjahr von Norden nach Süden gerichtete, d. h. aus tieferem nach flacherem Wasser führende Wanderungen zu machen. Wenigstens nimmt seine Häufigkeit in der westlichen Nordsee — nach den englischen Fangstatistiken — von Januar bis Mai stark zu, um dann bis Dezember wieder langsam abzusinken. Ob man aber wie MEEK diese

Verschiebungen als anadrome Laichwanderungen auffassen darf, lasse ich dahingestellt, weise jedoch auf die gewissen Unstimmigkeiten zwischen Laich- und Wanderzeit hin. Die Nahrung von *A. lupus* besteht hauptsächlich aus Echinodermen und Muscheln (THIELEMANN) und es wäre auch möglich, daß die Fische im Sommer ergiebigere Futterplätze in flacherem Wasser aufsuchen.

Über die hoch nordischen Formen *A. minor* und *A. latifrons* sind noch kaum biologische Daten bekannt, ebensowenig über *A. lepturus* aus der Beringstraße.

#### d) Ophidiidae.

Die Familie der *Ophidiidae* lebt meist in wärmeren Meeren. *Ophidium* und *Rissola* aus dem Mittelmeer, *Genypterus* aus dem südlichen Pazifik und Indischen Ozean, *Lepophidium* aus den Tiefen des Pazifik und des Indischen Meeres und das zirkumäquatoriale Genus *Fierasfer* sind die bekanntesten hierher gehörigen Gattungen.

*Ophidium barbatum* streift in einzelnen Exemplaren von seinem Hauptverbreitungsgebiet dem Mittelmeer und mittleren Ostatlantik bis zur Südküste von England. Seine pelagischen, mit einer Schleimhülle versehenen Eier, wurden von RAFFAËLE (1888) näher beschrieben.

Die *Fierasferiden* sind bekannt durch ihren Wohnungsparasitismus in *Holothurien* und Austern, während das ihnen nahestehende Genus *Jordanicus* noch in Höhlungen der Lavafelsen in der Südsee lebt und einige Arten *Fierasfer* sich in Sand einbohren. Alle *Fierasferiden*, die besonders häufig an den westindischen Inseln und im Indischen Ozean vorkommen, sind Bewohner des warmen Wassers. Am besten ist *F. acus* aus dem Mittelmeer von EMERY untersucht. Allem Anschein nach werden die *Holothurien* von dieser Art nicht dauernd bewohnt, und Magenuntersuchungen sprechen dafür, daß der Fisch nachts umherschwimmt. Außerdem werden häufig auch Tiere im Sande vergraben gefunden.

Die pelagischen Eier sind, wie die von *Ophidium*, von einer Schleimhülle umgeben und besitzen außerdem noch eine Ölkugel. Sie werden von Januar bis September abgesetzt. Im Laufe der Entwicklung verschwindet die Schleimhülle. Die Larve entwickelt auf dem Kopf einen langen, nach vorn im rechten Winkel abknickenden Fühler mit gefalteten, lappenartigen Anhängen, der morphologisch wohl einem Flossenstrahl entspricht. Die Larve lebt zunächst pelagisch in den oberflächlichen Wasserschichten, geht aber später tiefer. Nach EMERY soll die Larve nicht horizontal, sondern vertikal mit dem Kopf nach unten schwimmen. Die kleinsten, in *Holothurien* gefundenen Exemplare messen 8,5 cm.

Die Larven werden sicherlich weit verbreitet und solche der atlantischen Art *F. dentatus*, die auch im Mittelmeer vorkommt und von Januar bis März laicht, wurden schon in einer Größe von 6—60 mm südwestlich von Irland und im Kanal, ja selbst bei den Faröer und auf



der Großen Fischerbank gefunden. Junge Exemplare dieser Art (4,5 cm lang) erbeutete EDWARD<sup>1</sup> auf Sandboden im Moray Firth, woraus geschlossen werden darf, daß die Fische nach ihrer Metamorphose nicht sofort zum Wohnungsparasitismus in *Holothurien* übergehen, sondern sich zunächst in Sand einwühlen. Die Größe und der Zeitpunkt, bei der und zu dem dies geschieht, ist variabel, denn FULTON fing in den oberflächischen Wasserschichten im Oktober 360 km nördlich von Aberdeen ein 6,4 cm großes Exemplar, das noch den larvalen Tentakel besaß. Dieser wird im Verlauf der Metamorphose kürzer, aber selbst noch bei 9,3 cm langen Exemplaren wurde er beobachtet. Nach EHRENBAUM dauert das Larvenleben von *Fierasfer* mindestens 1 Jahr.

Ein höchst merkwürdiges Phänomen bei der Entwicklung der *Fierasferiden* ist, daß die metamorphisierten Tiere eine geringere Wirbelzahl zeigen als die Larven, und daß wohl ähnlich, wie BOULENGER für manche *Gadiden* und McCULLOCH für gewisse *Macruriden* angaben, der Schwanz wahrscheinlich abbricht und aus Rücken- und Afterflosse eine neue Schwanzflosse gebildet wird.

Wanderungen der erwachsenen *Fierasferiden* sind nicht bekannt.

#### e) Trachinidae und Callionymidae.

Die Verbreitung der *Trachinidae* ist besonders eigentümlich; den vier europäisch-afrikanischen Arten steht eine aus chilenischen Gewässern gegenüber. *Trachinus draco*, das Große Petermännchen, kommt längs der ganzen europäischen Küste vom Schwarzen Meer bis nach Norwegen vor und dringt auch in die Ostsee ein. *Tr. vipera*, das Kleine Petermännchen, hat ein etwas kleineres Verbreitungsgebiet, es fehlt im Schwarzen Meer und der Ostsee und kommt nur gelegentlich bis nach Norwegen. Beide Arten sind Fische des flachen Küstenwassers, wo sie sich in sandigem Boden einwühlen. In geringer Tiefe werden auch von Mai bis September die pelagischen Eier abgesetzt. Die Larven sind ebenfalls pelagisch und werden durch die Strömungen weit verbreitet; mit zunehmender Größe suchen sie die unteren Wasserschichten auf, bleiben aber auch nach Vollendung der Metamorphose zunächst noch freischwimmend und gehen erst mit einer Größe von 3 cm zum Bodenleben über.

Die einzigen Wanderbewegungen, die bei den *Trachinidae* beobachtet werden, sind geringe, jahreszeitliche Verschiebungen, im Sommer gegen das Ufer, im Winter gegen das tiefere Wasser.

Über die Gruppe der rein arktischen *Nototheniiformes* (*Nototheniidae*, *Bovichthyidae*, *Bathymasteridae*, *Bathydraconidae*, *Chaenichthyidae*) wissen wir noch zu wenig, als daß sie hier behandelt werden müßten. Das gleiche gilt von der Familie *Leptoscopidae* aus der australischen Region.

<sup>1</sup> Zit. nach MEEK.

Die Familie der *Uranoscopidae* ist in tropischen Meeren heimisch. *Uranoscopus scaber* ist häufig im Mittelmeer, *U. japonicus* wird bei Japan gefunden. Das Genus *Astroscopus* bevölkert den Westatlantik, *Anema* den westlichen Pazifik und den Indischen Ozean und *Kathe-tostoma* kommt in Australien und in dem Golf von Mexiko vor. So weit bekannt sind alle *Uranoscopiden* ziemlich seßhafte Tiere.

Die *Callionymidae* sind am artenreichsten im westlichen Pazifik und im Indischen Ozean, von wo sie mit einer Gattung bis nach Australien reichen; acht Arten kommen im Atlantik vor, davon drei in westindischen und fünf in europäischen Gewässern.

Als Typus dieser Familie sei *Callionymus lyra*, der *Leyerfisch*, der am besten, besonders durch die Arbeiten von HOLT<sup>1</sup> bekannt ist, besprochen. Sein Verbreitungsgebiet reicht vom Mittelmeer bis nach Südwest-Norwegen und bis zum Sund. Der Fisch bevorzugt sandigen Boden in der Nähe der Küste, zeigt jedoch in bezug auf die Tiefe, in der er angetroffen wird, jährliche Verschiebungen; im Sommer lebt er in flachem Wasser und wird im Winter bis hinab zu 360 m Tiefe gefunden. Zur Laichzeit — im Kanal von Januar bis Juni, in der Nordsee von April bis August — werden die 0,7—0,95 mm großen Eier in Küstennähe abgesetzt. Die Weibchen erscheinen zuerst auf den Laichplätzen und die Eiablage, die schon im Aquarium verfolgt wurde, geschieht unter lebhaftem Liebesspiel in freiem Wasser. Weibchen und Männchen sind leicht an ihrer Färbung und sekundären Geschlechtsmerkmalen voneinander zu unterscheiden. Die Eier sind pelagisch und die Eikapsel trägt feine Leisten, die ihr ein wabiges Aussehen verleihen. Die Larven, beim Schlüpfen 2 mm groß, leben bis zu einer Länge von 1 cm den Sommer über in verschiedenen Wasserschichten; während dieser Zeit werden sie durch Strömungen passiv weit verbreitet. Im Herbst und Winter nähern sie sich allmählich dem Boden und gehen zum Grundleben über; im Frühjahr wandern die Jungen mit den geschlechtsreifen Exemplaren der Küste zu.

*C. maculatus* ist an den britischen Küsten und in der Nordsee selten; bei der Mittelmeerform *C. festivus* fehlen die Leisten auf den Eiern. Beide ähneln aber in ihrer Lebensweise weitgehendst der ersten Art.

Einige indische Arten steigen nach DAY in die Flüsse auf. So ist *C. opercularis* von November bis Januar nicht selten im Arian-Coupanfluß bei Pondicherry, und *C. fluviatilis* wird im Hoogly bei Kalkutta angetroffen. Ob es sich bei diesen Vorkommen um saisonelle Wanderungen unreifer Fische handelt, oder ob das Laichgeschäft in brackischem oder süßem Wasser stattfindet ist unbekannt.

<sup>1</sup> Weitere Literaturangaben siehe bei EHRENBAUM, Nordisches Plankton.

## XVIII. Anacanthini.

Die Ordnung der *Anacanthini* umfaßt die Familien der *Gadidae* und *Gadioformes* (*Macruridae*), und da diese neben den *Clupeidae* und *Heterosomata* die wichtigsten Nutzfische des Meeres liefern<sup>1</sup>, sind wir über die Biologie vieler Vertreter, besonders solcher der nördlichen Meere, sehr gut unterrichtet. Eine überaus große Anzahl von Arbeiten besonders der internationalen Kommission zur Erforschung der Meere beschäftigt sich mit den Lebensgewohnheiten der *Gadiden*; andere wichtige Angaben finden sich in Marktberichten und fischereistatistischen Zusammenstellungen der verschiedenen Länder. Es ist sehr schwer, das ganze Material zusammenzutragen. Manche dieser Angaben finden sich an schwer zugänglichen Stellen und deshalb ist es mir sicher nicht gelungen zu vorliegendem Kapitel alle Literaturangaben zu berücksichtigen, obwohl auch hier Vollständigkeit angestrebt wurde. Jedoch dürften die wichtigeren Arbeiten, wenigstens im Referat, benutzt worden sein.

a) *Gadidae*.

Die *Gadiden* haben ihr Hauptverbreitungsgebiet im Nordatlantik, und aller Wahrscheinlichkeit nach ist hier auch, wie Funde aus dem Miocän Amerikas mit beweisen, ihre Urheimat zu suchen. Von hier aus sind einige Arten nach Westen bis zum Pazifik und nach Norden in das arktische Meer vorgedrungen. Die atlantischen Arten können wir mit HENKING u. a. biologisch gliedern in: Südfische und Nordfische. Erstere meiden das kalte, arktische Wasser, und ihre Verbreitung und ihre Wanderungen sind durch die Ausbreitung und Reichweite der ozeanisch-atlantischen Strömungen umrissen; letztere sind kaltstenotherme Formen, die sich an die hydrographischen Verhältnisse der Arktis angepaßt haben. Ganz ausgesprochene Südfische sind z. B. *Merluccius merluccius*, der Seehecht, und die kleineren Dorscharten (*G. minutus*, *luscus*, *poutassou*), ein typischer Nordfisch der Polardorsch (*G. saida*). Andere wieder gehen in die Mischwasserzone zwischen den arktischen und den ozeanischen Strömungen, so besonders der Kabeljau, dessen Fischerei am ergiebigsten

<sup>1</sup> Nach den Zusammenstellungen von MURRAY und HJORT liefern im westlichen Atlantik — von der Murmanküste bis nach Marokko, einschließlich der Nord- und Ostsee — die *Gadiden* 84 vH des Gesamtfischereiertrages an Bodenfischen. Dabei sind die einzelnen Arten wie folgt beteiligt:

Kabeljau ( <i>Gadus callarias</i> ) . . . . .	44,1 vH
Köhler ( <i>Gadus virens</i> ) . . . . .	3,3 „
Schellfisch ( <i>Gadus aeglefinus</i> ) . . . . .	25,0 „
Pollak ( <i>Gadus pollachius</i> ) . . . . .	0,1 „
Seehecht ( <i>Merluccius merluccius</i> ) . . . . .	2,2 „
Merlang ( <i>Gadus merlangus</i> ) . . . . .	2,4 „
Leng ( <i>Molva molva</i> ) . . . . .	2,9 „
Cumb ( <i>Brosmius brosme</i> ) . . . . .	1,0 „

zwischen der 6—8° C Isotherme ist (vgl. Abb. 69 u. 70). Die Abhängigkeit von hydrographischen Bedingungen kommt recht klar aus der Verteilung der Fänge in Prozenten — bezogen auf den Gesamtfang der einzelnen Arten aus verschiedenen Meerabschnitten — zum Ausdruck und diese geben zu gleicher Zeit einen recht guten Überblick über die Verteilung der einzelnen Arten (s. Tabelle 89 S. 200).

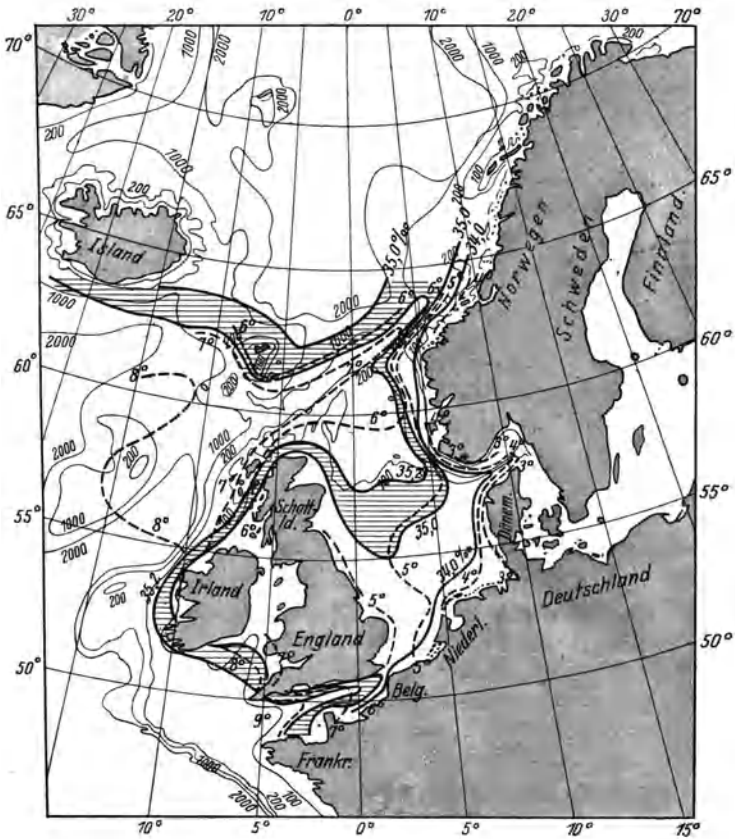


Abb. 69. Verteilung des Salzgehaltes und der Temperaturen im Nordöstlichen Atlantik an der Oberfläche im Februar und März (nach HJORT).

Nach zahlreichen Feststellungen über die Verteilung der Wassermassen im Nordatlantik, der Nordsee und den südlichen arktischen Gebieten (PETERSSON, HELLAND-HANSEN, NANSEN, EKMAN, CLEVE und BÖHNECKE) zeigt das atlantische Wasser im Laufe eines Jahres regelmäßige Schwankungen und der Zustrom setzt im Sommer und Herbst stärker ein als im Winter, woraus sich ein stärkeres Vordringen nach Norden und Osten ergibt. Ich will im einzelnen nicht auf diese Verhält-

nisse eingehen, sie sind aus den Abbildungen (69, 70, 71) leicht abzulesen, und ein Vergleich dieser mit den Abbildungen der verschiedenen Laichgebiete der einzelnen Arten (Abb. 72—77, 79 und 81) zeigt klar die Abhängigkeit der Fische von hydrographischen Bedingungen.

In der Barentsee und an der Murmanküste hört die Fischerei auf Kabeljau im Winter und Frühjahr auf, wenn der atlantische Strom ab-

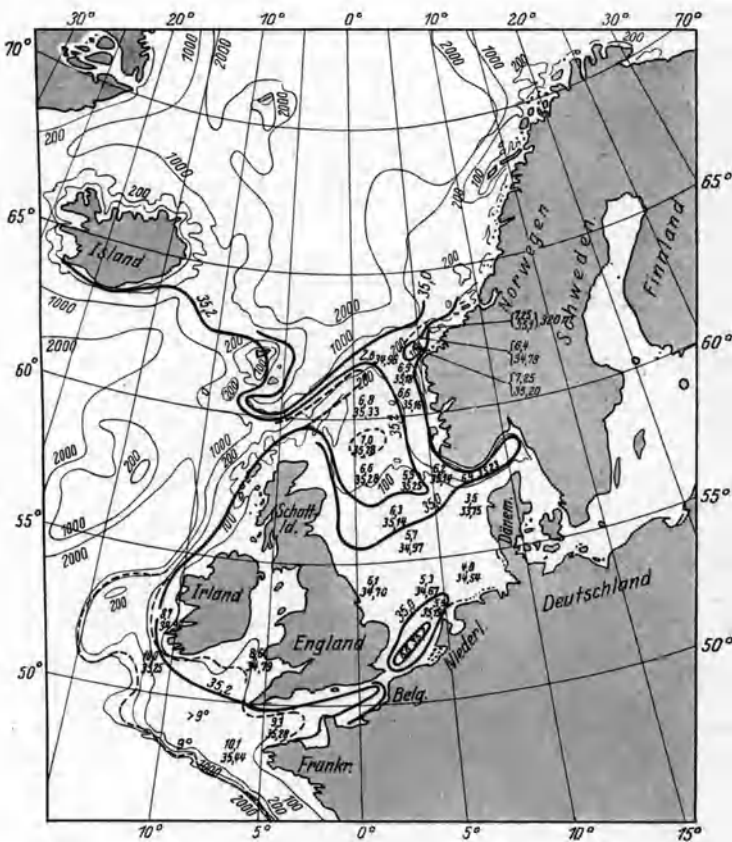


Abb. 70. Verteilung des Salzgehaltes und der Temperaturen im Nordöstlichen Atlantik am Boden im Februar und März (nach HJORT).

ebbt und arktisches Wasser vordringt und nur noch dort, wo ersteres vorhanden, ist der Dorschfang lohnend. Im Sommer und Spätsommer erfolgt mit ozeanischem Wasser wiederum die Einwanderung aus norwegischen Gewässern.

Im Anfang des Sommers ist in der nördlichen Nordsee die Fischerei auf Kabeljau und Leng am besten in der Grenzschicht zwischen dem anschwellenden, atlantischen Wasser und dem arktischen Grundwasser

Tabelle 89. Prozentuale Verteilung der Fänge der wichtigsten *Gadiden* in verschiedenen Meeresteilen.

Örtlichkeit	Kabel- jau	Köhler	Schell- fisch	Leng	Brosme	See- hecht
	vH	vH	vH	vH	vH	vH
Barentsmeer . . . . .	29,4	—	17,7	—	—	—
Norweg. Küste nördlich vom Stat . . . . .	81,1	6,0	2,9	3,1	2,9	—
Island . . . . .	59,6	3,9	20,8	2,4	0,1	—
Faröer . . . . .	47,7	3,0	29,9	2,2	0,7	—
Nordsee . . . . .	18,8	1,3	45,1	2,5	0,3	0,5
Nordwestküste von Groß- britannien . . . . .	19,7	9,5	23,6	9,7	6,7	2,6
Südwestküste von Groß- britannien . . . . .	4,4	0,6	5,4	3,1	—	31,7
Golf von Biscaya . . . . .	—	—	0,8	0,7	—	65,2
Portugal und Marokko . .	—	—	4,1	0,5	—	41,0

Nach der amerikanischen Statistik von 1906 wurden gelandet in den

	Kabeljau	Schellfisch	Köhler
Nördlichen Staaten . . .	40000 Tonnen	21000 Tonnen	7900 Tonnen
Mittleren „ . . .	1400 „	200 „	50 „
Südlichen „ . . .	—	—	—

in 150—200 m Tiefe (z. B. bei den Shetlands); später liegt die Grenzschicht weiter nördlich und tiefer zwischen 300—400 m. Wenn im Winter der arktische Strom anschwillt, gehen die Fische weiter südlich und wir verzeichnen Massenfänge im Skagerrak. An der Doggerbank und der Deutschen Bucht ist der Dorschfang im Winter doppelt so groß als im Sommer.

Aus den Tabellen 90 und 91 geht klar hervor, daß die Hauptlaichgebiete der einzelnen Arten nicht immer im ganzen Verbreitungsgebiet gleichmäßig verstreut sind. Daraus läßt sich schon schließen, daß Laichwanderungen zu den Laichplätzen stattfinden müssen und daß umgekehrt die Eier und Larven von diesen über weite Areale verteilt und verfrachtet werden müssen. Wir können deshalb die Wanderbewegungen der *Gadiden* einteilen in:

1. das Zuströmen der erwachsenen Laicher zu bestimmten Laichplätzen;
2. das Triften der pelagischen Eier und das Abwandern der pelagischen Brut;
3. die Wanderbewegungen (Nahrungswanderungen) der noch unreifen und der verlaichten Tiere.

Diese drei Wandertypen ähneln sich bei den einzelnen Arten in vielen Zügen; hauptsächlich ist der Umfang und die Wanderrichtung je nach dem, ob wir Nord- oder Südfische vor uns haben, verschieden.

Ich will deshalb eine kurze Schilderung der gemeinsamen Züge in den Wanderbewegungen der *Gadiden* den Einzelschilderungen voraus-schicken.

Die Eier aller *Gadiden* steigen an die Oberfläche oder in höhere Wasserschichten empor; die des Genus *Gadus* besitzen keine, die der nah verwandten Gattungen eine Ölkugel. Betreffs der Laichgewohnheiten bzw. Anhängigkeit derselben von hydrographischen Bedingungen unterscheidet DAMAS zwei Gruppen mit fünf Untergruppen, die in bestimmten Tiefen und bei bestimmten Temperaturen und Salzgehalt laichen.

Tabelle 90. Einteilung der *Gadiden* in biologische Gruppen nach der Art ihres Aufenthaltes und ihres Laichgeschäftes (nach DAMAS).

Art	Tiefe	Temperatur	Salzgehalt vH
I. Küstenformen.			
a) Die südlichen Küstenformen.			
<i>G. minutus</i> . . . . .	weniger als 100 m	über 10° C	32—35,35
<i>G. luscus</i> . . . . .	„	„	„
<i>G. pollachius</i> . . . . .	„	„	„
b) Die borealen Küstenformen.			
<i>G. merlangus</i> . . . . .	ungef. 20—60 m	um 6° C	33—34
<i>G. callarias</i> . . . . .	„ 40—100 m	„ 4—6° C	34—35
<i>G. aeglefinus</i> . . . . .	„ 60—200 m	„ 6° C	35—35,2
<i>G. esmarki</i> . . . . .	„ 60—200 m	„ 6° C	35—35,2
c) Arktische Küstenformen.			
<i>G. saida</i> . . . . .	längs der Eisgrenze	um 0° C	unter 33
II. Ozeanische Formen.			
a) Solche, die hauptsächlich zwischen 100 und 400 m laichen.			
<i>G. virens</i> . . . . .	100—200 m	um 7° C	35,2 und mehr
<i>Molva molva</i> . . . . .	„	über 7° C	„
<i>Merluccius merluccius</i> . .	„	„ 10° C	„
b) Solche, die hauptsächlich zwischen 200 und 1000 m laichen.			
<i>Brosmius brosme</i> . . . . .	20—1000 m	6—9° C	über 35,3
<i>Gadiculus argenteus</i> . .	400—1000 m	„	„
<i>G. poutassou</i> . . . . .	1000 m und mehr	„	„
<i>Molva byrkelange</i> . . . . .	400—1000 m	„	„

Wir sehen in der Gruppe I den Übergang von den südlichen Formen zu rein arktischen, von der Gruppe II meiden die letzten vier arktisches Wasser völlig und werden nie in Gebieten mit weniger als 2° C gefunden.

Von den Laichplätzen werden die Eier und die Larven durch Strömungen sehr weit verbreitet; entsprechend der Lage und Ausdehnung der Laichplätze legen sie verschieden große Strecken zurück und leben bald längere, bald kürzere Zeit pelagisch. Ganz allgemein kann gesagt werden, daß die Formen, die umschriebene Laichplätze besitzen, länger planktonisch leben (z. B. Schellfisch) und über weitere Strecken

passiv verbreitet werden als die Arten, die über ausgedehnte Laichplätze verfügen (z. B. Kabeljau). Auch die Menge von Eiern, die von den verschiedenen Laichplätzen abgetrieben wird, ist bei den verschiedenen Arten verschieden, je nach dem, ob der Laichplatz innerhalb eines größeren Stromsystems liegt oder nicht; so werden z. B. die Jugendstadien von *Gadus virens* fast völlig von ihren Geburtsstätten

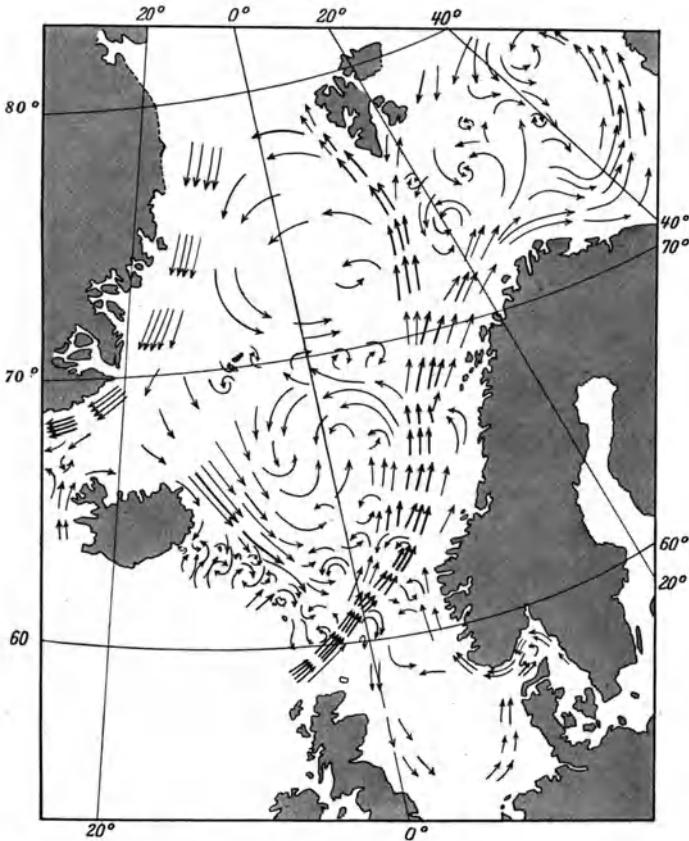


Abb. 71. Strömungen des Oberflächenwassers im Nord-Atlantik (nach HELLAND-HANSEN und NANSEN aus HJORT).

abgetrieben, teils nach England, teils mit den Verzweigungen des Golfstromes bis nach Norwegen. Im Juli sind sie völlig aus der Nordsee verschwunden und mit dem Golfstrom bis zu den Bäreninseln getriftet. Die Hauptwanderrichtung der pelagischen Stadien ist unschwer aus dem Vergleich der Strömungskarte (Abb. 71) mit den verschiedenen Laichgebieten zu erkennen.

Die pelagischen Stadien gehen meist in Ufernähe in weniger salzhaltigerem Wasser zum Bodenleben über, obgleich die Reaktion auf letzteres



nicht bei allen Arten die gleiche ist. Häufig werden aber auch Exemplare über größere Tiefen geschwemmt; diese bleiben länger pelagisch und wachsen zu größerer Länge heran, so daß für sie ebenso wie für die Arten, die große bathypelagische Larven haben, die Möglichkeit besteht durch eigene Muskelkraft wieder in Küstennähe zu kommen und sich dort zu verwandeln.

Die verwandelten Jungfische leben meist am Boden oder dicht über dem Boden; die Entfernung ihres Standortes von der Küste variiert bei den einzelnen Arten und steht nicht in irgendwelcher Beziehung zu der Tiefe des Laichplatzes. Nach dem 1. bzw. 2. Jahr führen die meisten Arten jahreszeitliche Wanderungen aus, die teils bedingt sind durch Nahrungssuche, teils durch die wechselnden Meeresströmungen innerhalb des Jahres ausgelöst werden.

Die Laichreife wird bei den verschiedenen Arten in verschiedenem Alter, meist zwischen dem 3. und 4. Jahre erreicht. Das Zuströmen zu den Laichplätzen erfolgt bei den verschiedenen Jahresklassen anscheinend ziemlich gleichmäßig, da innerhalb der Laichschwärme Tiere verschiedener Altersklassen gemischt sind, wenn auch die eine oder andere überwiegen oder fehlen kann, wofür dann meist die hydrographischen Bedingungen des Geburtsjahres der betreffenden Größengruppe mit Schuld sind.

Der Besprechung der einzelnen Arten schicke ich in Tabellenform eine Zusammenstellung über Verbreitung, Aufenthaltsort, Laichzeit und Laichplätze voraus (S. 204).

1. **Gadus callarias (morrhua)**. Der *Dorsch* (5—70 kg schwer) ist von sämtlichen *Gadiden* der wichtigste Nutzfisch, der besonders auf seinen Laichplätzen in oft riesenhafter Menge gefangen wird. Die wichtigsten derselben sind in der Tabelle 91 aufgeführt bzw. in Abb. 72 eingezeichnet. In der Ostsee kommen die Becken westlich von Rügen, das Bornholmer, Danziger und Gotlandtief, als auch die tieferen Teile des Finnischen und Bottnischen Busens als Laichplätze in Betracht. In letzterem hat LÖNNBERG laichreife Dorsche festgestellt; aus dem Finnischen Meerbusen sind 9 mm große, pelagische Larven bekannt. Demnach erfolgt auch in der Ostsee das Laichgeschäft allem Anschein nach jeweils nur an den tieferen, salzreichsten Stellen, wenn auch der Kabeljau, seine Eier und seine Larven eine weit größere Anpassungsfähigkeit an verschiedene Salinität offenbaren, als irgendein anderer *Gadide* oder ein Vertreter der *Heterosomata*.

Dorscheier aus der Nordsee konnten im Experiment Schwankungen des Salzgehaltes von 20—34 ‰ ertragen und in der Ostsee wurden welche bei einem Salzgehalt von 10—11 ‰ noch schwimmend angetroffen, wobei es fraglich ist, ob diese Konzentration die untere Grenze darstellt. Sicher kommt für den Grad der Anpassung an geringeren osmotischen Druck schon die Konzentration des Blutes und der Ovarialflüssigkeit der

Tabelle 91. Tabellarische Übersicht über die Hauptverbreitung, den Aufenthaltsort, die Laichzeit und die Laichplätze der verschiedenen Gadiden.

Art:	Hauptverbreitung:	Aufenthaltsort:	Laichzeit:	Laichplätze:
1. <i>Gadus callarias</i> , ( <i>morhua</i> ) Dorsch, Kabeljau.	Nördlicher Atlantik, südlich bis Kap Hatteras und bis zur Biscaya; bes. häufig bei Neufundland, Island, den Färöer und an den norwegischen Küsten und den Lofoten; weniger häufig in der Nordsee und in der Ostsee, wo er, an Häufigkeit nach Osten abnehmend, bis zum finnischen und baltischen Meerbusen vorkommt; an der Murmanküste und westlich von Großbritannien und Irland; relativ spärlich in dem Kanal, an den französischen Küsten und im Golfe von Biscaya; Hauptvorkommen zwischen dem 50 und 75° n. B., reicht südlich bis zum 40° n. B.	In Nähe des Bodens, in Tiefen von 10—250 m.	Januar bis Mai, vereinzelt bei Berücksichtigung des Gesamtverbreitungsgebietes das ganze Jahr über.	Neufundlandbank, Süd- und Westküste von Island, bei den Färöer, längs der norwegischen Küste bis zum Nord-Kap, bes. an den Lofoten und vor Romsdal; in geringerem Maße in der Nordsee — unter 20 m Tiefe —, im Skagerrak, Kattegat, Belt und Sund und in der Ostsee bis zum baltischen Busen; nicht im Kanal und südlich davon. Tiefen von 20—100 m. (Abbild. 72.)
2. <i>Gadus ogac</i> , Grönland Dorsch, vielleicht nur Subspez. v. <i>G. callarias</i> .	An den Küsten von Grönland.	Findet sich dicht unter Land bis zu Tiefen von 400 m.		Noch nicht sicher bekannt.
3. <i>Gadus macrocephalus</i> , Alaska Dorsch; (auch als Varietät von <i>G. callarias</i> angesehen).	Kamtschatka, Beringstraße, Ochotskisches Meer, bei den Aleuten und bei Japan, südlich bis zur Höhe von Cape-Flattery.	Ähnlich wie der Dorsch.		Noch nicht sicher bekannt.

4. <i>Gadus saida</i> , Polar Dorsch.	Wahrscheinlich circumpolar im arktischen Meer, bes. häufig in der Beringstraße.	In der Nähe der Küste am Boden, nektonisch an den Eisrändern.	Wahrscheinlich Mai bis Juni.	Noch nicht sicher bekannt, wahrscheinlich im Nordwesten von Island.
5. <i>Gadus vivens</i> , Köhler.	Nördlicher Atlantik, südlich bis Cape Cod und bis zur Biscaya; bes. häufig nördlich von Schottland; bei den Färöer und bei Island; häufig an den norwegischen Küsten bis zum Weißen Meer und bei Grönland, spärlicher im Skagerrak und Kattegat und in der Nordsee, bes. in deren südlicheren Teilen.	In mittleren und tieferen Wasserschichten an felsigen Gestaden.	Januar bis Mai, Hauptzeit im März	Nördlich und westlich von Schottland, bei den Shetlands und Färöer, südlich von Island, an der norwegischen Küste bis in die Höhe von Trondhjem — Romsdalbank — und in geringerem Maße in der nördlichen Nordsee. Tiefen von über 150 m.
6. <i>Gadus pollachius</i> , Pollak.	Nordost-Atlantik von Trondhjem bis zum Mittelmeer, bes. häufig im Kanal, südlich von Irland und in der Biscaya; nicht selten um Großbritannien und auch in der nördlichen Nordsee, von wo aus gelegentlich bis zum Kattegat und in die westliche Ostsee; in der südlichen Nordsee nur jüngere Exemplare; ungefähr in denselben Breitengraden auch an den amerikanischen Küsten des Atlantiks.	Wie <i>G. vivens</i> .	Februar bis Mai, Hauptzeit im März; im Norden erst im Mai.	Nördlich und westlich von Schottland und im Kanal und westlich von Irland; in geringem Umfange in der nördlichen Nordsee, vor Südnorwegen und im Skagerrak; in 100 m Tiefe, jedoch in Küstennähe.
7. <i>Gadus chalcogrammus</i> , Alaska Pollak; var. <i>G. fucensis</i> .	Nördlicher Pazifik, massenhaft in der Beringstraße, in der Variation <i>G. f.</i> südlich bis zur Monterey Bay, bei Vancouver häufig.	unbekannt.	unbekannt.	unbekannt.

Fortsetzung von Tabelle 91.

Art:	Hauptverbreitung;	Aufenthaltsort:	Laichzeit:	Laichplätze:
8. <i>Gadus navaga</i> , Navaga.	Vom Weißen Meer längs der Nordküste Asiens bis nach Kamtschatka und Alaska.	Küstengewässer.	unbekannt.	unbekannt.
9. <i>Gadus proximus</i> .	Nordost-Pazifik von der Küste von Alaska bis zur Monterey-Bay.	unbekannt.	unbekannt.	unbekannt.
10. <i>Gadus tomcod</i> , Tomcod.	Nordwest-Atlantik von Labrador bis Virginia.	unbekannt.	unbekannt.	unbekannt.
11. <i>Gadus aeglefinus</i> , Schellfisch.	Nord-Atlantik südlich bis North Carolina und bis zur portugiesischen Küste; bes. häufig nördlich von Schottland bis zu den Färöer und bis nach Island; dringt bis zur Murmanküste und nach Spitzbergen vor; gemein in der Nordsee und im Skagerrak. Dringt nur selten in die westliche Ostsee (bis Kiel) ein; gemein westlich von Schottland, wird spärlicher gegen Süden und im Kanal.	Ähnlich wie der Dorsch, geht aber tiefer, bis 1000 m hinab.	Ende Januar bis Juni.	Nördlich und westlich von Schottland, im Umkreise der Färöer, südlich und westlich von Island, in der Nordsee auf der Leng- und Großen Fischerbank und Jütischen Küste bis Trondhjem; in geringerem Maße im Skagerrak, vereinzelt in der südlichen Nordsee und im Kanal; Tiefe 40—200 m, hauptsächlich in 60—150.
12. <i>Gadus merlangus</i> , Merlang, Wittling.	Nord-Atlantik vom Nord-Kap und Island bis zum Mittelmeer; bes. häufig im Kanal und in der Irischen See; weniger häufig, doch überall in der Nordsee und gegen Norden zu; dringt in der	Mehr pelagisch.	Januar bis Mai; in der Nordsee Hauptzeit März bis April.	Im Nordwesten und Westen der britischen Inseln, in der Irischen See und im Kanal bis zur Biscaya und zum Mittelmeer, weniger stark bei den Färöer, südlich von

13. <i>Gadus esmarkii</i> .	Ostsee bis zur Gotländischen Küste vor.	Mehr pelagisch	Februar bis April.	Island, in der Nordsee, im Skagerrak, in der Ostsee, längs der norwegischen Küste bis Trondhjem, 40—50 m.
14. <i>Gadus minutus</i> , Zwergdorsch.	Nord-Atlantik, nördlich der Doggerbank und vom Skagerrak bis nach Trondhjem und nördlich und westlich der britischen Inseln bis zu den Faröer und bis nach Island.	Mehr pelagisch	März bis Juni; im Skagerrak bis Juli.	In der nördlichen Nordsee, im Skagerrak und in norwegischen Fjorden, nördlich und westlich der britischen Inseln, bei den Faröer und an der Südwest-Küste von Island, in 60—200 m Tiefe; offene See bevorzugt.
15. <i>Gadus luscus</i> , Französischer Dorsch.	Nordost-Atlantik von Trondhjem, vielleicht vom Polarkreis bis zum Mittelmeer, dringt ins Kattegat und in den Sund ein; bes. häufig am westlichen Kanaleingang und an der französischen Küste.	Mehr pelagisch.	Ende Januar bis April; in der südöstlichen Nordsee von Juni bis August.	Im Mittelmeer, in der Biscaya und an der französischen Küste, im Kanal und westlich von Großbritannien, in geringem Umfange bei Island und in der nördlichen Nordsee und im Skagerrak; zwischen 100—200 m Tiefe.
16. <i>Gadus pontassou</i> .	Nordost-Atlantik; in der südöstlichen Nordsee selten und gelegentlich in der westlichen Ostsee; häufig um die britischen Inseln, im Kanal, längs der französischen atlantischen Küste und stellenweise im Mittelmeer.	Wie <i>G. minutus</i> .	Wahrscheinlich das ganze Jahr (Mærk) oder im Frühjahr (Eh-Renbaum).	Vom Golf von Biscaya bis zum Kanal und an der Westküste von Großbritannien, nur vereinzelt in der südwestlichen Nordsee.
	Mittelmeer und Ost-Atlantik bis zum Kanal und den Faröer; meist jüngere Tiere bis nach Norwegen und bis zum Kattegat.	Bevorzugt mittlere und größere Tiefen der offenen See.		Westlich von den Faröer bis zum Golf von Biscaya mit einer Intensitätssteigerung nach Süden; Mittelmeer.

Fortsetzung von Tabelle 91.

Art:	Hauptverbreitung:	Aufenthaltsort:	Laichzeit:	Laichplätze:
17. <i>Gadiculus (Gadus) argenteus</i> .	Ähnlich wie <i>G. poutassou</i> .	Ähnlich wie <i>G. p.</i> in Tiefen von 200—1000 m.	Frühling.	Wie <i>G. poutassou</i> , auch in norwegischen Fjorden.
18. <i>Merluccius merluccius</i> , Seehecht.	In Küstennähe von Europa und Afrika, vom Mittelmeer und Marokko bis nach Norwegen; häufig von Irland bis nach Marokko; in der Nordsee regelmäßig, ebenso bis zum Kattegat.	Mehr pelagisch.	Sommermonate, im Süden im Frühjahr.	Überall wo laichreife Fische vorkommen; bes. westlich von Schottland und Irland und im Mittelmeer, gering im Skagerrak; 30—40 m Tiefe.
19. <i>Molva dipterygia</i> = <i>byrkelänge</i> , Blauer Leng.	Tiefe des Atlantik von ca. 1000 m bis zu der norwegischen Rinne.	Bathypelagisch.	Frühjahrsmonate.	Im Atlantik an und außerhalb der 1000-m-Zone bis nach Island.
20. <i>Molva molva</i> , Leng.	Atlantische Küsten von Europa, von der Halbinsel Kola bis zur Biscaya — inkl. der Südküste Islands; südlich vom Kanal selten; in der Ostsee nur gelegentlich; auf der amerikanischen Seite bei Neufundland.	Pelagisch.	März bis Juni; Maximum im April, bei Island und Nordschottland später bis zum August.	Überall, wo er vorkommt; gewöhnlich in 40—100 m bei Island und Nordschottland zwischen 150 und 250 m Tiefe.
21. <i>Molva elongata</i> .	Mittelmeer und im Atlantischen Ozean in größerer Tiefe bis zur Höhe von Irland.	Wahrscheinlich bathypelagisch.	Nicht sicher bekannt.	Wahrscheinlich am Abfall des europäischen Kontinentalsockels.
22. <i>Lota lota</i> , Rutte, Trüsche.	Nördliche Teile von Eurasien von den Pyrenäen b. n. Kamtschatka und nordwestliche Teile von Amerika bis zu den Großen Seen.	Flüsse, Seen und Bäche, Haffe und Brackwasserbuchten.	Dezember bis März.	Überall im Süßwasser, meist in flachem Wasser, manchmal bis zu 200 m Tiefe.

	Europäische Seite des Atlantik.	Im Atlantik in tieferen, im Mittelmeer auch in flachem Wasser.	Wahrscheinlich Frühjahr.	Wahrscheinlich auf der Hochsee.
23. <i>Phycis blienoides</i> und <i>Phycis mediterraneus</i> .	Amerikanische Seite des Nordatlantik.	Meist in tieferem Wasser.	Wie vorher.	Wie vorher.
24. <i>Phycis chuss</i> und <i>Phycis tenuis</i> und <i>Phycis chesteri</i> .	Mittelmeer, atlantische Küsten von Westeuropa, häufig im Kanal, den westbritischen Küsten und bei den Faröer, seltener in der südlichen Nordsee und vor Süd- und West-Scandinavien.	Meist in tieferem Wasser.	Wie vorher.	Wahrscheinlich in tiefem Wasser.
25. <i>Onos (Motella) vulgaris</i> = <i>tricrinatus</i> .	Mittelmeer, im Atlantik nicht nördlich der Biscaya.			
26. <i>Onos (Motella) mediterraneus</i> .	Nordeuropäische Meere bis nach Island und Norwegen, auch in der westlichen Ostsee; auf der amerikanischen Seite in den gleichen Breiten.	Meist in tieferem Wasser auf weitem Grund, in der Ostsee auch an den Küsten.	Februar bis August, in der westlichen Ostsee im Januar.	Überall wo sie vorkommt.
27. <i>Onos (Motella) cimbrius</i> .	Küstengebiete von Portugal bis nach Island und Norwegen (Finmarken).	Auf sandigem u. felsigem Grund.	Januar bis Juni.	Überall wo sie vorkommt, an den Küsten auch im Brackwasser.
28. <i>Onos (Motella) multus</i> .	Küsten von Nordwest-Europa von Trondhjem bis zum Kanal, in der Ostsee bis nach Mecklenburg.	An felsigen Küsten und im Flachwasser.	Mai bis September, Maximum von Juni bis August.	Im ganzen Verbreitungsgebiet in Küstennähe.
29. <i>Raniceps raninus</i> . Froschdorsch.	Nord-Atlantik von Grönland bis Cape Cod und von der Murman-Küste bis zur nördlichen Nordsee, bei Island, Faröer und Shetlands und den britischen Nordküsten, selten im Skagerrak und Bohuslän. Zwischen 60 und 73° N. B.	In 200—1000 m Tiefe.	April bis Juni.	In 50—1000 m Tiefe, z. B. in der norwegischen Rinne und auf der Großen Fischerbank.
30. <i>Brosimius brosme</i> .				

Elternfische in Betracht, die für Ostseefische geringer als für solche aus der Nordsee sind, weshalb auch die Eier ein geringeres spezifisches Gewicht besitzen (STRODTMANN, DAKIN). Möglicherweise aber treiben die Dorscheier bei schwächerem Salzgehalt mehr am Boden oder liegen auf diesem, denn KRAMP (1923) beobachtete, daß im März 1922 starke

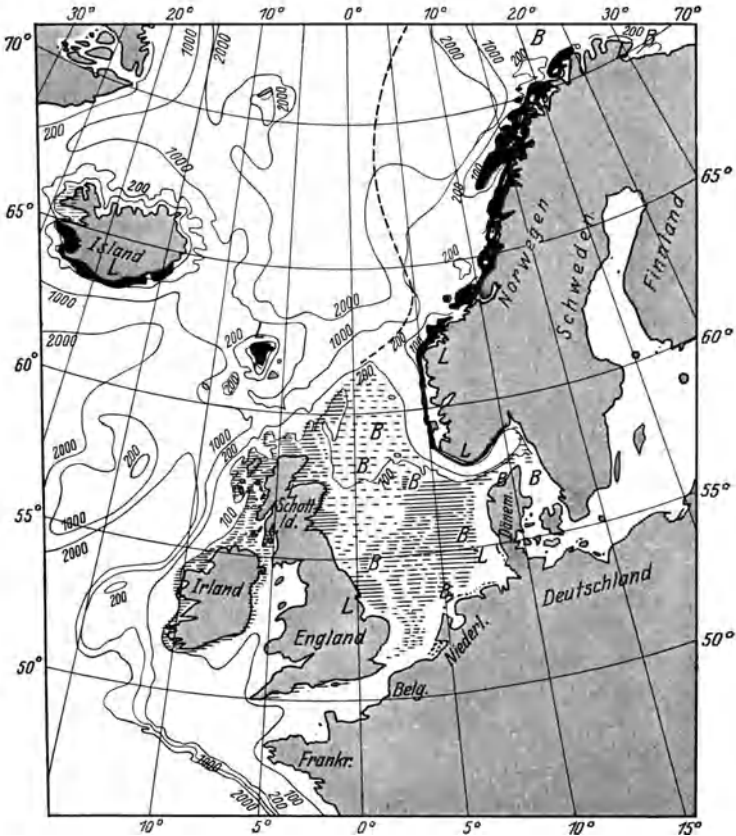


Abb. 72. Laichgebiete von *Gadus callarias*. Die gestrichelte Linie gibt die westliche Grenze an, bei der vor der norwegischen Küste schwimmende Larven angetroffen wurden (nach HJØRT).

Wassermassen von der Ostsee durch den Großen Belt nach Norden, hauptsächlich in den oberflächlichen Schichten, abfließen und diese waren frei von Kabeljaueiern. Die Mehrzahl der Eier war in den Bodenschichten, besonders längs der tieferen Rinnen zusammengedrängt. In salzreicherem Wasser, z. B. in der Nordsee, dagegen steigen die Eier rasch in die Nähe der Oberfläche empor. Auf jeden Fall aber darf angenommen werden, daß sich die Dorscheier bei einem noch geringeren Salzgehalt als 10 ‰ entwickeln können, wie dies durch die Larvenfunde



im Finnischen Meerbusen bewiesen wird. Jedoch treffen wir in der Ostsee nie die Eimengen wie in dem stärker salzigen Nordsee- oder ozeanischen Wasser. Dort sind sicher für die Laichablage und für die Entwicklung die optimalen Bedingungen, die wir in Tiefen von 20—100 m, bei einer Temperatur von 4—6° C und bei einer Salinität von 34 bis 35 vT, zu suchen haben (DAMAS). Eine genaue Übereinstimmung zwischen oberflächlichem Salzgehalt und Eifunden besteht jedoch auch in der Nordsee nicht.

Das Ei des Dorsches ist entsprechend den äußeren Bedingungen bei verschiedenem Salzgehalt verschieden groß und in der Nordsee kleiner als in der Ostsee, außerdem nimmt sein Durchmesser gegen Ende der Laichperiode ab und seine extremen Größen schwanken zwischen 1,16 bis 1,89 mm. Folgende Tabelle mag die Verhältnisse in verschiedenen Meeresabschnitten verdeutlichen.

Tabelle 92. Größe der Dorscheier in verschiedenen Meeresteilen.

Datum . . . .	1. Februar in mm	25. Februar in mm	15. März in mm	31. März in mm	im Mai in mm	im August in mm
In der Nordsee	1,452	1,456	1,413	1,391	—	—
In der westl. Ostsee . . . .	—	—	1,38—1,67	—	1,25—1,60	—
Im Bornholm- tief . . . . .	—	—	—	—	1,60—1,89	1,38—1,82

In der Nordsee werden die Eier hauptsächlich in Tiefen von 20 bis 100 m gefunden und sind dort von Januar bis Mai in den mittleren und südlichen Teilen ziemlich gleichmäßig verteilt, jedoch nicht so massenhaft wie an den großen, dichten Laichplätzen bei den Lofoten. Hier werden während der Laichzeit rund 1½ Millionen Dorsche gefangen, und wenn man bedenkt, daß ein 12 kg schweres Weibchen 910000 Eier ablegt, so kann man begreifen, daß dort im April mit einem Einetz von 1 m Öffnungsdurchmesser in 5 Minuten bis 8470 Eier erbeutet werden. An der norwegischen Küste erfolgt das Laichen nicht nur an den 40 bis 80 m tiefen ihr vorgelagerten Bänken (Romsdal- und Lofotenbank), sondern auch in geringerem Umfange in den Fjorden selber. In der nordwestlichen und nördlichen Nordsee finden sich ebenfalls verschiedene ziemlich starke Laichzentren, so auf dem Flamborough-Headgrund, der Leng- und der Aberdeenbank und der Großen Fischerbank (Abb. 72). Die Stellen, an denen intensivstes Laichen zu beobachten ist, verschieben sich sowohl innerhalb einer Laichperiode, als auch von Jahr zu Jahr; offenbar sind hydrographische Bedingungen dafür maßgebend.

Die Eier fehlen oder werden nur spärlich in dem flacheren Küstengürtel der Nordsee, dagegen aber relativ zahlreich auf der Jütlandbank und an der Doggerbank angetroffen. Besonders gern werden anscheinend die Abhänge der 20-m-Linie zur Laichablage besucht. Vereinzelt finden

sich die Eier in größeren Tiefen, wie an der Nordseeküste; sie fehlen in der norwegischen Rinne und in den tieferen Teilen des Skagerrak. Im Nordmeer treffen wir massenhaft Dorscheier bis zu der Insel Sörö, am häufigsten über Steingrund, ebenso bei den Faröer. Bei Island sind die Eier auf die West- und Südküste von Kap Nord bis Hornene beschränkt, und die Laichplätze werden hier ziemlich scharf begrenzt durch den Übergang zwischen den atlantischen Strömungen (Golfstrom) und dem polaren Ostisländischen Strom. Westlich von Schottland fallen die Grenzen der Laichgebiete mit der 200-m-Linie zusammen. Im Kanal werden Eier nur in geringer Anzahl gefunden.

Als Laichzeit des Dorsches kommt, wenn wir das ganze Verbreitungsgebiet im Auge behalten, das ganze Jahr in Frage, wenn auch an verschiedenen Stellen das Laichgeschäft zu verschiedener Zeit seinen Höhepunkt erreicht. Nach EARLL (1880) soll in amerikanischen Gewässern der Kabeljau schon im September mit dem Laichen beginnen, dies aber erst von Februar bis März seinen Höhepunkt erreicht. Auch in europäischen Gewässern, wo für gewöhnlich das Laichgeschäft erst im Januar anfängt, fällt sein Höhepunkt in die gleichen Monate. An der norwegischen Küste zeigen sich die ersten Eier schon im Dezember, die letzten im Mai. An manchen Stellen und anscheinend in bestimmten Jahren beginnt das Laichen aber auch erst später und zieht sich bis tief in den Herbst hinein. So hat FULTON bei Bohuslän im September und MIELCK (1924) an dem nordöstlichen Abfall der Großen Fischerbank gegen die norwegische Rinne im Oktober noch laichende Kabeljau festgestellt. In der westlichen Ostsee erfolgt das Laichen des Dorsches von Februar bis Mai und hat sein Maximum im März, selten gegen Ende April; weiter ostwärts findet das Laichen, wahrscheinlich infolge der niedrigen Wintertemperatur, immer später von Mai bis August statt. Den Einfluß von extrem niedrigen Wassertemperaturen auf die Verzögerung des Laichgeschäfts hat KRAMP (1924) festgestellt: Der Winter 1922 war sehr kalt, und das Laichen des Dorsches begann in der westlichen Ostsee erst gegen Ende März.

Die frischgeschlüpfte Dorschlarve ist 4 mm, nach Resorption des Dottersackes 4,5 mm lang. Sie lebt bis zu einer Größe von 25—30 mm pelagisch in den oberflächlichen Wasserschichten<sup>1</sup> und wird auch gelegentlich, wie die Jugendstadien anderer *Gadiden* unter Schirmquallen oder unter treibenden Tangfetzen gefunden. Mit dieser Länge verschwinden die Larven nach und nach aus den oberen Wasserschichten und 50 mm lange Exemplare werden niemals mehr dort angetroffen.

<sup>1</sup> Nach den Feststellungen von JOHANSEN machen — wenigstens im Kattegat — die Kabeljaularven keine oder nur wenig ausgesprochene tägliche vertikale Wanderungen, wie diese z. B. bei der Brut von *Merluccius* beobachtet wurde, die bei Tag eine Ansammlung in den unteren, bei Nacht eine solche in den oberen Schichten zeigen.

25—40 mm große Stadien finden sich in der Nordsee bereits Mitte Mai in Landnähe, auch innerhalb der 20-m-Zone und im Juni sieht man junge Kabeljau am Boden dicht unter Land und auch in Flußmündungen, so z. B. in der Elbe bis zum Nordostseekanal. Wir müssen aber in dieser Verbreitung das Resultat einer mehr passiven Zerstreuung als das einer aktiven Auswanderung sehen, denn die gleichen Stadien kommen auch weiter draußen in Bodennähe und am Boden vor. Das Larvenleben dauert in der Nordsee 3 Monate, weiter nördlich länger.

Die jungen Dorsche der O-Gruppe treten an sämtlichen Küsten der Nordsee einschließlich des Skagerraks und der Doggerbank bis hinab zu 75 ja 100 m Tiefe ziemlich gleichzeitig auf; eine Folge der ausgedehnten Laichplätze. Die ersten Ankömmlinge erscheinen im Juni, ihre Hauptmasse im Juli und August; erst später gesellen sich diejenigen hinzu, die die Strömung als Larve in tieferes Wasser getragen hat und die nun aktiv gegen das Ufer zu wandern. Weiter werden Jungdorsche an den flacheren Küsten Norwegens bis zur Barentsee beobachtet; zahlreich sind solche an der Nord- und Ostküste Islands, auf der Faröerbank, an den Küsten Großbritanniens und Irlands.

Die Wege, welche die Dorsche von ihren Geburtsplätzen bis zu den betreffenden Küsten genommen haben, sind sowohl was Richtung als Entfernung anbelangt, recht verschieden. Die Verbreitung der Eier und Larven wurde an einigen Punkten näher studiert, so z. B. von SCHMIDT bei Island: Die ersten Eier erscheinen dort an der West- und Südküste im März und April, die Brut zeigt sich dann später in Massen weiter westlich an der Südwestseite, und im Juli werden die ersten Larven an der Nordküste festgestellt und verbreiten sich von da im August längs der Nord- und Ostküste. Sie werden von der atlantischen nach Osten gerichteten Strömung getragen, der, wie wir noch später sehen werden, zu dieser Zeit auch die alten Kabeljau folgen. Während dieser Trift gehen die Larven tiefer und kommen im August in Bodennähe vor. Der Abtransport der Eier und Larven von Süden und Westen nach Norden und Osten ist so vollständig, daß nach SCHMIDT, wie auch bereits erwähnt, Bodenstadien nur an der Ost- und Nordküste angetroffen werden. Die von den Eiern und Larven zurückgelegte Entfernung beträgt in diesem Falle bis zu 600 km.

Eine ebenfalls nach Norden und Nordosten gerichtete Strömung verfrachtet die Eier von den Laichplätzen vor der norwegischen Küste längs derselben. Im März und April finden wir Eier dort nur über oder in nächster Nähe der Laichplätze; im August sind die Larven weiter zerstreut, hauptsächlich längs der Küste, wenn auch gelegentlich welche weiter draußen über Tiefen bis zu 200 m getroffen werden. Es ist wahrscheinlich und natürlich, daß die Küsten südlich von den Lofoten ihren Dorschbestand hauptsächlich von den reichlich besuchten Laichplätzen der Romsdalbank erhalten, und die Kabeljau nördlich davon bis zur

Murmanküste sich von den Lofoten her rekrutieren. HJORT vergleicht, um diese Annahme zu beweisen, die Stellen wo reife und wo unreife Dorsche gefangen werden. Die Hauptfangplätze an der norwegischen Küste sind für erstere die Romsdal- und Lofotenbank, für letztere bei den Lofoten und vor Finnmarken.

Einen geringeren Zuzug von jungen Dorschen können die norwegischen Küsten auch von den Laichplätzen im Norden und Westen von Schottland erhalten, von wo Strömungen die Larven (vgl. Abb. 71) über die nördliche Nordsee, nach der schottischen Ostküste und nach der Doggerbank und darüber hinaus verfrachten. Vom Skagerrak werden je nach der Stärke der in das Kattegat eindringenden atlantischen Wassermengen bald mehr oder weniger Dorscheier in die Belte und Sunde und wohl gelegentlich auch in die westliche Ostsee transportiert.

Die Größe der O-Gruppe ist an den verschiedenen Küsten ziemlich verschieden.

Tabelle 93. Die Größe junger Dorsche (O-Gruppe) an verschiedenen Küsten.

Herkunft	Aus ? Tiefe	Größe	Durchschnittsgröße	Monat
Norweg. Fjorde . . . .	—	4 —17 cm	8,5 cm	X.
Vor Aberdeen . . . .	15—30	8 —18 „	11,5 „	X.
Dornoch Firth . . . .	13—19	7 —20 „	13 „	XI.
Deutsche Bucht . . . .	—	12 —20 „	16 „	XI.
Inland . . . . .	—	2,5—6 „	4,3 „	IX.

Ich werde später nochmals auf das Wachstum des Dorsches in den verschiedenen Meeresabschnitten kurz zurückkommen.

In Ufernähe bleibt die O-Gruppe in ihrer Mehrzahl auch während des Winters; nur ein Teil zieht sich in etwas größere Tiefen (nach FULTON bis zu 120 m) zurück. An manchen Orten erfolgt sogar bis tief in den Herbst hinein ein Zuzug aus der Tiefe gegen das Ufer hin, und in norwegischen Fjorden stehen die Jungdorsche im Winter dicht unter dem Ufer.

Die I-Gruppe findet sich im Frühjahr und Frühsommer und wenn auch seltener im Herbst und Winter an den meisten Stellen gemischt mit der II- und mancherorts auch mit der III-Gruppe in Tiefen von 5—100 m. Im Frühsommer und Sommer verläßt sie, wie die älteren Jahresklassen, die Küstenregion und zieht sich in tieferes Wasser zurück; sie fehlt praktisch von Juni bis August, sowohl in der südlichen Nordsee, als auch an den englischen Küsten und in den norwegischen Fjorden und erscheint wieder im September und Oktober. Die I-Gruppe beginnt somit jahreszeitliche Wanderbewegungen zwischen tieferem und flacherem Wasser auszuführen, die für das ganze Leben des Dorsches charakteristisch sind, wenn auch die Ausdehnung derselben lange nicht so groß ist, wie

früher angenommen wurde, und sicher nicht von der Deutschen Bucht bis zum Atlantik und zurück geht. Der Dorsch ist vielmehr ein innerhalb eines bestimmten Areals kleinere Streichen vollführender Standfisch, der in manchen Zügen seiner Biologie der Kliesche gleicht. Zu den jahreszeitlichen Wanderungen kommen mit dem 4. Jahr noch die Laichwanderungen hinzu, die in den verschiedenen Teilen des Verbreitungsgebietes recht verschiedenes Ausmaß annehmen.

WEIGOLD kommt auf Grund von Markierungen in der südlichen Nordsee — wobei von 75 vH Wiederfängen 50 vH in nächster Nähe des Aussetzungsortes lagen — für den unreifen Dorsch der Deutschen Bucht zu folgenden Schlüssen: Bei Helgoland sind „keine gesetzmäßigen Wanderungen bei unreifen *G. morrhua*“ festzustellen. „Es sind dies mehr oder minder, manchmal in erstaunlichem Maße Standfische, die nur manchmal zur Nahrungssuche Ausflüge unternehmen, bei annähernd gleichen Grundverhältnissen mitunter ziemlich weite — freilich stets als Ausnahmen. . . . In dem Maße, wie die Sexualorgane reifen, wird er offenbar unruhig, geht von flachen Bänken in tieferes Wasser; im tieferen Wasser streicht er regellos umher, vielleicht nach Laichplätzen, dann aber ebenfalls ohne Regel und Wahl.“ Diese letzten Feststellungen sind sicher nicht für alle Dorsche in dem großen Verbreitungsgebiet zutreffend.

Schon die deutsche Fangstatistik zeigt ein starkes Zuströmen des Kabeljaus nach den flacheren Stellen der südlichen Nordsee im Herbst und Winter und Abwandern im Sommer gegen Norden, ohne daß aber die Fische die Nordsee verlassen. Dabei ist zu beachten, daß umgekehrt wie beim Schellfisch die kleineren Jahrgänge und Größenklassen bei den Wanderungen gewissermaßen den Vortrab bilden und sich besonders in flacherem Wasser aufhalten. So nähern sich allgemein die Dorsche der III-Gruppe nicht in dem Maße der Küste wie die jüngeren Jahrgänge. Auch bei Island kommen die Kabeljau unter 40 cm Länge noch in Küstennähe, die größeren nur in tieferem Wasser vor.

Die dänischen Markierungsversuche (STRUBBERG) im Skagerrak und Kattegat und in der westlichen Ostsee zeigen, daß kleinere Tiere — bis zu 50 cm — ziemlich stationär sind und nur nach flacherem Wasser wandern. Auch noch Tiere von 45—70 cm Länge wurden innerhalb eines Jahres z. T. im Umkreis von 10 km vom Aussetzungsort wiedergefangen, doch wanderten sie stärker von Skagen sowohl nach Süden bzw. Südwesten nach Hanstholm, als nach Norden und Osten, nach der skandinavischen Küste und nach Südosten ins Kattegat. Die Kattegatdorsche sind noch mehr Standfische und zerstreuen sich um den Aussetzungsort herum ziemlich gleichmäßig auf kurze Entfernung. Das gleiche gilt von den Beltdorschen, die eine schwach ausgeprägte Tendenz zu zeigen scheinen, etwas stärker nach Süden zu gehen, wenn auch das stationäre Verhalten entschieden vorwiegt. Einige wenige Fische aus den nördlichen Teilen des Gebietes legten in relativ kurzer Zeit recht bedeutende

Entfernungen zurück, so erreichte ein 37 cm langes Exemplar in 74 Tagen den Kanal (Entfernung 600 km). Andere, besonders große Fische, drangen in 1—3 Monaten vom südwestlichen Kattegat in den Sund und Belt ein, während wieder andere sowohl vom Kattegat ins Skagerrak und umgekehrt gelangten und einige vom Skagerrak nach den schwedischen Küsten Entfernungen bis zu 100 km zurücklegten.

Markierte norwegische Dorsche wandern aus den Fjorden ein und aus und auch große Strecken längs der Küste in beiden Richtungen.

Die Markierungsversuche von SCHMIDT an den isländischen Küsten zeigten ebenfalls, daß die jungen Dorsche dort Standfische sind und sie im flacheren Wasser der Nord- und Ostküste auch den Winter über bleiben; obwohl dann dort die Temperatur auf 0° C sinkt, gehen sie nicht in das wärmere, atlantische Wasser auf der Südseite. Sie zeigen an der Ostküste im übrigen ein recht unregelmäßiges Umherziehen mit einer, wenn auch nur wenig ausgesprochenen Neigung, nach Norden und Westen entgegen dem Irmingerstrom zu wandern. Die größeren Dorsche ziehen sich auch dort mehr nach dem tieferen Wasser und nach Süden zurück.

Markierungsversuche bei den Faröer bewiesen ebenfalls das stationäre Verhalten der zwei- und dreijährigen Dorsche, und auch von den größeren hatten nur zwei die Faröerbank verlassen, obwohl innerhalb dieses Areals im übrigen ein lebhaftes Hin- und Herziehen der älteren Fische beobachtet wird.

Von Flamborough-Head (Nordschottland) wanderten markierte Dorsche bis nach Aberdeen und bis zum 3.° östl. L.

Wenngleich die kleineren Dorsche mehr das flachere Wasser aufsuchen und nicht so stark herumziehen, sind sie doch, wie bereits erwähnt, über ein größeres Areal verstreut als die großen, besonders da auch sie unter bestimmten Bedingungen in größere Tiefen — im Eismeer z. B. bis zu 300 m hinab — gehen können. THIELEMANN fand im Barentsmeer die kleinen viel weiter verbreitet als die großen; sie gehen auch in das arktische Mischwasser, während die großen Fische nur innerhalb der atlantischen Nordkapströmung zu finden sind. Es wurden erbeutet:

Tabelle 94. Verteilung verschieden großer Dorsche in der Barentssee (nach THIELEMANN).

		Fische von	
8—30 cm in Tiefen von	14—278 m,	bei Bodentemp. von	-1,2 bis -4,3° C
31—51 „ „ „ „	38—285 „ „	„ „	+0,48 „ +2,78° C
52—120 „ „ „ „	109—308 „ „	„ „	+1,4 „ +2,93° C

In der Barentssee und dem Weißen Meer erscheinen die Dorsche als I-Gruppe — ob als Larve oder als Bodenstadium eingewandert oder dort geboren — ist noch nicht sicher bestimmt. Möglicherweise sind die drei Annahmen richtig; denn AWERINZEW hat nachgewiesen, daß die ersten Scharen von Kabeljau Ende April und Anfang Mai in die Barentssee ein- und bis zu 37 und 40° östl. L. und 71° 30' vordringen. Sie halten sich

hauptsächlich am Rande von untermeerigen Rinnen und liefern im Juli und August die besten Fänge. Die Fische kommen von den Lofoten her auf verschiedenen Wegen, die von Jahr zu Jahr ändern und sicher von der Strömungsrichtung des wärmeren, atlantischen Wassers abhängen. Es sind aber nicht nur im Sommer, sondern auch im Herbst und den Winter über bei Kap Kanin und in der Barentssee 8—20 cm lange Dorsche zu treffen, und AWERINZEW faßt die Möglichkeit ins Auge, daß diese einem endemischen Bestande angehören, der vielleicht sogar wiederum in zwei Rassen<sup>1</sup> zerfällt.

Ähnlich wie im Barentsmeer verhält sich der Dorsch an der grönländischen Küste. Dort erscheint er, wenn auch meist in kleinen Scharen im Sommer, um im September und Oktober wieder zum großen Teil zu verschwinden, obwohl sich kleinere Fische in geschützten Buchten mit geringer Strömung auch den Winter über aufhalten.

Die Dorsche der amerikanischen Seite unterscheiden sich in ihrer Biologie nicht von denen der europäischen, auch dort steht die Hauptmenge der Fische im Sommer in kühlerem, tieferem Wasser und die jüngeren näher an dem Ufer als die älteren.

Die bis jetzt erwähnten Verschiebungen in den Dorschbeständen sind als Nahrungswanderungen aufzufassen. Die größere Zügigkeit der älteren Jahrgänge hat sicher zum Teil ihren Grund darin, daß sie in immer steigendem Maße, von einer Länge mit 15 cm beginnend, zur Fischnahrung übergehen, und Exemplare von über 30 cm neben Fischen nur gelegentlich Stachelhäuter, Muscheln, Krebse und Würmer zu sich nehmen, während die Nahrung der kleinsten nahezu ausschließlich aus kleinen Bodenkrustern besteht (FRANZ).

Das Wachstum des Kabeljaues ist je nach Gegend recht verschieden und ich will nur wenige prägnante Daten aus dem reichen Material herausgreifen (Tab. 95).

Laichreif wird der Dorsch der Nordsee gewöhnlich im 4. Jahr, bei einer Länge von 55—60 cm, ausnahmsweise bereits im 3. Jahr. Nach den neueren Untersuchungen von GRAHAM erreichen die Kabeljaumännchen der Nordsee durchschnittlich bis 64 cm, die Weibchen bei 74 cm die Geschlechtsreife. Erstere werden eher geschlechtsreif und bleiben länger fortpflanzungsfähig. Doch sind auch hier die Schwankungen bedeutend, und bei den Lofoten z. B. sind die kleinsten Laicher 45 cm lang und 4—5 Jahre alt, die größten 117 cm

<sup>1</sup> Die Rassenfrage beim Kabeljau, wie auch bei anderen *Gadiden*, ist noch nicht genügend untersucht, als daß ich hier darauf eingehen könnte. Es wurden zwar wiederholt „Rassen“, wie der norwegische Dorsch, der Lofoten-Dorsch, der Fjorddorsch, der Taretorske usw. unterschieden; bis jetzt gelang es aber nicht, diese Rassen als morphologisch verschieden nachzuweisen, wenngleich sie in Größe und biologischen Merkmalen stark voneinander unterschieden sind. Besonders die nordischen Dorsche, z. B. einer, den die Olga-Expedition noch bei Spitzbergen 76° 58' nördl. Br., 13° 20' östl. Länge erbeutete (EHRENBAUM), zeigen mancherlei Besonderheiten und ist sehr klein.

Tabelle 95. Größe der einzelnen Jahresklassen von Kabeljau in verschiedenen Meeresteilen.

Jahresklasse	Herkunft			
	Norwegen	Island Südküste	Island Ostküste	Island Mittelküste
Durchschnittsgröße in cm				
O . . . . .	5	6	2,5	4,5
I . . . . .	18,0	29,0	12,7	14,4
II . . . . .	25,0	43,8	22,8	29,0
III . . . . .	39,4	55,9	33,4	43,0
IV . . . . .	46,0	66,1	43,9	51,6
V . . . . .	52,4	75,6	56,4	63,9
VI . . . . .	56,3	81,6	71,4	78,3
VII . . . . .	62,2	89,8	80,7	83,1
VIII . . . . .	66,2	93,6	83,1	89,5
IX . . . . .	73,9	93,9	84,5	91,3
X . . . . .	80,1	—	—	—
XI . . . . .	81,0	—	—	—

und 16—17 Jahre, das Gros der Laicher besteht dort aus Tieren von 65 bis 90 cm Länge (Durchschnittsgröße = 76,4 cm). Die seltenen, älteren Tiere sind 18—20 Jahre alt und haben 12—14 gelaicht.

Der Zuzug der laichreifen Fische zu den Laichplätzen erfolgt nicht ganz regelmäßig und weist überall größere Schwankungen in den verschiedenen Jahren auf, woraus sich dann z. T. die großen „Fluktuationen“ in den Fischereierträgen ergeben. Bei Island sammeln sich die großen Kabeljau schon im Winter vor der Süd- und Westküste, zu gleicher Zeit auf der Skreibank an den Lofoten, bei den Faröer und in schottischen Gewässern. Von der Murmanküste ziehen die laichreifen Dorsche südlich zu den Lofoten und zu der Romsdalbank (Markierungsversuche von HJORT)<sup>1</sup>. In dem ersten Winterhalbjahre sind große Kabeljau ziemlich gleichmäßig auf den Küstenbänken von Skagen bis zur holländischen Küste verbreitet; in der zweiten Hälfte findet ein Zusammenströmen von Laichern auf der Strecke Terschelling—Buker und Hantsholm—Hirtshals statt. Von den südlichen Teilen seines Verbreitungsgebietes — Biscaya und Kanal — wandert der Dorsch nordwärts.

Die Laichschwärme können dicht gedrängt stehen — mehrere Meter hoch und bis über 1 km lang. Sie treiben sich mehrere Tage auf dem Laichplatz umher und verschwinden allmählich und andere treten an ihre Stelle.

Schon während der Laichzeit und kurz nachher ist der Kabeljau sehr gefräßig und macht sich bald auf die Wanderung nach guten Futtergründen. Im Norden, sowohl auf der europäischen als amerikanischen

<sup>1</sup> Im Mai 1913 bei Finmarken markierte Fische wurden im Februar 1914 bei den Lofoten und vor der westnorwegischen Küste wiedergefangen, einige hatten 1600 km zurückgelegt.



Seite des Atlantik verfolgt er dann die Schwärme von *Mallotus*. Von den Lofoten aus wandert er hauptsächlich nach Norden längs Finmarkens bis zur Barentssee, und die größeren bereits von dort erwähnten Exemplare sind verlaichte Fische. Bei Finmarken werden maximale Fänge in den Sommermonaten gemacht, die hauptsächlich aus großen Kabeljau bestehen. HJORT hat die Ausbreitung der verlaichten Fische durch Markierungsversuche verfolgt. Im Herbst geht dann die Wanderung in umgekehrter Richtung, zuerst ins tiefe Wasser und dann zu den Laichplätzen. Die nordwärts ziehenden Schwärme enthalten aber nicht nur verlaichte Fische, sondern auch noch jüngere Jahrgänge durcheinander gemischt. So bestehen die Sommerschwärme vor Finmarken am häufigsten aus der III—IX-Gruppe. 654 Exemplare aus einem Netzzug zeigten folgende Verteilung der Altersklassen:

Tabelle 96. Alter und Zusammensetzung der Dorschschwärme vor Finmarken (nach HJORT).

Jahre:	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Anzahl:	45	91	139	139	126	63	36	37	15
v. H. 6,88	13,91	21,1	21,1	19,26	9,63	5,49	5,54	2,29	

noch nicht gelaicht

Jedoch schwankt die Zusammensetzung beträchtlich, und manche Jahrgänge können bald hier bald dort fehlen.

Die Dorsche, die südlich und westlich von Island laichen, ziehen mit dem Küstenstrom und dem Irmingerstrom westlich und nordwestlich nach der Nord- und Ostseite der Insel. Im Herbst gehen sie wahrscheinlich von dort in die nördliche Nordsee und von da zu den Laichplätzen zurück. Die älteren, verlaichten Nordseekabeljau wandern wahrscheinlich weit nach Norden, die von der nördlichen Nordsee zum Teil vielleicht gar in den Atlantik und ziehen dann später wieder südlich zu den Laichplätzen. Sie werden auf den „rauhn Gründen“ (Steinboden) nördlich der Doggerbank und vor den felsigen Küstenstrecken gefangen. Andere suchen die westliche Nordsee zwischen dem 55. und 59.° nördl. Br. auf, weil sich hier ein ausgedehntes Laichareal von Heringen befindet. Ende August erfolgt dann eine starke Zerstreung, die mit dem Auseinandergehen der Heringsschwärme zusammenfällt. Die Dorsche ziehen diesen nach, und manche folgen den Heringen weit südlich bis zum Kanal hin. Genau wie bei Schellfischen findet eine Massierung der Kabeljau an den Hauptfang- und Laichplätzen des Herings statt, und so zeigen die Anlandungen von Dorsch aus schottischen Gewässern ein Maximum während der Laichzeit<sup>1</sup> des Herings und ein anderes im Juli und August, wenn die Heringsschwärme auftreten.

<sup>1</sup> BOWMAN hat in den Mägen von drei 65 cm langen Kabeljau bis zu 49000 Heringseier gefunden. (Vgl. I. Teil, S. 459, Bd. V dieser Zeitschrift.)

2. **Gadus saida, Polardorsch.** *G. saida* ist von sämtlichen *Gadiden* am ausgesprochensten ein „Nordfisch“. Seine Laichplätze sind noch unbekannt. Die jüngsten Larven wurden bei den Bäreninseln beobachtet, etwas ältere bei Spitzbergen und nördlich von Island<sup>1</sup>. Wahrscheinlich liegen seine Laichplätze weiter nördlich und westlich davon längs der Eiskante an Stellen mit einer Temperatur von 0° C und einer Salinität von unter 33 vT (DAMAS). Der „Poseidon“ beobachtete 1913 im Barentsmeer, daß die erwachsenen Fische im Sommer mit der Erwärmung des Wassers weiter nach Osten vordrangen. Hier stellten sie hauptsächlich *Calanus*, *Amphipoden* und *Euphausiden* nach (THIELEMANN). An den alaskischen und arktischen Küsten erscheint *G. saida* von November bis Februar, geht dann aber auf Tiefen unter 30 m zurück. Bei Grönland und Spitzbergen wurden Polardorsche dicht unter Land beobachtet, LÖNNBERG hat sie aber auch weit draußen an den Eisrändern festgestellt.

3. **Gadus virens.** Die 1,03—1,22 mm großen Eier des *Köhlers* werden nur vereinzelt in der Nordsee in Tiefen von 100—200 m gefunden. Sie fehlen in der norwegischen Rinne (über 200 m Tiefe) und sind zahlreich auf den Hauptlaichplätzen an dem nördlichen Teil der Nordseebank, dicht vor der norwegischen Küste (Romsdalbank), bei den Faröer und an der Südküste von Island; außerdem finden sich zahlreiche Eier an der schottischen Westküste, besonders in ihren nördlichen Teilen und nehmen nach Süden längs der irländischen West- und Südküste allmählich ab. Optimale Laichbedingungen findet der Köhler in 100—200 m, besonders in 150 m Tiefe, bei einer Temperatur von 7° C und bei einem Salzgehalt von 35,2 und etwas mehr pro Tausend (DAMAS). Aus Abb. 73 geht klar hervor, daß die Laichplätze ziemlich scharf mit der 150-m-Linie zusammenfallen.

Die frisch geschlüpften Larven (3,4—3,8 mm) werden hauptsächlich über Tiefen von 200 m beobachtet. Sie leben ziemlich lange Zeit pelagisch und gehen erst mit 30—50 mm zum Boden über; in der Nähe der Laichplätze werden die ersten bereits im Mai gefunden. Die Brut erscheint mit dem Golfstrom im Mai an der norwegischen Küste, im Juli ist sie bis zu den Bäreninseln vorgedrungen, wo sie über den großen Tiefen selbst noch im September pelagisch angetroffen werden kann. Die ersten Bodenstadien finden sich im Sommer in flachem Wasser in Küstennähe, aber nicht in der südlichen Nordsee und im Kattegat — hierhin gelangen *G. virens* erst in einem späteren Jahrgang.

Über die Verbreitung der Brut und Bodenstadien in einigen Gewässern sind wir durch eine Reihe von Arbeiten unterrichtet. SCHMIDTS Untersuchungen bei Island zeigten im April die Eier an der Südküste; im Juni haben sich die pelagischen Larven an der Süd- und Westküste verbreitet; im Juli und August findet sich das Gros der späteren Stadien auf

<sup>1</sup> Bei Island kommen auf 100000 Eier von Kabeljau nur 5 von *G. saida* (SCHMIDT).

der Westküste, und eine geringere Anzahl an der Nordküste, nicht aber an der Ostküste. Die Verbreitung der Köhlerlarven ähnelt bei Island somit stark denen des Dorsches, wenn auch die von ihnen zurückgelegten Entfernungen etwas geringer sind. Von Island und den Faröer und den Gebieten nördlich von Schottland werden große Mengen in die nördliche

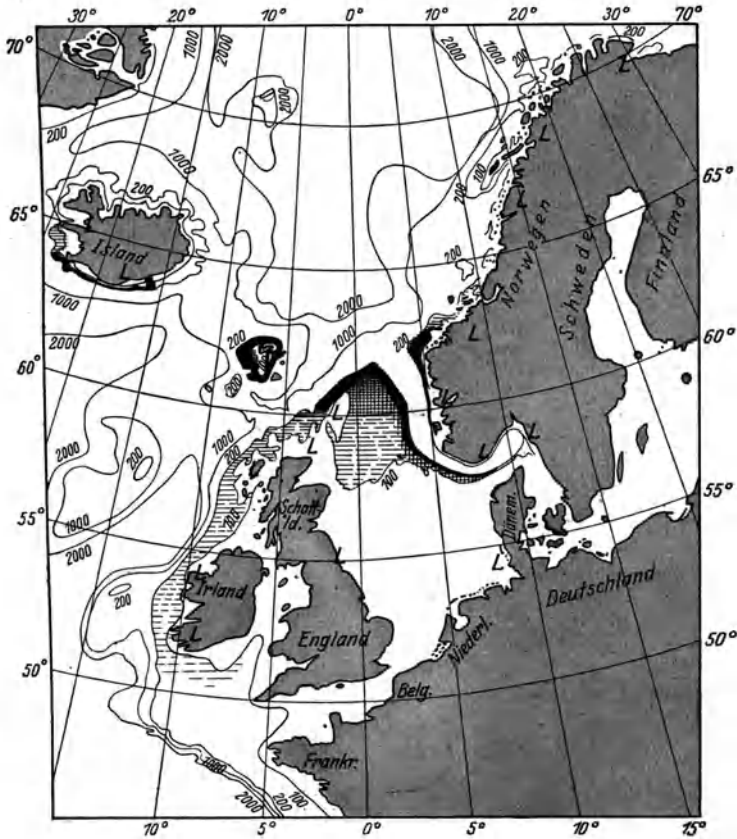


Abb. 73. Laichgebiete von *Gadus virens*. L = Stellen an denen littorale Bodenstadien vorkommen (nach HJØRT).

Nordsee und bis zur norwegischen Küste verbreitet (vgl. Abb. 71 u. 73). Begünstigt wird ihre Ausbreitung im Norden dadurch, daß dort das pelagische Larvenleben länger dauert als in der Nordsee. Sie gehen dort mit den oberflächlichen, atlantischen Strömungen, während sie sich in der Nordsee in größerer Tiefe halten. Nach MEEK rekrutieren sich die Bestände an der Ostküste der britischen Inseln hauptsächlich von den Laichplätzen im äußersten Norden der Nordsee und die der norwegischen Küste von denen der Romsdalbank. Längs der norwegischen

Küste, wo teilweise ganz enorme Mengen von ihnen gefunden werden und z. B. bei Borgund Fjord schon 25000 in einem Netzzug erbeutet wurden, werden die Eier und Larven nach HJORT wahrscheinlich durch eine Tiefenströmung nach Bergen und Stavanger und direkt nach Norden verfrachtet. Mit dem ozeanischen Tiefenwasser geraten andere in das Skagerrak. Auf jeden Fall steht fest, daß wir die Larven nur in ozeanischem Wasser, nie in arktischem treffen.

Über das Erscheinen der jungen, verwandelten Köhler, die sich nicht ausgesprochen am Boden halten und besonders mittlere Wassertiefen an felsigen Gestaden als Aufenthalt vorziehen, liegen eine Reihe Angaben vor, von denen ich hier die wichtigsten mitteilen will. Bei den Orkneys erscheinen die ersten (3 cm lang) im Mai (DAY), vor St. Andrews massenhaft im Mai und Juni (MCINTOSH); bei den Faröer sind die Jungen im Mai 3—5 cm lang, im Juli 5—12 cm, im August 5—15 cm und im September 6—16 cm (SCHMIDT). Ähnlich verhalten sie sich in Valencia Harbour (SCHMIDT), wo sie im Mai 2,5—7 cm lang, im Juni 3,5—8,5 cm lang angetroffen werden; an der Küste von Northumberland finden sich im Mai und Juni 3,5—9 cm lange Fische; bei Romsdal sind die jungen Köhler im Juni 3—6 cm, im September 4—15, im Oktober und November 7—18 cm lang. Wir sehen aus diesen Angaben, daß an den verschiedenen Stellen, die in der Nachbarschaft von Laichplätzen liegen, die Fische ziemlich zu gleicher Zeit eintreffen. Die starken Größenschwankungen erklären sich daraus, daß dauernd eine aktive Zuwanderung verwandelter Exemplare aus dem tiefen Wasser nach der Küste erfolgt, deren Maximum in den September fällt.

Die O-Gruppe, ebenso wie die I-Gruppe, ist recht beweglich, und erstere soll schon nach KNIPOWITSCH und BREITFUZS bis zur Murmanküste und nach Spitzbergen vorstoßen; es ist jedoch wahrscheinlich, daß wir es hier nur mit der I-Gruppe zu tun haben. Diese hält sich ebenfalls nicht dicht am Boden, sondern in mittleren Wasserschichten und zeigt z. B. an der Romsdalbank folgende Maße: April 13—22 cm und Juni 13—24 cm.

Die Fische kommen den Sommer über und im Herbst mehr in Landnähe vor und ziehen sich im Winter in tieferes Wasser zurück. Sie wiederholen diese jahreszeitlichen Wanderungen bis zu ihrem 4. Jahr, um sich dann dauernd in tieferem Wasser aufzuhalten, aber nur die größten Exemplare werden dicht über dem Boden mit dem Trawl gefangen. Immer wird die Nähe von felsigen Gestaden als Aufenthaltsort vorgezogen.

Die Nahrung des Köhlers besteht neben Krustern und Muscheln hauptsächlich aus Fischen, und häufig werden Heringsschwärme auf große Entfernungen hin verfolgt und besonders gern deren Laichplätze aufgesucht. Je nach Nahrung und Gegend ist das Wachstum des Köhlers verschieden und im Norden immer geringer als im Süden (DAMAS).

1½ jährige Fische aus dem Skagerrak messen z. B. bereits 36 cm, während 2½ jährige von Finmarken und der Murmanküste erst 28 cm lang sind. Die Laichreife erlangt der Köhler im 4. Jahr bei einer Durchschnittslänge von 50 cm, und die größten Exemplare der Romsdalbank mit 1 m sind 18 Jahre alt.

Mit dem atlantischen Wasser dringt der Köhler im Sommer nach Norden vor und weicht vor dem arktischen Zustrom im Herbst und Winter nach Süden zurück. Die Hauptfänge in der nördlichen Nordsee fallen deshalb in die Monate Oktober bis Dezember und weisen von März bis August ein Minimum auf. In der südlichen Nordsee werden nur im Winter gelegentlich einige Exemplare gefangen.

Im einzelnen haben wir nur geringe Kenntnis über die Wanderbewegungen des erwachsenen Köhlers. Markierungsversuche (SUND 1925) an der norwegischen Küste gaben noch kein klares Bild von den anscheinend recht unregelmäßigen Wanderungen dieses Fisches. 1921 wurden in nordnorwegischen Gewässern, bei Gildeskaal 1000 Stück 3—5 jährige und bei Hadsal-Fjord 1119 Exemplare 5—10 jährige Köhler markiert. 6,10 bzw. 7,3 vH wurden in den drei folgenden Jahren wiedergefangen. Weit aus die meisten Wiederfänge verteilen sich auf 20 km Umkreis vom Markierungsort. Zwei Tiere waren im nächsten Frühjahr bereits bis zu der südnorwegischen Küste, 750 bzw. 1250 km, gewandert, andere wurden in den folgenden 2 Jahren sowohl in südlicher als in nördlicher Richtung wiedergefangen; die weiteste Entfernung nach Norden hatte ein Fisch mit 750 km von Gildeskaal zurückgelegt, der im Juni 1924 gefangen wurde.

4. *Gadus pollachius*. Der *Pollak* kann ebenfalls zu den Südfischen gerechnet werden und liebt zum Laichen wie *Gadus minutus* hohe Temperaturen. Nach DAMAS sind die optimalen Laichbedingungen für diesen Fisch in Tiefen von weniger als 100 m bei Temperaturen von über 10° C und bei einem Salzgehalt von 32—35,35 vT zu suchen. Das Laichgeschäft findet somit (vgl. Abb. 74) in der Nähe der Küste statt. In der zentralen und nördlichen Nordsee erfolgt es nur vereinzelt, in nicht erheblichem Maße im Skagerrak und in einzelnen Fjorden Norwegens bis zur Höhe von Hammerfest und bei den Faröer, stärker an der Nordwestküste Schottlands und Englands und an den irischen Küsten, im Kanal und der französischen Westküste bis zur Biscaya (St. Sebastian). Die Intensität des Laichens nimmt auf dieser Strecke von Norden nach Süden zu.

Die 1,10—1,22 mm großen Eier lassen eine 4 mm große Larve ausschlüpfen, die sich ähnlich verhält wie die von *G. virens*. Die jungen Larven werden ausschließlich innerhalb der 200-m-Zone gefangen. Die jüngsten Bodenstadien findet man bereits bei einer Länge von 20 mm, jedoch können sie noch bei einer erheblich größeren Länge planktonisch vorkommen und werden durch Strömungen längs der Küste von Irland,

Schottland, Norwegen und über die ganze Nordsee verbreitet. Sie wandern besonders gern unter treibenden Tangfetzen und 40 mm große Exemplare gelangen bis nach Helgoland. Die Larven gehen somit weiter südlich als die vom Köhler.

Die ersten Bodenstadien findet man im April bei Cornwall; sie sind 20 mm lang und wachsen bis zum Oktober auf 3,8—4,4 cm Länge heran



Abb. 74. Laichgebiete der in flachem Wasser laichenden *Gadiden*. X *Gadus pollachius*. ⊗ *Gadus minutus*. □ *Gadus luscus*. □⊗X Alle drei Arten zusammen (nach HJØRT).

(CUNNINGHAM). Bei Plymouth erscheinen sie 3—4,5 cm lang im Juni und sind im Juli 3,5—6 cm. Die jungen Pollak halten sich wie die jungen Köhler mit Vorliebe in den mittleren Wassertiefen an felsigen Gestaden auf. Mit dem 2. Jahr (25 cm) führen sie, wie diese, saisonelle Wanderungen aus. Ältere Fische nähren sich hauptsächlich von Heringen und folgen den Schwärmen oft auf weite Strecken. Im Sommer dringen sie, wie *G. virens*, weiter nach Norden vor als im Winter, und die Fangmaxima

und -minima für die Nordsee fallen mit denen des Köhlers zeitlich und örtlich zusammen, nur wird der Pollak auch in der südlichen Nordsee etwas öfter angetroffen.

5. *Gadus navaga*. *G. navaga* wird von manchen Autoren (z. B. von AWERINZEW) als eigenes Genus *Eleginus* angesehen, wenn auch auf der anderen Seite EHRENBAUM betont, daß *G. callarias* bei Spitzbergen in seiner Gestalt starke Annäherungen an *G. navaga* zeigt. Soweit bekannt „vollführt der *Navaga* keine allzu großen Migrationen und verbringt sein Leben in den Küstengewässern“ (AWERINZEW).

6. *Gadus aeglefinus*. Der *Schellfisch* ist mehr als alle anderen *Gadiden* ein ausgesprochener Wanderfisch, der von seinen Futterplätzen weite Wanderungen zu den Laichplätzen unternimmt. Diese liegen in der nördlichen Nordsee hauptsächlich zwischen dem 58. und 60.° nördl. Br., besonders dicht halbwegs zwischen Moray Firth und Norwegen (Abb. 75). Auch in den Tiefen des Skagerrak längs der norwegischen Küste bis zur Romsdalbank südlich und westlich von Island, bei den Faröer, an der West- und Nordküste Schottlands wird in Menge gelaicht, seltener an der Süd- und Westküste von Irland und vereinzelt im westlichen Teil des Kanals. Der südliche Teil der Nordsee innerhalb der 40-m-Linie spielt als Laichplatz kaum eine Rolle. Optimale Laichbedingungen findet der Schellfisch bei 6° C, 35—35,2 vT Salzgehalt und in einer Tiefe von 60 bis 200 m (HJORT u. DAMAS).

Kleinere Verschiebungen der Laichgründe können von Jahr zu Jahr stattfinden, wie dies THOMPSON (1924) an nordschottischen Laichplätzen beobachtete. Eine Sonderung der verschiedenen Altersklassen auf den Laichplätzen scheint ebenfalls vorzukommen, denn der gleiche Autor sagt, daß sich die jüngeren Laicher mehr westlich als die älteren sammelten, und auch DAMAS gibt an, daß die Zusammensetzung der Schwärme auf der gleichen Bank zu verschiedenen Zeiten verschieden sei.

Das Schellfischei besitzt keine Ölkugel, mißt 1,19—1,67 mm und wird gegen Ende der Laichperiode kleiner. Die Eier trift hauptsächlich in mittleren und tiefen Wasserschichten. Die jüngeren Larven werden häufig, ebenso, wenn auch nicht so ausgesprochen, wie die des *Merlang*, mit Quallen vergesellschaftet angetroffen. Sie sind beim Ausschlüpfen 4 mm lang und beginnen bei einer Größe von 3—4 cm den Boden aufzusuchen, halten sich dann aber noch zeitweise in höheren Wasserschichten auf, um erst mit 11 cm ein dauerndes Leben auf oder dicht über dem Grund zu führen. So werden z. B. nördlich des 57. Breitengrades auf dem Fladen- und Schlickgrund oft reichliche Fänge im freien Wasser mit dem Dreischerbrettnetz gemacht. Die jüngsten Bodenstadien finden sich gewöhnlich in Tiefen von 50—100 m, nie in weniger als von 40 m. Sie fehlen deshalb in der Nordsee und sind selten bis zum 57. Breitengrad.

Die Verbreitung der Eier und Larven von den Laichplätzen erfolgt

passiv, ähnlich wie beim Dorsch, entsprechend der Lage der Laichplätze nur durch atlantische Strömungen. Je nach den Schwankungen im Zustrom ozeanischen Wassers in die Nordsee und nach dem Nordmeer kann das Verbreitungsgebiet stark variieren. So werden bei starkem Zufluss die Larven in dem einen Jahre in Massen durch das Skagerrak und

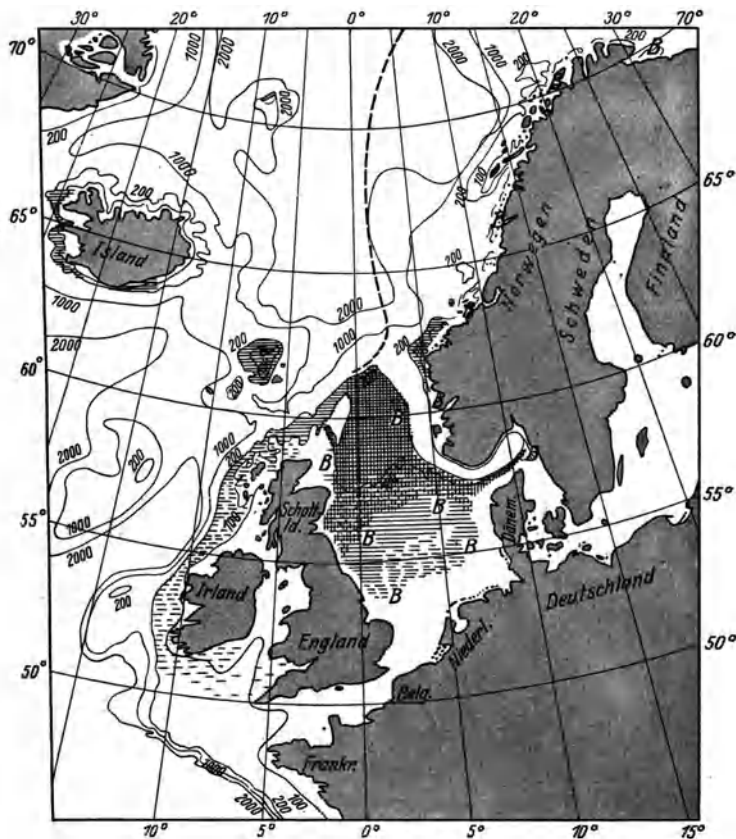


Abb. 75. Laichgebiete von *Gadus aeglefinus*. Die gestrichelte Linie gibt die westliche Grenze der freischwimmenden Larven vor der norwegischen Küste an. B Stellen an denen Bodenstadien vorkommen (nach HJØRT).

Kattegat in den Belt und Sund und in die westliche Ostsee getragen, in einem anderen Jahre nicht. Wahrscheinlich werden auch gute und schlechte Laichjahre, als auch die bereits erwähnte Verschiebung der Laichplätze durch hydrographische Verhältnisse bedingt, und daraus resultieren dann die großen Schwankungen im Bestand der Fische an einzelnen Jahresklassen und damit die gewaltigen Schwankungen im Fischereiertrag in einzelnen Distrikten und im gesamten.

Bei Island wurde die Verbreitung der Schellfischeier von SCHMIDT



näher verfolgt. Sie werden dort im April an der Süd- und Westküste über 50—200 m Tiefe angetroffen, etwas später an der West- als an der Südküste. Die pelagischen Larven erscheinen im Mai an der Süd- und Westküste, im Juli an der Nordküste und im August im Nordwesten der Insel. Sie leben länger pelagisch als die des Dorsches. Diejenigen Exemplare, die über größere Tiefen getrieben werden, sind in einem Stadium und zu einer Zeit noch pelagisch, wo sie an den Küsten der Nordsee und des Kanals schon am Boden leben.

Gewöhnlich findet man die ersten Bodenstadien im Juli. Sie sind häufig an den Küsten, auch an der Nordostküste Islands, um die Faröer herum, an der Westküste Britanniens und Schottlands und auch nördlich davon in der nördlichen Nordsee und vor Norwegen. Nach THOMPSON (1924) findet sich die O-Gruppe besonders dicht in den tieferen Regionen der nordwestlichen Nordsee. Weiter nördlich stehen diese Fische aber auch in flacherem Wasser, so bei Island in 10—50 m Tiefe.

Der erste Sommer wird somit im relativ tiefen Wasser zugebracht. Auch die I-Gruppe überschreitet nur wenig das Gebiet, das die O-Gruppe bewohnt und ist noch mehr als gleichaltrige Dorsche Bewohner der tieferen Regionen, wenn die Fische auch etwas nach flacherem Wasser hin sich verbreiten und man sie, 14—25 cm lang, in der mittleren Nordsee und dem Skagerrak findet. Dies scheint besonders im Herbst vorzukommen, und so zeigen sich z. B. bei Aberdeen im Oktober in 15—25 m Tiefe 11—23 cm lange Exemplare.

Das Wachstum des Schellfisches ist in den verschiedenen Teilen seines Verbreitungsgebietes recht verschieden. Die O-Gruppe wächst recht weit auseinander; immer sind die Tiere, die zuerst zum Bodenleben übergehen, die vorwüchsigen. FULTON beobachtete sie im August und Anfang September, 6—12 cm lang, bei Fair Isle in 110 m Tiefe. Im Oktober waren sie an der gleichen Stelle 8—16 cm groß. Die jüngeren Jahrgänge in der mittleren und nördlichen Nordsee wachsen z. B. in flacherem Wasser rascher als in tieferem. Allgemein kann ferner gesagt werden, daß das Wachstum im Norden und Osten geringer als im Süden und Westen ist, und daß die Weibchen etwas größere Wachstumsgeschwindigkeit als die Männchen haben. Für die Unterschiede in der Länge von den gleichen Jahresklassen an verschiedenen Orten nur zwei Beispiele:

Tabelle 97. Wachstum und Alter beim Schellfisch.

Altersgruppe	O	I	II	III	IV	V	VI	VII	Herkunft
Durchschnittsgröße in cm	—	21	27	34	39,5	41	43		Große Fischer-Bank (DAMAS)
	4,4	19	30	40,5	48,7	55	63	70,4	Island: (SAE-MUNDSON)

<sup>1</sup> Bei Island finden sich ziemlich ausgesprochene Unterschiede zwischen den Schellfischen der kalten Nord- und Ostküste und der warmen Süd- und Westküste; vorstehende Werte sind Mittelwerte von allen Küsten.

Mit dem 3. Jahr wird der Schellfisch zu einem typischen Wanderfisch. 24 cm lang dringt er als II-Gruppe in die südliche Nordsee ein (HEINCKE). Diese Wanderungen sind jahreszeitliche und verschoben z. B. in der Nordsee die Bestände derart, daß in der südlichen Nordsee ein Maximum vom Juli bis September und ein Minimum vom März bis Mai vorkommt. In der nördlichen Nordsee zeigen die Fangergebnisse zwei Anstiege, einen kleinen im Januar und einen hohen im Juni (HENKING). An der friesischen Küste trifft man den Schellfisch selten von März bis Mai; im Juli und während des Sommers zieht er sich, wenn seine Menge auch im ganzen zunimmt, unter die 40-m-Linie zurück, um dann von Oktober bis Januar wieder in flacheren Gründen vorzukommen. Man erkennt aus diesen Verschiebungen schon eine gewisse Abhängigkeit von den ozeanischen Strömungen, die eine stärkere Anreicherung von atlantischem Wasser im Spätsommer in der südlichen Nordsee bedingen.

Dieses Vordringen des Schellfisches in die südliche Nordsee wird aber sicher auch mitbedingt durch die Nahrungssuche. Der Schellfisch lebt (ähnlich wie die Scholle) hauptsächlich von kleinen Bodentieren (Krustern, Muscheln, Würmern, Stachelhäutern) und kleinen Bodenfischen. Seine Hauptweidegründe sind deshalb schlickiger oder schlickig-sandiger Boden. Je älter der Schellfisch wird, desto ausgedehnter sind seine Wanderungen, und so werden z. B. die größten Schellfische (45—70 cm lang und 5—10 Jahre alt) in der Nordsee weiter südlich gefangen, während der Hauptfang der noch unreifen 2—4jährigen Exemplare in der nördlichen Nordsee und im Skagerrak gemacht wird. Die älteren (verlaichten) Fische folgen oft den laichenden Heringen und erscheinen z. B. in großer Menge zwischen Oktober und März auf den Heringsbänken an der englischen und schottischen Ostküste (vgl. I. Teil, S. 459).

Mit dem ozeanischen Wasser dringen die Schellfische im Frühjahr und Sommer bis hoch hinauf nach Norden vor. EHRENBAUM beobachtete 71 cm große Exemplare noch zwischen den Bäreninseln und Spitzbergen. Nach THIELEMANN gehen mit der Nordhauptströmung sowohl kleine als größere Schellfische bis zur Murmanküste, wo letztere sich schärfer in ersterer halten, während die kleineren auch in arktischem Mischwasser von 0—2° C gefunden werden. Auch AWERINZEW betont, daß in der Barentsee die Bestände auf den verschiedenen Fischerbänken große Schwankungen aufweisen, die offenbar mit dem Andrang des warmen, sogenannten Golfstromwassers zusammenhängen, meint aber, daß die Verteilung der Schellfische dort noch nicht genügend bekannt ist um definitive Schlüsse über Wanderungen oder einen endemischen Bestand zu ziehen. Für das Vorkommen eines letzteren spricht, daß es ihm gelang, im Juni bei 71° nördl. Br. und 33° 30' östl. L. laichreife Exemplare zu erbeuten.

Südlich stoßen die großen Schellfische bis zum Kanal und bis zur Biscaya vor, und die größten Exemplare werden in den englischen Häfen weiter südlich als nördlich gelandet (RUSSEL). Die Altersklassen des

Schellfisches zeigen somit eine umgekehrte geographische Verteilung wie die des Dorsches, von dem die größten Exemplare weiter nördlich gefangen werden.

Deutliche Zusammenhänge zwischen dem Einströmen ozeanischen Wassers und dem Vorkommen von Schellfischen in dem Belt und der westlichen Ostsee wurden durch die Arbeiten von FISCHER, HEIDRICH, JOHANSEN und PETERSEN erwiesen. Gewöhnlich tritt der Schellfisch nur im Skagerrak und selten im Kattegat auf, in manchen Jahren aber, so im Winter 1924/25 und 1925/26 wurden im Kleinen Belt und in der Kieler Bucht beträchtliche Mengen gefangen. Es handelte sich bei den Anlandungen von 1925/26 durchwegs um 3jährige Fische. Die Untersuchungen von JOHANSEN und PETERSEN machten dann dieses Vorkommen mit einem starken Einströmen salzhaltigeren, ozeanischen Wassers vom Skagerrak durch das Kattegat sehr wahrscheinlich und konnten außerdem nachweisen, daß diese Bestände wahrscheinlich schon als Larven 1923 durch die atlantischen Tiefenströmungen eingebracht und dort herangewachsen waren. Im Frühjahr verschwanden die Fische wieder, aller Wahrscheinlichkeit waren sie, da sie der Laichreife entgegen gingen, in die Nordsee abgewandert. Wenigstens wurden im Mai 1926 immer noch kleine Tiere des Jahrganges 1923 und daneben solche des Jahres 1925 gefunden. Der Jahrgang 1924 fehlte völlig, was wohl damit zusammenhängt, daß der Einstrom von oceanischem Wasser 1924 sehr gering war, und es somit noch wahrscheinlicher wird, daß die 1925/26 gefischten Tiere tatsächlich als Larven 1923 eingeschwemmt wurden.

Bei seinem Herumziehen ist der Schellfisch auch viel weniger abhängig von der Wassertiefe als der Kabeljau. Während letzterer nur ausnahmsweise bis zu 500 m hinabgeht, wird der Schellfisch auch noch in 1000 m Tiefe angetroffen.

Wie wir sehen, sind die Laichplätze des Schellfisches räumlich beschränkt, und die laichreifen Tiere müssen von ihren Futtergründen z. T. recht weite Laichwanderungen unternehmen. Wahrscheinlich müssen die der südlichen Nordsee bis zu den nördlich vor Schottland gelegenen Laichplätzen ziehen. Leider sind wir im einzelnen über diese Wanderungen noch nicht genügend unterrichtet, da Markierungsversuche noch nicht in größerem Umfange vorgenommen wurden.

Über das Abwandern der verlaichten Exemplare von den Laichplätzen hat SCHMIDT interessante Beobachtungen bei Island angestellt. Dort wandert der verlaichte Schellfisch weit nach Nordwesten, Norden und Osten in das kalte Wasser hinein. An der Süd- und Westküste wird er dort nahezu das ganze Jahr gefangen, von Januar bis April ausschließlich in großen, laichreifen Exemplaren in 80—150m Tiefe. Diese ziehen im Mai nach dem Laichen auf flachere Gründe mehr in Küstennähe, um dort den Sandaalen nachzustellen, später gehen sie in tieferes Wasser zurück; kleinere und mittelgroße Fische erscheinen an ihrer Stelle; gegen

den Herbst aber tauchen auch wieder die großen auf. An der Nord- und Ostküste trifft man die verlaichten Schellfische in tiefem Wasser im Juni und Juli hinter den Scharen von *Mallotus* und *Ammodytes*. Im Herbst wandern sie dann wieder südlich nach den Laichplätzen.

Wenn so auch an den Rändern des Verbreitungsgebietes durch die verschieden starke Wandertendenz der verschiedenen Altersklassen eine gewisse Sortierung der Bestände bewirkt wird, so sind die Schwärme der mittleren und nördlichen Nordsee und die im Skagerrak doch aus den verschiedenen Größenklassen gemischt, ähnlich wie beim Dorsch. DAMAS fand z. B. 1906 im Skagerrak bei 1289 Exemplaren folgende Verteilung:

Tabelle 98. Alter, Größe und Zusammensetzung der Schellfischschwärme im Skagerrak (nach DAMAS).

Alter . . .	1½	2½	3½	4½	5½	6½	7½	8½	9½	10½
Anzahl . . .	5	621	45	146	355	85	27	4	—	1
vH . . . .	0,4	48,2	3,5	11,3	27,5	6,6	2,1	0,3	—	0,1
Größe in cm	22,5	27,8	34,1	42,1	47,1	53,6	58,4	66,2	—	64,0

**7. *Gadus merlangus* (Merlang, Wittling).** Der *Wittling* laicht überall dort, wo er vorkommt (vgl. Tabelle 91 und Abb. 76), jedoch nicht oder nur in unerheblichem Maße in der Ostsee. In der Nordsee findet das Laichgeschäft überall mit Ausnahme der flachen Küstenstriche von weniger als 20 m Tiefe statt, besonders reichlich östlich und südlich der Doggerbank in Tiefen von 40—50 m. Gewöhnlich beginnt das Laichen in den ufernahen Zonen und schreitet von da nach der Tiefe fort. Im Nordmeer werden die Eier nur in den Fjorden von Norwegen bis zur Höhe von Trondhjem gefunden, auch spärlich bei den Faröer, jedoch in reichlichem Maße südlich und westlich von Island. An der Westküste von Großbritannien von den Shetlands bis zur Südküste Irlands laicht der Merlang überall in Menge, ebenso im Kanal. Die südlichsten Laichplätze scheinen an der Südküste der Bretagne zu liegen (Abb. 76). Die Eier, die sehr rasch in die oberflächlichen Wasserschichten aufsteigen, schwanken in ihrer Größe beträchtlich und werden gegen Ende der Laichsaison kleiner — in der Nordsee geht ihre Größe von 1,213 mm im Januar auf 1,043 mm im Juni zurück.

Die ausgeschlüpfte Larve wächst mit Resorption des Dottersackes von 3,2—3,5 mm auf 4 mm heran und lebt ausschließlich an der Wasseroberfläche unter Quallen (*Aurelea* und *Cyanea*), von deren Eierstöcken sie lebt. Wenn auch McINTOSH das Vorkommen der jungen Merlange unter den Quallen mehr als zufällig ansieht, so gelang es SCHEURING nicht, erstere mit Planktonnahrung ohne Quallen aufzuziehen, wohl aber mit deren Eierstöcken<sup>1</sup>. Manchmal trifft man schon 4—5 cm lange junge

<sup>1</sup> Die Nahrung der älteren Merlange besteht aus kleinen Krustern (*Calaniden*, *Mysideen*, *Crangon*) und kleinen Fischen bis zur Größe vom Sprott.

Wittlinge am Boden, aber selbst 10—15 cm lange Exemplare kehren des öfteren zu dem pelagischen Leben unter Quallen zurück. Der Wittling lebt somit sehr lange im freien Wasser. Während dieser Zeit verbreitet er sich weit, besonders nach den flachen Küstenregionen, und die O-Gruppe ist besonders vor Flußmündungen und in den Wattenmeeren häufig.

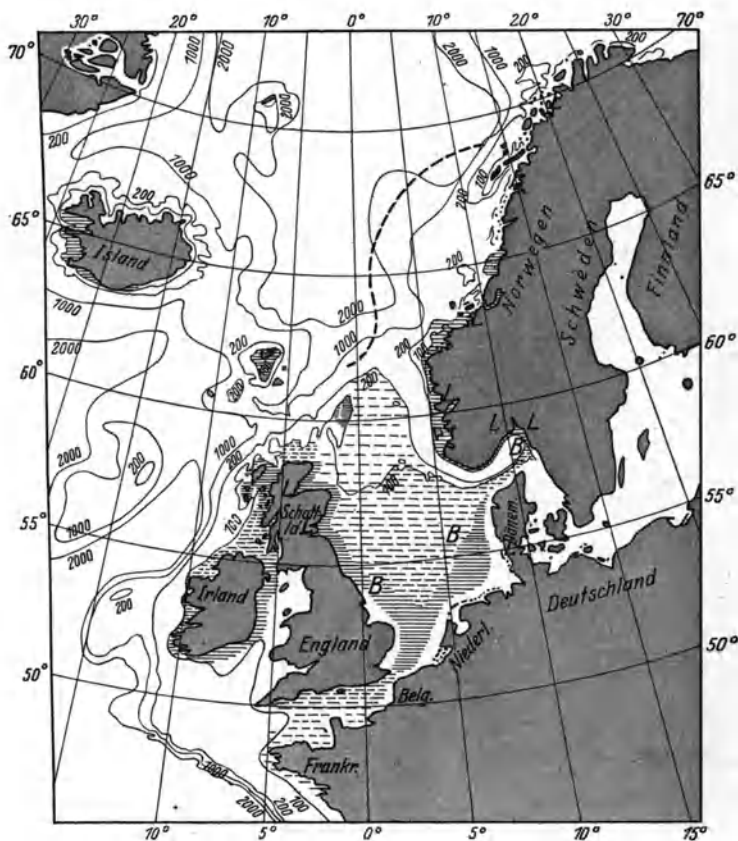


Abb. 76. Laichgebiete von *Gadus merlangus*. Die gebrochene Linie gibt die westliche Grenze für das Vorkommen freischwimmender Larven vor der norwegischen Küste an. *L* Vorkommen littoraler Bodenstadien der O-Gruppe. *B* Vorkommen von Bodenstadien der O-Gruppe (nach HJØRT).

Frisch geschlüpfte junge Larven finden wir im Frühjahr und Frühsommer in der ganzen Nordsee, im Skagerrak und Kattegat in reichlicher Menge, ebenso im Juni westlich von Schottland und etwas früher an der Westküste von Irland und im Kanal, in abnehmendem Maße, aber gegen die Biscaya zu. Der Zeitpunkt, zu dem die Larven zum Bodenleben übergehen, hängt von der Wassertiefe ab, über der sie sich befinden, und das pelagische Leben dauert über der Tiefe länger. Vom flachen Ufer bis zu

einer Tiefe von 100 m kann der Wittling zum Boden übergehen; in letzterem Falle wandert er dann aktiv gegen die Küste. Dort erscheinen die ersten jungen Merlange (5,5 cm lang) im August, und ihre Zahl nimmt bis zum September und Oktober dauernd zu. Die Größe der O-Gruppe schwankt beträchtlich. Sie beträgt an der englischen Küste im Oktober 6—16 cm, im Dezember 9—19; in norwegischen Gewässern im Dezember 4—17, und in deutschen haben die Fische zu der gleichen Zeit eine Durchschnittsgröße von 13 cm.

Die O-Gruppe überwintert auch größtenteils in der Nähe der Küste in 12—17 m Tiefe, wenn sich auch eine Anzahl von Tieren bis zu 110 und 120 m zurückziehen kann. Oft sind in den Uferregionen im Sommer die ersten drei Jahresklassen miteinander gemischt, wenn sie auch die Andeutung einer vertikalen Schichtung nach ihrem Alter ähnlich, aber nicht so ausgesprochen wie viele Plattfische, erkennen lassen. Überhaupt hat die Verbreitung und auch die Biologie des Wittlings manche Ähnlichkeiten mit der der Kliesche. Die I-Gruppe (Durchschnittsgröße 24 cm) drängt sich während des Sommers näher an das Ufer, nicht ganz so hoch zieht die ungefähr 32 cm große II-Gruppe; ihr folgt gegen Herbst eine kurze Strecke die III-Gruppe. Im Winter suchen alle etwas größere Tiefen auf. Die besten und größten Massenfänge werden im Spätsommer und im Herbst in Ufernähe, um die Jahreswende weiter draußen gemacht. Manchmal werden Massenfänge von Wittlingen auf den Heringslaichplätzen erbeutet.

Der Wittling ist somit trotz seines langen, pelagischen Larvenlebens in ausgesprochenerem Maße ein Standfisch, wie einer der anderen echten *Gadiden*. Ob er deshalb sich weitgehend in Rassen aufspaltet, ist noch nicht untersucht, doch könnte man aus der großen Verschiedenheit des Wachstums auf das Vorhandensein verschiedener Stämme schließen, und ich will deshalb noch in Tabellenform die Resultate von Altersbestimmungen an Merlangen von verschiedenen Fundplätzen angeben:

Tabelle 99. Alter und Länge von *Gadus merlangus*.

Jahresklasse	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Länge in cm	18,1	27,0	39,3	46,3	51,4	54,6	59,2	62,5
					Merlange v. Island (SAEMUNDSON)			
„ „ „	20,0	24,0	30,0	34,0	38,0	—	—	—
					Norwegische Merlange (DAMAS)			

**8. *Gadus esmarkii*.** *G. esmarkii* laicht wohl überall in seinem Verbreitungsgebiet mit einer deutlichen Bevorzugung der offenen und nicht zu flachen See, so z. B. massenhaft in der tieferen und nördlicheren Nordsee, in der norwegischen Rinne, in den tieferen Fjorden und auf der Romsdalbank, aber nur vereinzelt in der südlichen Nordsee unterhalb der 50-m-Linie. Reiche Laichplätze finden sich dann noch südlich und westlich

von Island, bei den Faröer und an den Nord- und Westküsten Großbritanniens. Hier nehmen die Eimengen in nordsüdlicher Richtung deutlich ab und im Kanal fehlen sie. Optimale Bedingungen für das Laichgeschäft sind: Tiefen von 60—200 m, Temperaturen um 6° C und ein Salzgehalt von 35—35,2 vT (DAMAS); HOEK (1910) gibt als maximale Tiefe nur 80 m an.

Aus dem 1—1,19 mm großen Ei schlüpft eine 3,2 mm lange Larve, die ein sehr ausgedehntes pelagisches Leben führt und häufig erst mit 54 mm zum Bodenleben übergeht. Die ersten Bodenstadien werden gewöhnlich im Juli etwas über 5 cm lang angetroffen, jedoch können noch im Oktober 31 mm große Larven pelagisch vorkommen (EHRENBAUM).

Die Brut ist in Tiefen von 50—200 m besonders häufig beiderseits von Schottland (FULTON), westlich und südwestlich von Island (SCHMIDT, PETERSEN), in der nördlichen Nordsee und im Skagerrak. Über die Bewegungen und das Triften der Brut und der Jungfische sind wir am besten durch die schottischen Untersuchungen orientiert. Die jüngsten Larven finden sich weit draußen bei den Shetlands und den Faröer; die O-Gruppe erscheint im August vor Aberdeen und Kinnaird-Head, wo sie auch den Winter über bleibt und eine Durchschnittslänge von 11,5 cm erreicht. Weiter nördlich dagegen, z. B. bei den Shetlands, verschwinden die Exemplare des ersten Jahrganges im Dezember aus der Küstennähe und erscheinen als I-Gruppe wieder im Mai. Hier bleibt sie wie an den anderen Küsten den Sommer über und zieht sich im September gegen das tiefere Wasser zurück, um im Dezember — 15—17 cm lang — wieder in flacheren Gebieten zu erscheinen und hier zu überwintern. Die II-Gruppe verläßt dann im Juni definitiv die flacheren Gründe und zieht sich — 20 und mehr Zentimeter lang — gegen die nördliche Nordsee in Tiefen bis zu 500 m zurück. Das Maximum der Fänge fällt in der nördlichen Nordsee in den Herbst.

**9. *Gadus minutus*.** Der Zwergdorsch reicht vom Mittelmeer wahrscheinlich bis zu dem Polarkreis, wenn er auch ein relativ wärmebedürftiger Fisch ist und optimale Laichbedingungen bei 10° C und einer Salinität von 32—35,35 vT (DAMAS) findet (vgl. Abb. 74). Die Tiefe, in der das Laichgeschäft sich vollzieht, beträgt zwischen 100 und 200 m. Die Eier sind 0,95—1,07 mm groß. Die Larven werden relativ früh, schon bei einer Länge von 23 mm in der Nähe des Bodens in ziemlich flachem (25 bis 60 m) Wasser, wenn auch noch planktonisch, angetroffen. Brut findet sich im Mittelmeer und längs der atlantischen Küste von Biscaya bis nach Norwegen, besonders häufig im Frühjahr westlich von Irland und im Kanal, in geringerem Maße im Sommer in der Nordsee (mit Ausnahme der südöstlichen Teile), im Skagerrak und in den südnorwegischen Fjorden.

Die jüngsten Bodenstadien sind 25 mm lang. Über die O-Gruppe ist anscheinend noch wenig bekannt. Die I-Gruppe trifft man im Oktober

13 cm lang in der nördlichen Nordsee in 80 m Tiefe; 21 cm lange Exemplare der II-Gruppe werden im September an der schottischen Küste beobachtet. Sonst ist mir über Wanderbewegungen nichts bekannt.

**10. *Gadus luscus* (Französischer Dorsch).** Dieser kleine, 15 bis 18 cm große und bis 200 g schwere *Gadide* liebt warmes Wasser und hält sich häufig in Tiefen von 250—300 m, wenn er auch nicht selten in flacheres Wasser geht, und z. B. alljährlich ältere Exemplare, die sogenannten „Bibs“ oder „Brassies“ mit kleineren Dorschen und Schellfischen gemischt, im Sommer vor den englischen und schottischen Küsten, besonders den Ostküsten, augenscheinlich von Süden herkommend, erscheinen.

Die Laichplätze und Laichzeiten von *G. luscus* decken sich weitgehend mit denen von *G. minutus*, besonders im Atlantischen Ozean. Außerdem wird in geringem Maße auch in der südlichen Nordsee gelaicht (Abb. 74). Optimale Laichbedingungen findet *G. luscus* bei Temperaturen von 10° C, 32—35,35 vT Salzgehalt und in Tiefen von weniger als 100 m (DAMAS); nach HOEK liegen die Laichplätze nie tiefer als 60 m.

Die Larve, die 3 mm lang das 0,97—1,23 mm große Ei verläßt, lebt nur eine relativ kurze Zeit planktonisch und wird deshalb nicht sehr weit verbreitet. Man findet sie vom Golf von Biscaya bis zur Westküste von Schottland und nur vereinzelt in der Nordsee. Schon mit 20 mm Länge geht sie in Bodennähe und bevorzugt Wasser mit schwächerem Salzgehalt in Buchten und vor Flußmündungen, wo sie noch eine Weile in den unteren Wasserschichten pelagisch lebt; mit 50 mm haben alle Exemplare in der Nähe der Küste den Übergang zum Leben am Boden gefunden.

**11. *Gadus poutassou*.** *G. poutassou* ist von allen *Gadiden* am ausgesprochensten ein Bewohner des freien Wassers. Er ist ein typischer „Südfisch“ und meidet arktisches Wasser. Seine optimalen Laichbedingungen findet der Fisch in Tiefen von 1000 und mehr Metern bei Temperaturen von 6—9° C und einem Salzgehalt von 35,3 vT (DAMAS). Seine Hauptlaichgebiete liegen deshalb längs der 1000-m-Kante vom Mittelmeer bis zur Südwestküste von Island, nicht über den 62.° nördl. Br. hinaus (Abb. 77). Die Eier sind noch nicht bekannt, sie scheinen bathypelagisch zu sein. Die kleinsten bekannten pelagischen Stadien, 4—7 mm lang, erbeutete SCHMIDT über Tiefen von 1000 m; auch sie leben anscheinend mehr in der Tiefe. 15 mm große Larven sind aber auch aus höheren Schichten längs des kontinentalen Sockels und von der nördlichen Nordsee und vom Skagerrak bekannt. Ältere Jungfische (50 mm lang) werden im Sommer bei den Faröer, an den englischen Küsten, in der Nordsee und im Skagerrak gefunden.

**12. *Gadiculus (Gadus) argenteus*.** *G. argenteus* hat in seinem Verbreitungsgebiet und in seiner Biologie gewisse Ähnlichkeiten mit *G. poutassou*, geht aber etwas weiter nach Norden und nimmt zum Laichen mit



Tiefen von 400—1000 m vorlieb. Optimale Laichbedingungen liegen bei Temperaturen von 6—9° C und einer Salinität von 35,3 vT (DAMAS). Das Laichgeschäft findet im Frühjahr in wechselnder Intensität vom Mittelmeer längs des Abfalles des europäischen Kontinentalsockels bis zum Nordmeer statt (Abb. 77). Eier wurden auch von DAMAS in norwegischen Fjorden festgestellt, und man kennt von dort eine Reihe pelagischer

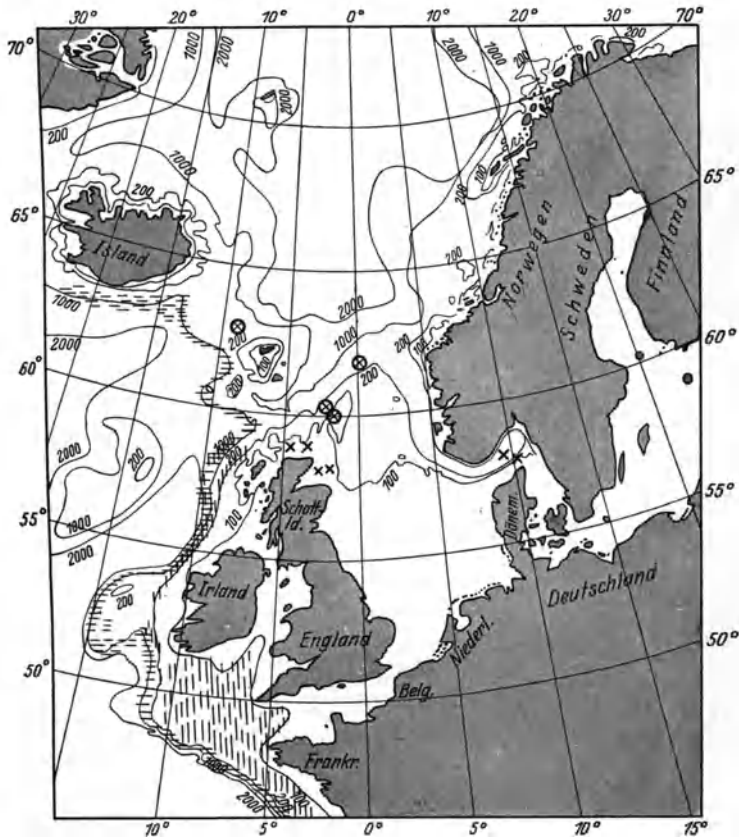


Abb. 77. Laichgebiete der in tieferem Wasser laichenden Gadiden.

— — — *Gadus poutassou*. ||| *Merlucius merluccius* im Frühjahr.  
 × × *Merlucius merluccius* nach 1. Juli. ⊗ *Gadiculus argenteus*.

Stadien von 4—36 mm Länge. Die jüngsten fand SCHMIDT im Mai und Juni über Tiefen von rund 1000 m; ein 30 mm großes Exemplar fing HOLT in 360 m Tiefe, so daß vieles darauf hindeutet, daß die Larven bathypelagisch sind. In der nördlichen Nordsee werden kleine Jungfische vereinzelt nach dem 1. Juli angetroffen, ebenso bei den Shetlands.

**13. *Merlucius*.** Das Genus *Merlucius* umfaßt Fische, die wärmeres

Wasser dem kalten vorziehen. *M. productus* lebt im amerikanischen Pazifik von Santa Catalina bis zum Puget Sound. *M. bilinearis* bevölkert den Nordwestatlantik von den Bahamas bis zur Belle-Île-Straße. Er ist nahe mit der wichtigsten und bestbekanntesten Art *M. merluccius* (*vulgaris*) verwandt. Über den Seehecht sind wir in den letzten Jahren, besonders durch die Arbeiten von LE DANOIS und HICKLING, ziemlich eingehend unterrichtet worden. Sein Heimatgebiet ist das Mittelmeer bis zum Bosphorus und die Westküsten des Atlantischen Ozeans; hier reicht er südlich bis zum Kap der Guten Hoffnung und nördlich und östlich bis zum Skagerrak und Bohuslän und zu den Lofoten (bis 68° nördl. Br.), ist häufig längs der französischen und irländischen und an der englischen West- und Südküste; er wird seltener gegen Schottland und erreicht bei den Faröer seine Nordgrenze. In die Nordsee dringt er alljährlich in Scharen vor und gelangt auch gelegentlich in das Kattegat und in die westliche Ostsee. An manchen Stellen seines Verbreitungsgebietes schwankt seine Häufigkeit in den einzelnen Jahren beträchtlich, so waren z. B. die Anlandungen an den Häfen des Kanals früher (vor 30 Jahren) weit bedeutender als jetzt (BOYTON)<sup>1</sup>.

Diese Schwankungen der Jahreserträge in der Fischerei auf *Merluccius* in verschiedenen Gegenden deuten schon auf starke Wanderbewegungen dieses Fisches hin, noch mehr die Fluktuationen in den Anlandungen des Seehechtes an bestimmten Küstenstrecken innerhalb eines Jahres, wie sie die Kurve in Abb. 77 für das Fanggebiet westlich von Großbritannien zeigt. An der Westküste von England und um Irland herum vollzieht sich der Fang auf den Seehecht (Hake) das ganze Jahr über, hauptsächlich in Tiefen von rund 200 m, wo große und mittelgroße Tiere gefangen werden. Die Tiefe, innerhalb der sich *Merluccius* dort aufhält, zeigt täglich Schwankungen; tagsüber stehen die Fische dicht über dem Boden und können mit dem Trawl gefischt werden, nachts suchen sie mehr das freiere Wasser und kommen selbst in die Nähe der Oberfläche. Diese täglichen, vertikalen Wanderungen sind bedingt durch die Nahrungssuche; der Seehecht folgt seinen Beutetieren — in erster Linie *Gadus poutassou*, dann *Gadiculus argenteus* und *Hering* und *Cephalopoden* —, die ihrerseits mit ihren Nährtieren (Organismen des Planktons) tägliche Vertikalwanderungen ausführen. Im Frühjahr und Sommer ist aber auch der Fang auf Seehecht in flacheren, küstennahen Regionen ergiebig.

Bei der Betrachtung der Wanderungen des Seehechtes müssen wir wieder unterscheiden zwischen dem Zuströmen der Laichfische zu flacheren Stellen und den Nahrungswanderungen der verlaichten und der noch nicht reifen Tiere. So sind auch in der Kurve (Abb. 78) die Jahrgänge

<sup>1</sup> Verschiedene Rassen innerhalb des Verbreitungsgebietes sind noch nicht sicher festgestellt, ihre Existenz ist aber nach den Angaben von PIETSCHMANN und HICKLING sehr wahrscheinlich.

I—XII enthalten und neben Fängen längs der 200-m-Linie auch solche aus flacherem Wasser<sup>1</sup>. Eine Ansammlung von Seehechten in Tiefen von 60—120 m Tiefe treffen wir zur Laichzeit und später im Sommer. Im Winter aber ziehen sich alle in größere Tiefen (200 und mehr Meter) zurück.

Der Seehecht laicht überall dort, wo er ständig vorkommt, so im Mittelmeer und an den atlantischen Küsten, wo sich der nördlichste Laichplatz bei den Orkneys findet. Weiter darf wahrscheinlich ein Teil-laichgebiet, wenn auch gegenüber den Massenlaichplätzen westlich von England und Irland von nur geringer Bedeutung, im Skagerrak, auf der Jütland- und Kleinen Fischerbank gesucht werden (Abb. 77). Die optimalen Laichbedingungen sind nach DAMAS in 100—200 m Tiefe, bei Temperaturen von 10° C und einem Salzgehalt von 35 vT und mehr zu suchen. Häufig wird aber auch in flacherem Wasser gelaicht und an manchen Stellen, z. B. an der marokkanischen Küste und vor St. Vincent, auch in weit größerer Tiefe, vielleicht hinab bis zu 1000 m. SCHMIDT (1908) hat junge Larven

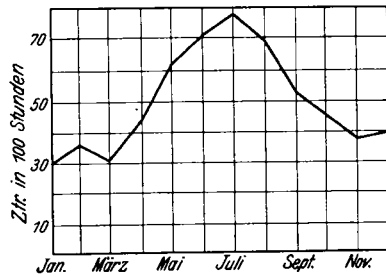


Abb. 78. Die in den einzelnen Monaten in den Jahren 1923—1925 an der Westküste von Großbritannien und Irland gefangenen Mengen von Seehecht (nach HICKLING).

in den mittleren Wasserschichten über solchen Tiefen getroffen und CLARK vereinzelte laichreife Exemplare dort erbeutet.

Die Eier von *Merlucius* und ihre Verbreitung sind aus den nordischen Meeren und dem Atlantik nicht sehr gut bekannt, wohl aber durch RAFFÄELE aus dem Mittelmeer eingehend beschrieben. Sie sind dort 0,94—1,03 mm groß und besitzen eine große Ölkugel; Eier von der Jütlandbank maßen 0,94—0,97 mm (EHRENBAUM). Die frisch geschlüpfte Larve wächst von 3 mm nach Resorption des Dotters auf 4 mm heran und lebt planktonisch in den mittleren Wasserschichten; SCHMIDT u. a.

<sup>1</sup> Wie im einzelnen sich die monatlichen Fänge in den Jahren 1906—1910 verteilen, mag folgende Tabelle, die ich MEEK entnehme, zeigen. Aus ihr ist auch die relative Abnahme von *Merlucius* an Häufigkeit von Süden nach Norden gut zu erkennen, da sie den Anteil von Seehecht an den Gesamttrawlfängen angibt.

Tabelle 100. Anteil des Seehechtes an den Gesamttrawlfängen (nach MEEK).

Gebiet	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
West-Schottland . . . . .	3,6	1,9	1,7	1,7	5,1	7,2	15,5	14,3	12,2	10,8	12,9	10,2
Süd-Irland . . . . .	36,1	41,8	45,4	61,6	83,5	81,9	77,0	63,9	54,5	41,6	37,7	38,4
Biscaya Golf . . . . .	66,6	78,2	81,7	73,1	78,9	77,2	86,2	75,0	95,2	85,8	76,5	71,5

konnten sie besonders massenhaft an dem Abhange des Kontinentalsockels von Europa über Tiefen von 100 bis zu 500, ja bis 1000 m feststellen.

Über die Trift und über die Umwandlung der Larven zum Bodestadium wissen wir noch wenig; sicher bleiben sie recht lange, möglicherweise den Winter über planktonisch. HOLT erbeutete (im Frühjahr?) 1,2 und 3,8 cm große Bodestadien in 150 m Tiefe; 10 cm lange Stadien sind durch SMITT und COLLET aus südnorwegischen Fjorden in 50—150 m Tiefe bekannt geworden, und 15—20 cm lange Jährlinge wurden an der irischen Küste im April und Mai beobachtet.

Die Laichzeit von *Merluccius* fällt zusammen mit der Erwärmung des Wassers im Frühjahr und Frühsommer und dauert im Gesamtverbreitungsgebiet fast das ganze Jahr über. Das Zuströmen zu den Laichplätzen erfolgt an den Westküsten Europas im Süden eher als im Norden, so daß der Eindruck entstehen konnte, als ob die Laichschwärme wie eine Welle von Süden gegen Norden längs der Küste vordrängen, in Wirklichkeit aber erfolgt der Zuzug gegen die flacheren 90—150 m tiefen Laichplätze direkt aus dem tieferen Wasser (SCHMIDT, LE DANOIS, CLARK, HICKLING). Die intensive Fischerei auf laichenden Seehecht setzt ein: In der Höhe des 49.° nördl. Br. im Dezember und Januar, sie ist ergiebig beim 52.° nördl. Br. Anfang März und beim 53.° nördl. Br. Ende März. Im Norden sind die Laicher — Fische von mehr als 3 Jahren — im Dezember noch zerstreut und ihre Gonaden unentwickelt, wenn vor Marokko das Laichgeschäft bereits seinen Höhepunkt hat. An der westenglischen und irländischen Küste dauert die Laichzeit von März bis August, und merkwürdigerweise zeigen sich Maxima am gleichen Ort zu verschiedenen Zeiten, zu denen sich die Fische massenhaft meist nur für kurze Zeit, wenige Tage oder nur selbst Stunden in flacherem Wasser zusammenfinden. Worauf diese Ansammlungen beruhen, ob sie Beziehungen zu hohen Tiden oder zu Mondphasen haben, ist noch nicht genügend geklärt. Meist bleibt das Gros der Laicher nur kurze Zeit auf dem Laichplatz, besonders die Weibchen zerstreuen sich sehr bald wieder und gehen meist zunächst wieder unter 180 und 200 m Tiefe zurück. Andere aber bleiben den Sommer über auch in flacherem Wasser, anscheinend hauptsächlich ältere Jahrgänge (über 7 Jahre), die nicht mehr jedes Jahr laichen oder überhaupt steril werden.

In Küstennähe über Tiefen von 100—120 m finden sich etwas später als die Laicher auch die unreifen Fische ein, um hier in dem warmen Küstenwasser sich heranzufressen; sie erhalten im Laufe des Sommers noch Zuzug von größeren verlaichten Tieren und machen recht beträchtliche Nahrungswanderungen. Sie ziehen an der französischen Küste z. B. hinter Pilchardzügen nach und wandern auch in die Nordsee ein (HENKING, EHRENBAUM, LE DANOIS). Das Eindringen erfolgt hier von Norden her und hält streng mit der Ausbreitung des warmen atlanti-

schen Wassers Schritt. Die Fische erscheinen an verschiedenen Punkten deshalb mit großer zeitlicher Regelmäßigkeit (D'ARCY THOMPSON). In der Nordsee folgt der Seehecht den Herings- und auch den Sandaal-schwärmen und kann bis zur Deutschen Bucht und bis zum Belt und in die Ostsee vorstoßen.

Im Herbst (Oktober) mit dem Abebben des ozeanischen Wassers und dem Abkühlen der Küstenregionen verlassen die Seehechte das flache Wasser wieder und ziehen sich in der Reihenfolge: Kleinere, mittlere, große nach größeren Tiefen zurück. Diese rückläufige Wanderbewegung zeigt sich in der Nordsee deutlich in einer Abnahme der Fänge in den südlichen Teilen und einer immer nach Norden sich verschiebenden Zunahme. Es ist aber fraglich, ob sich alle Fische von der Nordsee zum Atlantischen Ozean zurückziehen, möglicherweise nehmen manche auch Winterquartier in der Tiefen (norwegischen) Rinne, und es ist nicht unwahrscheinlich, daß wir hier einen einheimischen Bestand vor uns haben (vgl. Laichplätze).

**14. Molva.** Das Genus *Molva* umfaßt, wie schon aus seiner Verbreitung (siehe Tabelle 91 und Abb. 80) geschlossen werden kann, „Südfische“, die auf atlantisches, wärmeres Wasser beschränkt sind, wenn auch ihre Vertreter mit den atlantischen Strömungen (Golfstrom) weit nach Norden gehen. Alle drei Arten sind mehr pelagische Fische als die meisten anderen Gadiden, die als gute Schwimmer beträchtliche Wanderungen zurücklegen können.

Die Eier von *M. elongata* sind noch unbekannt; SCHMIDT fand 25 bis 60 mm große Stadien in der Nähe der Oberfläche über 1000—2000 m Tiefe südwestlich von Island und in der Biscaya, so daß wahrscheinlich als Laichplätze der Abfall des europäischen Kontinentalsockels (Abb. 79) und daneben wohl auch das Mittelmeer für diese Art in Betracht kommt.

Auch von *M. byrkelange* (*dipterygia*) kennt man die Eier noch nicht, wohl aber planktonische Larven von 6—80 mm Größe und darf aus diesen Funden schließen, daß die Laichablage ebenfalls an dem Abhang der europäischen Platte von der irländischen Küste bis über die Biscaya hinaus stattfindet (Abb. 79). DAMAS gibt als wahrscheinliche optimale Laichbedingungen Tiefen von 400—1000 m, Temperaturen von 6—9° C und einen Salzgehalt von 35,3 vT an. Das Laichgeschäft fällt in die Monate März bis Juni. SCHMIDT fand die jüngsten Stadien südlich von Island, bei den Faröer und westlich von Schottland; vereinzelt erbeutete DAMAS größere, pelagische Stadien in tieferen südnorwegischen Fjorden und in den tiefen Teilen des Skagerrak. Die jüngsten bekannten Bodestadien sind 11 cm lang (SCHMIDT).

*Molva molva*, der *Leng*, laicht überall wo er vorkommt von April bis Juni in 60—200 m Tiefe westlich von den Shetlands und den britischen Inseln bis zur Biscaya, jedoch nimmt die Intensität von Norden nach Süden ab (Abb. 79). Im April werden die Eier in der Deutschen Bucht

gefunden. Gegen Ende des Frühjahrs werden die Laichgebiete weiter nach Norden verlegt, und massenhaftes Laichen findet bei den Faröer und an der westlichen Südküste Islands statt, in etwas mäßigerem Umfange auch in der nördlichen Nordsee, im Skagerrak und auf den norwegischen Küstenbänken bis nicht ganz zu den Lofoten hin, wo noch

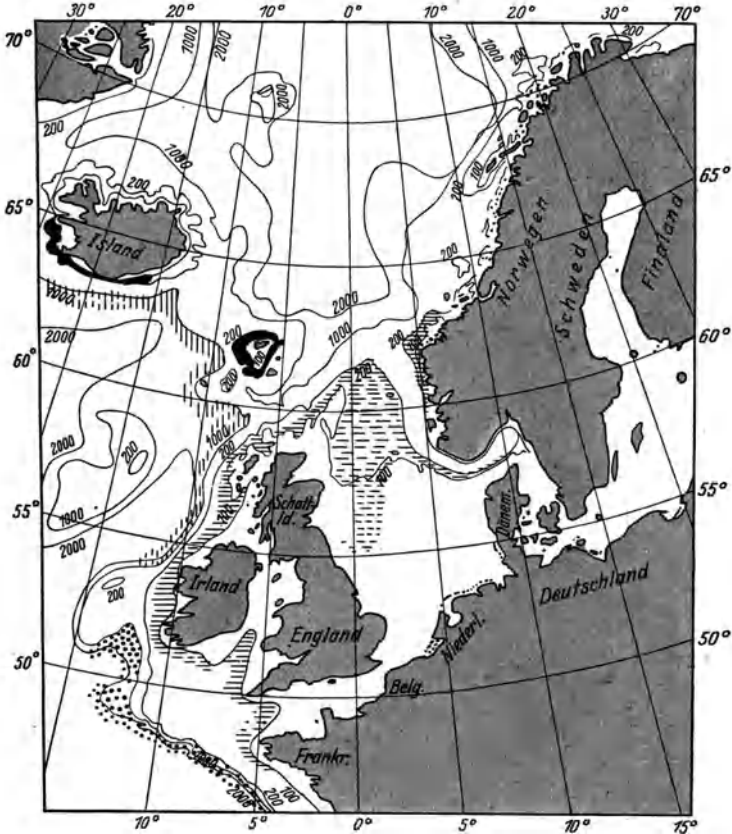


Abb. 79. Laichgebiete des Genus *Moltva*. — und schwarze Stellen: *Moltva molva*.

⋯ *Moltva byrkelange*.    ▨ *Moltva clongata* (nach HJORVI).

im August Eier angetroffen werden können (Abb. 79). Optimal ist das Laichen bei 7° C und bei 35,2 vT und mehr Salzgehalt (DAMAS).

Die Eier sind 1,07—1,13 mm groß und besitzen eine 0,28—0,31 mm große Ölkugel. Die Larven, die beim Ausschlüpfen 3,2 mm messen, werden zunächst in den oberflächlichen Wasserschichten angetroffen und erscheinen im Juli und August in der Nähe der Küste (z. B. vor Norwegen), wohin sie hauptsächlich durch den Golfstrom verfrachtet werden. Bald gehen sie aber in mittlere Wassertiefen (30—100 m), wo sie im

Sommer und Herbst pelagisch leben. Die größten bisher beobachteten Stadien maßen 22 mm. Die Metamorphose vollzieht sich im Winter in mittlerer Wassertiefe (40—100 m). Die jüngsten Bodenstadien sind 80 mm lang und werden im Dezember gefunden (40—100 m).

Die I-Gruppe erscheint dann im nächsten Frühjahr (maximal 18 cm lang) an felsigen Küsten, z. B. bei Schottland und Norwegen. Gegen Ende des Jahres zieht sie sich in tieferes Wasser zurück, um im nächsten Frühjahr wieder gegen die Küste, wenn auch nicht so nahe, zu wandern. Je älter die Fische werden, desto mehr führen sie ein Leben weiter draußen auf der See, wo sie bis zu Tiefen von 250 m hinabsteigen und sich hauptsächlich von *Fischen* (Schollen und Knurrhahn), *Krustern* und auch von *Echinodermen* nähren.

Die Bevorzugung tieferen Wassers erkennt man deutlich aus der Tatsache, daß die maximalen Fänge dieses Fisches in der mittleren und nördlichen Nordsee und westlich von Großbritannien gemacht werden.

Die Fänge verteilen sich nicht gleichmäßig auf das ganze Jahr, sondern sind in der Nordsee am größten im März und Mai, am kleinsten von Dezember bis Januar, woraus klar hervorgeht, daß der Leng im Winter sich in tieferes Wasser zurückzieht. Daß ein Fangmaximum in dem Skagerrak in die Wintermonate und an der Küste von Cornwall in Januar und Februar fällt, deutet einwandfrei auf die saisonellen Wanderungen zwischen tieferem und flacherem Wasser hin. Ebenso wird dadurch, wie ferner durch die Tatsache, daß die größten Fänge bei den Shetlands von Mai bis August gemacht werden, die Abhängigkeit des Leng vom atlantischen Wasser deutlich demonstriert.

15. *Lota*. *Lota vulgaris*, die *Quappe*, *Rutte* oder *Trüsche*, ist die einzige Vertreterin der *Gadiden* die ins Süßwasser gegangen ist. Sie ist nah mit dem Genus *Molva* verwandt und hat sich wahrscheinlich im Tertiär von ihm abgespalten und sich an das Süßwasser angepaßt. *Lota vulgaris* ist, wie aus Abb. 80 zu ersehen, über den größeren Teil der nördlichen Hemisphäre verbreitet und es sei dahingestellt, ob *L. maculosa* in Nordamerika eine Varietät oder eine eigene Art ist. Der Fisch lebt in Bächen, Flüssen und Seen und geht nicht selten auch ins Brackwasser über, z. B. in die östliche Ostsee, vermeidet aber höheren Salzgehalt. Besonders häufig ist der Fisch in den Flüssen Sibiriens, so im Ob und Irtysh.

Die Rutte liebt klares, kühles Wasser und steigt in Bächen bis zur Forellenregion (2000 m Höhe) empor. In Seen bewohnt sie in der Jugend mehr die Halde, besonders gern am Einlauf von Bächen, um sich später in das tiefere Wasser zurückzuziehen. Größere Exemplare finden sich ausschließlich in der Tiefe und gehen bis zu 200 m hinab; kleinere Tiere scheinen Steingrund vorzuziehen, während alte mehr im Schlamm leben. Tagsüber hält sich die Rutte einzeln unter Steinen, Baumwurzeln, in Löchern verborgen, nachts wird sie lebhaft und geht, langsam umher-

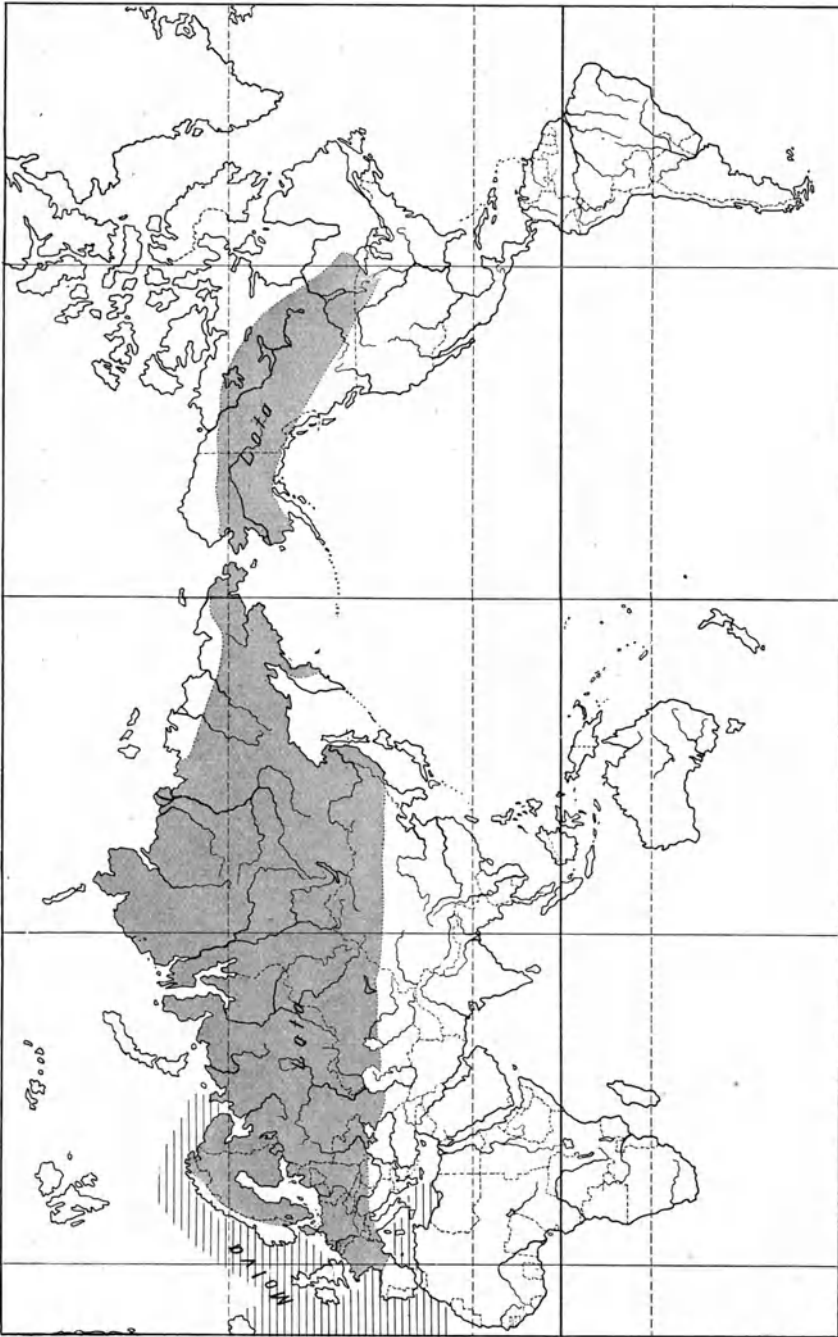


Abb. 80. Verbreitung der Genera *Moltz* und *Lotz* (nach Morsk).



schwimmend, meist dicht über dem Boden ihrer Nahrung nach. Sie frißt gierig andere Fische, verschmäht aber auch Krebse und Insektenlarven durchaus nicht und ist ein besonders gefährlicher Laichräuber auf den Laichplätzen der *Salmoniden* und *Coregonen*, zu denen sie manchmal in Menge zieht. Winters über lebt der Fisch in größerer Tiefe als im Sommer.

Die Rutte ist ein Winterlaicher; von der zweiten Hälfte des November bis in den März hinein setzt sie — in den verschiedenen Gegenden zu etwas verschiedenen Zeiten — ihre 0,8—1,5 mm großen Eier ab<sup>1</sup>. Die Eier sind klebrig und werden lose an Steinen und Sand auf dem Boden verstreut oder treiben dicht über diesem. Das Laichgeschäft vollzieht sich meist an flachen, sandigen Stellen im See oder in Bächen. Kleine und jüngere Rutten (die Rutte wird mit dem 3. oder 4. Jahr geschlechtsreif) unternehmen kurze Laichwanderungen in Zuflüsse und Gräben, wo sie in Scharen zusammengedrängt ihre Eier absetzen; ältere Rutten dagegen laichen ausschließlich in der Tiefe (bis zu 200 m) und die Eier werden direkt in den Schlamm abgelegt. Die Ausdehnung der Laichwanderungen variiert in den verschiedenen Gegenden je nach den örtlichen Bedingungen beträchtlich. So berichtet NUFER, daß im Vierwaldstätter See alle Rutten in der Tiefe laichen, im innern See bereits im Januar, im äußern erst im Februar und März. Auch im Wettersee soll das Laichgeschäft in der Tiefe stattfinden. Im Brackwasser wird jedoch nicht gelaicht, sondern ins Süßwasser gewandert.

16. *Phycis*. Die Gattung *Phycis* ist in ihren europäischen Vertretern: *Ph. blennoides* und *Ph. mediterraneus* und ihren amerikanischen Angehörigen *Ph. chuss*, *Ph. tenuis* und *Ph. chesteri* noch wenig bekannt. Wahrscheinlich laichen diese Fische auf der Hochsee. Nach KYLE sind die Eier<sup>2</sup> einer der europäischen Formen 0,80—0,88 mm groß und entbehren der Ölkugeln; und MARION erwähnt 2—2,2 mm lange Larven. COUCH erbeutete 10 cm lange Bodenstadien in 40 m Tiefe.

Verlaichte Exemplare kommen an die Küsten. Über Laichzeit und Laichplätze ist aber nichts genaues bekannt.

17. *Motella* = *Onos*. Die *Onos*-Arten gleichen in vielen Zügen ihrer Biologie den *Gadiden*, wenn sie auch in der Mehrzahl mehr Tiefenbewohner sind. Auch sie haben freischwimmende, pelagische Eier — von denen der *Gadiden* durch den Besitz einer großen Ölkugel unterschieden — und Larven, die weit durch Strömungen passiv verbreitet werden. Bei den am Ufer lebenden Formen folgt dann ein teilweises Rückwandern der Bodenstadien gegen die Küsten und außerdem werden von diesen weg und auf sie zu saisonelle Wanderungen ausgeführt.

<sup>1</sup> HOFER (1913, Schweiz. Fischerei-Zeitg.) errechnet die Eizahl für eine 44 cm lange und 650 g schwere Rutte auf 7 Millionen.

<sup>2</sup> Sicher zu *Phycis* gehörige Eier sind aus dem Mittelmeer aus der Umgebung von Banyuls bekannt.

Die Arten *O. septentrionalis* (Nordatlantik, vor Grönland und Norwegen), *O. ensis* (im tiefen Wasser des Nordwestatlantik von Grönland bis zum Kap Hatteras), *O. reinhardti* (Nordatlantik und Eismeer) und *O. tricirratus* (im Mittelmeer und Ostatlantik) sind noch zu wenig bekannt, als daß auf sie hier eingegangen werden könnte. Sie alle leben in tiefem Wasser, und hier vollzieht sich wohl auch das Laichgeschäft. Die letzte Art dringt gelegentlich von Madeira bis zu den Britischen Inseln und selten sogar bis nach Norwegen vor; ihre Larven wurden im Mittelmeer und bei Madeira gefunden.

Etwas besser aber noch nicht genügend bekannt sind die beiden nordeuropäischen Arten: *O. cimbrius* und *O. mustelus*. Die erstere ist noch mehr ein Bewohner des tieferen Wassers, kommt z. B. in der Ostsee, im Danziger- und Gotlandtief vor, während letztere auch dicht unter Land angetroffen wird. *O. cimbrius* laicht im Frühjahr und Sommer in relativ tiefem Wasser; das Hauptlaichgeschäft fällt in der Nordsee in den Mai, in der nördlichen Nordsee und in der Ostsee aber später, es zieht sich dort bis zum August hin. Die Eier messen 0,66—0,88 mm in der Nordsee, 0,81—1,32 mm in der Ostsee, wo dieselben östlich bis zum Gotlandtief gefunden werden<sup>1</sup>. *O. mustelus* laicht dicht unter der Küste, oft sogar in brackischem Wasser. Die Eier sind 0,66—0,98 mm groß. 22,5 mm lange Larven sind an den britischen Küsten und in der Nordsee in den Sommermonaten nicht selten und werden später mit solchen von *O. cimbrius* gemischt, die von tieferem Wasser gegen die flacheren Stellen treiben. Die Larven sind zuerst durchscheinend, später werden sie silberig<sup>2</sup> und gehen unter Verlust des Silberglanzes mit ungefähr 40 mm zum Bodenleben über; jedoch kennt man auch noch 45 mm große Exemplare aus oberflächlicheren Wasserschichten. *O. mustelus* hält sich sowohl im Larvenstadium, als auch als O-Gruppe dicht am Ufer auf; *O. cimbrius* geht weiter hinaus und tiefer hinab, wenn auch erstere manchmal weit draußen in der Nordsee getroffen wird (EHRENBAUM). *O. mustelus* verbringt auch in Landnähe ihren ersten Winter; ältere Stadien führen aber wahrscheinlich saisonelle Wanderungen aus und stehen im Sommer näher an der Küste als im Winter.

**18. Raniceps raninus.** Der *Froschdorsch* ist eine Küstenform und lebt mit Vorliebe an flachen felsigen Gestaden. Hier werden auch in Küstennähe sowohl im Atlantik als in der Nordsee die pelagischen Eier abgesetzt. Diese sind 0,75—0,91 mm groß, besitzen eine Ölkugel und lassen eine 2,3—2,9 mm große Larve entschlüpfen. Diese lebt bis zu einer Länge von 17—20 mm planktonisch. 5—13 mm lange Stadien sind von August bis Oktober nicht selten im Moray-Firth (Mc INTOSH, SCHMIDT), bei den Shetlands und den Faröer (SCHMIDT), im Juli in der

<sup>1</sup> Die Eier werden selbst noch bei einem Salzgehalt von 6,55 vT schwimmend gefunden.

<sup>2</sup> Dieses Stadium wurde früher unter dem Namen „*Couchia*“ als eigene Art beschrieben.

Deutschen Bucht (HEINCKE und EHRENBAUM), im Juli im Skagerrak (MALM) und von August bis September südwestlich von Island (SCHMIDT). Am häufigsten werden die Larven über Tiefen von 20—30 m gefunden, wenn sie auch SCHMIDT westlich von Schottland über solchen von über 1000 m beobachtet hat. Die Umwandlungsstadien sind noch nicht genügend bekannt; völlig metamorphosierte Bodenstadien werden — 20—25 mm lang — an den gleichen Stellen wie die alten Tiere gefunden.

**19. *Brosmius brosme*.** *Brosmius brosme*, der bis zu 1 m lang wird, ist stellenweise, besonders in den nordöstlichen Teilen des Atlantik, ein wichtiger Wirtschaftsfisch. Seine 1,29—1,51 mm großen Eier besitzen eine 0,23—0,30 mm große Ölkugel. Sie werden hauptsächlich in einer Tiefe von 200—600 (1000) m bei Temperaturen von 6—9° und einem Salzgehalt von 35—35,5 vT (DAMAS) abgesetzt<sup>1</sup>.

Die Hauptlaichplätze liegen westlich und südlich von Island, bei den Faröer, westlich und nördlich von Schottland, in der nördlichen Nordsee (Große Fischerbank), im Skagerrak und längs der norwegischen Küste nördlich bis zu den Lofoten (Abb. 81). Die Larve, zunächst 4 mm groß, bleibt planktonisch bis zu einer Länge von 54 und 60 mm. Die ersten Jugendstadien finden sich meist nicht allzu weit vom Land, die älteren (30—60 mm) weiter draußen bis über Tiefen von 2000 m. Besonders ergiebige Fundplätze sind im Nordwesten von Schottland, an der Rockallbank, den Faröer und bei Island (SCHMIDT), wo die jüngeren Stadien im Juli hauptsächlich in Tiefen von 20—30 m angetroffen werden. Die Metamorphose vollzieht sich wahrscheinlich in der Tiefe, wo auch die ersten Bodenstadien zu suchen sind.

Die älteren Exemplare führen regelmäßige Wanderungen aus, und so erscheinen z. B. gegen das Jahresende bis 75 cm lange Fische an der schottischen Küste und dringen von dort im Frühjahr auch in die nördliche Nordsee ein. Andere wandern zu dieser Zeit längs der norwegischen Küste bis zum Kattegat; im Sommer ziehen sich die Fische wieder in kühleres, tieferes Wasser zurück. Den isländischen Küsten nähern sich geschlechtsreife *Brosmius brosme* (über 30 cm lang) in großen Scharen im Januar um zu laichen und bleiben dort während des Frühlings, verschwinden aber im Sommer nach der Tiefe. Auch in Landnähe bevorzugt der Fisch das tiefere Wasser.

#### Macruridae.

Den *Gadidae* stehen die *Macruridae* nahe. Diese Familie umfaßt zahlreiche Bewohner der mittleren und tiefen Wasserschichten der Hochsee, im Mittelmeer, im Atlantik und im Pazifik.

Die Eier und Larven der *Macruriden* sind pelagisch und erstere

<sup>1</sup> HOEK (1910) dagegen gibt an: „Man kann sie finden an Stellen, wo die Tiefe 450 m oder gar mehr beträgt. Die meisten kommen in Wasser von ungefähr 20 m Tiefe vor; man trifft sie aber auch bis auf Tiefen von 100 m an.“

durch eigentümliche Facetten auf der Eihaut ausgezeichnet. Sie werden im Mittelmeer von Januar bis März, in verschiedenen Teilen der Nordsee und im Skagerrak, aber auch bei den Hebriden bei Rockall und vor Irland von Mai bis Juli in Tiefen von 80—100 m gefunden. Die Larven sind kaulquappenähnlich — früher unter dem Namen *Krohnius* (Cocco) beschrieben — und besitzen außerordentlich verlängerte Strahlen der

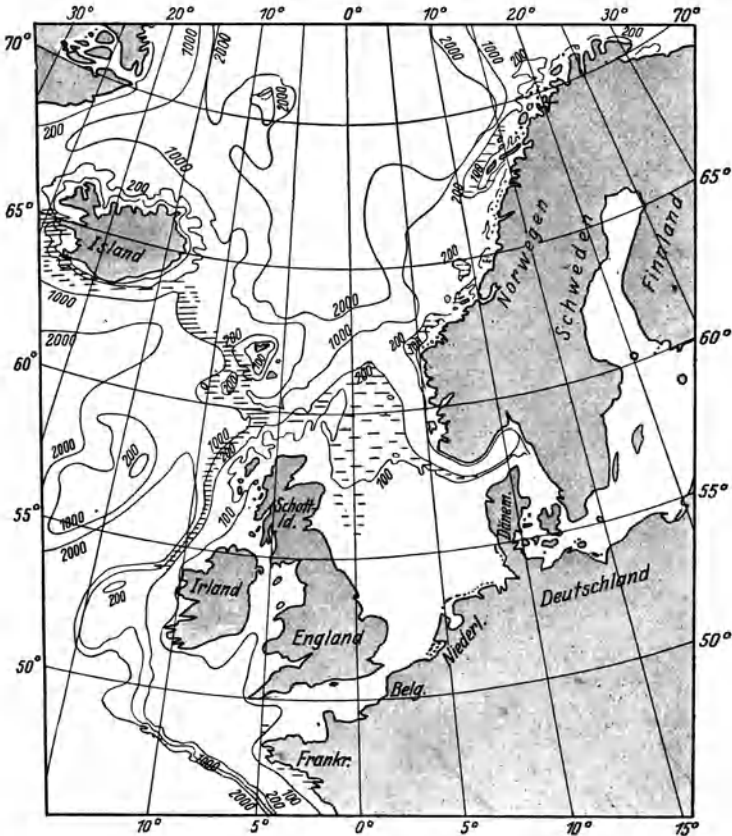


Abb. 81. Laichgebiete von *Brosmus brosme* (nach HJORT).

Rücken- und Brustflossen. Die Lebensgeschichte der *Macruriden* ist noch nicht so genügend bekannt, als daß ich hier genauer auf die einzelnen Arten einzugehen brauchte. Aller Wahrscheinlichkeit nach ähnelt ihre Biologie weitgehend der der *Gadiden*, und viele Anzeichen sprechen dafür, daß der passiven und küstenwärts gerichteter Trift der Eier und Larven eine Rückwanderung der Fische gegen die Tiefe folgt und daß die älteren Tiere jahreszeitliche Wanderungen von tiefem nach seichtem Wasser und umgekehrt ausführen.

Wie bereits erwähnt, sollen nach McCULLOCH (Zool. Results „Endeavour“, 4. Teil. 1911) die Larven einiger Formen, z. B. die von *Coelorhynchus australis*, bei ihrer Metamorphose die hintere Spitze des Schwanzteiles verlieren und aus Rücken- und Bauchflosse eine neue Schwanzflosse bilden.

### XIX. Pediculati.

Von den sechs Familien, die die Serie *Pediculati* bilden, sind uns in ihrer Biologie fünf noch recht unbekannt. Über die *Antennariidae* — Fische der Korallenregion oder der treibenden Tangwiesen — wissen wir nur wenig; noch geringer sind unsere Kenntnisse über die die Tiefsee bewohnenden *Chaunacidae*, *Gigantactinidae*, *Ogocephalidae* und *Ceratiidae*. Mit letzteren sind die *Lophiidae* am nächsten verwandt, und von dieser Familie wissen wir, daß die Genera *Lophius* und *Chirolophius* in mehreren Species die tropischen und gemäßigten Teile des Atlantik und des Pazifik bewohnen. Die bestbekannte Art ist *L. piscatorius* (ob *L. budegassa* aus dem Mittelmeer und *L. upsicephalus* eigene Arten sind, bedarf der Nachprüfung), der im ganzen nördlichen Atlantik weit verbreitet ist und durch die Belte sogar bis zur Ostsee vordringt. Er sowohl, wie sein amerikanischer Vetter *L. americanus*, leben in mäßiger Tiefe in Ufernähe nach Größenklassen so gruppiert, daß die alten Tiere tiefer wohnen. Zur Laichzeit werden, wie wir besonders durch die Untersuchungen von BOWMAN und TÄNING wissen, recht ausgedehnte Wanderungen gegen die Tiefe zu unternommen.

Die pelagischen Eier und Larven des amerikanischen *Anglers* wurden schon sehr früh durch AGASSIZ, WHITMAN, PRINCE u. a. beschrieben; die Bestimmung und Beschreibung der Metamorphose der Larven der europäischen Arten wurde von DAHL, LO BIANCO, EHRENBaum, WILLIAMSON, BOWMAN und in neuester Zeit von TÄNING<sup>1</sup> durchgeführt. Er stützt seine Arbeit auf das von den dänischen Expeditionen des „Thor“ in den Jahren 1903—08 gesammelte Material von Larven und Postlarven. Aus ihm geht hervor, daß die in der Nord- und Ostsee lebenden *Lophius* nach Westen wandern und ihr Hauptkontingent wahrscheinlich westlich von den britischen Inseln laicht (Abb. 82). Die Laichplätze sind gegen die 1000-m-Linie in einer entsprechenden Tiefe zu suchen. Möglicherweise strahlt die Hauptmenge des nördlichen Bestandes von *Lophius* von einem Hauptlaichzentrum WNW von Schottland aus. Die Eier werden in schleimigen Bändern, die frei in einer gewissen Tiefe über dem Boden schwimmen, abgesetzt und steigen anscheinend erst kurz vor dem Ausschlüpfen in oberflächlichere Wasserschichten. Die gallertig schleimigen Massen, in der die Eier und zunächst auch die jungen Larven eingebettet sind, bilden Bänder bis zu 1 Fuß breit und bis zu 10 Fuß lang. Die meisten jungen Postlarven, etwa

<sup>1</sup> TÄNING, A. V.: *Lophius*. Rep. Dan. Oceanogr. Exped. 1908—1910. 2, 1—30. 1923. Hier findet sich ein sehr ausgedehntes Literaturverzeichnis.

30 mm lang, werden in 30—150 m Tiefe gefischt, die von 10 mm Länge etwas höher und die schon älteren weiter metamorphisierten in größerer Tiefe (Abb. 82). Nach 4 Monaten ist die Metamorphose vollendet, aber anscheinend schon eher sucht die Larve den Grund auf. So kennen wir

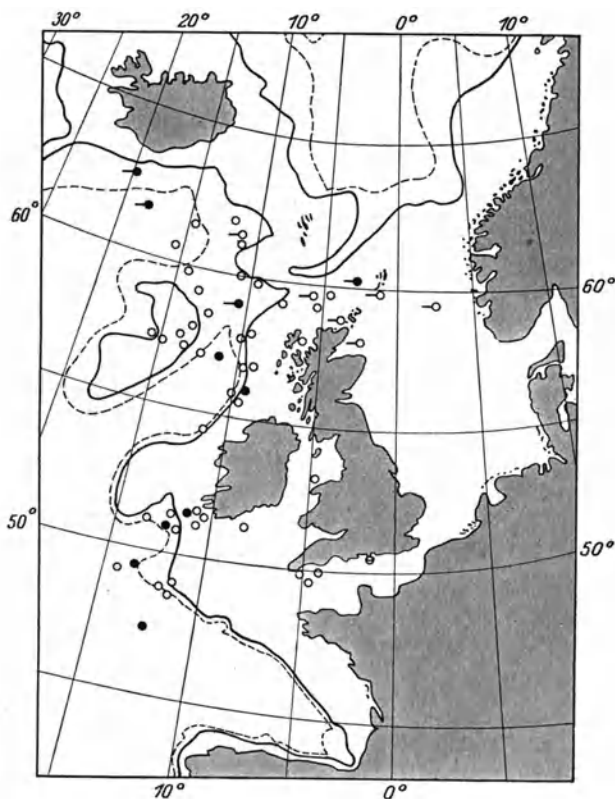


Abb. 82. Verteilung der Postlarven von *Lophius piscatorius* im Nordost-Atlantik (nach TÄNING).

- Postlarven unter 30 mm
- " " über 30 "
- ◐ " " aus dem Juli-September
- 1000 m Tiefenkurve
- - - 2000 " " "

frühe 60—100 mm lange Bodenstadien aus 42—182 m Tiefe von der schottischen Küste.

Als Laichzeit darf nach BOWMAN und TÄNING, wenigstens für das Gebiet westlich der britischen Inseln, die Zeit von März bis Mai angesehen werden, weiter nördlich dauert sie wahrscheinlich etwas länger; BOWMAN hat z. B. innerhalb der Orkneys schon Eier von Februar bis in den Juli hinein gefunden. Als Laichplätze kommen in Frage Tiefen

mit einer Salinität von 35,25—35,70 vT und mit Temperaturen zwischen 6—10° C. Jedoch ist sicher, daß die verschiedenen Bestände im Mittelmeer und Westatlantik in dieser Hinsicht verschiedene Bedürfnisse haben. Daß die Laichverhältnisse und Laichwanderungen von *Lophius* noch nicht ganz sicher festgelegt sind, scheint mir aus den Funden von DAHL, EHRENBaum, BOWMAN und TÄNING hervorzugehen. DAHL stellte im April 1898 Eierschnüre von *Lophius* mit noch unentwickelten Eiern außerhalb von Trondjem-Fjord fest, EHRENBaum (1905—1909) freischwimmende Einzeleier beim Skagerrak; BOWMAN fand bei den Orkneys (siehe oben) Eier und Laichbänder und auch postlarvale Stadien. TÄNING selbst hat unter seinem Material aus dem Juli bis September Larven von 7—17 mm (einige aus dem Juli direkt von den Orkney- und Shetland-Islands mit 30 mm). Es ist kaum wahrscheinlich, daß alle die Eier und jungen Stadien durch den atlantischen Strom von dem oben angenommenen Laichplatz weggetrieben seien. TÄNING ist gewillt, anzunehmen, daß die abwandernden laichreifen *Lophius*, wenn sie mit dem im Sommer (SCHMIDT) nördlich von Schottland vordringenden atlantischen Wasser in Berührung kommen, ihre Eier, sei es einzeln oder in Kolonien, schon in den ostschottischen Gewässern oder sogar noch weiter östlich absetzen. Er glaubt nicht, daß die Jungen, selbst wenn sie ausschlüpfen, sich im Frühling dort entwickeln können, wenn die Aussalzung noch gering, vielleicht aber im Sommer, wenn das Wasser mehr ozeanisch ist. Deshalb können nach seiner Ansicht von Juli bis September die noch kleinen Postlarven gefunden werden<sup>1</sup>.

Nehmen wir an, daß tatsächlich die Mehrzahl der nördlichen *L. piscatorius* an einem gemeinsamen Laichplatz laichen, so müssen wir untersuchen, wie die Rückwanderung erfolgt. Sicher werden Larven und Postlarven durch den bereits erwähnten, atlantischen Strom in die nördliche Nordsee eingeführt. Wahrscheinlich wandern die jungen Stadien dann, wenn sie einmal den Boden erreicht haben, auf diesem weiter. Die kleinsten an der Bohuslänküste (MALM 1877) beobachteten Stadien waren knapp 20 cm; das kleinste am Kattegat gefangene Individuum maß 16,6 cm und hatte die Entfernung — von seinem Geburtsort anscheinend — in 1 Jahre zurückgelegt. Die jüngsten, 12—15 cm langen Fische an den schottischen Küsten kommen ebenfalls erst mehrere Monate nach der Laichzeit zur Beobachtung.

Über die Wanderung der erwachsenen Stadien wissen wir noch wenig. Anscheinend werden neben den Laichwanderungen auch ausgedehnte Nahrungszüge unternommen.

Für 15—50 cm lange unreife *Lophius piscatorius* nimmt MEEK auf Grund von Trawlfängen eine saisonelle Wanderung an. Im Mai wandern

<sup>1</sup> Nach DAHLGREN (Nat. Hist. 28. 1928) werden *Lophius*-Larven oft von *Ctenophoren*, *Hydroiden*, *Copepoden* und *Phyllosoma* angegriffen und verzehrt.

die Tiere dem Ufer zu, im Oktober gegen das tiefere Wasser; je größer sie werden, desto mehr bleiben sie in tieferen Regionen.

Wir sehen in der Wanderung nach tiefem, salzreichem und relativ warmem Wasser eine ausgesprochene Analogie mit dem Aal. TÄNING gibt S. 27 diesem Gedanken folgendermaßen Ausdruck: „Even though the spawning migration of the angler is not of such extreme character as that of the eel, it is nevertheless, as will be seen, on the way towards it. And as the eel must be regarded as a deep-sea fish, so also the angler must be placed in the same category; during the most important period of its life, the spawning time, it moves out towards its place of origin, the warm, salt waters of the deep Atlantic, which its phylogenesis has led it to dispense with throughout the greater part of its life“.

## **XX. Allgemeine Betrachtungen und Zusammenfassung.**

Zum Schlusse will ich versuchen, Einzelheiten aus dem Gebiete der Fischwanderungen zusammenzufassen und Tatsachen und mögliche Ursachen miteinander in Verbindung zu setzen.

In der Einleitung, bei den Betrachtungen und Überlegungen zur Wanderung der Heringe, der Lachse und der Aale haben wir bereits gesehen, daß die Gründe, die den Fisch zur Wanderung veranlassen vielgestaltig und noch nicht klar erkannt sind. Wir können nur das eine als feststehend annehmen, daß der Beginn, als auch die Art und Weise und die Richtung der Wanderung durch einen bestimmten inneren Zustand des Fisches mit bedingt wird. Die Wanderung und ihr Verlauf gehört zum Komplex der artspezifischen Merkmale des betreffenden Fisches, sie wird aber im einzelnen kontrolliert und beeinflußt durch Sinnesorgane, bzw. durch die von ihnen wahrgenommenen Reize.

Wir müssen uns aber darüber klar sein, daß, da das Milieu, in dem Fische vorkommen, so außerordentlich vielgestaltig und verschieden ist, die Anpassungsmöglichkeiten an dieses ebenfalls eine fast überwältigende Fülle bieten, und daß die Reize, die ein Fisch zu beantworten hat, je nach seiner Umgebung ganz verschieden sind. Schon deshalb werden wir keine einzige oder generelle äußere Ursache oder Ursachenkomplex für die Wanderungen und besonders nicht für den Verlauf derselben verantwortlich machen können. Verschiedene ökologische Gruppen stehen, wie besonders SHELFORD in seinen Arbeiten über „Ecological succession“ gezeigt hat, jeweils unter verschiedenen Reizen oder Reizkomplexen, von denen aber im speziellen Fall immer einer vorherrscht. Die Wanderbewegung von Fischen, die an verschiedene Milieubedingungen angepaßt sind, müssen deshalb auch durch verschiedene Einflüsse kontrolliert und geleitet werden, da die ganzen körperlichen und geistigen Qualitäten der betreffenden Arten auf bestimmte, sie öfter oder dauernd treffende Reize eingestellt sind. Der Bachfisch muß sich



aus diesen Gründen gegen Strömungen und Temperaturunterschiede anders verhalten als der Teich- oder Binnenseefisch. Der Sauerstoffbedarf und die Sauerstoffausnützung von Fischen mit verschiedener ökologischer Anpassung ist so verschieden, daß eine Art bei einem Sauerstoffgehalt, der für eine andere optimal ist, schon eingehen kann. Der Süßwasserfisch ist in seiner Einstellung gegenüber Salzwasser ganz anders gebunden als der Meerfisch.

Ich verzichte deshalb im folgenden auf Vergleiche mit dem Vogelzug einzugehen, weil dort die Faktoren, die den Wanderzug bestimmen, für verschiedene Arten gleichmäßig sind und „Gesellschaftswanderungen“, wie sie für die Vögel typisch sind, wir bei Fischen fast nie finden. Dem Fisch, besonders dem Süßwasserfisch, steht bei seinen Wanderungen nicht der relativ gleichmäßige, fast unbegrenzte Raum zur Verfügung wie den Vögeln, er ist vielmehr an den Verlauf oder den Charakter des Wassers seiner Umgebung gebunden.

Trotz dieser Vielgestaltigkeit und verschiedener Möglichkeit gibt es, wie bereits in der Einleitung gesagt, Reize oder besser Triebe, denen jeder Fisch folgen muß, seinem Nahrungs- und Fortpflanzungsbedürfnis. Auch die Art und Weise der Wanderung selber zeigt bestimmte Übereinstimmung.

Alle Bewegungen, die Fische, Fischlarven oder Fischeier ausführen, sind entweder passiv, durch die Strömungen des Wassers verursacht<sup>1</sup>, oder sie werden aktiv durch die Muskelkraft der Tiere bewirkt.

Nur passive Bewegungen werden ausgeführt von den Eiern und den allerjüngsten Larvenstadien. Sowohl in Fließgewässern, als in Binnenseen, als im Meere können die Fischeier und -larven passiv weit verfrachtet werden. Die Bach- und Flußfische haben in den allermeisten Fällen an Pflanzen oder Steinen festgeklebte oder auf dem Boden liegende Eier, wovon die letzteren noch oft in „Nestern“ abgelegt und mit Sand und Geröll überdeckt werden. In normalen Fällen sind somit die Eier der Bach- und Flußfische gut gegen das Abgeschwemmtwerden geschützt und nur in Ausnahmefällen werden sie bergab getragen. Bei Hochwasser und Überschwemmungen kann die Kraft des Stromes die Eier von ihrer Unterlage losreißen oder samt dieser forttragen und dabei einen großen Prozentsatz der Eier durch Überdecken mit Geröll oder durch Anschwellen an Uferbänke vernichten. Ein ganz ähnliches Schicksal können Sturm- oder Dampferwellen den in Ufernähe abgesetzten Eiern mancher Fische in Binnenseen bereiten. Wir haben aber auch Fälle kennen gelernt, wo im Süßwasser abgelegte Fischeier im

<sup>1</sup> Auf die Frage der zufälligen Verschleppung von Fischen und Fischeiern durch Mensch und Tier, besonders durch Wassergeflügel, die in den letzten Jahren hitzig in verschiedenen Fischereizeitschriften diskutiert wurde, gehe ich hier nicht ein, weil sie für das Gesamtbild der Fischwanderungen nebensächlich ist.

Unterlauf der Flüsse eine Art Trift ausführen; ich erinnere an die des Stintes, die auf nur leicht losen organischen Sedimenten kleben und teils mit diesen Pflanzenteilen, teils von diesen losgelöst, dicht über dem Boden treiben.

Die jüngsten Stadien der Bach- und Flußfische verhalten sich, solange sie noch ihren Dottersack besitzen, ganz ähnlich wie die Eier. Fest an Pflanzen und an Steinen angepreßt und zwischen diesen versteckt, bleiben sie unter normalen Umständen am Orte ihrer Geburt; sie werden aber durch stärkere Strömungen ebenfalls hilflos abgeschwemmt und von Geröll überdeckt. Bei vielen, oder wohl bei den meisten der primitiven Fische (*Dipnoi*, *Holostei* und *Chondrostei*) ist die Brut gegen das Weggeschwemmtwerden — vielleicht auch gegen das Absinken in den Schlamm — durch den Besitz von akzessorischen Haftorganen geschützt.

Ist der Dottersack aufgezehrt und treibt das Nahrungsbedürfnis die Jungfische zum Verlassen ihrer Schlupfwinkel, dann sind sie den Strömungen stärker ausgesetzt und bald früher, bald später trägt sie diese bis zu dem nächsten oder weiter entfernten Tümpel oder Kolk, wo wir dann oft verschiedene Arten nebeneinander antreffen. Hochwasser und Überschwemmungen sorgen dann häufig für einen weiteren Taltransport, wobei die Jungfische auch auf vorübergehend unter Wasser stehende Ländereien getragen werden.

Manche im Bach oder Fluß geborenen Fische benützen aber auch in noch sehr jugendlichem Alter die Strömung, um sich talwärts bis zum Meere transportieren zu lassen, wie wir z. B. bei *Oncorhynchus*-Arten sahen. Auch das Abwandern der Sälmlinge von *Salmo salar*, als der Jungen von Stint und den Flußheringsarten wird offenbar größtenteils, wenn auch nicht völlig, mit Unterstützung der Strömungen ausgeführt, wofür schon die Tatsache spricht, daß die Zeit des Abwanderns mit dem Ansteigen der Wasserführung zusammenfällt. Ebenso scheint sich das Abwandern der meisten anadromen Formen nach dem Laichgeschäft zum Teil passiv zu vollziehen.

In Binnenseen finden wir neben Fischen, die festsitzende oder demersale Eier in der Uferregion ablegen, auch solche, deren Laichgeschäft sich wie (z. B. bei manchen *Coregoniden*) im freien Wasser abspielt. Langsam sinken die Eier zu Boden und die Brut steigt wieder in die oberen Wasserschichten auf, um hier ein pelagisches oder halbpelagisches Leben zu führen, wenn sie auch noch durch andere Reize beeinflusst wird und so z. B. einer positiven Thermotaxis folgend mit Vorliebe das warme Oberflächenwasser der Uferregion aufsucht. Wie weit Strömungen im See ausgesprochene, passive Bewegungen von pelagischen Jungfischen veranlassen können, ist noch kaum untersucht. Nicht sehr wahrscheinlich scheint mir, daß die Frühjahrs- und Herbstzirkulationen imstande seien, Fischlarven gleichmäßig über die ganze Wassermasse

zu verbreiten. Möglicherweise könnten aber Windströmungen und Seiches, Ansammlungen und Zusammenschiebungen von ganz kleinen Jungfischen veranlassen. Im großen und ganzen aber sind wohl die in mittelgroßen Binnenseen auftretenden Strömungen zu schwach um in größerem Umfange Fischlarven an bestimmten Stellen zu häufen oder sie in bestimmter Richtung zu tragen.

Sehr viel stärker als in Binnenseen sind die Strömungen im Meere. Die hier herrschenden Wasserbewegungen sind dreierlei Art:

1. Windströmungen,
2. Gezeitenströmungen,
3. Meeresströmungen, oceanische Strömungen.

Die *Windströmungen* sind abhängig von der Windrichtung und variieren mit dieser an Stärke, Umfang und Richtung. Sie können mit den beiden anderen Strömungen zusammenfallen, aber auch in jeder Richtung zu diesen verlaufen und so mit diesen interferieren.

Die *Gezeitenströmungen* äußern sich in einem regelmäßigen Zu- und Abströmen des Wassers von der Hochsee gegen die Küste und einem Abströmen von dieser gegen den offenen Ozean zu. Dabei ist die Flutwelle ein Oberflächen-, die Ebbwelle ein Tiefenstrom. Es werden dadurch die Wassermassen nicht nur ausgiebig in horizontaler Richtung verschoben, sondern auch in vertikaler Richtung ergiebig durcheinander bewegt. Die Stärke der Gezeitenströmungen variiert örtlich als auch zeitlich beträchtlich; sie sind stärker in flachem Wasser als in tiefen Ozeanen; doch soll sich hier der Wirkungsbereich bis zu einer Tiefe von 750 m erstrecken. In flachen Meeren ist der Ebbstrom durchweg stärker als der Flutstrom (mit ein Grund für den raschen Abtransport der von den Flüssen dem Meere zugeführten Sedimentmengen und der Ausarberung der Trichtermündungen). In Binnenmeeren sind die Niveauschwankungen bei Ebbe und Flut meist geringer als an den Küsten der Weltmeere.

Die Gezeitenströmungen müßten, wenn sie ungestört und senkrecht zur Küste verliefen und nicht mit anderen Strömungen interferierten oder durch die Küstenformation abgelenkt würden, einen im Wasser schwebenden Körper in vertikal stehenden, kreisförmigen oder elliptischen Bahnen bewegen. Aber dadurch, daß die mit Wind und Meeresströmungen zusammenfallen oder diese schneiden und ihre Richtung von der Form der Küste beeinflußt wird, führen sie auch eine längs dieser fortschreitenden Bewegung aus, und deshalb werden im Wasser schwebende, bewegungslose oder bewegungsschwache Körper wie die Larven vieler Uferfische in einer Spiralbewegung längs der Küste mitgeführt.

Die Stärke der Flut- bzw. Ebbwelle kann durch Meeresströmungen geändert werden. In der Nordsee z. B., wo ein Seitenarm des Golfstromes (siehe Abb. 71 u. 83) nördlich von Schottland nach Süden biegt



und sich etwa in der Höhe der Doggerbank nach Osten wendet und dann an der jütländischen und schwedischen Küste nach Norden läuft, wird die Flutwelle im Westen beschleunigt, im Osten verzögert und das Gegenteil ist der Fall für den Ebbstrom.

Die *ozeanischen Strömungen* sind konstant (Abb. 83), wenn sie auch in ihrer Stärke jahreszeitliche und säkulare Schwankungen aufweisen. Sie sind verursacht durch dauernd in einer Richtung wehende Winde, durch die Unterschiede im Salzgehalt und der Temperatur zwischen verschiedenen Meeren oder Meeresabschnitten, durch die Verteilung der Kontinente und durch die Rotation der Erde. Kleinere Strömungen können im Laufe eines Jahres Richtungsumkehr aufweisen, bewirkt durch saisonelle Winde und Erwärmung. Durch die Strömungen werden alle Teile der Meere in steter Bewegung gehalten, mit dem Unterschied, daß die Oberflächenströme und -triften stärker sind als die der Tiefe. Sie treten auch ohne weiteres in Erscheinung und nur sie sind in der Karte (Abb. 83) eingezeichnet, die keiner weiteren Erklärung bedarf.

Es kann ohne weiteres angenommen werden, daß diese starken Wasserbewegungen, die wir dauernd im Meere finden, auf die Biologie der Fische Einfluß haben. In zwei Richtungen wirken sich diese Verhältnisse aus.

Von den marinen Fischen besitzen fast alle, die auf der Hochsee oder in der Tiefsee leben, pelagische Eier und Larven, die an ein mehr oder weniger langes, planktonisches Leben angepaßt sind. Die meisten Uferfische dagegen setzen ihre demersalen Eier an besonders geschützten Stellen unter Steinen oder Muscheln ab, oder kleben sie an Steinen und Sand an, und gerade unter den Fischen der Strandzone finden wir sehr viele, die ihre Gelege bewachen und Brutpflege üben. Die Larven der im Litoral lebenden Fische sind zum Teil nach dem Ausschlüpfen ebenfalls pelagisch und werden durch die Strömungen weiter verbreitet. Manche werden aber auch gegen das Abtriften schon durch ein kürzeres Larvenleben geschützt, andere dadurch, daß sie von den Eltern besonders gehütet werden. So darf nach meiner Ansicht die Tatsache gedeutet werden, daß wir unter den Strandfischen viele Maulbrüter finden, und daß auch die lebendiggebärenden Fische des Meeres mit wenigen Ausnahmen (*Sebastes*) Fische der Uferregion sind oder zum Absetzen ihrer Jungen sich dem Ufer nähern. Die lebendig geborenen Jungen sind meist schon weit ausgebildet und selbständig und nur wenige Arten (wie *Zoarces*) werfen Larven, die noch kurze Zeit pelagisch oder halbpelagisch leben.

Die pelagischen Eier der Hochsee- und Tiefseefische werden in den meisten Fällen einzeln abgelegt, in einigen Fällen (*Lophius*, *Ophidium Fierasfer*) in Bündern oder Klumpen. Die Eier sind durch ihr spezifisches Gewicht, das oft durch Fett- und Öltropfen und -kugeln erniedrigt wird, an die Dichte und das spezifische Gewicht des umgebenden

Wassers angepaßt. Das spezifische Gewicht des Eies wechselt während der Entwicklung stetig. In der Tiefe abgelaichte Eier der einen Art steigen in die Höhe und können hier bleiben, andere sinken wieder kurz vor dem Ausschlüpfen tiefer hinab; an der Oberfläche abgesetzte Eier sinken im Laufe ihrer Entwicklung vorübergehend oder bis zum Ausschlüpfen zu Boden. Eine Norm ist hier nicht zu erkennen. Wie die Form und die Gestalt des Eies, wie seine Entwicklungsdauer, so ist auch die Änderung des spezifischen Gewichtes, das Auftreten oder Fehlen von Öltröpfen artcharakteristisch, selbst wenn sich das spezifische Gewicht an die Umgebung in gewissen Grenzen anpassen kann (vgl. REMOTTI).

Was die Wirkung der verschiedenen Strömungen im Meere auf die Verbreitung und auf den passiven Transport von pelagischen Fisch-eiern und -larven anbelangt, so dürften den geringsten Einfluß die Windströmungen haben, es sei denn, daß sie für längere Zeit dauernd in einer Richtung gehen und andere Strömungen abändern oder verstärken. Gewöhnlich wird als direkte Folge von Windwellen und unruhigem Oberflächenwasser beobachtet, daß alle Planktonten und mit ihnen auch die Fischlarven, die ja nicht völlig bewegungslos sind, tiefere, ruhigere Wasserschichten aufsuchen.

Von dem Zusammentreffen von Gezeitenströmungen mit Wind- und Meeresströmungen ist auch die Stärke des Tidenhubes abhängig, d. h. der Unterschied zwischen höchstem und niedrigstem Wasserstand. Die Auswirkung dieser Niveauschwankungen sind wiederum abhängig von der Küstenformation. Bald fallen zur Ebbzeit nur wenige Meter breite Küstenbänder trocken, bald kann man kilometerweit, wie in den Watten, auf Meeresboden hinausgehen. Selbstverständlich hängt gerade von diesen Umständen der Umfang und die Strecke des Ei- und Larventransportes durch Gezeitenströmungen ab.

Die Gezeitenströmungen können, besonders dann, wenn ihre Bewegungen längs einer Küste durch Wind- oder ozeanische Strömungen beeinflußt fortschreitet, Eier und Larven über recht beträchtliche Strecken verbreiten. Als ausgiebigstes Transportmittel besitzen die ozeanischen Strömungen jedoch den Vorrang. Wir haben Beispiele genug dafür kennen gelernt, wie Eier und Larven durch sie verfrachtet werden. Ich erinnere an den Transport der jungen Heringe und Schollen von den westlichen und nördlichen Teilen der Nordsee nach Süden und Osten in die Deutsche Bucht und an die Verbreitung der jungen *Gadiden* von der Romsdalsbank längs der norwegischen Küste und dann vor allem an das Triften der *Leptocephalen* mit dem Kuro Siwo, dem Florida-strom und dem Golfstrom.

Wie des öfteren erwähnt, sind die planktonischen Fischlarven nicht jeder eigenen Bewegungsfähigkeit bar; durch ihre Muskelkraft unterstützen sie teils ihre Triftbewegungen oder arbeiten ihnen entgegen.

Wäre dies nicht der Fall, so müßten alle Larven von Strandfischen, da ja der Ebbstrom länger anhält, von der Küste weg ins offene Wasser getragen werden. Wie sich die doch nicht sehr kräftigen Tiere gegen das Weggetragenwerden schützen ist noch nicht erkannt, daß sie es aber können steht fest; möglicherweise durch zeitweises auf dem Bodengehen oder durch Aufsuchen geeigneter Wasserschichten mit geringerer Strömung.

Wenn sich ein Fisch oder eine Larve nicht nur passiv vom Wasser transportieren läßt, sondern aktiv eine bestimmte, ihm zusagende Umgebung aufsucht, so muß er sich dabei von gewissen Reizen und Eindrücken leiten lassen, die ihm den Weg zeigen. Deshalb wollen wir zunächst untersuchen: Nach welchen physikalischen und chemischen Reizen kann sich ein Fisch orientieren und welche können ihm ein Leitseil für seine Wanderungen werden.

Da bisher die Wichtigkeit der Strömungen für die passiven Wanderungen der Fische betrachtet wurde, sei zuerst der Einfluß von Strömungsreizen auf die Wanderungsrichtung von Fischen erörtert. Von einer nicht geringen Anzahl von Autoren wurde gerade den Strömungsreizen das Primat — wie von anderen schließlich jedem anderen Reiz — als Wegweiser und Leiter der Wanderbewegungen der Fische zugesprochen. Daß Fische auf Strömungen reagieren steht fest, die Frage, wodurch sie diese wahrnehmen, wurde schon viel und heftig diskutiert und dafür bald optische, bald taktile Empfindungen haftbar gemacht, bald in der Seitenlinie ein für Wahrnehmungen von Strömungen adäquates Organ gesehen. Ich kann hier nicht auf die verschiedenen Ansichten, die von LOEB, LYON, GRAEF, BAGLIONI, PARKER, MANGOLD, SCHULZE, HOFER, STEINMANN, CHIDESTER, SHELFORD, SCHIEMENZ, HERTER usw. geäußert und bewiesen wurden, eingehen; es genügt hier festzustellen, daß tatsächlich der „Strömungssinn“ oder besser gesagt Reaktion auf Strömungen den Fisch stark beeinflusst. Konnte doch CHIDESTER im Experiment Fische durch Strömungsreize in vergiftetes, ihnen schädliches Wasser locken, und erweisen sich doch bei manchen marinen Fischen die Reaktionen gegen Strömungen stärker, als die gegen Wasser von verschiedener Salzkonzentration.

Bach- und Flußfische, besonders die ersteren, reagieren gegen Strömungen schärfer und rascher als Teich- und Seefische, Fische der Strandzone besser als die der Hoch- oder Tiefsee.

Ich habe auf die Zusammenhänge von Hochwasserführung in Flüssen mit dem Aufstieg von Lachsen, Stören, Alsen usw. oft genug hingewiesen und brauche dies hier nicht zu wiederholen. Durch das zeitweise Ansteigen und Sinken der Flüsse kommt es in Seen und kleinen Binnenmeeren zu regelmäßigen jahreszeitlichen Hebungen und Senkungen des Seespiegels, die dann den Charakter der Flußmündungen beeinflussen, und so direkt ebenfalls auf den Beginn und Verlauf der Wanderung anadromer Fische wirken. Das Zusammenfallen von solchen

Niveauehebungen mit dem Aufstieg bzw. der Laichzeit der oder jener Fischart kann zufällig sein; andererseits kann oder muß die Hebung des Wasserspiegels abgewartet werden, wenn es den Fischen gelingen soll, ihre Laichplätze zu erreichen. Diese Arten sind auf die regelmäßigen, sich wiederholenden Milieubedingungen schon spezialisiert<sup>1</sup>. Die gleiche Überlegung gilt selbstverständlich für die jahreszeitlichen Schwankungen in der Wasserführung der Flüsse.

Lang andauernde und in einer Richtung wehende Winde oder regelmäßig wiederkehrende Stürme können Strömungen verursachen und dadurch Einfluß auf die Wanderungen der Fische gewinnen, wie z. B. im Mündungsgebiet der Wolga auf die Wanderung der Brachsen, wenn auch häufig dieser erst sekundärer Natur ist und auf der durch Windströmung bedingten Ansammlung bestimmter Nährtiere beruht. So ist z. B. die Fischerei auf *Clupea longiceps* an der indischen Küste nur dann lohnend, wenn der Monsun auf die Küste steht und dort bestimmte Planktonten zusammentrifft.

Gewöhnlich weichen die Fische in ihrer großen Mehrzahl aber wildturbulentem Wasser aus, und deshalb können Stürme die Laichschwärme von Dorsch, Hering und mancher Coregonen, wenn sie das Wasser bis zu größeren Tiefen aufwühlen, zerstreuen und die Ursache von den ebenfalls öfters erwähnten Fluktuationen im Ertrag der Fischerei sein. Gerade für die Wanderungen des Herings haben verschiedene Autoren (MARSH, COBB, BERTHAM) Wind und Wetter einen ausschlaggebenden Einfluß eingeräumt; ich glaube aber, daß sie dabei mehr an die Gesamtheit der klimatologischen Bedingungen dachten, als nur an die durch den Wind hervorgerufenen Strömungen. Denn, wenn wir die Wanderungen des Herings verfolgen, so sehen wir sofort, daß der Zustrom zu dem Laichplatz sowohl mit als gegen Meeresströmungen erfolgt (vgl. Abb. 8 (S. 452) und 10 (S. 462) I. Teil, Bd. 5 dieser Zeitschrift).

Für die Wanderungen der meisten Fische kann die Strömung nicht allein ausschlaggebend sein. Besonders auch schon deshalb nicht, weil häufig zu verschiedenen Zeiten Strömungsreize bald negativ, bald positiv, bald stärker, bald schwächer beantwortet werden. Ich werde nochmals kurz auf diese Umkehr in dem taktischen Beantworten bestimmter Reize zu verschiedenen Zeiten bei einem und demselben Fisch zurückkommen.

Optische Reize mögen bei dem einen oder anderen Fisch mit zu Wahrnehmungen von Strömungen und Bewegungen dienen, und auch sonst spielen Eindrücke von Licht und Farbe im Leben von Fischen eine große Rolle; als bestimmender Faktor werden sie aber bei der

<sup>1</sup> FILATOW nennt die zufällige Gleichzeitigkeit zwischen Laichgeschäft bzw. Wanderung mit den Niveauschwankungen ein „primitives“, die Bedingtheit oder Abhängigkeit des ersteren von letzteren ein „spezialisiertes“ biologisches Merkmal der betreffenden Art.



Wanderung der meisten Fische von untergeordneter Bedeutung sein. Licht und Schatten oder besser Helligkeit und Dunkelheit sind sicher stärkere Reize für die Bewegung der Fische als Farben. Manche Fische wandern bei Tag und Nacht (Lachs), andere nur bei Nacht oder bei trübem regnerischem Wetter oder bei trübem Wasser (Aal) und wieder andere nur in der Helligkeit. Wichtig sind Hell- und Dunkelempfindungen für die täglichen vertikalen Wanderungen vieler Fische (Hering, Sprott), die aber meist dadurch zustande kommen, daß gewisse Nährtiere verfolgt werden und diese diurne Wanderungen zeigen.

Wie alle Planktonorganismen (vgl. Arbeiten von LOEB, BAUER, FRANZ, STEUER, BURCKARDT), so zeigen auch die planktonischen Fischlarven je nach Art mehr oder weniger ausgesprochene tägliche vertikale Wanderbewegungen, die besonders für *Leptocephalen* von SCHMIDT und für *Gadiden-* und *Pleuronectiden-*Larven von JOHANSEN nachgewiesen wurden. Die vertikalen Wanderungen der Fischlarven können direkt durch den Einfluß des Lichtes (positive und negative Helio-taxis) veranlaßt werden, als auch dadurch, daß diese sekundär der durch das Licht bedingten Verteilung des Zoo- und Phytoplanktons, das ihnen als Nahrung dient, folgen. Diese direkte oder indirekte durch Belichtung bewirkte, vertikale Verteilung und Schichtung der Fischlarven ist nicht gleichmäßig, sondern das Verhalten der Larven ist je nach der Art verschieden. RUSSEL stellte fest, daß bei Tag die Postlarven von *Gadus pollachius* die oberflächlichen Wasserschichten bevorzugen. Das gleiche tun gelegentlich die Larven von *Onos*, sie kommen aber auch in allen anderen Schichten vor. In allen Tiefen finden sich *Clupea sprattus*, *Clupea pilchardus*, *Ammodytes lanceolatus* und *Gadus merlangus*. In 25 m Tiefe werden am reichlichsten die Larven von *Trachinus vipera*, *Blennius*, *Labrus* und *Caranx* getroffen, während die von *Pleuronectes limanda*, *Pleuronectes microcephalus*, *Solea variegata* und *Molva* 20 m, die von *Trigla* und *Callionymus* 15 m und die von *Gobius* 10 m bevorzugen.

Wenn auch die meisten Fische gegenüber dem Lichte ein bestimmtes artcharakteristisches Verhalten zeigen, und z. B. sowohl Hell- oder Dunkelempfindung, Fluchtreflexe auslösen (FRANZ), so können starke Lichtreize doch einen, wenn auch meist nur vorübergehenden Einfluß auf sie ausüben und bestimmte Reaktionen auslösen, die aber als Wegweiser für die Wanderungen wohl kaum in Frage kommen. Ich denke an die Tatsache, daß selbst nächtliche Fische von starkem Licht angezogen werden (Fang mit Licht!) oder daß *Fundulus* auf starke Lichtquellen positiv reagiert (CHIDESTER).

Wenn auch die Wanderungen der Fische nicht heliotaktisch geleitet werden, so sind die Augen sicher bei deren Ausführung wichtig. Mit ihnen erkennen die Tiere Hindernisse und Feinde und sie leiten sehr viele Fische bei der Nahrungssuche. Optische Eindrücke vermitteln

dem Fisch — neben taktilen — sicher auch Wahrnehmungen über den Charakter des Wassers, besonders darüber, ob dieses klar oder getrübt ist.

Gegen Trübungen verhalten sich wandernde Fische ebenfalls verschieden. Wir haben gesehen, daß der europäische Lachs trübem Wasser aus dem Wege geht, sich während des Eisganges und der Frühjahrs-hochwässer in ruhigere Kolke zurückzieht und sein Einsteigen in die Flußmündung unterbricht. Ebenso vermeiden Forellen, besonders See-forellen, trübes Wasser. Der Kingsalmon ist nicht so empfindlich; er geht in Flüsse mit und ohne Gletschermilch, während der Blueback nur solche annimmt, deren Wasser sich in einem See bereits geklärt hat. Der Aal wiederum wählt zu seinem Aufstieg gern Überschwem-mungen und bekümmert sich nicht um deren Trübung, ja er scheint diese aufzusuchen.

Optische Eindrücke unterrichten die Fische neben solchen, die durch den Tastsinn wahrgenommen werden auch über den Bodencharakter ihrer Wohn- oder Wandergewässer. Dieser spielt allem Anschein nach keine Rolle für die Wanderrichtung, wohl aber bestimmt er den Laich-platz, der entweder auf Schlammboden, auf Sand oder Kraut, oder auf Stein und Fels liegt.

Auf optischen Eindrücken soll auch nach PARR die Schulenbildung der Jungfische beruhen, da sie nachts aufgelöst wird. (Andere Autoren machen dafür noch den Wassercharakter und den körperlichen Zustand der Fische haftbar.)

Ein sehr wichtiger Wegweiser für die Wanderbewegungen der Fische ist die Temperatur, schon deshalb, weil von ihr bis zu einem gewissen Grade alle Lebenserscheinungen abhängig sind. Sie reguliert zusammen mit dem Nahrungsbedürfnis wohl in der Hauptsache die Wanderbe-wegungen der noch unreifen Fische und ist auch für die Laichwan-derungen ein wichtiger Faktor.

Im großen und ganzen sind die Fische stenotherme Tiere, bald kalt-, bald warmstenotherm und nur wenige ertragen rasche und beträcht-liche Temperaturschwankungen. Ganz allgemein kann gesagt werden, daß die Jungen innerhalb der für die betreffende Art erträglichen Tem-peraturgrenzen die höheren Optima aufsuchen. Der Wärme zu Liebe finden wir das Großteil der jungen Bach- und Flußfische an den seichten, stark durchwärmten Rändern von Kolken und Tümpeln. Um in warmes Wasser zu gelangen suchen sie, soweit sie nicht schon durch die Kraft der Strömung passiv dort hingetragen sind, überschwemmte Land-striche auf<sup>1</sup>. Neben der Wärme, die ihnen zusagt, finden sie dort auch einen reichlich gedeckten Tisch und ihr Nahrungsbedürfnis ist direkt proportional der Temperatur (HATHAWAY, SCHEURING). Die warmen

<sup>1</sup> Vgl. hierzu die letzten Arbeiten von ANTIPA.

Strandregionen werden auch von den Jungen der Binnenseefische aufgesucht und warme Buchten und flache Uferstrecken sind besonders zur Sommerzeit für sehr viele marine Fische die Aufwachsgründe (*Gadiden*, *Heterosomata*, *Scombresociden*, *Scombriden* usw.).

Nicht nur die Jungfische suchen warmes Wasser auf, sondern auch alle Uferfische, sowohl in Seen, als im Meere, stehen im Sommer näher dem Ufer und ziehen sich, wenn im Winter das flache Wasser kälter wird, in größere, wärmere Tiefen zurück. Kälteliebende Formen (nordische *Gadiden*, alte Schollen, viele *Salmoniden* und *Coregoniden*) machen die umgekehrte Bewegung, sie stehen im Sommer in den kühlen Tiefen und kommen im Winter in die kalten Oberflächenschichten und Uferzonen.

Bei dem Aufsuchen wärmeren oder kälteren Wassers sind durchweg die relativen, nicht die absoluten Temperaturen ausschlaggebend. Dabei ist sowohl die Empfindlichkeit der Fische gegen Temperaturunterschiede, als das ihnen zuträgliche Optimum und Minimum verschieden und artspezifisch, und beide Werte können nach dem physiologischen Zustande des Fisches bei der gleichen Art variieren. So betont CHIDESTER, daß die von den Fischen aufgesuchte Temperatur „varies with the season and physiological condition of the animal“. SHELFORD und POWERS stellten fest, daß Heringe auf Temperaturunterschiede von 0,2° C noch reagierten. Relativ wärmeliebende Fische brauchen aber durchaus nicht immer die höchsten Temperaturen aufzusuchen, da diese über den ihnen zusagendem Optimum liegen können; so ziehen die Makrelen im Schwarzen Meer durchaus nicht dem wärmsten Wasser nach, sondern erscheinen erst in Ufernähe, wenn dort die Temperaturen absinken (GALTSOFF 1923).

Die stärksten Temperaturunterschiede als auch die relativ höchsten und niedrigsten Temperaturen finden wir in der Gezeitenzone und hier kommen deshalb auch die Fische vor die sowohl die extremsten Temperaturgrenzen als die relativ stärksten Temperaturunterschiede ertragen<sup>1</sup>. Die Fische, die sich hier im Sand und Schlamm eingraben und die in Wasserlaken und Tümpeln bei der Ebbe zurückbleiben (die sogenannten „pool fishes“ der Amerikaner) kommen besonders bei Tag in den Tropen in sehr hohe Temperaturen und sehr starke Temperaturunterschiede, weil sich das Wasser sehr stark erwärmt und rasch abgekühlt wird, wenn die Flutwelle den Tümpel überschwemmt. Diese Fische sind eurytherm, aber diese Fähigkeit genügt meist nicht sie am Leben zu erhalten. In den Tümpeln, in denen oft sehr viele Fische zurückbleiben, tritt infolge der Temperaturerhöhung sowohl, als infolge

<sup>1</sup> Betreffs der höchsten und niedrigsten Temperaturen, die Fische ertragen, siehe DAY (1885), PICTET (1893), LOEB und WASTENEYS (1912) und WELLS (1915).

der Atemtätigkeit der Tiere eine starke Sauerstoffzehrung ein. Die Fische müssen deshalb noch akzessorische Atmungsorgane ausgebildet haben. Tatsächlich finden wir sehr viele „Luftatmer“ in der Gezeitenzone, besonders in Flußmündungen und Strandsümpfen, die noch in dem Bereiche von Ebbe und Flut liegen (*Clariiden*, *Ophiocephaliden*, *Periophthalmus* u. a.).

Wir sahen bereits, daß unter den Strandfischen sehr viele sich fanden, die Brutpflege besitzen und machten dafür die Gezeitenströmungen mit verantwortlich. Sicher haben neben diesen auch die Temperaturunterschiede und der Wassermangel zur Ausbildung dieser Erscheinungen beigetragen.

Am engsten stenotherm sind die pelagischen, besonders die bathypelagischen Fische, sie können bei plötzlichen Temperaturänderungen massenhaft zugrunde gehen, wie wir bei *Lopholotilus* sahen.

Wie steht es nun mit der Wichtigkeit von Temperaturreizen für die Laichwanderungen. Wir sahen, daß manche Autoren, z. B. WARD, ihnen für die Lachswanderung die absolute Führung zuerteilen. Aber bereits 1907 hatte CHAMBERLAIN gezeigt, daß beim Beginn des Aufstieges des Blueback das Flußwasser wärmer ist als Meerwasser, und daß gerade die Flüsse, die aus Seen kommen, eine höhere Sommertemperatur aufweisen als andere. *Fundulus* wandert für gewöhnlich in die Küstensümpfe zum Laichen ein, wenn diese wärmer sind als das Meerwasser; CHIDESTER beobachtete aber, daß sie 1920 schon im April mit dem Aufstieg begannen, als die Temperaturverhältnisse noch umgekehrt waren. Andererseits steht sicher fest, daß viele Fische nur in bestimmt temperiertem Wasser laichen, und daß das Laichgeschäft sich nur dann vollzieht, wenn diese Temperaturen sei es nach oben oder unten erreicht sind. Es steht auch fest, daß viele Fische, wenn ihre Geschlechtsreife oder Laichzeit herannaht, sich gegen Temperaturen anders verhalten als in der Jugend und ihr positiv thermotaktisches Verhalten in ein negativ thermotaktisches verkehren. Ich verweise auf das Verhalten mancher *Oncorhynchus*-Arten, auf *Gadiden* und *Pleuronectiden*.

Alles in allem kommen wir deshalb zu der Feststellung: Temperaturreize sind wichtige Regulatoren für die Wanderbewegungen vieler Fische, besonders bei deren Nahrungswanderungen; für die Laichwanderungen können sie allein nicht ausschlaggebend oder bestimmend sein. Dies schon deshalb nicht, weil sich mit der Temperatur eine Reihe anderer Faktoren, wie Sauerstoffgehalt und Salzgehalt ändern.

Manche physikalischen Reize sind von chemischen nicht zu trennen, weil sie, wie der osmotische Druck und das spezifische Gewicht des Wassers, sowohl von der Temperatur als von dessen Gehalt an Salzen abhängig sind. Fische können sich gegenüber Salzkonzentration stenohalin oder euryhalin verhalten, d. h. sie können an bestimmten

Salzgehalt angepaßt sein oder zwischen verschiedenem Salzgehalt wechseln<sup>1</sup>.

Wir haben genug Beispiele dafür kennen gelernt, daß Fische dauernd zwischen Süß- und Salzwasser hin- und hergehen können, oder nur zu bestimmten Zeiten ihres Lebens von ersterem in letzteres oder umgekehrt wechseln. Dabei sind die Geschwindigkeiten mit der der Übertritt erfolgt, als auch die oberen und unteren Grenzen, die ertragen werden, bei den einzelnen Arten recht verschieden. Ja die gleiche Art kann, je nach ihrem Standorte, Verschiedenheiten in dem ihr zusagenden Salzgehalt als in ihrer Anpassungsfähigkeit an andere Konzentrationen zeigen; ich verweise z. B. auf den Nord- und Ostseekabeljau. Wir dürfen sicher in der Fähigkeit sich an verschiedenem Salzgehalt anzupassen, sei sie dauernd (*Stichling, Stint, Barsch, Zander, Barsch Mugil* usw.) oder nur zu gewissen Epochen ihres Lebens (*Lachs, Aal, Alse* usw.) entwickelt, eine erblich fixierte Eigenschaft erblicken, die eine phylogenetische Reminiszenz an frühere Erdepochen darstellt, zu denen die Unterschiede zwischen Süß- und Salzwasser nicht so ausgesprochen waren.

Ich kann hier nicht auf all die vielen Versuche von BERT, FRÉDERIQUE, RINGER, LOEB, MOSSO, QUINTON, RODIER, BOTAZZI, GAREY, GREENE, SUMNER, RUTTER, SCOTT, DAKIN, JOHANSEN, JACOBSON, STRODTMANN, SCHLIEPER usw. eingehen; sie zeigten im Prinzip auch immer das gleiche, daß die Anpassungsfähigkeit an Salzkonzentrationen artcharakteristisch ist und darin besteht, daß sich bei allmählicher Gewöhnung an die neuen Konzentrationen sich der Binnendruck dem neuen osmotischen Druck der Umgebung angleicht. Weiter ergaben diese Experimente, daß äquilibrierte Salzlösungen immer besser und rascher ertragen wurden, als einfache Salzlösungen, die immer, bald eher, bald später giftig wirkten.

Genau wie die erwachsenen Fische verschiedenen Grad der Anpassungsfähigkeit gegen verschiedenen osmotischen Druck zeigen, so ist auch die Anpassung der Eier an verschiedene Salzkonzentrationen wechselnd und artcharakteristisch, jedoch scheinen die absoluten Schwankungen, die unschädlich sind, durchweg größer zu sein. Kommen Fischeier oder auch -larven von höherem Salzgehalt, z. B. pelagische, schwimmende Eier von marinen Fischen ins Brackwasser, so sinken sie zu Boden, gleichen aber nach und nach, wie Experimente (LOEB, DAKIN, STRODTMANN, JOHANSEN und JACOBSON) zeigen, ihr spezifisches Gewicht in bestimmten Grenzen (die nach Art und Rasse verschieden sind) an die neue Umgebung an. Diese Anpassungsfähigkeit ist am

<sup>1</sup> SMIRNOW (1924) schlägt die Ausdrücke homo-, di- und heterohalin vor und versucht die Biologie der Fische in bezug auf ihren Aufenthalt zu verschiedenen Lebzeiten in verschieden stark salzhaltigem Wasser in Formeln auszudrücken.

größten bei Uferfischen, da wir in der Gezeitenzone die Mischzone von Flußwasser und Meerwasser erblicken müssen, und bei den hier lebenden Fischen die Gewöhnung an diese Verhältnisse schon erblich fixiert ist.

Wir haben uns hier zu fragen, welche Rolle kann verschiedener Salzgehalt für die Wanderrichtung und die Wanderungen der Fische spielen. Experimente (SHELFORD, POWERS, SCOTT, CHIDESTER, WELLS) haben kein klares Resultat gezeitigt, dafür, daß Fische unter bestimmten äußeren und inneren Bedingungen einen anderen Salzgehalt *aktiv* aufsuchen als den, an den sie „gewöhnnt“ sind. Wohl verhielten sich verschiedene Arten gegen verschiedene Salzionen als gegen Kombinationen dieser mit OH-Ionen verschieden; sichere Schlüsse, daß solche Reize bestimmend für die Wanderrichtung seien, konnten aber bis jetzt noch nicht gezogen werden.

Auf der anderen Seite steht außer Zweifel, daß der Salzgehalt des Wassers für die Auswahl der Laichplätze (vgl. *Aal* und *Gadiden*) für sehr viele Fische ein äußerst wichtiger Faktor ist. Es hat auch nicht an Stimmen gefehlt, die in Salzkonzentrationsunterschieden einen wichtigen Wegweiser für die Wanderungen der marinen Fische sahen. FRANZ aber wirft mit Recht die Frage auf, wie man sich die Wahrnehmung solch geringer Salzunterschiede, die zwischen den Nahrungsgründen und den Hunderten von Kilometern entfernten Laicharealen nur wenige Bruchteile von Promille betragen vorzustellen habe, wenn sie richtungsgebend wirken sollen, und kommt zu dem Schluß, daß eine solche Annahme unmöglich ist.

Nun haben wir aber doch genug Beispiele gesehen, daß das Auftreten von bestimmten Fischen — manchmal auch das Laichen an nicht regelmäßig benutzten Laichplätzen — in engster Beziehung steht zu dem Auftreten von Wasser mit bestimmter Salzkonzentration und auch bestimmter Temperaturen. Aber in all diesen Fällen suchen die Fische nicht dieses Wasser auf, sondern sie kommen mit diesem an. Die saisonellen und auch säkularen Schwankungen in der Mächtigkeit und dem Verlauf der verschiedenen Meeresströmungen, deren Wasser sich von der Umgebung durch Temperatur- und Salzkonzentrationsunterschiede auszeichnet, sind die Ursache für das Auftreten bestimmter Fische zu bestimmten Jahreszeiten an bestimmten Orten. Am besten bekannt sind die jahreszeitlichen Schwankungen in der Wasserführung für den Golfstrom. Dieser zeigt im Sommer ein Anwachsen, und ozeanisches, warmes, salzreiches Wasser drängt die kalte, salzarme arktische Flut zurück und schafft die Bedingungen dafür, daß die „Südfische“ nun weit nach Osten und Süden vordringen können. Im Winter dagegen ebbt der Golfstrom ab, arktisches, kaltes, salzärmeres Wasser dringt nach Süden und mit ihm verbreiten sich die „Nordfische“ nach geringeren Breiten. Außerordentlich starke Transgressionen, die sich meist

in großen Abständen wiederholen (säkulare Schwankungen)<sup>1</sup>, des einen oder anderen Stromes können dann Fische an Orten massenhaft auftreten lassen, an denen sie sonst spärlich sind oder fehlen, wie wir bei den Schellfischen und Makrelen in der Ostsee und dem Bankhering von Bohuslän sahen.

Das zeitweise und relativ seltene Erscheinen bestimmter Fische an gewissen Küsten wurde schon lange, ehe sich die Wissenschaft damit beschäftigte, von den Fischern beobachtet und häufig erfuhr es eine abergläubische, oft aber eine erstaunlich richtige Deutung. So wurde z. B. schon seit langen Zeiten das Auftauchen atlantischer Haifische an den Küsten von Irland und England als Zeichen für einen kommenden milden Winter angesehen (CORNELIUS). Heute wissen wir, daß die Haifische mit dem warmen, ozeanischen Wasser eintreffen, und daß tatsächlich von der Stärke des Golfstromes das Klima Englands weitgehend abhängig ist. THOMPSON hat für einige Fische an den Anlandungen in englischen Häfen (*Makrele* und einige *Gadiden*) deutliche Zusammenhänge zwischen ihrer Häufigkeit und der Wassertemperatur, also der Stärke des Golfstromes nachgewiesen.

Die Zusammenhänge zwischen dem Auftreten und dem Wandern von Fischen mit hydrographischen Bedingungen sind in den angezogenen Beispielen völlig klar, sie geben uns aber keinen Aufschluß darüber, welche Sinne den Fisch leiten und ob er passiv oder aktiv mit den Strömungen erscheint. Viel Wahrscheinlichkeit hat die Annahme, daß der Fisch bei seinem Herumstreifen (besonders ein pelagischer Fisch) einfach bis zu den Grenzen der ihm zusagenden Bedingungen herangeht, und, wenn diese durch Stromtransgressionen weiter verlegt werden, er diesen folgt; denn daß der Transport von so guten Schwimmern wie *Gadiden*, *Scomber* und *Clupeiden* passiv erfolge, ist wohl kaum anzunehmen. Ähnliche Überlegungen hat auch wohl FRANZ (1911) angestellt, wenn er an dem Vorhandensein echter Nahrungswanderungen bei Fischen überhaupt zweifelt und alle Bewegungen der Fische auf hydrographische Ursachen zurückführen will<sup>2</sup>. Ich glaube nun doch nicht, daß man Nahrungswanderungen großen Stieles leugnen kann.

Alle Fische zeigen, wenn ihr Nahrungsbedürfnis rasch steigt, die Tendenz nach dem Laichgeschäft ihre Schwärme zu lockern und aus-

<sup>1</sup> Welche meteorologischen und hydrographischen Faktoren diese säkularen Schwankungen bedingen, ist noch nicht sicher erkannt; die saisonellen Verschiedenheiten werden durch verschiedene Erwärmung hervorgerufen.

<sup>2</sup> In seinen Arbeiten von 1910 und 1911 überschätzt FRANZ sicher die Rolle der hydrographischen Bedingungen als auslösenden Faktor für die Fischwanderungen, wie er z. B. ja auch 1910 (Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol.) meint, daß die Laichwanderungen ohne eine Spur „sexueller oder erotischer Instinkte zustande“ kämen, und Männchen und Weibchen nicht aufeinander, sondern „auf ein drittes, auf die hydrographischen Bedingungen“ der Laichgebiete reagierten.

einander zu streben, anscheinend, weil dann die Nahrungskonkurrenz für das Einzelindividuum geringer ist. Außerdem haben wir sowohl beim Hering, als beim Lachs, als bei anderen Arten gesehen, daß Fische in der „Restitutionsperiode“ die weitesten Wanderungen ausführen. Schließlich können ja doch auch gerade die saisonellen Schwankungen in den Wassermassen ozeanischer Strömungen Nahrungswanderungen von Fischen veranlassen. Mit dem Vordringen und Anschwellen der betreffenden Strömungen werden die Planktonorganismen der betreffenden Region ebenfalls mittriften, ihnen werden die Fische folgen, um sie zu verzehren. Sehr oft finden wir nun Planktonen in Massen dort gehäuft, wo sich Strömungen kreuzen oder schneiden oder berühren, wie wir ja auch an den Stromkanten der Ebb- und Flutwelle solche Massierungen antreffen. Hier, wo die Nahrungstiere manchmal zu einem dicken Brei gestaut sind, werden sich zunächst die Planktonfresser (Heringe, Sprotten usw.) efinden und sich, da der Tisch reichlich gedeckt ist, zu großen Schwärmen zusammenballen. Sie ziehen wieder Fische herbei, die sich von ihnen nähren und diesen wiederum folgen deren Feinde, so daß sich eine mehrgliedrige Kette bildet (vgl. *Thynnidae*), die ihre Entstehung letzten Endes hydrographischen Tatsachen verdankt. Sind diese stark genug und halten sie besonders längere Zeit an, so kann aus ihnen für manche Arten eine Ausbreitung in neue Besiedelungsgebiete und schließlich auch Gewöhnung an neue Umweltsbedingungen resultieren.

Von dem Gehalt an bestimmten Salzen ist zum Teil die Reaktion des Wassers abhängig und diese scheint nach den Untersuchungen von SHELFORD, POWERS und WELLS für das Zustandekommen der Fischwanderungen ein nicht zu unterschätzender Faktor zu sein. Sie zeigten, daß Fische gegen Änderungen der H-Ionenkonzentration empfindlicher sind als gegen die der Salzionen. Nach SHELFORD und POWERS soll der pazifische Hering (*Clupea pallasii*) mehr durch erstere als durch letztere geleitet werden<sup>1</sup>. Eine Reihe von Untersuchungen (MOORE, PRIDOUX, HERDMAN, MAYOR) haben gezeigt, daß der CO<sub>2</sub>- und O<sub>2</sub>-Gehalt des Meeres (und damit schon dessen Reaktion) schwankt, und daß verschiedene Meeresströmungen in ihrem p<sub>H</sub>-Wert voneinander abweichen. Es wäre somit die Möglichkeit gegeben, daß, der SHELFORDSchen Forderung folgend, sich Fische nach dem verschiedenen p<sub>H</sub>-Wert des Wassers orientieren könnten. Aber ich glaube, man kann hier die gleichen Einwände erheben wie bei der Orientierung gegen minimale Unterschiede im Salzgehalt. Außerdem sind die in dieser Richtung bis jetzt vorliegenden Experimente, als besonders exakte Beobachtungen im Freien, noch nicht genug ausgebaut, um ein einigermaßen sicheres Urteil zu erlauben, besonders deshalb auch nicht, weil die bisherigen Daten reich an Wider-

<sup>1</sup> Vermutlich deshalb, weil durch die Reaktion des Wassers die Permeabilitätsverhältnisse geändert werden.



sprüchen sind. WELLS betont, daß Fische durchweg schwach saure Medien<sup>1</sup> vorzögen; in den Experimenten von SHELFORD und POWERS suchten aber Heringe und andere Fische schwach alkalisches Wasser gegenüber saurem und höher konzentriertem auf. Nach POWERS ziehen Heringe  $p_H$  7,73—7,76 und Junglachse eine solches von 7,98—8,08 vor. Andererseits lebt nach COOKER die Bachforelle durchweg in schwach saueren Gewässern.

Neben dem Gehalt von Salzen ist die  $p_H$ -Zahl des Wassers abhängig von seinem Gehalt, von Sauerstoff und Kohlensäure, und ich glaube vorerst, daß die anscheinende Reaktion der Fische auf die  $p_H$ -Konzentration zum Teil als eine solche auf verschiedenen  $O_2$ -Gehalt bzw.  $CO_2$ -Gehalt anzusehen ist.

Sauerstoff als der Erhalter aller Lebensvorgänge ist sicher für den Fisch ein stärker Reiz. In einer Reihe von Arbeiten hat besonders ROULE auf die Wichtigkeit dieses Elementes für das Zustandekommen der Fischwanderungen hingewiesen und dem  $O_2$ -Gehalt auch die ausschlaggebende Rolle zugeschrieben, nachdem früher besonders schon HEINCKE seine Bedeutung hervorgehoben hatte. Der  $O_2$ -Gehalt des Wassers wird besonders dann für die Wanderung von Fischen ausschlaggebend sein, wenn er an der Grenze des für diese Art nötigen Betrages herabsinkt. ROULE aber arbeitet bei seinen theoretischen Betrachtungen überall mit Beispielen, bei denen der  $O_2$ -Gehalt nahe bei dem Sättigungspunkt oder gar schon darüber liegt. Daß dann geringe Unterschiede im  $O_2$ -Gehalt richtend auf die Bewegung des Fisches wirken sollten, erscheint aus verschiedenen Gründen unwahrscheinlich, besonders deshalb, weil sich ja jeder Fisch sicher auch noch nach anderen Reizen orientiert. Wie bereits erwähnt, erwies sich bei den Versuchen von CHIDESTER die Rheotaxis stärker als die Chemotaxis. Dann habe ich auch schon bei der Besprechung der Lachswanderung darauf hingewiesen, daß auch stark verunreinigte Flußstellen, also solche mit geringerem Sauerstoffgehalt durchschwommen werden. Schließlich sind die meisten Fische, die ein hohes Sauerstoffbedürfnis haben, solche des bewegten kalten Wassers, die auch stark kaltstenotherm und positiv rheotaktisch reagieren.

Experimente über das Aufsuchen oder Meiden von Wasser mit bestimmten  $O_2$ -Gehalt und  $CO_2$ -Gehalt liegen ebenfalls vor; auch sie widersprechen sich<sup>2</sup>, wie die mit Wasser verschiedener Reaktion. Aber

<sup>1</sup> SHELFORD zweifelt in einer Berichtigung der WELLSschen Arbeit die Richtigkeit dessen  $p_H$ -Bestimmungen an. Mir scheint, daß vielleicht die verschiedenen Resultate überhaupt auf Konto nicht richtiger Methodik der  $p_H$ -Bestimmung zu setzen sind, da durchweg nur mit kolorimetrischen Methoden gearbeitet wurde.

<sup>2</sup> WELLS z. B. behauptet, daß  $CO_2$  die Fische anziehe, SHELFORD und ALLEE finden sie rasch tödlich.

es fragt sich ja überhaupt, ob Experimente im Aquarium zur Entscheidung von Problemen, die mit der Wanderung der Fische zusammenhängen sehr beweiskräftig sind; eine Frage, die SHELFORD und POWERS (1915) verneinen.

Die chemischen Reize, die Geruchs- und Geschmacksstoffe auf den Fisch ausüben können, werden wohl manche Arten bei der Nahrungssuche leiten oder sie giftiges Wasser meiden lassen; als Wegweiser für die Wanderungen wurden sie mit einer Ausnahme noch nicht angesprochen. Nur JORDAN erörtert kurz die Theorie, daß Lachse und andere Fische durch Wahrnehmung von bestimmten von ihren Vorfahren abgegebenen Geruchsstoffen (Emmanationen) bei der Laichwanderung ihren Geburtsfluß und ihren Geburtsplatz wieder finden könnten. Eine Annahme für die mir das Wort „Instinkt“ dann doch noch sympathischer ist.

Wir müssen, wenn wir die Beantwortung der verschiedenen Reize oder Reizkomplexe durch den Fisch überblicken, feststellen, daß sie uns in keinem Fall eine völlig ausreichende Erklärung für die Wanderbewegungen dieses oder jenes Fisches gibt. Für fast jeden Reiz beobachten wir, daß in dem taktischen Verhalten des Fisches gegenüber diesem sich im Laufe seines Lebenszyklus eine Verschiebung in der Stärke der Beantwortung, ja sehr oft eine Reaktionsumkehr zeigt. Die Ansprüche, die der Fisch an die Temperatur, an Strömungen, an Salzgehalt und Sauerstoffführung stellt, sind je nach seinem körperlichen Zustande verschieden. Weshalb der Fisch sich gegen die gleichen Reize taktisch bald positiv bald negativ verhält, wissen wir trotz der vielen darüber geäußerten Vermutungen aber noch nicht.

Wenn z. B. CHIDESTER in bezug auf die Umkehr der Thermotaxis meint, daß höhere Temperaturen sowohl die chemischen Umsätze im Fischkörper, als auch seine Empfindlichkeit gegen äußere Reize steigern, und eine solche Aktivitätssteigerung auf die Dauer unmöglich sei, weshalb der Fisch wieder kälteres Wasser aufsuche, so kann ich in dieser Annahme keine „Erklärung“ sehen.

Meist fällt die Zeit der Reaktionsumkehr zusammen mit dem Herannahen der Reife der Gonaden und sicher spielen von der Gonade ausgehende hormonale Einflüsse eine bestimmende Rolle in dem reizphysiologischen Verhalten des Fisches. Sie sind sicher die primäre Ursache, die dem Fisch „the greatest internal urge“ geben, die Wanderung zu beginnen. Und schon früher, eher das Wechselspiel zwischen Reizbeantwortung und der Inkretführung des Körpers noch weniger bekannt oder geahnt wurde, als heute, nahm man zu ähnlichen Hypothesen Zuflucht. HEINCKE (1880) z. B. spricht von einer Vergiftung des Körpers durch die Gonade, die den Fisch zwingt andere Bedingungen aufzusuchen. Wer oder Was sagt dem Fisch aber, wo er die Bedingungen findet? Ich erwähnte schon in der Einleitung und führte

bei den Lachswanderungen eingehend aus, daß wir uns über das Wechselspiel der Inkretstoffe im Körper und ihren Einfluß auf die Reizbeantwortung der Fische eigentlich noch keine Vorstellung machen können und will mich hier nicht wiederholen.

So einfach, wie sich REMOTTI (1925) die Vorgänge vorstellt, laufen sie sicher nicht ab. Dieser Autor erklärt sich das Aufsteigen von Tiefseefischen zu den oberflächlichen Wasserschichten oder zum Ufer, um dort zu laichen, durch die Annahme, daß die Gonade die Schwimmblasenfunktion beeinflusse, diese stärkere Gassekretion zeige und den Fisch, der dadurch spezifisch leichter werde, zwingt nach oben zu gehen.

Verständlich erscheint, daß Fische zur Zeit der Geschlechtsreife, die erhöhte Anforderungen an den ganzen Stoffwechsel stellt, sauerstoffreicheres Wasser aufsuchen.

Weshalb aber dieser Fisch dann salzreicheres, jener salzärmeres oder gar Süßwasser aufsucht ist unbekannt. Wir können hierzu bis jetzt nur annehmen, daß ererbte Anlagen zur Wirkung kommen, die sich bei der betreffenden Art im Wechsel erdgeschichtlichen Geschehens herausgebildet haben, wie ich bei den Beispielen Lachs und Aal ausführte.

Durch innere Faktoren werden die Fische gezwungen, andere Umgebungen aufzusuchen und ihre Eier dort abzusetzen, wo für diese optimale Bedingungen herrschen. Diese finden sich dort, wo auch die Eltern geboren wurden. Werden Eier an ungünstigen Laichplätzen abgelegt, so gehen sie zugrunde und so wird eine Selektion geübt, die das Aufkommen der Nachkommenschaft von Fischen verhindert, die nicht die richtigen Laichplätze erreichen konnten. Die am geeignetsten Laichplatz geborenen und überlebenden Tiere bestimmen die Art oder Rasse und durch diese den Charakter des Laichplatzes. Wie auch immer die Verhältnisse in bezug auf Salzgehalt oder Temperatur waren, als durch die Hebung der Kontinente die Laichplätze der jetzt anadromen Fische, z. B. des Lachses, vom Meere binnenwärts verschoben wurden, heute brauchen die Eier zur Entwicklung Süßwasser von bestimmter Temperatur. Mit der erblich fixierten Fähigkeit oder dem erblich festgelegten Zwang einen bestimmten Laichplatz aufzusuchen, mußten auch alle anderen Fähigkeiten und Anpassungen — Anpassungen an Wasser von verschiedenem Salzgehalt, Orientierung nach bestimmten äußeren Reizen, ein Instinkt oder Ortsinn, der die Fische ihre Laichplätze finden läßt — erblich fixiert werden. Die gleichen Überlegungen gelten für katadrome Fische, deren Laichplätze in die Synklinalen ab-rutschten.

Diese Betrachtungen haben vieles Theoretische und lassen trotzdem noch die Unbekannte des „Instinktes“ bestehen. Es hat ja nicht an Versuchen gefehlt den Begriff Instinkt zu analysieren oder zu umschreiben und in allerletzter Zeit hat sich besonders CAHN gegen diesen

Ausdruck gewendet, weil er als „Ursache“ für die Wanderung der Tiere nichts erkläre. Nach diesem Autor sind die tierischen Wanderungen Anpassungserscheinungen, die eintreten, sobald sich die äußeren Bedingungen als auch der innere physiologische Zustand ändern. Änderungen des inneren Zustandes, bewirkt durch hormonale Tätigkeit der Gonade, gehören in den Rhythmus des Lebenszyklus des betreffenden Tieres und die Wanderungen gehören ebenfalls in diesen Rhythmus. Aber damit ist nach meiner Meinung keine Erklärung dafür gegeben, weshalb nun die Wanderung in bestimmten Bahnen verläuft, wofür gerade bis jetzt die Annahme eines „Instinktes“ nicht zu umgehen ist.

Es ist wohl, um dieses Wort zu vermeiden, der Begriff des „Ortsinnes beruhend auf einem Ortsgedächtnis“ zur Erklärung der Fischwanderung eingeführt worden. Schon COUCH und HEINCKE haben Wanderungen der Fische als auf „Gedächtnis“ beruhend erklärt; FRANZ hat diesen Gedanken, dem auch HOEK u. a. zuneigen, weiter ausgesponnen. Er geht von der Überlegung aus, daß besonders Meerfische — für anadrome Flußfische, wie für den Lachs, genügt ihm die Rheotaxis als Erklärung — wie *Gadiden* und *Pleuronectiden* und wie der *Aal* zum Laichen einen bestimmten Salzgehalt aufsuchen doch nicht ihren Weg zu diesem dadurch finden könnten, weil sie die Empfindung haben, mit dem Kopf in einer anderen Konzentration als mit dem Schwanz zu sein, wenn die Konzentrationsunterschiede zwischen Wohngebiet und Laichgebiet nur Bruchteile von Promille betragen und beide hunderte von Kilometern voneinander entfernt sind. Andererseits spricht alles gegen ein planloses, zufälliges „Finden“ des Laichplatzes. Deshalb fordert FRANZ, daß der Fisch einen auf Ortsgedächtnis und Assoziationsfähigkeit beruhenden „Ortsinn“ haben müsse, der ihn befähigt „planvoll“ zu suchen, der Art, daß der Fisch eine Zeitlang in der oder jener Richtung schwimmt, und umkehrt oder die Richtung ändert, wenn er erkennt, daß das Milieu nicht das richtige ist.

Das Resultat von Versuchen und die Antworten auf eine Umfrage an Fischer und Fischereibiologen festigt bei FRANZ die Überzeugung, daß der Fisch sein Wohngewässer kenne, also ein Ortsgedächtnis habe, und daß ihn dies sowohl bei seinen Nahrungstreifen als bei seinen Wanderungen leite. Es soll nun durchaus nicht bestritten werden, daß Fische ein Ortsgedächtnis besitzen<sup>1</sup>, und daß dieser „Erinnerungsmelodie“ — die auf optischen, taktilen, rheotaktischen und osmotischen Empfindungen und Erinnerungen an diese beruht — folgend, der Fisch sich in seinem Wohngebiet zurechtfindet, oder zwischen zwei Seen oder Seenbecken hin und her, oder vom Ufer in die Tiefe und zurück wandern kann. Ganz unbegreiflich und unvorstellbar wird mir solche

---

<sup>1</sup> Siehe hierzu außer FRANZ auch HANKO und Schweiz. Fischerei-Zeitg. 1902, S. 163 f.

„Gedächtnisleistung“ bei marinen Fischen, die als Larve — oder gar schon als Ei — meist passiv von ihren Laichplätzen — man denke an den Aal — weggetragen und über weite Strecken verfrachtet werden, und dazu in einem relativ gleichmäßigen und einförmigen Milieu. Wie soll sich der Fisch, wenn er nach seiner Metamorphose mehrere Jahre lang seiner Nahrung nachgegangen ist, seiner ersten Jugendreise erinnern und geschlechtsreif den Erinnerungsvorstellungen seiner frühesten Kindheit folgend zum Laichplatz zurückfinden? Manche Autoren sehen auch in dem Rückkehren des Lachses zu seinem Geburtsfluß eine „Gedächtnisleistung“. Ich muß gestehen, daß es mir ebenfalls nicht möglich ist, mich mit dieser „Erklärung“ zu befreunden. Ich kann mir nicht vorstellen, daß ein 1- oder 2-jähriger Sälmling oder eine Larve, die kaum den Dottersack resorbiert hat, bei einer sicher zum großen Teil passiv zurückgelegten Talreise, die sich bei Tag und bei Nacht vollzieht, imstande sein soll, eine ganze „Erinnerungsmelodie“ von Ortseindrücken (vermittelt durch Gesichts-, Tast- und Strömungssinn) in sich aufzunehmen und diese, nachdem er 1, 2, 3, 4 oder gar 5 Jahre unter ganz anderen Eindrücken und Bedingungen gelebt hat, noch dazu in umgekehrter Richtung, abzuspielen und ihr folgen soll. Ein auf einem solch fabelhaften Gedächtnis beruhender Ortsinn hat für mich genau so viel oder so wenig „Begriffliches“ oder genau so wenig oder so viel Unbegreifliches und Mysteriöses als das Wort „Instinkt“.

Die Natur birgt noch manches ungelöstes Rätsel, so auch das Problem der Fischwanderungen.

### Literatur.

#### Apodes.

- ANCONA, U. D' (1): Intorno al differenziamento del sesso nell' *Anguilla*. Atti d. Reale Accad. dei Lincei, rendiconto (5a) 33, 244—248. 1924.  
 — (2): Sulla determinazione del sesso nell' *Anguilla*. Mem. R. Com. Tassogr. (Ital.) Nr. III. 1924.  
 ANTIPA, G.: Fauna Ichtiologica a Romaniei.  
 ARCHEY, B.: Fresh-water eels and their life history. New Zealand Journ. Sc. Techn. 7, 49—51. 1924.  
 ATHANASSOPOULUS, GL. (1): Quelques observations sur les civelles. Bull. de l'inst. océan. Monaco, Nr. 383, 1—18. 1921.  
 — (2): Sur certaines migrations des Anguilles en Grèce. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences 184, 305. 1927.  
 BELLINI, A. (1): Die Wanderung der Aale. Dtsch. Fischerei-Zeitg. 24, 565 bis 567, 609—610, 621—622. 1911.  
 — (2): Esperienze di Anguillicoltura. Atti 3. Congr. nazion. Pesca. Milano 1906.  
 — (3): Expériences sur l'élevage de l'anguille en stabulation à Comacchio. Bull. de la soc. centr. agric. Pêche 19. 1907.  
 — (4): Riproduzione e metamorfosi dell' *Anguilla* nell' Atlantico. Riv. mens. Pesca 10, 5. 1908.  
 — (5): Aalzuchtversuche. Zeitschr. f. Fischerei 15, 136—181. 1910.

- BENECKE, B. (1): Die Fische Ostpreußens. Königsberg 1881.  
 — (2): Die Wanderung der Aalbrut und die Einrichtung von Aalbrutleitern. Königsberg 1884.
- BERG, L.: Sur la distribution de l'anguille dans les eaux de la Russie. Ann. mus. zool. Acad. Sc. 21, 343—346. Petrograd 1917.
- BISHOP, W.: Eels in water pipes and their migration. Proc. Transact. of the Nova Scotian Inst. Nat. Sc. Halifax 11, 640—650. 1908.
- BLOCH, M. E.: Allgemeine Naturgeschichte der Fische. 3. Teil. Berlin 1782 bis 1795.
- BOEKE, J.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostier. Petrus Camper. 2, H. 2. 1903.
- BOWMAN, A.: The distribution of the larvae of the eel in Scottish waters. Sc. Invest. Fisheries Scotland 1912, Nr. 2, 1—11. 1913.
- BRAESS, M.: Der Aal und seine Entwicklung. Kosmos 5, 206—210. 1908.
- BROCK: Untersuchungen über die Geschlechtsorgane einiger Muraeniden. Mitt. d. zool. Stat. Neapel 2. 1881.
- BRÜHL, L. (1): Mitt. d. Fischerei-Ver. Prov. Brandenburg usw. 1892, S. 2.  
 — (2): Ebenda 1902.
- BULLO, G. S.: Mitt. d. dtsh. Seefischerei-Ver. 11, 212—214. 1891.
- CALDERWOOD: Ann. Mag. Nat. Hist. (6) 12, 35. 1892.
- CATTIE: Über die Genitalien der männlichen Aale und ihre Sexualunterschiede. Zool. Anz. 3, 275. 1880.
- CLINGNY, A. (1): Captures d'anguilles en pleine mer. Ann. Stat. Aquic. Boulogne (n. s.) 2, 142—148. 1912.  
 — (2): Migration marine de l'anguille commune. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences 154, 727—729. 1912.
- CRIVELLE, B. et L. MAGGI: Intorno agli organi essenziali della riproduzione delle „Anguille“. Mem. istit. Lombardo sc. lett. Milano. Deutsch: Wiegmanns Arch. 1872.
- CUNNINGHAM, J. T.: Marketable Marine Fishes. 1896.
- CUVIER et VALENCIENNES: Histoire naturelle des Poissons. Paris 1828—1849
- DAHL, K. (1): Reiser i Nord-Vest-Australien. Kristiana 1898.  
 — (2): Vor kundskab om aalens forplantning og vandringer. Naturen. 33, 20—29. Bergen 1909.
- DALLMER, E. (1): Über die Fortpflanzung des Aales. Dtsch. Fischerei-Zeitg. 1, 1, 9, 18. 1878.  
 — (2): Fang der Wanderaale. Handb. d. Fischzucht. 1886, S. 453.
- DANNER, H.: Der Aal geht aufs Land. Dtsch. Fischerei-Zeitg. 3, 422; Österr.-ungar. Fischerei-Zeitg. 1880.
- DELAGE, Y.: Sur les relations de parenté du Congre et du Leptocéphale. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences 103, 698—699.
- DUNCKER, G.: Die Fische der malayischen Halbinsel. Mitt. d. naturhist. Mus. Hamburg 21, 133—207. 1904.
- EHRENBAUM, E. (1): JOHS. SCHMIDTS Abhandlung über den Aal. (Ref.) Fischerei-Zeitg. 1907.  
 — (2): Über Altersbestimmungen am Aal. Fischerbote 4. 1912.  
 — (3): Untersuchungen über den Aal. Allgem. Fischerei-Zeitg. 38, 418—422. 1913.  
 — (4): Eine neue Arbeit von JOHS. SCHMIDT zur Biologie der Gattung *Anguilla*. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 15. 1925.  
 — (5): Über Aalbesatz. Fischerbote 17, 225—229. 1925.  
 — (6): Blankaale im Meer. Ebenda 17, 120. 1925.
- EHRENBAUM, E. und H. MARUKAWA: Über Altersbestimmungen und Wachstum beim Aal. Fischerei-Zeitg. (1913) 14, 89—127. 1914.

- EICHELBAUM, E.: Das Auftreten der Aalbrut an der deutschen Küste und ihre erste Nahrungsaufnahme. — mit einer Nachschrift von HENKING. Wiss. Meeresunters., Abt. Helgoland 15. Festschr. f. HEINCKE, Nr. 15, 20 S. 1924.
- EIGENMANN: The egg and development of the conger eel. Bull. U. S. Fish. Comm. (1901) 21. 1902.
- EIGENMANN and KENNEDY: The Leptocephalus of the American eel and other Leptocephali. Ebenda 1902.
- ERCOLANI: Del perfetto ermafroditismo delle Anguille. Mem. dell' Accad. Sc. Bologna 1872.
- ERIKSSON, C. E. (1): Om ålynglets uppvandring i Mörrumsån. Svensk. Fisk. Tidskr. 5, 186. 1896.
- (2): Om ålynglets vandring i Lagaån. Ebenda 7, 147. 1897.
- FACCIOLA: La prima forma larvata dell' *Anguilla vulgaris*. Nat. Sicil. 13. Palermo 1895.
- FAHLBERG, A.: Von der Fortpflanzung und Vermehrung des Aales. Abhandl. d. schwed. Akad. 12. 1750.
- FEDDERSEN, A. (1): Ålhannar i sötvatten. Svensk. Fisk. Tidskr. 156—165. 1893 und: Aalmännchen im Süßwasser. Zeitschr. f. Fischerei 1.
- (2): Forsatte ålundersögelser. Kjöbenhavn 1894.
- (3): Fortgesetzte Aaluntersuchungen. Mitt. d. dtsch. Fischerei-Ver. 3, Nr. 4. 1895 und Zeitschr. f. Fischerei 3.
- (4): Die Aalfrage. Ebenda 3, Nr. 9, 10, 11. 1895.
- FISH, M. P.: Preliminary note on the egg and larva of the American eel, *Anguilla rostrata*. Science 64, 455—465. 1927.
- FRANZ, V. (1): Unsere gegenwärtigen Kenntnisse vom Lebenslauf des Aales (*Anguilla vulgaris*, FLEM.) und ihre ökonomische Bedeutung. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1, 488—498. 1908.
- (2): Über die Wanderung der Fische, insbesondere des Aales. Natur. 6, III—III, 149—154. 1910.
- FREUD, S.: Beobachtungen über die Gestaltung und feineren Bau der als Hoden beschriebenen Lappenorgane des Aales. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I. 80. 1877.
- FREYER, R.: Zu den Aalwanderungen. Fischerei-Zeitg. 10, 509—510. 1907.
- FULTON, F. W.: The young of the *Conger*. 22. and 23. Rep. Fish. Bd. Scotland .1904/05.
- GANDOLFI-HORNOLD, A. (1): Les Anguilles de la Ria de Aveiro. Bull. Soc. Portugaise Sc. Nat. 7. 1916.
- (2): Algunas observaciones sobre la Anguila en Valencia. An. Inst. Gener. Tecnic. Valencia. 1916.
- (3): Algunas observaciones sobre la Anguila de Mallorca. Bol. Pescas, Meses Enero-Febr. 1918.
- (4): Algunas medidas de las Angulas de Santander. Ebenda, Meses Mayo. 1918.
- (5): Quelques observations sur la montée à Lisbonne. Trav. Stat. Biol. Marit. Lisbonne 1. 1918.
- (6): Sobre las Angulas de Perello. An. Inst. Gener. Tecnic. Valencia. 1920.
- (7): Algunas observaciones sobre la Angula en Palma de Mallorca. Bol. Pescas, Meses Enr., Febr., Marz. 1920.
- (8): Recherches sur l'âge et la croissance de quelque anguilles argentées de l'Albufera de Valencia. Ann. biol. Lacustre 11, 103—130. 1922.
- (9): L'âge et la croissance de quelques anguilles du Sil (Espagne). Recherches sur la montée des Anguilles mâles dans les fleuves et cours d'eau loin de la mer. Ebenda 1922, S. 196—207.

- GANDOLFI-HORNYOLD, A. (10): Determinacion de la edad en algunas Anguilas de las marjales de Jeresa (Valencia). Bol. Real. Soc. Espan. Hist. nat. **22**. 1922.
- (11): Edad y crecimiento de algunas Anguilas del Lago de la Encanizada (Tortosa). Iberica **18**. 1922.
- (12): Edad y crecimiento de algunas Anguilas de los marjales de Pego (Alicante). Ebenda **18**. 1922.
- (13): Las Anguilas del lago de Carucedo y del Rio Sil (Ponferada Prov. de León). Ebenda **19**. 1923.
- (14): Medida de las Angulas de Bilbao. Ebenda **20**. 1923.
- (15): Observaciones sobre la edad, crecimiento y sexo de la Anguila del Tajo. Ebenda **20**. 1923.
- (16): Sobre la edad y Sexo de algunas Anguilas del Ter y Oñar (Gerona) y de la Desembocadura del Llobregat. Ebenda **20**. 1923.
- (17): Medida de Angulas de Deva (Guipazcoa). Ebenda **20**. 1923.
- (18): L'âge et la croissance de quelques anguilles du Jucar et des rivières près de Cullera (Valencia). Ann. biol. Lacustre **12**, 75—82. 1923.
- (19): Recherches sur la montée des Anguilles mâles dans les fleuves et cours d'eau, loin de la mer. Ebenda **11**. 1923.
- (20): Observaciones sobre la edad, el crecimiento y sexo de la Anguila del Tajo. Asoc. Españ. para el Progr. Cienc. 1923.
- (21): Medidas de Angulas de Aguinaga. Publ. Soc. Oceanograf. Guipúscoa. 1923.
- (22): Recherches sur l'âge, la croissance de quelques anguilles de la Garonne, près de Toulouse. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse **51**. 1923.
- (23): Observaciones sobre la edad y crecimiento de algunas Anguilas de Tabernes de Valldigna. An. Inst. Gen. Tec. Valencia. 1924.
- (24): Observaciones sobre la subida de la Anguila en el Rio Duero. Iberica **21**. 1924.
- (25): Observaciones sobre la edad y crecimiento de la Anguila del Mar Menor. Ebenda **21**. 1924.
- (26): Observaciones sobre el crecimiento y el sexo de las Anguilas del Ebro. Ebenda **21**. 1924.
- (27): Migracion de la Anguila aguas arriba del Ebro, su pesca y conservacion en Tudela. Ebenda **22**. 1924.
- (28): L'âge' et la croissance de quelques petites Anguilles pêchées dans la baie de Santander. Bull. de la soc. zool. France **49**. 1924.
- (29): L'âge et la croissance de quelques Anguilles de la Garonne. Bull. Sic. Hist. Nat. Toulouse **51**. 1924.
- (30): L'âge et la croissance de quelques Anguillas pêchées dans l'Ebro à Gallur (Prov. de Saragosse) Aarau. 1924.
- (31): Algunas Anguilas del Monasterio de Piedra. Iberica **23**. 1925.
- (32): Sobre la edad y el sexo de algunas Anguilas del Piles y del Puerto de Gijon. Ebenda **23**. 1925.
- (33): Sobre el sexo y el crecimiento de la Anguila del Ebro, Bayas y Zadorra cerca de Miranda del Ebro. Ebenda **23**. 1925.
- (34): Edad y crecimiento de la Anguila en las rias de Vigo y Pontevedra. Asoc. españ. progr. Cienc. **6**. 1925.
- (35): Otoliths of large Eels from Albufera of Valencia. Journ. of Roy. Micr. Soc. 1925.
- (36): Observations sur les Anguilles jaunes du Rhin à Augst. Bull. de la Suisse Pêche Piscicult. **26**. 1925.
- (37): Observations sur la longueur et le poids des civelles du bassin d'Arcachon. Bull. de la stat. biol. d'Arcachon. 1925.



- GANDOLFI-HORNOLD, A. (38): Observations sur le sexe des anguilles. Cpt. rend. assoc. franc. avanc. Sc. congr. de Grénoble. 1925.
- (39): Algunos grandes ejemplares de anguila de la Albufera de Valencia. Anal. Instit. Nat. 2a Ensañ de Valencia. 1925.
- (40): Observaciones sobre anguilas de algunas localidades valencianas Liria y Buñol. Ebenda 1925.
- (41): Una experiencia sobre la reducion en longitud y peso durante el desarrollo de la pigmentación en la angula. Ebenda 1926.
- (42): Experiencias sobre la reducion de la anguila durante el desarrolla de la pigmentacion. Not. Res. Inst. espan. Oceongr. Madrid (2), Nr. 10. 1926.
- (43): Quelques observations sur des petites Anguilles jaunes de Cette. Bull. de l'inst. océanogr. Monaco, Nr. 485. 1926.
- (44): L'âge et la croissance de quelques petites Anguilles jaunes de la Sarthe. Bull. de la soc. cent. aguicult. Pêche. 1926.
- (45): Quelques observations sur les anguilles jaunes du Rhin à Augst. Bull. de la Suisse Pêche Piscicult 27. 1926.
- (46): Observations sur l'âge, le sexe et la croissance chez la petite anguille du lace de Côme. Ebenda 27. 1927.
- (47): Otoliths of large eels from the Rhine. Journ. of the Roy. Micr. Soc. 1927.
- (48): Edad y crecimiento de la Anguila en la Ria de Arosa. Asoc. Espan. Progr. Cienc. 1927.
- (49): Observaciones sobre anguilas de algunas localidades valencianas (Chelva, Pinedo, Alacuas, Antella y Cullera) y de Murcia. Anal. Inst. Nat. 2a Euseñ. Valencia. 1927.
- (50): Une expérience sur la réduction chez la civelle pendant le développement du pigment. Bull. de la soc. océanogr. France. 1927.
- (51): Une expérience sur la réduction de longueur et de poids chez la civelle. Ann. biol. Lacustre 15. 1927.
- (52): La biologie de l'Anguille. Bull. de la soc. centr. aquicult. Pêche. 1927.
- (53): Observations sur la taille et le sexe de la petite Anguille argentée de l'étang de Thau. Ebenda 1928.
- (54): L'âge et la croissance de la petit Anguille argentée de l'étang de Thau. Ebenda 1928.
- (55): Observations sur le sexe et la croissance de la petite Anguille argentée de la Grande Brière. Ebenda 1928.
- (56): Observations sur quelques Anguilles jaunes capturées dans le Haut-Rhin, à Augst. Rev. Suisse Zool. 35. 1928.
- (57): Observations sur le sexe des Anguilles dans les fleuves d'Espagne. Verhandl. d. internat. Ver. f. theoret. angew. Lomnol. 3. 1928.
- GEMSÖE, K. J.: Age and rate of growth of the eel. Rep. Dan. B. ol. Stat. 14. 1906.
- GIACOMINI: Sulla gonogenesi nelle Anguille. R. Accad. Sc. Bologna. 1907.
- GILSON, G.: L'anguille sa reproduction, ses migrations et son intérêt économique en Belgique. Ann. de la soc. R. Malacol. Belg. 43, 7—58. 1908.
- GRASSI, B. (1): The reproduction and metamorphosis of the common eel (*Anguilla vulgaris*). Proc. of the Roy. Soc. of London 60, Nr. 363. 1896.
- (2): Contribuzione allo studio dello sviluppo dei Muraenoidi. Mem. R. Com. Talassogr. ital. Nr. 1. 1900.
- (3): Sullo sviluppo dei Muraenoidi. Ebenda 1913.
- (4): Quel que si sa e quel que non si sa, intorno alla storia naturale dell' Anguilla. Ebenda 1914.

- GRASSI, B. (5): Nuove ricerche sulla storia naturale dell' Anguilla. Ebenda Nr. 67. 1919. (Deutsches Rf. von WULFF: Fischerbote 13. 1921.)
- GRASSI, B. und CALANDRUCCIO: (1) Fortpflanzung und Metamorphose des Aales. Allg. Fischerei-Zeitg. 22. 1897.
- (2): Riproduzione e metamorfosi delle Anguille. Giorn. Ital. Pesca. Aquicolt. Nr. 7—8. 1897.
- GÜNTHER, A.: Catalogue of the fishes in the British Museum. 8 Bde. 1859 bis 1870.
- HAEMPEL, O. und E. NERESHEIMER: Über Altersbestimmungen und Wachstum des Aales. Zeitschr. f. Fischerei 14, 265—281. 1914.
- HALL, T. S.: The distribution of the fresh-water eel in Australia and its means of dispersal. Victorian Natural. 22, 80—83. 1905.
- HEIN, W. (1): BELLINIS Sexualdimorphismus der mediterranen Steigaale und die nordische Aalbrut. Allg. Fischerei-Zeitg. 35, Nr. 13. 1910.
- (2): Über den Abwachs der Steigaale in unseren Süßwässern. Ebenda 36, Nr. 14. 1911.
- HERMES, O. (1): Zur Fortpflanzung des Aales. Cirk. d. dtsh. Fischerei-Ver. Nr. 6, 197—201 und Dtsch. Fischerei-Zeitg. 3, 244—245. 1880.
- (2): Über reife männliche Geschlechtsteile des Seeaals (*Conger vulgaris*) und einige Notizen über den männlichen Flußaal (*Anguilla vulgaris*). Zool. Anz. 4, 39. 1881.
- (3): Über Aalbrut und Aufzucht junger Aale. Cirk. d. dtsh. Fischerei-Ver. 1880. 1881.
- (4): Zur Wanderung der Aale. Ebenda 1884.
- (5): Zur Aalfrage. Allg. Fischerei-Zeitg. 18, 396. 1893.
- HERRE, A. W. C. T.: Philippine eels. Philippine Journ. Sc. 23, 123—236. 1923.
- HERWIG: Aussetzungen von markierten Aalen und Flndern von seiten des Deutschen Seefischerei-Vereins in der Ostsee. Mitt. d. dtsh. Seefischerei-Ver. 21. 1905.
- HINKELMANN: Beitrag zur Naturgeschichte des Aales. Cirk. d. dtsh. Fischerei-Ver. 1881 und The mode of life of eels. Bull. U. S. Fish. Comm. 4, 390. 1881.
- HILDEBRAND, P.: Vandrende Aal. Dansk. Fiskeritid. Nr. 4. 1906.
- HJORT, J.: Eel larvae from the central Atlantik. Nature 85. 1910.
- HOHNBAUM-HORNCHUCH, R.: Anguillarum sexu ac generatione. Diss. Gryphiae. 1842.
- HUITFELD-KAAS, H.: Aalefiskeri i ferskvand. N. J. und F. Fs. Tidskr. Kristiania. 24 S. 1904.
- JACOBY, L.: Der Fischfang in der Lagune von Comacchio; nebst einer Darstellung der Aalfrage. 93 S. Berlin 1880.
- JOHANSEN, A. C.: Remarks on the life history of the young post-larval eel (*Anguilla vulgaris* TURT.). Meddel. Komm. Havunders. (Fisk) 1, Nr. 6. 1905.
- JORDAN, D. S. and EVERMANN: Note on a collection of fishes from the island of Formosa. Proc. of the U. S. Nat. Mus. 25, 315—368. 1903.
- JORDAN, D. S. and A. SEALE: The fishes of Samoa. Bull. Bur. Fish. 25 (1903). 1905.
- JORDAN, D. S. and G. O. SNYDER: A review of the apodal fishes or eels of Japan, with a description of 19 new species. Proc. of the U. S. Nat. Mus. 23, 837—890. 1901.
- KENDALL, W. C. and E. L. GOLDSBOROUGH: The shore fishes in Rep. Sci. Res. Exp. Trop. Pacific XIII. Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard College 26, 241—344. 1911.

- KERSHAW, G. A.: Migration of eels in Victoria. *Victorian Natural.* 27, 196 bis 201. 1911.
- KRÖYER, H.: Danmarks fiske. 3 Bde. Kjöbenhavn 1846—1853.
- LEA, E.: Muraenoid Larvae. *Rep. Sci. Res. Michael Sars North Atlant. deep sea Exp.* 3, Teil 1 (1910). 1912.
- LEONHARDT, E. (1): Der gemeine Flußaal (*Anguilla vulgaris* FLEM.). Stuttgart 1902.
- (2): Die Fischwanderungen. *Nerthus* 5, 654—657, 671—675, 684—687. 1903.
- LEPORI: Il maschio dell'anguilla. *Atti soc. ital. Sc. nat.* 26, 327—356. 1883.
- LIMBORG, H.: Über die Aalfischerei mit Reusen. *Dtsch. Fischerei-Zeitg.* 47, Beil. 1898.
- LINDES, L.: Landwanderung des Aales. *Österr.-ungar. Fischerei-Zeitg.* 1880, S. 394—395.
- LÜBBERT, H. (1): 1. Die Organisation des Bezuges von Aalbrut aus England für deutsche Gewässer. 2. Die Besetzung deutscher Gewässer mit Aalbrut im Jahre 1909. 3. Die Besetzung deutscher Gewässer mit Aalbrut im Jahre 1910. *Zeitschr. f. Fischerei* 15. 1909—1910.
- (2): Praktische Ergebnisse der wissenschaftlichen Meeresforschung für die Binnenfischerei. *Allg. Fischerei-Zeitg.* 33, Nr. 10, 11. 1908.
- (3): Weitere Messungen an nordischen Glasaalen. *Ebenda* 36, 214—217. 1911.
- LUNDBERG, R. (1): Notizen über die schwedischen Fischereien. I. Die Ostsee und Süßwasserfischereien. Stockholm 1880.
- (2): Om alfisket med S. K. hommor vid Svenska Östersjöküsten samt Öresund; Landtbrucks Akad. Hdlg. *Tidskr.* 1881.
- (3): Om ålynglets uppvandring och Atgärder att beforda denna. *Svensk. Fisk. Tidskr.* 9, 132. 1900.
- MALMGREN, A. J.: Kritische Übersicht der Fischfauna Finlands. *Arch. f. Naturgesch.* 1. 1864.
- MARCUS, K.: Über Alter und Wachstum des Aales. Beiheft. *Jahrb. d. Hamburg. wiss. Anst., Mitt. d. zool. Mus.* 36. 1919.
- MAZZA, F. (1): Sul grado di sviluppo delle cellule germinali in quelle anguille destinte a Cagliari col nome di Filatretas. *Atti Congr. Nat. Pesca Ital.* Milano 1907.
- (2): Risultati di sperimente fatti sopra alcune anguille argentine. *Rend. Lincei C. Sc.* (5) 21. 1912.
- (3): Risultati di ricerche anatologica sugli organi genitale delle anguille. *Boll. d. soc. zool. ital.* (3) 2. 1913.
- (4): Risultati ottenuti dall'ablazione parziale dell'organo dell'Syrski nelle anguille giale. *Boll. dell'Istit. zool.* Roma 1, 177—184. 1924.
- MEEK, A.: The migration of Fish. London 1916.
- MELLNER, W.: Ein neuer Fall von Landwanderung beim Aal. *Fischerei-Zeitg.* 10, 458—459. *Bl. Aquar.- u. Terr.-Kde.* H. 27. 1907.
- METZGER: Der Aufstieg der Aale in der Fulda. *Fischerei-Zeitg.* 4, 473—474. 1901.
- MÖBIUS, K. und F. HEINCKE: Die Fische der Ostsee. 146 S. Berlin 1889.
- MOLIN: Die rationelle Zucht der Süßwasserfische. Wien 1864.
- MONDINI, C.: De anguillae ovarii. *Comm. Acad. Bonon.* 6, 406—441. 1783.
- MONTI, C.: De anguillarum ortu et propagatione. *Comm. Acad. Bonon.* 6, 392—405. 1783.
- MÜLLER, O. F.: Bemühungen bei den Intestinalwürmern. *Schriften d. Berliner Ges. naturforsch. Freunde* 1. 1780.
- NILSSON, S.: Skandinavisk fauna. *Fiskarna* 4. 1853.

- NITSCHÉ: Der Flußaal und seine wirtschaftliche Bedeutung. Dresden 1886.
- NORDQUIST, O. (1): Some observations about the eel in Finland. Meddel. Soc. Fauna Flora fennica. 1903.
- (2): Aussetzung von gezeichneten Aalen in Finnland. Dtsch. Fischerei-Zeitg. 1903.
- (3): Resultate der Aussetzungen von gezeichneten Aalen in Finnland im Jahre 1903. Mitt. d. dtsch. Seefischerei-Ver. 20 und Dtsch. Fischerei-Zeitg. 27, 85—86. 1904.
- (4): Älfiskeförsök och ålundersökningar i södra Finland. Fisk. Tidskr. Finland 13. 1904.
- (5): Om älfiskets ordnande i sjöar och floder. Svensk. Fisk. Tidskr. 1915, S. 171—181.
- (6): Aalstudien. Ark. f. Zool. 11, 22 S. 1917.
- (7): Om alhannars förekomst i Sverige. Svensk. Fisk. Tidskr. 1918.
- (8): Utvecklingar var kunskap om alens vandringar i Östersjön och närliggande vatten. Skrift. söd. Sverig. Fisk. fören. Lund. 1925.
- NORDQUIST, O. und G. ALM: Undersökningar om ålens ålder, storlek och tilvaxthastighet i Sverige. Stockholm 1920.
- NORDQUIST, O. und STEN VALLIN: Untersuchungen über Aalbrut, ihre Einwanderung in die Ostsee und längs der Ostseeküste Schwedens. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland 15, Festschr. HEINCKE. 1923.
- OLIVIER, G.: L'anguille, moers et migrations. Rev. Sc. Bourbon 23, 67 et 71. 1910.
- ORSENIGO, L.: Intorno alla lunghezza della anguilline di monta. Boll. d. soc. Lomb. Pesc. Aquicult. Nr. 4. 1911.
- PACKARD: Reproduction of the American eel. Zool. Anz. 2, 15—16. 1879.
- PAGET, G. W.: Report on the fisheries of Egypt for the Year 1920, 1921, 1922, 1923. Minst. Finance, Egypt, Coastguard and fisheries Service, Cairo 1921—1925.
- PALMEN, J. A. (1): Neue Aussetzungen gezeichneter Aale in Finnland. Mitt. d. dtsch. Seefischerei-Ver. 20. 1904.
- (2): Om den finska ålens vandringar. Fisk. Tidskr. Finland 15, 23—27. 1906.
- (3): Om den finska ålens vandringar. Ebenda 15. 1906.
- (4): Lax och ål och deras vandringar. Helsingfors 1910.
- (5): Ålens utvandring från Östersjön och dess vikar. Fennia 29, 1—17. Helsingfors 1911.
- PAULLINI, C. F.: Coenarum helena seu Anguilla. Lipsiae et Francfort 1689.
- PETERSEN, C. G. J. (1): Fiskenes biologiske forhold i Holbaek fjord (1890/91). Beretn. Dansk. Biol. Station 1. Kjöbenhavn 1891.
- (2): The common eel (*Anguilla vulgaris*) gets a particular breeding dress before its emigration to the sea. Rep. Dan. Biol. Stat. 4. 1894.
- (3): Den almindelige Aal (*Anguilla vulgaris*) anlaegger för sin vandring til havet en searling fortplantingsdragt. Ebenda 5. Kjöbenhavn 1896.
- (4): Fortegnelse over aalernsteder i Danmark optaget i aarene 1899 og 1900 med bemaerkinger om Ruseaalens vandringer. Ebenda 10. 1901.
- (5): Larval eels (*Leptocephalus brevirostris*) of the atlantic coast of Europe. Meddel. Komm. Havunders. (Fisk) 1, Nr. 5. 1905.
- (6): The influence of light on the migrations of the eel. Rep. Dan. Biol. Stat. 1908.
- RAFFAËLE: Le uova galleggianti e le larve dei Teleosti nel Golfo di Napoli. Mitt. d. zool. Stat. Neapel 8. 1888.
- RAMMNER, W.: Gedanken zu den neueren Ergebnissen der Aalforschung. Naturwiss. Korrespondenz 1, 70—77. 1923.

- RATHKE, H. (1): Über den Darmkanal und die Erzeugungsorgane der Fische. Neueste Schr. d. naturforsch. Ges. Danzig. 1824.
- (2): Über die weiblichen Geschlechtsorgane des Aales. Wiegmanns Arch. 1, 299. 1838.
- (3): Bemerkungen über einen hochträchtigen Aal. Müllers Arch. f. Anat. 1850, S. 203—206.
- REDI, F.: De animalculis vivis in corporibus animalium vivorum. Lugdun. Batav. 1729.
- ROOSEVELT, R. B.: More about the movement of the eels. Forest and Stream. 10. 462. 1878.
- SCHÄFFER, E.: Der Aal auf dem Lande. Schweiz. Fischerei-Zeitg. 27, 79—80. 1919.
- SCHLÜSER, G.: De Petromyzontum et Anguillarum sexu. Diss. Dorpat 1848.
- SCHMIDT, E. J. (1): Contributions to the life history of the eel (*Anguilla vulgaris* FLEM.). Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Expl. Mer. 5, 137—264, 265—273. 1906.
- (2): Remarks on the metamorphosis and distribution of the larvae of the eel. Meddel. Komm. Havunders. (Fisk) 3, Nr. 3, 17 S. 1909.
- (3): On the distribution of the fresh water eels throughout the world. I. Atlantic Ocean and adjacent regions. Ebenda 1909.
- (4): On the occurrence of *Leptocephali* in the Atlantic west of Europe. Ebenda Nr. 6. 1909.
- (5): On the distribution of the fresh water eels. Rep. Brit. Assoc. Advanc. Sc. 79, 511—515. 1909.
- (6): Sind Größengruppen bei den west- und nordeuropäischen Glasaalen nachweisbar. Fischerbote 2, Nr. 11. 1910.
- (7): Fünf Jahre dänische Untersuchungen über die Biologie aalartiger Fische. Ebenda 3, 374—379. 1911.
- (8): Biology of the eel fishes especially of the *Conger*. Nature 86, 61—63. 1911.
- (9): Messungen an Mittelmeer-Glasaaalen. Fischerbote 3, Nr. 5. 1911.
- (10): The reproduction and spawning places of the fresh water eel. Nature 89, 633—636. 1912.
- (11): Über die Fortpflanzung des Aales und seine Laichplätze, eine zusammenfassende Übersicht. Fischerbote 4, 201—209. 1912.
- (12): Danish researches in the Atlantic and Mediterranean on: the life history of the fresh water eel. (*Anguilla vulgaris* TURR) with notes on other species. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 5, 317—342; auch in: Skrift. Komm. Havunders. Nr. 8. 1912.
- (13): Contributions to the biology of some North Atlantic species of eels. Vidensk. Meddel. Naturhist. Fören. Kjöbenhavn. 64, 39—51 und Meddel. Komm. Havunders. 1912.
- (14): On the identification of the Muraenoid larvae in the early (Preleptocephaline) stages. Meddel. Komm. Havunders. (Fisk) 4, Nr. 2. 1913.
- (15): Neue Methoden der Altersbestimmung beim Aal. Fischerbote 5, 21ff. 1913.
- (16): First report on eel investigations 1913. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Expl. Mer. 18. 1914.
- (17): On the classification of the fresh water eels. Meddel. Komm. Havunders. (Fisk) 4, Nr. 7. 1914.
- (18): Second report on eel investigations. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Expl. Mer. 22. 1916.
- (19): On the early stages of the fresh water eels (*Anguilla*) and some North Atlantic Muraenoids. Meddel. Komm. Havunders. (Fisk) 5, Nr. 4. 1916.

- SCHMIDT, E. J. (20): Die Laichplätze des Aales. Fischerbote 1922, S. 436ff.  
 — (21): On the breeding places of the eel. Philosoph. Transact. of the Roy. Soc. of London (B) 1922, S. 211ff.  
 — (22): Die Laichplätze des Flußaaales. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 11, 1—40. 1923.  
 — (23): On the distribution of the fresh-water eels (*Anguilla*) throughout the world. II. Indo-Pacific region. Dansk. Vidensk. Selsk. Skrift. Naturvid. og Math. 8, 329—382. 1925.  
 — (24): The breeding places of the eel, with a postscript. Gener. Append. Smithsonian. Rep. for 1924. 1925.  
 — (25) The fresh-water eels of New Zealand. Transact. of the New Zealand Inst. 58. 1927.
- SCHNEIDER, G.: (1) Die neuesten Forschungen über die Wanderungen des Aales. Balt. Wochenschr. 43, 285—286. 1905.  
 — (2): Markierungsversuche mit Aalen und die Wanderungen der Aale in der Ostsee. Ebenda 46, 441. 1908.  
 — (3): Die Fischerei an Estlands Küste. Mitt. d. dtsh. Seefischerei-Ver. Nr. 12. 1918.
- SCHOCH, G.: Noch ein Beitrag zur Aalfrage. Dtsch. Fischerei-Zeitg. 1, 57—58.
- SCHREITMÜLLER, W.: Zur Landwanderung der Aale. Wochenschr. f. Aquar.- u. Terr.-Kde. 87. 1814.
- SCHULTZ, A.: Die Lösung des Aalrätsels. Stettin 1911.
- SEALE, A. (1): Fishes of the South Pacific. Occas. Pap. Bernice Panahi Bishop Mus. Honolulu. 89 S. 1906.  
 — (2): New species of apodal fishes. Bull. of Mus. Comp. Zool. 61, Nr. 4. 1917.
- SELIGO, A. (1): Männliche Aale im Putziger Wick. Zeitschr. f. Fischerei 2, 77—78. 1894.  
 — (2): Der Aal. Das Jahrbuch des Fischers. Stettin 1907.  
 — (3): Danzigs Ostseefischerei. Mitt. d. westpreuß. Fischerei-Ver. 32. 1923.
- SENNEBOGEN: Über das Geschlecht des Aales und die *Anguilla femina sterilis*. Zeitschr. f. Fischerei 1, H. 1, 1—139. 1893.
- SIEBOLD, TH. V.: Die Fische Mitteleuropas. Leipzig 1863.
- SPALLANZANI, L.: Opuscoli due sopra le anguille dove singolarmente si ragiona di quelle che se pescano nelle valli di Comacchio. Milano 1726.
- STEMAN: Aufsteigen der jungen Aale (Montée) bei Rendsburg. Dtsch. Fischerei-Zeitg. 1. 1878.
- STRÖMMAN: Leptocephalids in the University Zoological Museum of Upsala. Upsala 1896.
- STRUBBERG, A. (1): The metamorphosis of elvers as influenced by outward conditions. Meddel. Komm. Havunders. (Fisk) 4, Nr. 3. 1913.  
 — (2): Elvers from North and South Europe. Rep. Dan. Oceanogr. Exped. 1908/10 to the Mediterr. and adjac. Seas. 3, Nr. 4. 1923.
- SYRSKI: Über die Reproduktionsorgane der Aale. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. 69. 1874.
- TANAKA, S.: Fishes of Japan 9. Tokyo.
- TESCH, J. J.: On sex and growth investigations on the freshwater-eel in Dutch waters. Journ. Cons. Intern. Expl. Mer. 3. (Deutsches Ref. von E. FISCHER: Mitt. d. dtsh. Seefischerei-Ver. 44.) 1928.
- TRYBOM, F. (1): Über die Aalfrage. Protokoll d. 5. dtsh. Fischzüchterkonf. und 3. dtsh. Fischereitag. (Cirk. d. dtsh. Fischerei-Ver.) 1891.  
 — (2): Fisket i Halland. Hall. Läns Hushall. Sölsk. Hdlgr. 1894.  
 — (3): Uppvandrande ålyngel. Svensk. Fisk. Tidskr. 9, 160. 1900.  
 — (4): Ålhanar från Sveriges ostküst. Ebenda 1902.

- TRYBOM, F. (5): Ålmärkingar i Östersjön 1903 och 1904. Svensk. Hydrogr. Biol. Komm. Skrift. 1. 1905.
- (6): Ålens fortplantnings förhållandar. Svensk. Fisk. Tidskr. 15, 132 bis 138. 1906.
- TRYBOM, F. und A. NYSTRÖM: Die Markierungsversuche mit Aalen und die Wanderung gekennzeichnete Aale in der Ostsee. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Expl. Mer. 9. 1908.
- TRYBOM, F. und G. SCHNEIDER (1): Das Vorkommen von Montées und die Größe der kleinsten Aale in der Ostsee und in deren Flüssen. Ebenda 9. 1908.
- (2): Die im Jahre 1906 in Schweden ausgeführten Versuche mit gekennzeichneten Aalen. Svensk Hydrogr. Biol. Komm. Skrift. 2. 1906.
- UBISCH, L. v.: Stimmen die Ergebnisse der Aalforschung mit WEGENERS Theorie der Kontinentalverschiebungen überein? Naturwissenschaften 12, 345 ff. 1924.
- VAILLANT, E. L.: Observations relatives à la montées de l'anguille sur les côtes de France. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences 109, 31—33. 1889.
- VALLISNERI, A.: De ovario Anguillarum. Ephemer. Acad. Nat. Cur. Cent. 1712, S. 153—165.
- VOGEL, J. C. W.: Der Aal, dessen Aufzucht und wirtschaftliche Bedeutung für die Landwirtschaft. Lauenbruch 1892.
- WALTER, E.: Der Flußaal. Neudamm 1910.
- WEBER, M. and L. F. DE BEAUFORT (1): The fishes of the Indo-Australian Archipelago. I. II. Leiden 1911. 1916.
- (2): Les poissons d'eau douce de la Nouvelle-Calédonie. F. Sarasin and J. Roux „Nova Caledonia“, Zool. 2. Wiesbaden 1915.
- WILLIAMSON, H. C.: On the reproduction of the eel. Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland 13. 1895.
- WINTERSTEIN, H.: Handbuch der vergleichenden Physiologie 1, Teil 1. 1919.
- WITSCHI, E.: Die geschlechtliche Differenzierung des Flußaales und deren wirtschaftliche Bedeutung. Fischerbote 1925.
- WUNDSCH, W.: Neue Beiträge zu der Frage nach dem Alter und Wachstum des Aales. Zeitschr. f. Fischerei (N. F.) 18. 1916.
- YARRELL, W. (1): A history of British fishes. London 1841/60.
- (2): On the generation of eels and lampreys. Proc. of the Cornw. Zool. Soc. 1, 132—134. 1831.
- (3): On the reproduction of the eel. Rep. Brit. Assoc. Advanc. Sc. 3, 446. 1834.

### Ostariophysii.

- A. B.: Micracion de peces en el Rio Paraguay. Rev. Soc. cient. Paraguay 1923.
- ANTIPA, G. (1): Fauna ichtiologica a Romaniei. Bukarest 1909.
- (2): Die Biologie des Donaudeltas und des Inundationsgebietes der unteren Donau. Verhandl. d. internat. zool. Kongr. in Graz 1910.
- (3): Regiunea inundabila a Dunarij. Bukarest 1910. Deutsch: Das Überschwemmungsgebiet der Donau. Jena.
- (4): Die biologischen Grundlagen und der Mechanismus der Fischproduktion der Unteren Donau. Acad. Roum. Bull. Sect. Scient. 11. 1928.
- BERG, L. S. (1): Die Fische des Baikalsees. (Russisch.) Ann. Mus. Zool. Acad. St. Petersburg 5. 1900.
- (2): Die Fische Sibiriens. (Russisch.) Ebenda 13. 1908.
- (3): Fauna amurensis. Zool. Jahrb., Abt. f. System. 32. 1912.

- BOULENGER, J. A. (1): Übersicht der Unterordnungen und Familien der Teleostier. (Deutsch von HILGENDORF.) Arch. f. Naturgesch. 70. (Hier Angaben über alle ältere systematische Literatur.)  
 — (2): Fresh water Fishes of Afrika.
- BUXBAUM, L.: Der Wanderzug der Mainfische (verschiedene Aufsätze). Allg. Fischerei-Zeitg. 17—29. 1892—1904.
- CHATELANAT, H.: Notes sur les migrations des poissons du lac Léman. Bull. de la soc. Vaud. Sc. Nat. Lausanne 13. 1874.
- CURCIC, V.: Die volkstümliche Fischerei in Bosnien und in der Herzegowina, mit besonderer Berücksichtigung der Savefischerei bei Dunja Dolina. Wiss. Mitt. Bosnien u. Herzegowina 12. 1912.
- DAY, F. (1): On amphibious and migratory fishes of Asia. Journ. of the Linnean Soc., London (Zool.) 13. 1877.  
 — (2): Fishes of India. London, 1875—1878.
- DERZHAVIN, A. (DERJAVINE): Beiträge zur Kenntnis der Fischwanderungen in dem Wolgadelta im Jahre 1910. Arb. d. Ichthyol. Labor. Astrachan 2. 1913.
- EDDY, M. W.: Metabolic rate and bunching in catfish. Anat. Record 31. 1925.
- EIGENMANN, L.: A revision of the South American *Nematognathi*. Americ. Mus. New York 1890.
- EYCLESHYMER: Observations on the breeding habits of *Amiurus nebulosus*. Americ. Naturalist 35.
- KENDALL, H. M.: Habits of some of the commercial catfish. Bull. U. S. Fish. Comm. 22. 1902.
- KIOCK: Wanderung und Fang der Fische im Unterlauf der Memel. Zeitschr. f. Fischerei 23. 1924.
- KRAUS, H.: Der Groß-Fischweg am Drau-Stauwerk bei der Faal ober Marburg. Österr. Fischerei-Zeitg. 25. 1928.
- NUFER, W.: Die Fische des Vierwaldstätter Sees. Mitt. d. naturforsch. Ges. Luzern. 1905.
- REGAN, C. T. (1): The classification of teleostean Fishes. Ann. Mag. Nat. Hist. (8) 3. 1909.  
 — (2): The classification of the teleostean Fishes of the order *Ostariophysii*. Ebenda 8. (Hier Literaturnachweis aller älteren Arbeiten.) 1911.
- REIGHARD, J.: The function of the pearl organs of the *Cyprinidae*. Science 17. 1903.
- SCHEURING, L. (1): *Siluridae*. Demoll-Maier, Handb. d. Binnenfischerei Mitteleuropas 3. 1928. (Hier weitere Literaturangaben.)  
 — (2): *Cobitidae*. Ebenda 1928. (Hier weitere Literaturangaben.)
- SCHMASSMANN, W. (1): Über den Aufstieg der Fische durch die Fischpässe an dem Oberrhein. Schweiz. Fischerei-Zeitg. 1924.  
 — (2): Weitere Beobachtungen über Fischwanderungen. Verhandl. d. Schweiz. naturforsch. Ges. 106. 1925.
- SCHREITMÜLLER, W.: Landwanderungen des Schlammbeißers. Bl. Aquar.-u. Terrar.-Kde. 34. 1924.
- SMITH, H. M. and L. G. HARRON: Breeding habits of the yellow catfish. Bull. U. S. Fish. Comm. 22. 1902.
- STEINMANN, P. (1): Die Bedingungen der Fischerei im Hochrhein. Aarau 1923.  
 — (2): Über die Ausdehnung und die Bedeutung der Wanderung unserer Flußfische. Schweiz. Fischerei-Zeitg. 1924.  
 — (3): Weitere Untersuchungen über die Wanderung unserer Flußfische. Ebenda 1926.



- TERETSCHENKO, K. (1): Beiträge zur Kenntnis des Wachstums und der Rückwanderung der Jungfische im Wolgadelta und den vor der Mündung liegenden Teilen des Meeres im Jahre 1912. Arb. d. Ichthyol. Labor. Astrachan 3. 1912. (Russisch mit deutschem Auszug.)  
 — (2): La brème (*Abramis brama* L.) de la région du Volga et de la mer Caspienne, so industrie et sa biologie. Ébenda 4. 1917.

## Haplomi.

- CHIDESTER, F. E.: The behavior of *Fundulus heteroclitus* in salt marshes of New Jersey. Americ. Naturalist 54. 1920.  
 JOHNSEN, S.: Remarks on the distribution and biology of *Myctophum glaciale* (REINH.). Bergens Mus. Aarb. 1. 1923.  
 KLOCK: Wanderung und Fang der Fische im Unterlauf der Memel. Zeitschr. f. Fischerei 23. 1925.  
 SCOTT, G. G.: Some effects on *Fundulus* of changes in the density of the surrounding medium. Biol. Bull. of the Marine Biol. Laborat. 25. 1913. (Hier Literaturnachweis der älteren Literatur LOEB, SUMNER usw.)  
 TURNER: Researches in Alaska. Contrib. Nat. Hist. Alaska 1886.

## Primitive Acanthopterygii.

Siehe Fußnoten im Text und öfter erwähnte Arbeiten.

## Perciformes.

- ANDERSON, E.: Wanderungen der Barsche. Svensk. Fiskeritid. 1924. (Deutsch von L. BRÜHL in: Fischerei-Zeitg.) 28. 1924  
 BRICE, J. J.: Report of the Commissioner for Fisheries for the year 1897. Rep. U. S. Fish. Comm. 23. 1897.  
 BUXBAUM, L.: Die Wanderung der Mainfische (mehrere Beiträge). Allg. Fischerei-Zeitg. 1892—1904.  
 ČUGUNOVA, N.: Über die Biologie von *Percarina maeotica*. Russ. hydrobiol. Zeitschr. 1928. (Russisch mit deutscher Zusammenfassung.)  
 EHRENBAUM, E. (1): Beiträge zur Naturgeschichte einiger Elbfische. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland (N. F.) 1. 1894.  
 — (2): Eier und Larven von Fischen. Nordisches Plankton, zool. Teil 1. 1911.  
 GASCHOTT, O.: Die Stachelflosser (*Acanthopterygii*). Handb. d. Binnenfischerei von DEMOLL und MAIER 3. 1928. (Hier weitere Literaturangaben.)  
 GILCHRIST, J. D. F.: Report Gov. Biol. Cape of Good Hope 1902—1916. (Verschiedene Arbeiten, die mir nur im Referat zugänglich waren.)  
 HENKING, H.: Die Fischwanderungen zwischen dem Stettiner Haff und der Ostsee. Zeitschr. f. Fischerei 22. 1923.  
 HENSHALL, J. A. (1): Bass, pike, perch and others. New York 1903. (War mir nicht zugänglich.)  
 — (2): Book of the Black-Bass. 1904. (War mir nicht zugänglich.)  
 HUITFELD-KAAS: Hoorfor udvandre fiskene fra Stensjovandet. Norsk Fisk Tidkr. 28. 1909.  
 LABONTÉ, H. (1): Beiträge zur Verbreitung und Biologie der drei seltenen Barscharten *Aspro streber* v. SIEB., *A. zynget* L. und *Arccerina schraetzer* L. des Donaugebietes. Bl. Aquar.- u. Terrar.-Kde. 1905.  
 — (2): Zur Biologie des Strebers. Ebenda 1909.  
 LÖNNBERG, E.: Sveriges sötvattens fiskar. O. NORDQUIST; Sötvattensfiske och fiskodling. Stockholm 1922.

- LYDELL, D.: The habits and culture of the Black-Bass. Bull. U. S. Fish. Comm. 22. 1902.
- MOHR, E. (1): Über Altersbestimmungen und Wachstum beim Zander. Zeitschr. f. Fischerei (N. F.) 2. 1916.
- (2): Beiträge zur Naturgeschichte des Barsches und Kaulbarsches. Mitt. d. zool. Inst. d. Zool. Mus. Hamburg 40. 1923.
- RAFFAËLE: Le uova galleggianti e le larve dei Teleosti nel Golfo di Napoli. Mitt. d. zool. Stat. Neapel 8. 1888.
- RAUCH, G.: Der Zander. Fischerei-Zeitg. 3. 1900.
- REEVES, C. D.: The breeding habits of the rainbow darter (*Etheostoma coeruleum*), a study in sexual selection. Bull. Biol. of the Marine Biol. Laborat. 14. 1907.
- SCHIEMENZ, P.: Einige wichtige Punkte der Seenbewirtschaftung. Dtsch. Fischerei-Zeitg. 32. 1909.
- SCHMIDT, J.: Contribution to the knowledge of the young of the sun fishes *Mola* and *Ranzania*. Meddel. Komm. Havunders (Fisk). 4, Nr. 6. 1921.
- SCHNEIDER, G. (1): Der Obersee bei Reval. Arch. f. Biontol. 2. 1908.
- (2): Zur Biologie der ostbaltischen *Perciden*. Verhandl. d. internat. Ver. f. theoret. u. angewandt. Limnol. Kiel 1922.
- SCHMASSMANN, W.: Über den Aufstieg der Fische durch die Fischpässe der Stauwehre. Schweiz. Fischerei-Zeitg. 32. 1924.
- STEINMANN, P.: Über die Ausdehnung und Bedeutung der Wanderungen unserer Flußfische. Allg. Fischerei-Zeitg. 50. 1925.
- WELSCH, W. W. and C. M. BREDER: Contributions to life histories of *Sciaenidae* of the eastern United states coast. Bull. U. S. Bur. Fish. 39. 1923. (Hier auch gute Literaturübersicht älterer Arbeiten.)
- WIEDEMANN, A.: Die Fische des Regierungsbezirkes Schwaben und Neuburg. Augsburg (ohne Angabe des Erscheinungsjahres).
- WILLER, A.: Seentypenfrage und die praktische Fischerei. Fischerei-Zeitg. 28. 1925.

#### Catosteomi (Gasterosteiformes).

- BERTIN, L.: Recherches bionomiques, biométriques et systematiques sur les Epinoches. Ann. Inst. Océan. Monaco (n. s.) 2. 1925.
- DUNKER, G. und E. MOHR: *Physoclisti*. Grimpe-Wagler: Die Tierwelt der Nord- u. Ostsee 12. 1926.
- GASCHOTT, O.: *Hemibranchi*. Demoll-Maier: Handb. d. Binnenfischerei Mitteleuropas 3. 1928. (Hier weitere Literaturangaben.)
- GERGENS: Ein über Land wandernder Fisch (*Gasterosteus aculeatus*). Natur 11. 1862.
- GUEYLARD, F.: Variations des poids de l'Epinoche passant de l'eau douce dans des solutions de chlorure de sodium a differentes concentrations. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Paris 87. 1922.
- MARESCA, M.: Considerazioni sulla bionomia di *Gasterosteus aculeatus* L. del fiume Sarno in Campania. Arch. ital. di zool. Napoli 11. 1926.
- RAUTHER, M.: Die *Sygnathiden* des Golfes von Neapel. Fauna e Flora Golfo Napoli, Monogr. 36a. 1926.
- TITSCHAK, E.: Die sekundären Geschlechtsmerkmale von *Gasterosteus aculeatus*. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. 39. 1922.

#### Pareioplitae.

- BERG, L.: Wissenschaftliche Ergebnisse der Baikalsee-Expedition. 1912.
- COLLET, R.: Fishes. Norweg. North Atlant. Exped. 1876—1878. 1880.

- EVERMANN and GOLDSBOROUGH: Fishes of Alaska. U. S. Bur. Fish. Doc. 624. 1907.
- GILBERT and BURKE: Fishes from Berings Sea and Kamschatka. Bull. U. S. Bur. Fish. 30. 1912.
- GILCHRIST, J. D. E.: Marine Investigations in South Afrika 2. 1904.
- GOODE, G. B. and T. H. BEAN: Report on the fishes. („Blake“-Expedition.) Bull. Mus. Comp. Zool. 10. 1882.
- HERTLING, H.: Über den grauen und den roten Knurrhahn (*Trigla gurnardus* L. und *Tr. hirundo* BLOCH). Ein Beitrag zur Kenntnis ihrer Lebensweise und ihres Vorkommens, insbesondere in der Nordsee. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland 15. 1924. (Hier weitere Literaturangaben.)
- JENSEN, A. S.: Researches on the distribution, biology and systematics of Greenland Fishes. I. *Sebastes marinus*. Medd. Dansk. Naturhist. Foren. Kjöbenhavn 1922. (Hier weitere Literaturangaben.)
- JORDAN and STARKS: A review of the Scorpaenoid fishes of Japan. Proc. of the U. S. Nat. Mus. 27. 1904.
- MEEK, A.: The migrations of the grey gurnard, *Trigla gurnardus*. Rep. Dove Mar. Lab. Cullercoats (N. S.) 4. 1915.
- NANSEN, F.: De norske Fiske. Norsk Fisk. Tit. 5. 1886.
- RAFFAËLE, F.: Mitt. d. zool. Stat. Neapel 8. 1888.
- TURNER, L.C.: Contributions to the natural history of Alaska. 1886.

### Scombridae, Zeidae und Carangidae.

- EHRENBAUM, E. (1): Eier und Larven von Fischen der deutschen Bucht. Wiss. Meeresuntersuch. 2, 253—324. 1897.
- (2): Eier und Larven von Fischen in der Nordsee. Nordisches Plankton 1911.
- (3): Report on the mackerell. Preliminary account. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Internat. Expl. Mer. 14, 10. 1912.
- (4): Die Makrele und ihr Fang. Ebenda 18. 1914.
- (5): Über die Makrele, Laichverhältnisse und Jugendformen. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland, Festschr. HEINCKE, 32 S. 1923.
- (6): The Mackerell. Second report to the international council for the investigation of the sea. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Internat. Expl. Mer. 30, 39.
- GALTSOFF, P. S.: Seasonal migration of Mackerel in the Black Sea. Ecology 1. 1923.
- HEINCKE, F. und E. EHRENBAUM: Die Bestimmung der schwimmenden Fisch-eier und die Methodik der Eimessung. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland (N. F.) 3, 127—332. 1900.
- HOLT, E.W. L. (1): On the eggs and larva land postlarval stages of Teleosteans. Sc. Transact. R. Dublin Soc. (2) 5, 5—121. 1893.
- (2): North Sea investigations. Journ. Mar. Ass. (N. S.) 3, 169—201. 1893 bis 1895.
- (3): Notes on the reproduction of teleostean fishes in the south-western district. Ebenda 107—155, 333—340. 1898.
- (4): Recherches sur la reproduction des poissons osseux. Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille. Zool. 5, Nr. 2. 1899.
- JOHANSEN, A. L.: On the influence of the currents upon the frequency of the mackerell in the Kattegat and adjacent parts of the Skagerrak. Meddel. Komm. Havunders. (Fisk.) 7—8. 26. 1925.
- NILSSON, D.: A contribution to the biology of the mackerell. Publ. de circonstance Nr. 69. 1914.

- SCHEURING, L.: Beobachtungen über den Parasitismus pelagischer Jungfische. Biol. Zentralbl. 35, 181—190. 1915.  
 WOLLASTON: North Sea investigations. South Area. 3. Rep. Journ. Mar. Ass. 1911.

### Thynnidae.

- ATHANASSOPOULUS, G.: Sur les Thonnides en Grèce. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences 177, 501—502. 1923.  
 BOUNHIOL, I. P. (1): Le régime du thon sur les côtes algériennes et dans la Méditerranée occidentale. Bull. Enseign. prof. et techn. des pêches maritimes 14, 374—434. 1911.  
 — (2): Une théorie hydrodynamique des pseudomigrations du thon commun (*Th. vulgaris* Cuv. et VAL) dans la Méditerranée. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences 152, 733—736. 1911.  
 BOURGE, M.: Pêches en Tunisie. Bull. Enseign. techn. et prof. des pêches maritimes. 1909.  
 BUEN, O. DE: Les migrations du thon (*Orcynus thynnus*) sur les côtes atlantiques du Sud de l'Espagne. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences 178, 1104—1106. 1924.  
 DANOIS, E. LE (1): La biologie du thon blanc ou germon. Ebenda 173, 1028 bis 1030. 1921.  
 — (2): Recherches sur les régimes des eaux atlantiques au large des côtes de France et sur la biologie du thon blanc. Notes et Mém. Office scient. et techn. des pêches marit. Nr. 9 u. 17. 1921/22.  
 — (3): Conséquences des phénomènes hydrologiques sur la biologie des poissons comestibles. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Internat. Expl. Mer. Nr. 31. 1923, S. 30—46.  
 — (4): Recherches sur la biologie du thon blanc ou germon. Rapp. atlantiques 1921; Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Internat. Expl. Mer. Nr. 29. 1923, S. 72—75.  
 EHRENBAUM, E.: *Scombriiformes*. Rep. Dan. Oceanogr. exped. 1908—1910 to the Mediter. and adjac. Seas 2 (Biol.). 1924.  
 GRANDBESANÇON: La pêche au thon dans le golf de Gascogne. 5. Congr. nat. pêcheurs marit. 1909. 1910.  
 GOURRET, P.: Recherches sur la pêche du thon dans le golfe de Marseille. Ann. Mus. hist. nat. Marseille Zool. Travail appliq. 3 (1889), 4 (1890 bis 1893), 5 (1893—1896). 1889—1896.  
 GRUVEL, A. et B. CONSEIL: Remarques sur la biologie du germon dans la mer des Antilles. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences 181, 436—437. 1925.  
 HELDT, M. H.: Thon rouge. Rapp. Proc. Verb. Comm. Intern. Expl. Mer. 1926.  
 KINGSLEY, I. S.: The food habits of swordfish. Science, N. S. 56, 225—226. 1922.  
 KISHINOUE, K.: Contributions to the comparative study of the so-called Scombroid-Fishes. Journ. Coll. Agricult. Imp. Univ. Tokio 8. 1923.  
 KRISCH, A.: Die Fischerei im Adriatischen Meer. Pola 1900.  
 NIEWENGLOWSKY, G. H.: Les prétendues migrations du thon méditerranéen. Cosmos Paris (n. s.) 68, 271, 273. 1913.  
 PARONA, C. (1): Il tonno e la sua pesca. R. Comit. talassogr. ital. Mem. 68.  
 — (2): L'industria del tonno. Rom, Minist. Agricolt. Industr. i. Comerc. 1889.  
 PAVESI, P.: Le migrazioni del tonno. Rend. Istit. Lomb. Milano (2) 20, 311—324. 1887.

- ROULE, L. (1): Observations sur la migration reproductrice du thon commun (*Orcynus thynnus*). Bull. mus. hist. nat. 19, 422—423. 1913.
- (2): Études sur les aires de ponte et les déplacements périodiques de thon commun (*Orcynus thynnus*) dans la Méditerranée occidentale. Ann. de l'inst. océanograph. 1917.
- (3): Considérations sur la biologie du thon commun (*Orcynus thynnus*). Bull. de l'inst. océanograph. 1918.
- (4): Sur les changements périodiques d'habitat du thon commun (*Orcynus thynnus*) et sur leur liaison avec les conditions de milieu. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences 173, 1418—1419. 1921.
- (5): Étude sur les déplacements et la pêche du thon en Tunisie et dans la Méditerranée occidentale. Notes et Mém. Off. scient. techn. pêches marit. Nr. 39. 1924.
- (6): La migration du thon rouge (*Orcynus thynnus*). Rapp. Proc. Verb. Cons. internat. explor. mer. 35, 50—51. 1925.
- (7): Sur les déplacements du thon rouge (*Orcynus thynnus* L. ou *Thunnus thynnus* L.) dans le bassin de la Méditerranée. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'Acad. des Sciences 183, 916—917. 1926.
- SANZO, L. (1): Studi sulla biologia del tonno (*Orcynus thynnus* LTKN.). Uova pelagiche e periodo di maturità sessuale. Riv. mensile di pesca e idrobiol. (12) 5, 1—17. 1910.
- (2): Uova e larve di Alalunga (*Orcynus germo* LTKN.). Atti d. Reale Accad. dei Lincei, rendiconto (6) 1, 131—132. 1925.
- SELLA, L. (1): Le migrazione dei tonni studiate per mezzo degli ami. Ebenda (6) 3, 696—700. 1926.
- (2): Altri fatti sopra le migrazioni dei Tonni accertati per mezzo degli ami. Ebenda 4. 1926.
- STEUER, A.: Neuere Arbeiten über die Wanderung der Mittelmeer-Thunfische. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 27. 1927.

#### Heterosomata.

- APSTEIN, C. (1): Junge Butt (*Pleuronectes platessa*) in der Ostsee. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Kiel (N. F.) 8. 1904.
- (2): Die Verbreitung der pelagischen Fischeier und Larven in der Beltsee und den angrenzenden Meeresteilen. Ebenda (F. N.) 13. 1911.
- ATKINSON, C. T.: Report on the English plaice marking experiments, 1906 to 1908. North Sea Fish Invest. Comm. 4. Rep. (South. Area). 1912.
- BOEKE, J.: Eier und Jugendformen von Fischen der südlichen Nordsee. Verhandl. d. Rijksinst. Onderz. Zee 1. 1906.
- BOLAU, H.: Die deutschen Versuche mit geezeichneten Schollen. 1. Bericht. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland (N. F.) 7. 1906.
- BORLEY, J. O.: Report on the experimental transplantation of plaice to the Dogger Bank carried out by the Marine Biological Association in the years 1904—1908. North Sea Fish. Invest. 4. Rep. (South. Area). 1912.
- BOWMAN, A.: The distribution of the plaice and the eggs in the Northern North Sea. Fish. Scotland, Scient. Invest. 1. 1921.
- BRUNN, A. F.: Quantitative investigations of the O-group and I-group of the plaice, turbot, brill and sole in the Skagerrak, Kattegat and Belt Sea. Meddel. Komm. Havunders. (Fisk.) 8, 5. 1927.
- CUNNINGHAM, J. T.: A treatise on the common sole (*Solea vulgaris*). Plymouth 1890.
- DOOSE, W.: Seefische in der Aller. Fischerei-Zeitg. 11. 1908.

- DUNKER, G. (1): Variation und Verwandtschaft von *Pleuronectes flesus* L. und *Pleuronectes platessa* L. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland (N. F.) 1. 1896.
- (2): Über einige Lokalformen von *Pleuronectes platessa*. Mitt. d. naturhist. Mus. (Zool.) Hamburg 30. 1913.
- EHRENBAUM, E. (1): Eier und Larven von Fischen der Deutschen Bucht. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland (N. F.) 2 und 6. 1897 und 1904.
- (2): Versuche mit gezeichneten Flundern oder Elbutt (*Pleuronectes flesus*). Ebenda 8. 1907.
- (3): Über Eier und Jugendformen der Seezunge und anderer im Frühjahr laichenden Fische der Nordsee. Ebenda 1907.
- (4): Eier und Larven von Fischen. Nordisches Plankton (Zool.), Teil 1 und 2. 1909—1911.
- (5): Eier und Larven von *Pleuronectiden* der Nordsee und benachbarter Gewässer. Neuere Untersuchungen aus den Jahren 1904—1909. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer. 13, Anlage 3. 1910.
- (6): Zur Frage der Wanderung unserer Seefische. Fischerbote 12. 1911.
- (7): Die Seezunge (*Solea vulgaris* QUENSEL) in fischereilicher und biologischer Beziehung. Mitt. d. naturhist. Mus. (Zool.) 31. 1914.
- EHRENBAUM, E. und W. MIELCK: Die Laichverhältnisse von Scholle und Flunder, nebst Fangtabellen. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland (N. F.) 9. 1910.
- EHRENBAUM, E. und S. STRODTMANN: Eier und Jugendformen der Ostseefische. Ebenda 7. 1904.
- FABRE-DOMERQUE et E. BIÉTRIX: Le développement de la sole (*Solea vulgaris*). Paris 1905.
- FRANZ, V. (1): Neuere Ergebnisse über Fischwanderungen in der Nord- und Ostsee. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1. 1908.
- (2): Die Scholle. Meeresk. Samml. volkstüml. Vortr. 3. 1909.
- (3): Zur Eiproduktion der Scholle. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland (N. F.) 9. 1910.
- (4): Über die Ernährungsweise einiger Nordseefische, besonders der Scholle. Ebenda 1910.
- (5): Untersuchungen über das spezifische Gewicht der Fischeier. Ebenda 1910.
- (6): Die Laichwanderungen der Fische. Ein Beitrag zur Gesellschaftsbiologie der Tiere. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. 7. 1910.
- (7): Fischwanderungen. Himmel u. Erde 23. 1910.
- FULTON, T. W. (1): On the distribution and seasonal abundance of flatfishes in the North Sea. 5. Rep. on Fish. Hydrogr. Invest. (North. Area). 1913.
- (2): Report on the marking of plaice and other fish by S. S. „Goldseeker“ in the years 1904—1909. Ebenda 1913.
- GARSTANG, W. (1): Report on the experiments with marked fish, 1902—1903. Rep. North Sea Fish Invest. Comm. 1905.
- (2): Naturgeschichte der Scholle auf Grund der Untersuchungen der Kommission B in der Zeit bis zum 30. Juni 1904. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer. 3. 1905.
- (3): Experiments in the transplantation of small plaice to the Dogger Bank. North Sea Fish Invest. 2. Rep. (South Area). 1905.
- (4): The distribution of the plaice in the North Sea, Skagerrak and Kattegat, according to size, age and frequency. Rapp. Proc. Verb. Perm. Cons. Intern. Explor. Mer. 11. 1909.

- GARSTANG, W. (5): Report on experiments with marked plaice during 1904—1905. North Sea Fish. Invest. 4. Rep. 1911.
- HEFFORD, A. E.: The proportionate distribution of the sexes of plaice in the North Sea. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer. 11. 1908.
- HEINCKE, F. (1): Die Wanderungen der Fische. Natur (N. S.) 6. 1880.
- (2): Die Fische Helgolands. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland 1. 1894.
- (3): Die Arbeiten der kgl. biol. Anstalt auf Helgoland im Interesse der internationalen Meeresforschung in der Zeit vom 1. IV. 1904 bis 31. III. 1905. Beteiligung Deutschlands an der internat. Meeresforsch. 3. Jahresber. 1905.
- (4): Die Eier und Jugendformen der Nutzfische in der Nord- und Ostsee und die Alterbestimmung der Fische. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer. 3. 1905.
- (5): Das Vorkommen und die Verbreitung der Eier, Larven und der verschiedenen Altersstufen in der Nordsee. Ebenda 1905.
- (6): Bericht über die Untersuchungen der Biol. Anstalt auf Helgoland zur Naturgeschichte der Nutzfische. Beteiligung Deutschlands an der internat. Meeresforsch. 4./5. Ber. 1908.
- (7): Untersuchungen über die Scholle. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer. 17. 1913.
- HEINCKE, F. und H. BOLAU: Die in Deutschland gebräuchlichen Merken zum Zeichnen von Schollen. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland (N. F.) 7. 1905.
- HEINCKE, F. und E. EHRENBAUM: Die Bestimmung der schwimmenden Fischeier und die Methodik der Eimessungen. Ebenda (N. F.) 3. 1900.
- HEINCKE, F. und W. HENKING: Über Schollen und Schollenfischerei in der südöstlichen Nordsee. Beteiligung Deutschlands an der internat. Meeresforsch., 4./5. Ber. 1907.
- HENKING, W.: Über das periodische Auftreten der wichtigsten Nutzfische im Nordseegebiet und Skagerrak nach den Fangergebnissen deutscher Fischdampfer. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer. 3. 1905.
- HENKING, W. und E. FISCHER: Scholle und Flunder im Ostseegebiet. Abdr. Protokoll einer am 11. VI. 1912 im Ministerium d. Landwirtschaft abgehaltenen Konferenz. 1912.
- HENSEN, V.: Ergänzungen und Berichtigungen zu den Befunden über die anfangs des Jahres 1895 in der Nordsee treibend gefundenen Fischeier. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Kiel 5. 1901.
- HENSEN, V. und C. APSTEIN: Die Nordsee-Expedition 1895 des D. S. F. V. Über die Eimengen der im Winter laichenden Fische. Ebenda 1897.
- HJORT, J.: Some results of the International Ocean researches. Scott. Ocean. Lab. Edinburgh. 1908.
- HJORT, J. und J. C. G. PETERSEN: Kurze Übersicht über die internationalen, besonders norwegischen und dänischen Fischereiuntersuchungen. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer. 3. 1905.
- HOLT, E. W. L.: North Sea investigations. Journ. Mar. Biol. Assoc. Unit. Kingdom. 2. 1891—1892.
- JACOBSEN, J. P. and A. C. JOHANSEN: Remarks on the changes in specific gravity of pelagic eggs. Meddel. Komm. Havunders. (Fisk) 3. 1908.
- JESPERSEN, P.: Contributions to the life-history of the North Atlantic Hali-but, *Hippoglossus vulgaris*. Ebenda 5. 1920.
- JOHANSEN, A. C. (1): Contribution to the biology of the plaice. Ebenda 1. 1905.

- JOHANSEN, A. C. (2): Contributions to the biology of the plaice with special regard to the Danish plaice fishery. I, II, III, IV. *Ebenda* 1, 2, 3. 1905. 1907. 1908.
- (3): Bericht über die Eier, Larven, und Altersstadien der *Pleuronectiden* in der Ostsee nach Zahl, Größe, Alter und Geschlecht. I, II, III, IV, V. *Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer.* 12, 13, 14. 1909. 1910. 1913. 1915.
- (4) Bericht über die dänischen Untersuchungen über die Schollenfischerei, den Schollenbestand in der östlichen Nordsee, dem Skagerrak und dem südlichen Kattegat. *Meddel. Komm. Havunders. (Fisk)* 3. 1912.
- (5): On the immigration of plaice to the coastal grounds and fjords of the west coast of Jütland. *Ebenda* 3. 1913.
- (6): Contributions to the biology of the plaice, marking experiments. *Ebenda* 4. 1915.
- (7): On the density of the young plaice population in the eastern part of the North Sea and the Skagerrak in pre war and in post war years. *Ebenda* 6. 1922.
- JOHNSTONE, J., BIRTWISTLE, W. and C. SMITH: The plaice fisheries in the Irish Sea. *Proc. Transact. Liverpool Soc.* 36 und *Rep. of 1921 on Lancashire Sea fish Lab.* 30. 1922.
- KEILHACK, L.: Rassenuntersuchungen an Nordseeschollen. *Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland (N. F.)* 10. 1913.
- KRAMP, P. L.: Fish eggs and larvae collected in the Belt Sea in March 1922. *Meddel. Komm. Havunders. (Fisk)* 7. 1923.
- KRÜGER, A.: Über die Verbreitung junger Schollen an der deutschen Ostseeküste im Sommer und Herbst. *Mitt. d. dtsh. Seefischerei-Ver.* 19. 1903.
- KYLE, H. (1): Contributions towards the natural history of the plaice. *Ann. Rep. Fish Bd. Scotland.* 1900.
- (2): Flatfishes. *Rep. Danish Oceanogr. Exped. to Mediterr. a. adjac. Waters.* 1908—1910. *Biology* 2. 1913.
- LANDAU: Beiträge zur Fischereigeschichte in Deutschland. Kassel 1865.
- LANDOIS, H.: Westfalens Tierleben. III. Paderborn.
- LAUTERBORN, R. (1): Beiträge zur Fauna und Flora des Oberrheins und seiner Umgebung. II. *Mitt. Pollichia d. naturwiss. Ver. d. Rheinpfalz.* 1904.
- (2): Die Flunder (*Pleuronectes flesus* L.) im Oberrhein. *Allg. Fischerei-Zeitg.* 31. 1906.
- LEE, R. M. and G. T. ATKINSON: Report on the plaice transplantation experiments to various fishing grounds in the North Sea. *North Sea Fish. Invest.* 4. *Rep. (South area).* 1912.
- LÜBBERT, H.: Praktische Ergebnisse der wissenschaftlichen Meeresforschung für die Binnenfischerei. *Allg. Fischerei-Zeitg.* 33. 1908.
- MASTERMAN, A. T.: Report on the later stages of the Pleuronectidae. 1., 2., 3. *Rep. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer.* 13, 14. 1910. 1911.
- MEEK, A. (1): On the migrations and the growth of plaice. *Transact. of the Nat. Hist. Soc. Northumberland (N. S.)* 1. 1905.
- (2): Migrations of inshore flat-fish. *Rep. Northumberland Sea Fish Comm.* 1908. Siehe auch die übrigen Bände von 1903—1910. 1909.
- (3): The migrations of plaice and dab in the North Sea and their origin. *Rep. Dove Mar. Lab. Cullercoats (N. S.)* 1913—1914. 1913. (War mir nicht zugänglich.)
- (4): Migrations of the dab. *Ebenda* 1915.
- (5): Migrations in the sea. *Nature* 95. 1915.



- MIELCK, W. (1): Eine Untersuchungsfahrt nach der Barentsee. Mitt. d. dtsh. Seefischerei-Ver. 2. 1914.
- (2): 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.
- MILEWSKI, W.: Neues von der Scholle (*Pleuronectes platessa* L.). Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 8. 1920.
- MOHR, E.: Zur Naturgeschichte der Seezunge (*Solea vulgaris*). Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland (N. F.) 14. 1918.
- MOLANDER, A. R. (1): Några resultat av märkningar och tillväxtundersökningar av rödspätta i Bohuslänska fjordar. Svensk. Fisk Tidskr. 32. 1923.
- (2): Observations on the witch (*Pleuronectes cynoglossus* L.) and its growth. Publ. Circonst. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer. Nr. 85. 1925.
- MORTENSEN, TH. (1): Continued researches on the occurrence of the fry of plaice in the Baltic Sea in 1894—1895. Rep. Dan. Biol. Stat. 5. 1896.
- (2): Sind die Ostseeschollen vom Kattegat her eingewandert? Mitt. d. dtsh. Seefischerei-Ver. 13. 1897.
- NORDGAARD, O.: Über die Wanderungen der Goldbutte in Trondhjemsfjord. Norsk. Fiskeritid. 28. 1909. (Norwegisch.)
- PETERSEN, C. G. J. (1): On the occurrence of flat fishes. Rep. Danish. Biol. Stat. 4. 1893.
- (2): The yearly immigration of young plaice into the Limfjord from the German Sea. Ebenda 6. 1897.
- (3): On the larval and post larval stages of the long rough dab and the genus *Pleuronectes*. Meddel. Komm. Havunders. (Fisk) 1. 1904.
- (4): Über die in den Jahren 1904 und 1905 an den Küsten der Ostsee beobachtete Brut von Plattfischen. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer. 5. 1906.
- (5): On the larval and postlarval stages of some *Pleuronectidae* (*Pleuronectes* and *Zeugopterus*). Meddel. Komm. Havunders. (Fisk) 2. 1906.
- (6): On the stock of plaice in relation to the intensive fishing in the Belt Sea and other waters. Rep. Danish Biol. Stat. 27. 1921.
- PETERSEN, C. G. J., W. GASTANG und H. KYLE: Summarischer Bericht über den gegenwärtigen Stand in betreff der Scholle und der Schollenfischerei. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer. 7. 1907.
- REDEKE, H. C. (1): Het onderzoek der Zee van 1905. Jaarb. Rijksinst. Onderz. Zee. 1905.
- (2): Die Verbreitung der Scholle an der holländischen Küste. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer. 3. 1905.
- (3): Die holländischen Versuche mit gezeichneten Schollen 1903—1905. Verhandl. Rijksinst. Onderz. Zee. 1. Deel. Helder. 1906.
- (4): Vorschlag betreffs eines Berichtes über die Frage, ob in der Nordsee verschiedene Rassen der Scholle vorkommen und welche ihre Verbreitung ist. Rapp. Proc. Verb. Cons. Intern. Explor. Mer. 7. 1907.
- (5): Rapport over onderzoekingen betreffende die vischeris in de Zuidersee ingestelt i d. j. 1905/06. Verhandl. Rijksinst. Onderz. Zee. 's Gravenhage 1907.
- (6): Over de vortplanting en het trekken van de bot. Mededeel. ov. Vischerij. 15. 1908.
- (7): Die holländischen Versuche mit gezeichneten Schollen. II. Verhandl. Rijksinst. Onderz. Zee. 's Gravenhage 1911.
- (8): Über den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnis von den wichtigsten Rassen der Nutzfische. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer. 22. 1915.

- REDEKE, H. C. und P. J. VAN BREEMEN: Die Verbreitung der planktonischen Eier und Larven einiger Nutzfische der südöstlichen Nordsee. Verhandl. Rijksinst. Onderz. Zee. 's Gravenhage 1907/08.
- REDEKE, H. C. und J. J. TESCH: Über die wirtschaftliche Bedeutung und die Naturgeschichte der Seeszunge (*Solea vulgaris* L.). Ebenda 1911.
- REIBICH, J. (1): Weitere Untersuchungen über die Verbreitung junger Schollen an der deutschen Ostseeküste. Mitt. d. dtsh. Seefischerei-Ver. 20. 1904.
- (2): Über die Verbreitung junger Plattfische des ersten Jahrganges an der deutschen Ostseeküste in den Jahren 1905 und 1906. Ebenda 23. 1907.
- (3): Biologische Untersuchungen über Gedeihen, Wanderung und Ort der Entstehung der Scholle (*Pleuronectes platessa*). Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Kiel (N. F.) 13. 1911.
- REICHARD, A. C. (1): Die deutschen Versuche mit gezeichneten Schollen. 2., 3. und 4. Bericht. Ebenda, Abt. Helgoland (N. F.) 9, 10, 11. 1908. 1910. 1914.
- (2): Ergebnisse der bisherigen internationalen Schollenmarkierungen in der Nordsee. Ebenda 11. 1915.
- SANDMANN, J. A.: Kurzer Bericht über in Finland ausgeführte Untersuchungen (*Pleuronectes flesus*, *Rhombus maximus*, *Gadus callarias*). Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer. 5. 1906.
- SCHMIDT, E. J. (1): On pelagic post larval halibut (*Hippoglossus vulgaris* FLEM. and *H. hippoglossoides* WALB.). Meddel. Komm. Havunders. (Fisk) 1. 1904.
- (2): Marking experiments on plaice and cod in Iceland waters. Ebenda 2. 1907.
- SCHNAKENBECK, W.: Biologische Untersuchungen über den Elbutt und die Schleppnetzfisherei in der Unterelbe. Fischerbote 1926.
- SCHNEIDER, G.: Pelagische Eier und Jugendformen von Ostseefischen. Svensk. Hydrogr. Biol. Komm. Skrift. 3. 1908.
- SIEBOLD, TH. VON: Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Wien, Leipzig 1863.
- SMITH, K.: On the plaice population of the Horns Reef area in the autumn of 1922. Meddel. Komm. Havunders. (Fisk) 7. 1923.
- STRODTMANN, S. (1): Laichen und Wandern der Ostseefische. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland (N. F.) 7. 1906.
- (2): Eier und Larven der im Winter laichenden Fische der Nordsee. Ebenda 8. 1908.
- (3): Die Wanderung der Fische in der Ostsee. Verhandl. d. naturwiss. Ver. Hamburg (3) 8. 1911.
- (4): Die Anpassung der schwimmenden Fischeier an schwächeren Salzgehalt. Fischerbote 1915.
- (5): Weitere Untersuchungen über Ostseefische. Dtsch. wiss. Komm. f. internat. Meeresforsch. 1918.
- STRODTMANN, S. und W. LANGHAMMER: Untersuchungen über die Scholle in der westlichen Ostsee. Ebenda (N. F.) 1. 1924.
- STRUBBERG, A. C.: Marking experiments with plaice and lemon sole at Faroer 1910—1912. Meddel. Komm. Havunders. (Fisk) 5. 1918.
- TESCH, J. J. (1): Eier und Larven einiger im Frühjahr laichender Fische, besonders der südlichen Nordsee. Verhandl. Rijksinst. Onderz. Zee, 2. Deel. 's Gravenhage 1909.
- (2): Verdere onderzoekingen over den groei en het voedsel van de tong. Mededeel. ov. Vischerij. 20. 1913.

- THIELEMANN, M.: Einige Beobachtungen über das Wachstum der Seeszunge (*Solea vulgaris* QUENSEL) und ihr Vorkommen im Wattenmeer. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland (N. F.) 11. 1916.
- THIENEMANN, A. (1): Das Vorkommen der Flunder (*Pleuronectes flesus* L.) im Main. Arch. f. Hydrobiol. 7. 1912.
- (2): Die Flunder im Dortmund-Emskanal. Jahresber. 1914/15 d. westfäl. Provinz-Ver. f. Wiss. u. Kunst (zool. Sekt.) 43. 1915.
- (3): Beiträge zur Kenntnis der westfälischen Süßwasserfauna. Ebenda 1915.
- TRYBOM, F. (1): Trawlfiskeförsök i Östersjön och notiser om rödspätter lek därstäders. Svensk. Fisk. Tidskr. 12. 1903.
- (2): Svenska rödspättemärkningar och mätningar 1904 och 1905. Svensk. Hydrogr. Biol. Komm. Skrift. 2. 1906.
- (3): Die im Jahre 1906 ausgeführten schwedischen Untersuchungen mit markierten Plattfischen in der Ostsee. Ebenda 3. 1908.
- WILLIAMSON, H. C.: Notes on the eggs of the angler (*Lophius piscatorius*), halibut etc. 28. Ann. Rep. Fish Bd. Scotland. 1911.
- WOLTERECK, A.: Tierische Wanderungen im Meere. Meereskunde 2. Berlin 1908.

## Jugulares.

- BOWMAN: Fishs. Scotland Scient. invest. 3. 1914. (War mir nur im Referat zugänglich.)
- COLLET: Fiske, insamlede under Michael Sars's toget i Nordhavet 1900 to —1902. Rep. Norweg. Mar. Invest. 2. 1905.
- EMERY, C.: Le specie del genere *Fierasfer* nel Golfo di Napoli e regione limitrofe. Fauna und Flora, Golf von Neapel 2. 1880.
- HOLT, E. W. L.: Recherches sur la reproduction des poissons osseux. Ann. mus. hist. nat. Marseille (Zool.) 5. 1899.
- JENSEN, A. S. (1): Fishes. Danish Ingolf Exped. 2. 1904.
- (2): The fishes of East-Greenland. Meddel. om Greenland 29. 1904.
- KNIPOWITSCH: Ichthyologische Untersuchungen im Eismeer. II. *Gymnelis* und *Euchylopus* syn. *Zoarces*. Mém. Acad. Imp. St. Pétersbourg 22. 1908.
- MC INTOSH, W. C. and E. E. PRINCE: On the development and life-histories of the teleostean food and other fishes. Transact. of the Roy. Soc. of Edinburgh 35. 1890.
- MASTERMAN, A. T.: The life history and growth rate of the lesser sand eel (*Ammodytes tobianus* L.). Ann. Mag. Nat. Hist. (6) 16. 1895.
- PYBUS: Rep. Dove Mar. Lab. (N. S.) 1. 1912. (War mir nur im Referat zugänglich.)
- RAFFAËLE, F.: Le uova galleggianti e le larve dei Teleosti nel golfo di Napoli. Mitt. d. zool. Stat. Neapel 8. 1888.
- REGAN, T.: Fishes. Brit. Antarctic (Terra Nova) Exped. 1. 1910.
- STORROW, B.: Rep. Cullercoats Lab. (N. S.) 4. 1915. (War mir nur im Referat zugänglich.)
- THIELEMANN, M.: Die Fische. Wiss. Ergebn. d. Untersuchungsfahrt d. Poseidon in das Barentsmeer im Juni und Juli 1913. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland (N. F.) 13. 1922.

## Gadidae.

- APSTEIN, C.: Die Verbreitung der pelagischen Fischeier und Larven in der Beltsee und den angrenzenden Meeresteilen. 1908/09. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Kiel (N. F.) 13. 1911.

- AWERINZEW, S. (1): Kurzer Bericht über die im Jahre 1918 vollführten Fischereiarbeiten. *Transact. of the North. Scient. Econom. Exped.* Nr. 6. 1921. (Russisch.)
- (2): Material zur Erforschung der Otter-Trawl-Fischerei im Barents-Meer. *Arb. d. wiss. Inst. f. Fischereiwirtschaft* 1. Moskau 1924. (Russisch.)
- (3): Über die Erforschung der Nutzfische und den Fischereibetrieb im Barentsmeer. *Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland (N. F.)* 16. 1927.
- BELLOC, G.: Notes sur la croissance du „Merlu“. *Rapp. Atlant.* 1922. *Cons. Perm. Explor. Mer.* 1922.
- BIDDER, G. P. (1): Rapport sommaire sur les expériences avec bottom-trailers. *Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer.* 4. 1905.
- (2): Resultats principaux des expériences avec flotteurs de fond. *Ebenda* 6. 1906.
- BIRTWISTLE, W. and L. H. MABEL: Hake investigations. *P. Transact. of the Liverpool Biol. Soc.* 39 und *Rep. Lancashire Sea Fishs. Lab.* 1924. 1925.
- BLAKE, J. H.: The habits and migrations of some of the marine fishes of Massachusetts. *Americ. Naturalist* 4. 1870.
- BLEGVAD, H.: Om gode og daarlige yngelaar hos torsk og rødspætter. *Dansk. Fiskeritid. und Rep. Dan. Biol. Stat.* 31 (1925). 1926
- BOEKE, J.: Eier und Jugendformen von Fischen der südlichen Nordsee. *Verhandl. Rijksinst. Onderzoek. Zee.* 1. 1906.
- BORLEY, J. O.: On the Cod marking experiments in the North Sea. *Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer.* 10. 1909.
- BORLEY, J. O. and D. E. THURBY-PELHAM: Distribution of food fishes in the North Sea in 1923 and 1924. *Fishery Invest.* (2) 9, Nr. 4. 1926.
- BOWMAN, A.: Spawny Haddocks. The occurrence of spawny haddocks and the locus and extent of herring spawning grounds. *Fish. Scotland, Scient. Invest.* 1922. Nr. 4. 1923.
- BOYTON, I.: The Hake. *Brit. Sea-Anglers Soc. Quarterly* 1. 1908.
- BREITFUSS, L. und GOEBEL: Zur Naturgeschichte des Kabeljaus und des Schellfisches. *Ber. d. Murman-Exped.* 1904. 1908. (Russisch.)
- BROWNE, F. B.: Report on the eggs and larvae of teleostean fishes observed at Plymouth in the spring of 1912. *Journ. of Mar. Biol. Assoc. (N. S.)* 6. 1903.
- CLARK, R. S.: The return of the Channel Hake. *Western Morning News* 1923.
- COLLET, R.: Poissons. *Camp. Scient. Monaco* 10. 1896.
- COUCH, J.: Fishes of the British Islands. 3 Bde. 1864.
- CUNNINGHAM, J. T.: North Sea Investigations. *Journ. of Mar. Biol. Assoc.* 6. 1896.
- DAMAS, D. (1): Contribution à la Biologie des Gadides. *Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer.* 10. 1909.
- (2): The spawning, eggs and fry of fishes. HJORT, J.: *Rev. Norweg. Fishs. Mar. Invest.* 2 (1900—1908). 1909.
- DANOIS, E. LE (1): Le „Merlu“. *Notes et Memoires. Off. Scient. Techn. Pêches Maritimes.* 1921.
- (2): Remarques général sur les transgressions atlantiques. *Rapp. Atlant.* 1923. *Cons. Perm. Explor. Mer.* 1923.
- EDSER, T.: A short account of the statistics of the sea fisheries of England and Wales. *Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer.* 36. 1925.
- EHRENBAUM, E. (1): Eier und Larven von Fischen der Deutschen Bucht. *Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland (N. F.)* 2. 1897.
- (2): Die Fische. *Fauna artica* 2. I. 1901.

- EHRENBAUM, E. (3): Die Fische (Olga-Expedition). *Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland* 7. 1905.
- (4): Über Eier und Jugendformen der Seezunge und anderer im Frühjahr laichender Fische der Nordsee. *Ebenda* 8. 1908.
- (5): Eier und Larven von Fischen. *Nordisches Plankton 1909—1911.*
- (6): Eier und Larven der im Winter laichenden Fische der Nordsee. *Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland (N. F.)* 9. 1910.
- (7): Der Seehecht. *Fischerbote* 1910.
- (8): Zur Frage der Wanderung unserer Seefische. *Ebenda* 1911.
- EHRENBAUM, E. und S. STRODTMANN: Eier und Jugendformen der Ostseefische. *Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland (N. F.)* 6 und 7. 1904. 1905.
- FISCHER, E.: Schellfischfang in der westlichen Ostsee. *Mitt. d. dtsh. Seefischerei-Ver.* 1926.
- FRANZ, V. (1): Neue Ergebnisse über Fischwanderungen in der Nord- und Ostsee. *Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr.* 1. 1908.
- (2): Über die Ernährungsweise einiger Nordseefische, besonders der Scholle. *Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland (N. F.)* 9. 1910.
- (3): Fischwanderungen. *Himmel u. Erde* 23. 1910.
- (4): Die Laichwanderungen der Fische. Ein Beitrag zur Gesellschaftsbiologie der Tiere. *Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol.* 7. 1910.
- FULTON, T. W. (1): Investigations on the abundance and migrations of the food fish. 19.—21. *Rep. Ann. Fish. Bd. Scotland.* 1901—1904.
- (2): On the spawning of the Cod in the autumn in the North Sea. *Publ. Circonst.* 8. 1905.
- (3): Report on the marking of Plaice and other fish by S. S. „Goldseeker“ in the years 1904—1909. 5. *Rep. on Fishery a. Hydrogr. Invest. (Northern Area).* 1913.
- GRAHAM, M.: The annual cycle in the life of mature Cod in the North Sea. *Minist. Agricult. Fishs. Fish. Invest.* (2) 6, Nr. 6. 1924.
- GOODE, G. B.: The fisheries and fishing industries of the U. S. A. 1884.
- HEIDRICH, H.: Der Schellfischfang in der westlichen Ostsee. *Fischerbote* 18. 1926.
- HEINCKE, F. (1): Die Wanderungen der Fische. *Natur (MÜLLER), N. S.* 6. 1880.
- (2): Die Fische Helgolands. *Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland (N. F.)* 1. 1894.
- (3): Nachträge zur Fisch- und Molluskenfauna Helgolands. *Ebenda* 2. 1897.
- (4): Die Eier und Jugendformen der Nutzfische in der Nord- und Ostsee und die Altersbestimmungen der Fische. *Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer.* 3. 1905.
- (5): Die Beteiligung Deutschlands an der internationalen Meeresforschung. 3./5. Bericht. 1905—1908.
- HEINCKE, F. und E. EHRENBAUM: Die Bestimmung der schwimmenden Fischeier und die Methodik der Eimessung. *Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland (N. F.)* 3. 1900.
- HEINEN: Die planktonischen Fischeier und -Larven der Ostsee. *Ebenda, Abt. Kiel* 14. 1912.
- HELLAND-HANSEN, B.: Statistical research into the biology of the Haddock and Cod in the North Sea. *Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer.* 10. 1909.
- HENKING, W. (1): Die Befischung der Nordsee durch deutsche Fischdampfer. *Mitt. d. dtsh. Seefischerei-Ver.* 1901.

- HENKING, W. (2): Über das periodische Auftreten der wichtigsten Nutzfische im Nordseegebiet und Skagerrak nach den Fangergebnissen deutscher Fischdampfer. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer. 3. 1905.
- (3): Die Tätigkeit der deutschen Seefischerei-Vereine auf statistischem Gebiet. Die Beteiligung Deutschlands an der internat. Meeresforsch. 3. 1906.
- HENSEN, V. (1): Über das Vorkommen und die Menge der Eier einiger Ostseefische. 4. Ber. d. Komm. f. Untersuch. dtsch. Meere. Kiel 1883.
- (2): Ergänzungen und Berichtigungen zu den Befunden über die im Anfang des Jahres 1895 in der Nordsee treibend gefundenen Fischeier. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Kiel 5. 1901.
- HENSEN, V. und C. APSTEIN: Die Nordsee-Expedition 1895 des D. S. F. V. Über die Eimengen der im Winter laichenden Fische. Ebenda 2. 1897.
- HICKLING, C. F.: The natural history of the Hake. Minist. Agricult. Fishs.; Fish. Invest. (2) 10, Nr. 2. 1927.
- HJORT, J. (1): Fiskeri og Hvalfangst i det nordlige Norge. Bergen 1902.
- (2): Fiskeforsög og fangstfelder. Norges Fiskerier. I. Norske Havfiske. 1905.
- (3): Some results of the International Ocean Research. Scot. Ocean. Lab. Edinburgh. 1908.
- (4): Übersicht über die Resultate der Untersuchungen der Kommission A. Rapp. Proc. Verb. Cons. Intern. Perm. Explor. Mer. 10. 1909.
- (5): Fluctuations in the great Fisheries of Northern Europe. Ebenda 20. 1914.
- HJORT, J. und J. C. G. PETERSEN: Kurze Übersicht über die internationalen, besonders norwegischen und dänischen Fischereiuntersuchungen. Ebenda 3. 1905.
- HOEK, P. P. C. (1): Bericht über die Eier und Larven von Gadiden. Ebenda 12. 1910.
- (2): Über die quantitative Verbreitung der Eier und Larven von Gadiden in der Nordsee. Ebenda 13. 1911.
- HOLT, E. W. L. (1): North Sea investigations. Journ. of Mar. Biol. Assoc. Unit. Kingdom. 2. 1891—1892.
- (2): On the eggs and larval stages of Teleosteans. Scient. Transact. of the Roy. Dublin Soc. 4, 5. 1892—1893.
- (3): Recherches sur la reproduction des poissons osseux, principalement dans le Golfe de Marseille. Ann. mus. hist. nat. Marseille (Zool.) 5. 1899.
- HOLT, E. W. L. and W. S. GREEN: Survey of fishing grounds on the West coast of Ireland. Rep. Council. Roy. Dublin Soc. App. C. 1891.
- JACOBSEN, J. P.: De internationale Havundersögelser og Danmarks delta-gelse i disse. Ingeniören. 1916.
- JACOBSEN, J. P. and A. C. JOHANSEN: Remarks on the changes in specific gravity of pelagic eggs. Meddel. Komm. Havunders. (Fisk) 3, Nr. 2. 1908.
- JENSEN, A. C.: On the fishery of Greenlanders. Ebenda 7, Nr. 7. 1925.
- JOHANSEN, A. C. (1): On the influence of the currents upon the frequency of the mackerel in the Kattegat and adjacent parts of the Skagerrak. Ebenda 7. 1925.
- (2): On the diurnal vertical movements of young of some fishes in Danish waters. Ebenda 8, Nr. 2. 1925.
- (3): On the remarkable quantities of Haddock in the Belt Sea during winter of 1925—1926 and causes leading to the same. Journ. Cons. Intern. Explor. Mer. 1. 1926. (Vorläufige Mitteilung in: Dansk Fiskertid., Fiskerierna und Fiskeriblad.)

- KRAMP, P. L. (1): Report on the fish eggs and larvae collected by Danish research steamer „Thor“ in the Langelandsbelt in 1919. Meddel. Komm. Havunders. (Fisk) 4, Nr. 5. 1913.
- (2): Fish eggs and larvae collected in the Belt Sea in March 1922. Ebenda 7. 1923.
- KYLE, H. M.: The biology of fishes. London 1926.
- LÖNNBERG, E. (1): Ichthyologische Notizen. Bihang, Kg. Svensk. Acad. Handl. 18. 1893.
- (2): Om Torkens lek i Osternsjön och Bottenhafvet. Svensk. Fisk. Tidsk. 4. 1895.
- LÜBBERT, H.: Praktische Ergebnisse der wissenschaftlichen Meeresforschung für die Binnenfischerei. Allg. Fischerei-Zeitg. 33. 1908.
- MC INTOSH, W. C.: On the spawning of the Hake. Ann. Mag. Nat. Hist. (8) 10. 1912.
- MC INTOSH, W. C. and A. T. MASTERMAN: British food fishes. Cambridge Univ. Press. 1895.
- MC INTOSH, W. C. and E. E. PRINCE: On the development and life histories of teleostean food fishes. Transact. of the Roy. Soc. of Edinburgh 35. 1890.
- MAIER, H. N.: Beiträge zur Altersbestimmung der Fische. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland (N. F.) 8. 1906.
- MIELCK, W.: Heringslarven, Eier und Larven anderer Fische und Nahrung der Larven in der westlichen Nordsee im Oktober 1922. Ber. d. dtsh. wiss. Komm. f. Meeresforsch. (N. F.) 1. 1923.
- NORDQVIST, O.: År 1900 verkställda undersökningar rörande några Haffiskars lek och forekomsten of deras ägg och yngel i Finska viken. Acta Soc. Fauna Flora Fennica 20. 1901.
- NUFER, W.: Die Fische des Vierwaldstätter Sees und ihre Parasiten. Mitt. d. naturforsch. Ges. Luzern. 1905.
- OTTERSTRÖM, A.: Fiskeæg og fiskeyngel i de danske Farvande. PETERSEN, C. G. J.: Fisk. Beretn. 1904—1905. 1906.
- PETERSEN, C. G. J.: The biology of the Cod in Danish seas. Rep. Danish. Biol. Stat. 11. 1902.
- PETERSSON, O.: Über die Wahrscheinlichkeit von periodischen Schwankungen in dem atlantischen Strome und ihre Beziehungen zu meteorologischen und biologischen Phänomenen. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer. 2. 1904.
- PIETSCHMANN, V.: Ichthyologische Ergebnisse einer Reise nach Island. Ann. d. k. k. naturhist. Hofmus. Wien. 1906.
- RAFFAËLE, F.: Le uova galleggianti e le larve dei Teleosti nel Golfo di Napoli. Mitt. d. zool. Stat. Neapel 8. 1888.
- REDECKE, H. C. (1): Het onderzoek der Zee von 1905. Jaarb. Rijksinst. Onderz. Zee. 1905.
- (2): Bericht über die holländischen Arbeiten zur Naturgeschichte der Gadiden in den Jahren 1902—1908. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer. 10. 1909.
- (3): Über den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse von den Rassen der wichtigsten Nutzfische. Ebenda 14. 1912.
- REDEKE, H. C. und P. J. VAN BREEMEN: Die Verbreitung der planktonischen Eier und Larven einiger Nutzfische der südöstlichen Nordsee. Verhandl. Rijksinst. Onderz. Zee. 1907—1908.
- RUSSEL, F. S.: The vertical distribution of marine macroplankton. Journ. of Mar. Biol. Assoc. Plymouth. 14. 1926.

- SAEMUNDSSON, B. (1): On the age and growth of the Cod (*Gadus callarias*) in Iceland waters. Meddel. Komm. Havunders. (Fisk) 7, Nr. 3. 1923.
- (2): On the age and growth of the Haddock (*Gadus aeglefinus*) and the Whiting (*Gadus merlangus*) in Icelandic waters. Ebenda 8, Nr. 1. 1925.
- SANDMANN, J. A.: Kurzer Bericht über in Finnland ausgeführte Untersuchungen. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer. 5. 1906.
- SARS, G. O.: Om Vintertorskens (*Gadus morrhua*) forplantning og udvikling. Forhandl. Vidensk. Selsk. Christiania. 1865.
- SCHEURING, L. (1): Beobachtungen über den Parasitismus pelagischer Jungfische. Biol. Zentralbl. 35. 1915.
- (2): Die Weichflosser. In DEMOLL-MAIER: Handbuch der Binnenfischerei Mitteleuropas 3. 1928.
- SCHIEMENZ, P.: Bericht über die Fischereiexpedition des Deutschen Seefischerei-Vereins in der Ostsee. Abhandl. d. dtsh. Seefischerei-Ver. 7. 1902.
- SCHMIDT, J. (1): Fiskeriundersøgelse ved Island og Faerøerne i Sommeren 1903. Skrift. Komm. Havunders. 1. 1904.
- (2): On the larval and post-larval stages of the Torsk. Meddel. Komm. Havunders. (Fisk) 1, Nr. 8. 1905.
- (3): The pelagic post-larval stages of the Atlantic species of *Gadus*. Ebenda 1, Nr. 4; 2, Nr. 2. 1905/06.
- (4): On the pelagic post-larval stages of the Lings (*Molva molva* and *Molva byrkelange*). Ebenda 2, Nr. 3. 1906.
- (5): On the post-larval development of the Hake (*Merluccius vulgaris*). Ebenda 2, Nr. 7. 1907.
- (6): On the post-larval development of some North Atlantic Gadoids (*Raniceps raninus* L. and *Molva elongata* Risso). Ebenda 2, Nr. 8. 1907.
- (7): Marking experiments on the Plaice and Cod in Iceland waters. Ebenda 2, Nr. 7. 1907.
- (8): The distribution of the pelagic fry and the spawning regions of the Gadoids in the North Atlantic from Iceland to Spain. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer. 10. 1909.
- (9): The frequency of young Cod etc. on the north and east coasts of Iceland during a period of years, with a survey of the life history of the Iceland Cod. Ebenda 39. 1926.
- SCHNEIDER, G. (1): Ichthyologische Beiträge. Acta Soc. Fauna Flora Fennica 20. 1900.
- (2): Pelagische Eier und Jugendformen von Ostseefischen. Svensk. Hydrograf. Biol. Komm. Skrift. 3. 1908.
- SMITH, H. M.: Notes on the tagging of 4000 adult Cod of Woods Hole, Mass. Rep. U. S. Fish. Comm. 1902.
- STRODTMANN, S. (1): Zur Biologie der Ostseefische. Mitt. d. dtsh. Seefischerei-Ver. 22. 1906.
- (2): Laichen und Wandern der Ostseefische. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland (N. F.) 7. 1906.
- (3): Eier und Larven der im Winter laichenden Fische der Nordsee. Ebenda 8. 1908.
- (4): Die Wanderungen der Fische in der Ostsee. Verhandl. d. naturwiss. Ver. Hamburg (3) 18. 1911.
- (5): Die Anpassung der schwimmenden Fischeier an schwächeren Salzgehalt. Fischerbote 1915.
- (6): Weitere Untersuchungen über Ostseefische. Dtsch. wiss. Komm. f. internat. Meeresforsch. 1918.



- STRUBBERG, A. C. (1): Marking experiments with Cod at the Faeroers. Meddel. Komm. Havunders. (Fisk) 5, Nr. 2. 1916.  
 — (2): Marking experiments with the Cod in Danish waters. Ebenda 7, Nr. 1. 1922.
- SUND, O.: Marking av Sei (*Gadus virens*) i Nordland, Sommeren 1921. Rep. Norweg. Fish. Mar. Invest. 3, Nr. 5. 1925.
- TESCH, J. J.: Eier und Larven einiger im Frühjahr laichender Fische, besonders der in der südlichen Nordsee. Verhandl. Rijksinst. Onderz. Zee 2. 1909.
- THIELEMANN, M.: Die Fische (Barentsmeerfahrt des Poseidon, Juni/Juli 1913). Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland (N. F.) 13. 1922.
- THOMPSON, H.: Problems in the Haddock biology. I, II. Fish Scotland, Scient. Invest. 1923. 1924.
- THOMPSON, W. D'ARCY (1): On the statistics of the Aberdeen Trawl-fishery 1901—1906, with special reference to the Cod and Haddock. Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer. 10. 1909.  
 — (2): Report on the distribution etc. of Cod, Haddock and other round fishes. Ebenda 12, 13, 14. 1910. 1911. 1912.
- TODD, R. A.: Second report on the food fishes (South. Area). Fish. Hydrogr. Invest. 1. 1907.
- WEIGOLD, H.: Die deutschen Versuche mit gezeichneten Dorschen (*Gadus morrhua*). Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Helgoland (N. F.) 10. 1913.

#### Allgemeine Betrachtung und Zusammenfassung und öfter erwähnte Arbeiten.

- ALM, G.: Undersökningar rörande Hjälmarens Naturförhållanden och Fiske. Meddel. Kg. Lantbrucksstyr. Nr. 204. 1917.
- ARLDT, T.: Zur Ausbreitungsgeschichte der Fische, besonders der Fische der kontinentalen Gewässer. Arch. f. Hydrobiol. 14. 1923.
- BADE, E.: Die mitteleuropäischen Süßwasserfische. Stuttgart. (Neue Ausgabe, ohne Angabe des Erscheinungsjahres.)
- BERG, L. S.: Die Süßwasserfische Rußlands. 1923. (Russisch, konnte nur im Referat benutzt werden.)
- BOULENGER, G. A. (1): Matériaux pour la faune du Congo. Poissons nouveaux. Ann. Mus. Congo (Zool.) Ser. 1. 1898—1900.  
 — (2): Les poissons du bassin du Congo. Brüssel 1901.
- BREHM: Fische. 1876.
- BRIDGE, T. W. and G. A. BOULENGER: Fishes. Cambridge, Nat. Hist. 1904.
- CAHN, A. R.: The migration of animals. Americ. Naturalist 59. 1925.
- CHIDESTER, F. C. (1): A simple apparatus for studying the factors influencing fish migration. Proc. of the Soc. f. Exp. Biol. a. Med. 18. 1921.  
 — (2): Studies on fish migration. The influence of salinity on the dispersal of fishes. Americ. Naturalist 56. 1922.  
 — (3): Light as a factor in fish dispersal. Proc. of the Soc. f. Exp. Biol. a. Med. 20. 1923.  
 — (4): Examination of the evidence for physical and chemical influences on fish migration. Brit. Journ. of Exp. Zool. 2. 1924.
- CORNELIUS, C.: Zug- und Wandertiere. Berlin 1865.
- DAMBECK, K. (1): Die Verbreitung der Süßwasser- und Wanderfische. Ausland 46. 1873.  
 — (2): Die geographische Verbreitung der Fische in Beziehung auf ihre Physiologie. Natur 23. 1874.

- DAY, F.: The effects of elevated temperature on fishes. Bull. U. S. Fish. Comm. 5. 1885.
- DEAN, B.: Fishes, living and fossil. New York 1895.
- DERZAVIN, A. (DERJAVINE): Beiträge zur Kenntnis der Fischwanderungen im Wolgadelta im Jahre 1910. Arb. d. Ichthyol. Lab. Astrachan. 1913. (Russisch, mit deutscher Zusammenfassung.)
- EHRENBAUM, E.: Eier und Larven von Fischen. Nordisches Plankton (Zool.) 1. 1911. (Hier für jede Art Literaturangaben und bis dahin bekannte Fundorte.)
- FILATOW, D.: Zur Biologie und Morphologie der Fische des Arals. Rev. Zool. Russe 5. 1925. (Russisch, mit deutscher Zusammenfassung.)
- FORBES, S. A. and R. E. RICHARDSON: The fishes of Illinois. 2. ed. State Illinois. Dep. Regist. Educat. Div. Nat. Hist. Survey 3. 1920.
- FRANZ, V. (1): Phototaxis und Wanderungen. Nach Versuchen mit Jungfischen und Fischlarven. Internat. Rev. f. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 3. 1909.
- (2): Über die Ernährung der Seefische und die Frage der Nahrungswanderungen. Fischerbote 11. 1910.
- (3): Die Laichwanderungen der Fische. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. 1910.
- (4): Über Ortsgedächtnis bei Fischen und seine Bedeutung für die Wanderungen. Kurzer Bericht über das Resultat einer Umfrage. Allg. Fischerei-Zeitg. 36. 1911.
- (5): Fischwanderungen. Himmel und Erde 23. 1911.
- (6): Zur Frage der vertikalen Wanderung der Planktontiere. Arch. f. Hydrobiol. 7. 1912.
- (7): Über Ortsgedächtnis bei Fischen und seine Bedeutung für die Fischwanderungen. Ebenda 1912.
- FRIES, B., EKSTRÖM, C. U. and C. SUNDEVALL: A history of Scandinavian fishes. 2. ed. von F. A. SMITT.
- GRACIANOV (GRATIANOFF), V.: Die Wanderungen der Fische. Ochothn. Vestn. Moskva. Ochothnickoe Encikl. 1908. (Russisch, war mir nicht zugänglich.)
- GROTE-VOGT-HOFER: Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Leipzig 1909.
- GÜNTHER, A. C. L. G.: Handbuch der Ichthyologie. Wien 1886.
- HÄMPPEL, O.: Leitfaden der Biologie der Fische. Stuttgart 1912.
- HANKO, B.: Über Orientierungssinn der Fische. Halaszat 25. 1925. (Ungarisch, im Referat benutzt.)
- HATHAWAY, E. S.: The relation of temperature to the quantity of food consumed by fishes. Ecology 8. 1927.
- HEINCKE, F.: Die Wanderungen der Fische. Natur (N. S.) 6. 1880.
- HERTER, K.: Tastsinn, Strömungssinn und Temperatursinn der Tiere und die diesen Sinnen zugeordneten Reaktionen. Zool. Bausteine 11. 1925.
- HUITFELDT-KAAS, H.: Studier over aldersforholde og veksttyper hos Norske ferskvannsfisker. Oslo 1927.
- HUNTSMAN, A. G.: The effect of the tide on the distribution of the Fishes of the Canadian Atlantic Coast. Transact. of the Roy. Soc. of Canada (3) 12. 1918.
- JAEGER, G.: Der Wandertrieb der Tiere, insbesondere der Fische. Jagers Monatsbl. Stuttgart 1911.
- JENKINS, J. T.: The fishes of the British Isles, both fresh water and salt. London and New York 1925.
- JOHANSEN, A. C.: On the diurnal vertical movements of young of some fishes in Danish waters. Meddel. Komm. Havunders. (Fisk) 8. 1925.
- JOHNSTONE, J.: Life in the Sea. Cambridge 1911.

- JORDAN, D. S. (1): A guide to the study of fishes. New York 1905.  
— (2): Fishes. New York and London 1925.
- JORDAN, D. S. and B. W. EVERMANN: The Fishes of North and Middle America. Bull. U. S. Nat. Mus. 47. 1898.
- KYLE, H. M.: The Biology of fishes. London 1926.
- KYLE, H. M. und E. EHRENBAUM: Teleostei, Physostomi. GRIMPE-WAGLER: Tierwelt der Nord- und Ostsee 9. 1927.
- LEONHARDT, E. E.: Der Fisch, sein Bau und sein Leben. Stuttgart 1913.
- LOEB, J. (1): On the influence of light on the periodical depth migration of pelagic animals. Bull. U. S. Fish. Comm. 13. 1894.  
— (2): Über Heliotropismus und die periodischen Tiefenbewegungen pelagischer Tiere. Biol. Zentralbl. 28. 1908.
- LOEB, J. and H. WASTENEYS: On the adaption of fish to higher temperature. Journ. of Exp. Zool. 12. 1912.
- LÜTKEN: Spolia atlantica. Vidensk. Selsk. Skrift. 12. 1880.
- LYON, E. P.: Rheotropism in fishes. Americ. Journ. of Physiol. 24. 1904.
- MCINTOSH, W. C. and E. E. PRINCE: On the development and life histories of Teleostean food and other fishes. Transact. of the Roy. Soc. of Edinburgh 35. 1890.
- MAXWELL, H. E.: British freshwater fishes. London 1912.
- MEEK, A. (1): The migrations of inshore fishes. Rep. Northumberland Sea Fish Comm. 1904.  
— (2): Migrations in the sea. Nature 95. 1915.  
— (3): The migration of fish. London 1916.
- MÖBIUS, K. und F. HEINCKE: Die Fische der Ostsee. Berlin 1883.
- MOHR, E. und G. DUNKER: Teleostei, Physoclisti. GRIMPE-WAGLER: Tierwelt der Nord- und Ostsee 11—15. 1927.
- MOREAU, E.: Histoire naturelle des poissons de la France. Paris 1881.
- MURRAY, J. and J. HJORT: The depths of the ocean. London 1912.
- NORDQUIST, O.: Sötvattensfiske och fiskodling. 1923.
- PARR, A. E.: A contribution to the theoretical analysis of the schooling behavior of fishes. Occ. Bingham Oceanogr. Coll. Nr. 1. 1927.
- POWERS, E. B.: Experiments and observations on the behaviour of marine fishes towards the Hydrogen-ion concentration of sea water in relation to their migratory movements and habitat. Publ. Puget Sound Biol. Stat. 3. 1921.
- REGAN, C. T.: Fishes. Larval and postlarval fishes. Brit. antarkt. Exped. 6 (Zool.) Ia. 1914/16.
- REMANE, A.: Pisces. P. SCHULZE: Biol. Tiere Deutschlands 48. 1925.
- REMOTTI, E. (1): Variazione di peso specifico durante la sviluppo della uova di Teleostei di superficie e di profundita. Atti d. Reale Accad. dei Lincei, rendiconto 30. 1921.  
— (2): Sui fattori fisici immediati che possono concorrere nel determinismo della migrazioni verticali dei pesci. Ebenda (6) 1. 1925.
- RÖMER, F.: Die Wanderungen der Fische. Abh. d. Senckenberg. Ges. Frankfurt a. M. 40. 1909.
- ROTH, E.: Einiges über den Hering. Natur 6. 1915.
- RUSSEL, F. S.: The vertical distribution of marine macroplankton. The pelagic young teleostean fishes in the daytime in the Plymouth area, with a note on the eggs of certain species. Journ. of the Mar. Biol. Assoc. Plymouth 14. 1926.
- SCHOURING, L.: Beziehungen zwischen Temperatur und Verdauungsgeschwindigkeit bei Fischen. Zeitschr. f. Fischerei 26. 1928.
- SCHIEMENZ, F.: Das Verhalten der Fische in Kreisströmungen und in geraden

- Strömungen als Beitrag zur Orientierung der Fische in der freien natürlichen Wasserströmung. Zeitschr. f. vergl. Physiol. 6. 1927.
- SEMPER, K.: Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. 1880.
- SERRES, P. M. T., DE: (1) Des causes des migrations des animaux et particulièrement des oiseaux et des poissons Harlem. 1842.
- (2): Des migrations des divers animaux. Paris 1845.
- SHELFORD, V. E. (1): An experimental comparative study of the behavior of the animals of two aquatic communities. Science (N. S.) 39. 1914.
- (2): Ecological succession I, II, III. Biol. Bull. of the Marine Biol. Laborat. 21, 22. 1911.
- SHELFORD, V. E. and W. C. ALEE: The reactions of fishes to gradients of dissolved atmospheric gases. Journ. of the Exp. Zool. 14. 1913.
- SHELFORD, V. E. and E. B. POWERS: An experimental study of the movements of herring and other marine fishes. Biol. Bull. of the Marine Biol. Laborat. 29. 1915.
- SIEBOLD, E. v.: Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Leipzig 1863.
- SJÖBERG, H. R. A.: Die Lebensweise und die Wanderungen der Fische in den äußeren Schären. Fisk. Tidskr. Finland 12. 1903. (Schwedisch.)
- SMIRNOW, N. A.: Einige Bemerkungen über die Anadromie der Fische. Russ. hydrobiol. Zeitschr. 3. 1924.
- STEINMANN, P. (1): Untersuchungen über die Rheotaxis der Fische. Verhandl. d. dtsh. zool. Ges., 24. Vers. 1914.
- (2): Wie es der Fisch anstellt, um sich vor dem Weggeschwemmtwerden zu schützen. Schweiz. Fischerei-Zeitg. 1928.
- STRODTMANN, S.: Die Wanderungen der Fische in der Ostsee. Verhandl. d. naturwiss. Ver. Hamburg. 1918.
- SURBECK, G.: Vom Wandertrieb der Fische. Schweiz. Fischerei-Zeitg. 1921.
- WALTER, E.: Einführung in die Fischkunde unserer Binnengewässer. Leipzig 1913.
- WEBER, M.: Fishes of the Malay archipelago. Leiden.
- WELLS, M. (1): The resistance of fishes to different concentrations and combinations of Oxygen and Carbon-Dioxide. Biol. Bull. of the Marine Biol. Laborat. 25. 1913.
- (2): The reactions and resistance of fishes to temperature. Transact. of the Illinois. Acad. Sc. 7. 1914.
- (3): Reactions and resistance of fishes in their natural environment to acidity, alkalinity and neutrality. Biol. Bull. of the Marine Biol. Laborat. 29. 1915.
- (4): The reactions and resistance of fishes in their natural environment to salts. Journ. of Exp. Zool. 19. 1915.
- WOLTERECK, R.: Tierische Wanderungen im Meere. Meereskunde 2. 1908.

### Verzeichnis der Abbildungen.

Nr.	Band V.	Seite
1.	Verbreitung der <i>Hyperotretia</i> ( <i>Myxinoideen</i> ) . . . . .	411
2.	Verbreitung der <i>Hyperoartia</i> ( <i>Petromyzontiden</i> ) . . . . .	414
3.	Verbreitung der <i>Selachier</i> in süßen Gewässern . . . . .	426
4.	Eier von <i>Chimaera</i> . . . . .	430
5.	Verbreitung der Gattung <i>Acipenser</i> . . . . .	433
6.	Larven und Metamorphose von <i>Albula vulpes</i> . . . . .	444
7.	Hauptverbreitung der Genera <i>Clupea</i> und <i>Alosa</i> . . . . .	447
8.	Laichplätze der verschiedenen <i>Heringsrassen</i> . . . . .	452/53
9.	<i>Heringslarven</i> . . . . .	458

Nr.	Seite
10. Strömungen in der Nordsee . . . . .	462
11. Verteilung der jüngeren Jahresklassen des <i>Herings</i> in der Nordsee . . . . .	463
12. Schemata von Schuppen gleichaltrigen <i>Heringe</i> verschiedener <i>Heringsrassen</i> . . . . .	464
13. Wachstumsvergleich verschiedener <i>Heringsrassen</i> . . . . .	465
14. Verteilung der norwegischen <i>Heringsschwärme</i> nach Jahresklassen	466
15. Laichplatz und Wanderungen des norwegischen <i>Heringsschwarmes</i>	466
16. Natürliche Markierung an <i>Heringsschuppen</i> durch verschiedenes Wachstum . . . . .	467
17. Verbreitung von <i>Salmo salar</i> , <i>S. fario</i> , <i>S. irideus</i> und <i>Oncorhynchus</i>	493
18. Darm von <i>King Salmon</i> ( <i>Oncorhynchus tshawytscha</i> ) (gleichgroße Weibchen) . . . . .	500
19. Wunden und Verpilzungen bei verlaichten weiblichen <i>King Salmon</i> . . . . .	505
20. Köpfe von <i>Oncorhynchus keta</i> , Weibchen . . . . .	518
21. Köpfe von <i>Oncorhynchus keta</i> , Männchen . . . . .	519
22. Köpfe von <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> , Weibchen . . . . .	524
23. Köpfe von <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> , Männchen. . . . .	525
24. Individuelles Wachstum der <i>Sälmlinge</i> im Fluß . . . . .	541
25. Prozentsatz der <i>Grilse</i> im Gesamtfang an Lachsen im Uleäfluß .	550
26a) Schuppen eines vierjährigen <i>Lachses</i> aus der Spey (April) . . .	585
b) Schuppen eines 13jährigen <i>Lachses</i> aus dem Moisi (Juni) . . .	585
27. Köpfe von <i>Salmo salar</i> , Männchen . . . . .	594
28. Verbreitung der <i>Saiblinge</i> . . . . .	631
29. Verbreitung der <i>Coregoniden</i> . . . . .	637
30. Verbreitung der <i>Thymallidae</i> . . . . .	648
31. Verbreitung der <i>Osmeriden</i> . . . . .	653
32. Verbreitung der Familien <i>Galaxiidae</i> und <i>Haplochitonidae</i> . . .	657
33. Verbreitung der Gattung <i>Argentina</i> . . . . .	659

## Band VI.

34. Verbreitung der atlantischen <i>Aale</i> . . . . .	8
35. Köpfe verschiedener <i>Gelb-</i> und <i>Silberaale</i> . . . . .	18
36. Nahezu laichreifer männlicher <i>Flußaal</i> . . . . .	19
37. Verbreitung der <i>Aallarven</i> im Atlantik . . . . .	32
38. Verwandlung der <i>Aallarve</i> . . . . .	40
39. Strömungskarte des Mittelmeeres . . . . .	43
40. Verbreitung der Gattung <i>Anguilla</i> im Indo-Pazifik . . . . .	57
41. Verteilung der fünf <i>Anguilla</i> -Arten der gemäßigten Zonen und der Verlauf der Meeresströmungen . . . . .	58
42. Verteilung der fünf <i>Anguilla</i> -Arten der gemäßigten Zonen und Temperaturverhältnisse in 400 m Tiefe . . . . .	59
43. Verbreitung des Genus <i>Conger</i> . . . . .	61
44. Verbreitung der Larven von <i>Conger vulgaris</i> . . . . .	62
45. Verbreitung der Larven von <i>Conger balearicus</i> . . . . .	64
46. Verbreitung der Larven von <i>Conger mystax</i> . . . . .	65
47. Verbreitung der <i>Characinidae</i> . . . . .	67
48. Verbreitung der <i>Cyprinidae</i> . . . . .	70
49. Beziehungen zwischen Wassertemperatur und Pegelstand zum Aufstieg der <i>Barben</i> und <i>Nasen</i> im Oberrhein . . . . .	72
50. Verbreitung der Genera <i>Perca</i> und <i>Lucioperca</i> . . . . .	93
51. Verbreitung der <i>Anabantidae</i> und <i>Ophiocephalidae</i> . . . . .	103

Nr.	Seite
52. Verbreitung der Süßwasser- <i>Cottidae</i> . . . . .	114
53. Verbreitung der wichtigsten <i>Scombriformes</i> . . . . .	132
54. Einwanderungen von <i>Thunfischen</i> ins Mittelmeer . . . . .	143
55. Auswanderungen von <i>Thunfischen</i> aus dem Mittelmeer . . . . .	144
56. Verteilung des Heilbuttes ( <i>Hyppoglossus vulgaris</i> ) in der Nordsee	151
57. Verteilung der Scholle ( <i>Pleuronectes platessa</i> ) in der Nordsee . .	153
58. Verbreitung der <i>Scholleneier</i> in der Nordsee . . . . .	155
59. Verbreitung der <i>Scholle</i> in der Nordsee nach der Größe . . . . .	161
60. Hauptwanderrichtungen der Nord- und Ostseeschollen . . . . .	164
61. Wanderrichtung der <i>Islandscholle</i> . . . . .	171
62. Verteilung der Flunder ( <i>Pleuronectes flesus</i> ) in der Nordsee . . .	174
63. Verteilung der Kliesche ( <i>Pleuronectes limanda</i> ) in der Nordsee . .	177
64. Verteilung der kleinköpfigen Scholle ( <i>Pl. microcephalus</i> ) in der Nordsee . . . . .	179
65. Verteilung der Hundszunge ( <i>Pleuronectes cynoglossus</i> ) in der Nordsee	180
66. Verteilung des Steinbuttes ( <i>Rhombus maximus</i> ) in der Nordsee .	182
67. Verteilung des Glattbuttes ( <i>Rhombus laevis</i> ) in der Nordsee . .	183
68. Verteilung der Seezunge ( <i>Solea vulgaris</i> ) in der Nordsee . . . .	186
69. Verteilung des Salzgehaltes und der Temperaturen im Nordost- Atlantik an der Oberfläche im Februar und März . . . . .	198
70. Verteilung der Temperaturen und des Salzgehaltes im Nordost- Atlantik am Boden im Februar und März . . . . .	199
71. Strömungen des Oberflächenwassers im Nordost-Atlantik . . . . .	202
72. Laichgebiete von <i>Gadus callarias</i> . . . . .	210
73. Laichgebiete von <i>Gadus vivens</i> . . . . .	221
74. Laichgebiete der in flachem Wasser laichenden <i>Gadiden</i> : <i>Gadus</i> <i>pollachius</i> , <i>G. minutus</i> und <i>G. luscus</i> . . . . .	224
75. Laichgebiete von <i>Gadus aeglefinus</i> . . . . .	226
76. Laichgebiete von <i>Gadus merlangus</i> . . . . .	231
77. Laichgebiete der in der Tiefe laichenden <i>Gadiden</i> : <i>Gadus poutassou</i> , <i>Gadiculus argenteus</i> und <i>Merluccius merluccius</i> . . . . .	235
78. Die monatlichen Anlandungen von <i>Merluccius</i> in Groß-Britannien und Irland. . . . .	237
79. Laichgebiete des Genus <i>Molva</i> . . . . .	240
80. Verbreitung der Genera <i>Molva</i> und <i>Lota</i> . . . . .	242
81. Laichgebiete von <i>Brosmius brosme</i> . . . . .	246
82. Verteilung der Postlarven von <i>Lophius piscatorius</i> im Nordost- Atlantik . . . . .	248
83. Verlauf der Meeresströmungen . . . . .	254

Nachschrift während der Korrektur des zweiten Teiles.

Herr Professor Dr. U. D'ANCONA, Rom, macht mich brieflich darauf aufmerksam, daß ich im ersten Teil meiner Arbeit, Seite 479, Band V der „Ergebnisse“ seine Beobachtungen über Wanderungen des Maifisches im Tiber nicht völlig richtig wiedergegeben habe. Da hier offenbar ein von mir begangener Übersetzungsfehler vorliegt, stelle ich die Tatsache dahin richtig, daß D'ANCONA das Laichen des Maifisches nicht im Unterlauf, sondern in 210 km von der Tibermündung beobachtet hat.

# Wanderungen bei Decapoden (Crustaceen).

Von HEINRICH BALSS, München.

Mit 2 Abbildungen.

## Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Unregelmäßige Wanderzüge . . . . .	308
II. Regelmäßige Wanderzüge . . . . .	309
a) Marines Litoral . . . . .	309
b) Süßwasserformen . . . . .	315
c) Landkrebse . . . . .	318
1. Familie Coenobitidae . . . . .	318
2. Familie Gecarcinidae . . . . .	320
d) Pelagische Formen . . . . .	322

Wenn im folgenden von Wanderungen bei Decapoden (Crustaceen, nicht Cephalopoden) die Rede sein soll, so werden darunter solche regelmäßigen, meist auch gleichzeitig von großen Mengen einer Art — also in Zügen — erfolgende Wanderungen verstanden, die aktiv ausgeführt werden und sich meist über eine mehr oder minder große Strecke, oft auch unter Wechsel des Mediums (vom Süßwasser bzw. Lande ins Meer) vollziehen. Nicht behandelt werden die Fälle — die ja bei marinen Formen die Regel sind —, daß die Larven pelagisch leben und durch Strömungen passiv verbreitet werden, dann zum Boden gehen und sich in das erwachsene, meist nur langsam fortschreitende Tier umwandeln; ebenso wenig die Fälle, daß gewisse Formen wie *Flußkrebse* (*Parastacidae* und *Cambarus*-Arten) und *Süßwasserkrabben* (*Potamonidae*) eine bestimmte Zeit des Jahres in selbstgefertigten Bauten, Höhlen, auch auf dem Lande selbst leben, während sie in Überschwemmungszeiten in den Flüssen sich finden. Diese Bewegungen erfolgen ja meist nicht über größere Entfernungen hin, sind auch nur unregelmäßig und stellen Anpassungen an den Wechsel des Milieus an einer bestimmten Stelle dar. Die Grenzen zu den echten Wanderungen sind natürlich fließend.

Was wir über regelmäßige Wanderungen bei Decapoden wissen, ist zwar einstweilen noch nicht sehr viel, doch verlohnt es sich immerhin, eine Zusammenfassung der meist in der systematischen Literatur vorliegenden Daten zu versuchen, um zu genaueren Untersuchungen anzuregen.

Die Decapoden sind ursprünglich eine *marine Tiergruppe*; noch heute ist die Mehrzahl von ihnen im Meere zu finden, wo sie meist benthonisch, teilweise auch nektonisch leben. Sie haben in ihrer Mehr-

zahl pelagische Larven, die ja für die Ausbreitung der Art meist wichtiger sind als die Eigenbewegung der erwachsenen Formen. Schon in frühen Erdperioden müssen einzelne Familien den marinen Aufenthalt aufgeben haben und durch Vermittlung des Brackwassers und der Ästuarien *ins Süßwasser* eingewandert sein; so haben sich unter anderen die Familien der *Atyidae* und die Gattung *Palaemon* (*Garnelen*), die *Flußkrebse* (*Astacidae*), die *Süßwasserkrabben* (*Potamonidae*) sowie die Gattung *Sesarma* — die allerdings noch mehr brackisch ist — ans Süßwasser angepaßt und sind aus dem Meere verschwunden. Charakteristisch für viele von ihnen ist, daß sie keine freischwimmenden Larven mehr haben, die Entwicklung vielmehr sich direkt aus einem großen, dotterreichen Ei zu einem der erwachsenen Form ähnlichen Jungen vollzieht (*Astacidae*, *Potamonidae*). Ein geringer Teil der Decapoden kann ferner *auf dem Lande* leben. Abgesehen von den Strandformen (*Uca*, *Ocypode* u. a.), die sich nicht ins Landinnere begeben, können wir unter diesen zwei phylogenetisch ganz verschiedene Gruppen unterscheiden. Einmal ist ein Teil der Süßwasserformen (*Astaciden*, *Potamoniden* und *Sesarma*) befähigt, die Bäche und Flüsse zu verlassen und — vorausgesetzt, daß die Luft feucht ist — aufs Trockene zu gehen, wo sie unter Wurzeln und Steinen gefunden werden. Ihre Fortpflanzung findet aber wohl wieder im Süßwasser statt (genauere Beobachtungen fehlen<sup>1</sup>). Eine andere Gruppe von Landdecapoden stammt nicht aus dem Süßwasser, sondern direkt von Meeresdecapoden; es sind die zu den *Einsiedlerkrebsen* gehörigen *Coenobitiden* (unter ihnen auch *Birgus latro* [L.], der Kokosdieb) und die Krabben der Familie der *Gecarcinidae*. Für diese Formen ist es nun charakteristisch, daß sie zur Fortpflanzung auch wieder ans Meer zurückgehen, um hier ihre Larven abzusetzen, die denen der echten Meeresdecapoden vollkommen gleichen. Sie dürften also den Süßwasserdecapoden mit abgekürzter Entwicklung gegenüber die phylogenetisch jüngeren Formen darstellen.

Wie hier, so stehen auch sonst die Wanderungen der Decapoden oft im Dienste der Fortpflanzung, auf die daher noch ein kurzer Blick geworfen sei (Genauerer siehe in KÜENTHAL-KRUMBACHS Handb. d. Zool. Bd. 3, wo auch Abbildungen der meisten hier besprochenen Formen, wenigstens der Gattung nach, sich finden). Da die Decapoden fast durchweg getrennt geschlechtlich sind, so erfolgt eine Begattung, bei der die Spermatozoen in Spermatoophoren verpackt abgesetzt werden; und zwar geschieht diese Absetzung bei den Makruren und Anomuren äußerlich an den Körper des ♀, während bei den Brachyuren, die ein Receptaculum seminis besitzen, die Spermatoophoren ins Innere des

<sup>1</sup> Nur von zwei nordamerikanischen, noch mehr marinen Arten von *Sesarma* hat HYMAN (1924) die Larven im ersten Zoöastadium aus dem Meere beschrieben.



weiblichen Körpers gelangen. Bei der darauffolgenden — es können Monate vergehen — Eiablage, dem „Laichen“ des ♀, werden die Spermatophoren aufgelöst, die Spermien befreit und die Befruchtung findet statt. Bei den Brachyuren braucht infolge des Receptaculum seminis nicht jedem neuen Laichen auch eine neue Begattung vorangegangen zu sein; es gibt vielmehr Formen, bei denen das ♀ nur einmal im Leben eine Begattung durchmacht, aber mehrere Male laicht, so bei dem unten genannten *Callinectes sapidus*. Nach dem Laichen werden die Eier — außer bei den *Penaeidea* — an die Pleopoden des ♀ befestigt und entwickeln sich hier weiter, bis sie zum Ausschlüpfen reif sind, was Wochen und Monate dauern kann. Dann kommen die jungen Larven aus der Eihülle, wobei die Mutter durch Bewegungen des Schwanzdeckels behilflich ist. Das Larvenleben erfolgt immer im flüssigen Medium, das Laichen und Tragen der Eier am Abdomen der Mutter kann auch in der Luft vor sich gehen.

Die Wanderungen der Decapoden sind nun meist in den Dienst der Fortpflanzung getreten obwohl sie ursprünglich aus anderen Gründen entstanden sein mögen (Temperaturwechsel, Nahrungsmangel).

Bei den marinen Formen sind sie besonders aus der gemäßigten Zone bekannt und erfolgen so, daß die Tiere im Sommer ins obere Litoral gehen, wo die Temperaturen höher sind, während sie im Winter, wenn die Oberflächentemperaturen niedriger und stark wechselnd sind, sich mehr in die Tiefe (etwa 40 m) mit ihrer wärmeren und gleichmäßigeren Temperatur zurückziehen. Im Sommer erfolgt dann auch das Ausschlüpfen und die Entwicklung der Larven, während die Begattung, das Laichen und die Embryonalentwicklung in Herbst und Winter vor sich gehen können — nicht müssen, da diese Prozesse auch im Frühjahr erfolgen können.

Bei den Landformen haben die Wanderungen den Zweck, die Larven ins Meer auszusetzen; die Begattung selbst und das Tragen der Eier findet anscheinend noch auf dem Lande statt.

Daneben kennen wir aber auch einzelne Wanderungen, die zwecks Auffindens besserer Weideplätze stattfinden; ganz regelmäßig sind sie bei dem „Granat“ unserer Nordsee, *Crangon crangon* (L.), ferner gehören hierher die Züge, wie sie von *Hummer*, *Languste* und *Polybius henslowi* berichtet werden.

Die Beobachtungen, die hier nun nach der Literatur referiert werden, erfolgten meist nur gelegentlich; systematisch und daher wissenschaftlich ergebnisreicher angestellt wurden sie bisher nur an einigen wirtschaftlich wichtigen Formen (*Hummer*, *Languste*, *Taschenkreb*s), bei denen man einzelne gefangene Exemplare mit Nummern versah, sie wieder aussetzte und beim eventuellen Wiederfang den neuen Fundort mit dem alten verglich. (Über die Methoden der Markierung vgl. die Arbeiten von APPELLÖF [1909], ALLEN [1916] und WILLIAMSON [1900].)

### I. Unregelmäßige Wanderzüge.

Hierunter sind solche Züge zu verstehen, bei denen — wie man annimmt, durch Nahrungsmangel hervorgerufen — sich eine größere Menge von Individuen einer Art zusammenschart und gemeinsam neue Weideplätze aufsucht. Charakteristisch für sie ist es also, daß sie nicht zu bestimmten, regelmäßig wiederkehrenden Zeiten erfolgen, vielmehr nur gelegentlich vorkommen und daher auch nur selten zur Beobachtung gelangen. Vor allem bleibt meist der Ort der Herkunft der betreffenden Krebse unbestimmbar.

Solche Züge sind bei *Hummer*, *Languste* und *Polybius henslowi*, einer *Schwimmkrabbe*, beobachtet.

Beim europäischen *Hummer* (*Homarus vulgaris* H. MILNE-EDWARDS) wurden an der norwegischen Küste von zuverlässigen Fischern solche Züge — es soll sich um mehrere Tausend Individuen gehandelt haben — angegeben, die längs der Küste hinziehen sollen; sie werden wohl nicht sehr weit gehen, vor allem nicht aufs hohe Meer hinaus, da ein längeres Schwimmen ja für den erwachsenen Hummer unmöglich ist (APPELLÖF [1909], S. 7). Ähnliche Beobachtungen wurden in Helgoland gemacht, ebenso auch an der Ostküste der Vereinigten Staaten bei dem *amerikanischen Hummer* (*Homarus americanus*). Bemerkenswerterweise sollen da die wandernden Hummer (School lobsters) schlanker und leichter sein, als die stationären Ground lobsters, was also für eine längere, vorhergegangene Periode des Nahrungsmangels sprechen würde (EHRENBAUM [1896], S. 282). Jedenfalls aber finden diese Wanderzüge nur unter bestimmten, unregelmäßig auftretenden Bedingungen statt; daß sie nicht regelmäßig wiederkehren, der Hummer vielmehr im allgemeinen ein stationäres Tier ist, bewies APPELLÖF (1909, S. 5) durch folgenden Versuch: Er setzte im Jahre 1899 100 Stück gezeichnete Hummern bei Kvitingsö aus, von denen 74 Stück im Laufe der folgenden Jahre (bis 1904) wiedergefangen wurden — fast alle in der Nähe ihres Aussetzungsortes, mit Ausnahme eines einzigen, das 1½ km weit entfernt wieder erbeutet wurde (ähnlich MEEK [1910], S. 23). In Woods Hole allerdings wurden amerikanische, gezeichnete Hummern in Entfernungen von 15—24 km wiedergefangen.

Die gemeine *Languste* des Mittelmeeres (*Palinurus vulgaris* LATR.), die in Tiefen von 15—100 m gefunden wird, lebt im Winter in größeren Tiefen als im Sommer. Auch bei ihr sollen nach den Aussagen der Fischer von Carloforte (Sardinien) Wanderzüge vorkommen, indem größere Massen, an längeren Antennen erkennbar, von unbekanntem Gegenden her, von Nahrungsmangel getrieben an die sardinische Küste herankommen. Näheres ist hier ebensowenig wie beim Hummer bekannt (SANTUCCI [1928], S. 10 u. 17).

Auch bei der kalifornischen Languste *Panulirus interruptus* (RANDALL)

sollen solche Schwärme, sogar an der Oberfläche schwimmend, von Fischern beobachtet worden sein (ALLEN [1916], S. 141). Da manche Fischereigründe dort zu gewissen Zeiten an Langusten sehr reich, andere aber ganz arm sind, so müssen ja Wanderungen vorkommen. Experimente mit gezeichneten Exemplaren führten zu folgendem Ergebnis: Von 334 eingesetzten, gezeichneten Tieren wurden 27 wiedergefangen; im Durchschnitt hatten sie sich in 22 Tagen nur 1,4 englische Meilen = 2,2 km entfernt, 1 Tier war in 28 Tagen 9,6 Meilen = 14 km gewandert, andere wurden an Ort und Stelle wiedergefangen.

Eine Form, deren Wanderungen schon regelmäßiger vor sich gehen, und die daher — ökologisch — einen Übergang zu der folgenden Gruppe darstellt, ist *Polybius henslowi* LEACH, eine zu den sogenannten Schwimmkrabben (*Portunidae*) gehörige Art. Während die Angehörigen der Gattung *Portunus* im allgemeinen im Boden vergraben leben und nur hin und wieder an die Oberfläche rudern, wozu sie die mit einer Ruderplatte versehenen letzten Pereiopoden befähigen, ist *Polybius* ein ausgezeichnete Schwimmer; denn bei ihm sind *alle* Schreitfußpaare mit solchen Ruderplatten versehen, und er kann sich so schnell mit ihnen bewegen, daß er Makrelen und Sardinen fängt, wie er denn überhaupt ein gefräßiges Raubtier ist. Auch er ist aber kein dauernd pelagisches Tier, sondern kommt meist am Boden im Litorale vor. Er lebt besonders im Ostatlantik von der Südküste Englands bis zur spanischen Küste, ist einmal auch im Mittelmeer (Tetuan) gefunden worden. Von ihm sind nun Züge beschrieben worden, die aus Hunderten von — merkwürdigerweise nur — ♂♂ bestanden und immer nur im Frühjahr beobachtet wurden. So erwähnt CLARK (1909) solche Schulen von der Küste von Cornwallis vom Juni der Jahre 1901, 1903, 1904 und 1907, also Züge von großer Regelmäßigkeit. In der Bai von Concarneau (Bretagne) wurden ebenfalls in der Zeit vom 15. Mai bis 1. Juni Hunderte von ♂ dieser Art beobachtet, die den Sardinenfang sehr störten, indem die Fische angefressen waren, die Netze durch die Krabben zerstört wurden usw. Ebenso plötzlich, wie sie aufgetreten waren, verschwanden sie auch wieder (LÉGENRE [1924]). Da auch hier nur ♂ beobachtet wurden, so scheint es also sich um mit der Fortpflanzung zusammenhängende Wanderungen zu handeln, wenn natürlich auch an ein Verfolgen der Fischschwärme gedacht werden könnte. Näheres weiß man leider nicht.

## II. Regelmäßige Wanderzüge.

### a) Marines Litoral.

Hier sind regelmäßige Wanderungen besonders von einigen Arten der Nordsee und des Mittelmeeres bekannt, keine dagegen aus den Tropen. Ursprünglich mögen sie wohl zum Zwecke des Aufsuchens reichlicherer Nahrung (im Sommer in Küstennähe) bzw. der geeigneten Temperatur

(im Winter im tieferen Litorale) vor sich gegangen zu sein; sekundär sind dann mit ihnen die Fortpflanzungsvorgänge in Verbindung getreten, welche nun als der besondere Zweck derselben erscheinen.

Als Beispiel für *Wanderungen zum Zwecke der Ausnutzung besserer Nahrung* sei die bekannte Garneele *Crangon crangon* (LINNÉ), der „Granat“ oder die „Porre“ (fälschlich auch „Krabbe“) unserer Nord- und Ostsee genannt. Sie ist ein sehr euryhalines Tier, das außer Meer- auch Brackwasser bis zu 1 vT. und weniger Salzgehalt ertragen kann und kommt daher in der Ostsee bis zu den finnischen Schären vor, ist weiter im Süden bis zum Mittelmeer, im Norden bis zum Weißen Meere und anderen Orten festgestellt. Den Winter verbringt sie bei uns in den tieferen Schichten des Wattenmeeres, wo auch die Jungen ausschlüpfen (je nachdem, ob die Weibchen im Herbst oder im Frühjahr gelaicht haben, kommen die Larven im März-April oder im Juni-Juli aus dem Ei). Darauf wandern die Tiere im Sommer (von April an) in die Brackwassergebiete hinauf (Jade, Dollart, Elbe), wo sie von den dort vorkommenden Bodentieren (*Corophium*, *Nereis*, *Podopsis*, *Mysis*, *Gammarus* u. a.) sich nähren und fett werden. Im Herbst gehen sie dann wieder ins Wattenmeer zurück. So finden sie sich im Sommer in der Elbe bis Pagensand, im Frühjahr nur bis zur Oste (EHRENBAUM [1890], DAHL [1892]). Besonders merkwürdig ist, daß sich die Garnelen „dabei anscheinend nach Jahrgängen in Scharen zusammenhalten und wenigstens zeitweilig gemeinsam wandern“ (DUGE [1925], S. 280). Auffallend ist, daß im Jahre 1925 im Juni-Juli die Schwärme fast ganz aussetzten — ein unaufgeklärter Fall.

Ähnlich scheinen die Verhältnisse an der Nordwestküste von Jütland zu liegen; hier fand POULSEN (1922, S. 6) an der Küste zwischen Tyborön und Skagen, daß im ersten Drittel des Juli die Tiere viel seltener sind ( $\frac{1}{2}$  Liter pro Stunde wurden gefangen) als im ersten Drittel des August (3,0 Liter pro Stunde) oder im letzten Drittel des August (3,6 Liter pro Stunde). Er deutet diese Erscheinung dahin, daß im Juli die ♀ sich noch im tieferen Wasser, fern von der Küste, befinden, um ihre Eier ausschlüpfen zu lassen, und daß sie erst nachher zur Küste zurückkehren.

Bei den anderen, hier nun in systematischer Reihenfolge aufzählenden Arten sind die *Wanderungen* mehr oder weniger *in den Dienst der Fortpflanzung getreten*.

*Pandalus montagui* LEACH ist eine in der Nord- und westlichen Ostsee häufige Form, die in Tiefen bis zu 650 m hinab gefunden wurde, aber auch in die flache Küstenzone geht. In England (Mündungen des Humber und der Themse) wurde nun beobachtet, daß im Spätfrühling große Züge sich der Küste nähern, an der sie den Sommer und Herbst verbringen. Im November-Dezember, wenn die ♀ ihre Eier tragen, gehen sie wieder in größere Tiefen (37—55 m) hinab und bleiben

hier, bis die Eier im Frühjahr ausgeschlüpft sind; die Larven entwickeln sich dann im kommenden Sommer (KEMP [1910], S. 87).

Der verwandte *Pandalus borealis* KRØYER, der sowohl im Nordatlantik wie im Nordpazifik vorkommt, liebt Wassertemperaturen von etwa 2—7° und einen Salzgehalt von 34—34 vT; auch bei ihm tragen die ♀ im Herbst und Winter (etwa September bis März) die Eier und das Ausschlüpfen der Larven findet erst im Frühjahr statt. Nach Beobachtungen WOLLEBAEKS (1908) wandern nun die Tiere im Oslofjord im Frühjahr in geringere Tiefen (35—75 m), während sie im Sommer und Winter in größeren Tiefen (110—200 m) sich aufhalten; es hängt dies damit zusammen, daß im Sommer die Oberflächenschicht der Fjorde natürlich wärmer wird (10—15° C), zu warm also, um der Form die ihr zusagenden Lebensbedingungen zu bieten; in der Tiefe aber bleibt das Wasser kalt, da es ein Residuum des im Winter vom Meere her eingeströmten kalten Oberflächenwassers ist, das wegen der vor den Fjordmündungen liegenden Barrieren nicht wieder zurückströmen kann. Im Drammenfjord jedoch, der in der Tiefe (über 110 m) viel H<sub>2</sub>S enthält, gehen die Garnelen nicht in die Fjordtiefe selbst, sondern wandern aus dem Fjorde heraus ins Meer.

*Leander adspersus* subsp. *fabricii* RATHKE (die „Ostseegarnele“) ist eine von der Nord- und Ostsee bis zum Schwarzen Meere vorkommende Form, die Ästuarien liebt. In der Ostsee findet sie sich in der warmen Jahreszeit im seichten Küstenwasser, wo sie zwischen *Zostera* und Algen lebt, während sie im Winter und in der Zeit, wenn die Jungen ausschlüpfen, tieferes Wasser aufsucht (SCHELLENBERG [1928], S. 33). So kommen nach Untersuchungen von MORTENSEN (1897) im Limfjord (Dänemark) im Frühjahr zuerst die alten Tiere, dann die jungen vom Meere her an die Küste; im Sommer tragen die ♀ die Eier am Abdomen (Mai bis August), aus denen etwa 6 Wochen nach dem Laichen die Jungen ausschlüpfen, welche nun aber nicht an der Küste, sondern in offener See angetroffen werden. Nach fünf pelagischen Stadien entsteht das mehr am Boden lebende postlarvale Stadium, das wieder Landnähe aufsucht.

Der europäische *Hummer* (*Homarus vulgaris* H. MILNE-EDWARDS) kommt im Ostatlantik von den Lofoten an bis zum Mittelmeer (Adria) in Tiefen von etwa 8—40 m vor, „meist an steinigen und felsreichen Küsten, die mit Algen bewachsen sind, wo er unter Steinen und in kleinen Höhlen usw. passende Verstecke findet“ und ein im allgemeinen stationäres Leben führt, indem er nur zeitweise seine Verstecke verläßt und dabei auch auf sandige und schlammige Gebiete geht, besonders wenn diese mit *Zostera* bewachsen sind (APPELLÖF [1909]). Nach Beobachtungen von Fischern an der Nordwestküste Norwegens und im Skagerrak, wie auch in Helgoland leben nun viele Individuen im Winter etwas tiefer als im Sommer. So verbringt in Helgoland der Hummer

den Winter auf dem weichen Boden der Helgoländer Rinne (mit einer Tiefe von 22—35 Faden = 40—63 m) und kommt erst im Frühjahr auf die nahen felsigen Fanggebiete heran, wobei zuerst die jüngeren Tiere, dann (Anfang Mai) die Weibchen mit Eiern, schließlich die älteren ♂ erscheinen (EHRENBAUM [1896]). Doch sind diese Wanderungen in keiner Weise eine allgemeine Regel, indem an geeigneten Stellen, wo der Krebs durch Vergraben im Sande sich vor der tieferen Wassertemperatur schützen kann, einzelne Individuen auch in nur 3—4 m Tiefe den Winter überdauern können (Helgoland [EHRENBAUM 1896, S. 280], Norwegen [APPELLÖF 1909, S. 3]). Andere Individuen bleiben überhaupt das ganze Jahr hindurch stationär in mittlerer Tiefe. Der Grund der Sommerwanderung liegt hier darin, daß die Ei- und Larvenentwicklung durch das wärmere Oberflächenwasser gefördert wird.

Auch am *amerikanischen Hummer* (*Homarus americanus* MILNE-EDWARDS), der an der Ostküste Nordamerikas von Labrador bis Nordcarolina in 2—180 m Tiefe vorkommt, hat HERRICK (1911) in Woods Hole ähnliche regelmäßige jahreszeitliche Wanderungen festgestellt. Im Frühjahr kommen sowohl ♂ wie ♀ (letztere oft etwas später, erst wenn sie ihre Eier schon abgesetzt haben) in die seichten Küstenzonen, von denen sie dann im August wieder in tieferes Wasser oder auch auf felsigen Boden zurückkehren. Doch ist diese Regel auch hier nicht allgemein, indem manche Individuen das ganze Jahr hindurch in der Nähe der Küste bleiben.

Sehr schöne Untersuchungen über Wanderungen bei dem bekannten, eßbaren Taschenkrebse unserer Nordsee, *Cancer pagurus* LINNÉ, hat WILLIAMSON 1900 in Dunbar (Ostschottland, südlich des Firth of Forth) ausgeführt. Er verwandte zu diesen gezeichnete Exemplare, indem er ein (numeriertes) Nickelplättchen mit einem Silberfaden am Seitenrande der Krabbe befestigte, und konnte so den Weg der einzelnen Individuen verfolgen. Die Krabben wurden an der Küste zu verschiedenen Jahreszeiten ausgesetzt; es ergab sich, daß die im Sommer (April bis Juli) wieder eingefangenen Tiere — es waren 27 Individuen — alle in der Nähe der Küste, in etwa 8 Faden (14,7 m) Tiefe wiedergefunden wurden, während die im Herbst und Winter (August bis Februar) wiedergefangenen Tiere (101 Stück) alle mehr seewärts in 18—30 Faden (33—55 m) erbeutet waren. Die im Winter gefangenen Tiere waren fast alle in der Richtung nach Norden oder Nordosten von Dunbar gewandert; die größten Entfernungen hatten drei Krabben erreicht, von denen eine in 59 Tagen 6 Meilen (= 9 km), eine andere in 54 Tagen 8 englische Meilen (= 12 km) und eine dritte in 7 Monaten 18 Meilen (= 27 km) gewandert war. Es ergibt sich also der Schluß, daß von Februar ab *Cancer pagurus* in Küstennähe wandert, während er von August-September an sich meerwärts, in tieferes Wasser begibt. Der Temperaturunterschied von

den Plätzen am Lande (etwa 6—8 Faden) und denen in der See, 3 Meilen vom Lande entfernt (etwa 25 Faden Tiefe) betrug im Juli etwa  $2\frac{1}{2}$ — $3^{\circ}$  C. Auch hier konnten diese Wanderungen mit der Fortpflanzung in Verbindung gesetzt werden; die Eiablage (das Laichen) der ♀ findet nämlich im Winter im tiefen Wasser statt, das Ausschlüpfen der Larven aber erst im folgenden Sommer an der wärmeren Küste, wo die Entwicklung beschleunigt ist.

Außer dieser regelmäßigen jahreszeitlichen Wanderung, an der ♂ und ♀ teilnehmen, hat nun MEEK (1913) noch eine andere rätselhafte Wanderung festgestellt, die nur die ♀ unternehmen. In Beadnell (Northumberland, Ostküste Mittelenglands) wurden im Oktober-Dezember 1912 etwa 500 gezeichnete Krabben ausgesetzt (etwa 400 ♀ und 100 ♂), von denen 110 wiedergefangen wurden. Während nun die ♂ alle und von den ♀ ein großer Teil in der Nähe des Aussetzungsortes wiedergefunden wurde, hatte ein Teil der ♀ eine Wanderung nach Norden zu angetreten; so wurden z. B. wiedergefunden Exemplare in:

Ort	Entfernung	Zeit
Berwick . . . . .	18 Meilen	nach 3 Monaten
Burnmouth . . . . .	24 "	" 3 "
Eyemouth . . . . .	26 "	" 82 Tagen
St. Abbs . . . . .	28 "	" 36 "
Dunbar . . . . .	41 "	" 77 "
Bervie . . . . .	80 "	" 236 "
Gardenstown (Banff) (Moray Firth) .	148 "	" 255 "

Sie waren also teilweise über den Firth of Forth hinüber, sogar bis zum Moray Firth hin vorgedrungen (Abb. 1). Nach MEEK beruht nun das verschiedene Verhalten der ♀ — ob sie in Beadnell bleiben, oder nordwärts wandern — auf der verschiedenen Reife der Gonaden. Diejenigen, bei denen die Eier unreif sind, bleiben stationär, während die ♀ mit reifen Gonaden nach Norden gehen sollen.

Andere Tiere, die an der Yorkshireküste ausgesetzt waren, waren ebenfalls nördlich nach Northumberland gewandert, wieder andere von Dunbar nach St. Andrews; es scheint sich also an der Ostküste Englands um eine allgemeine Erscheinung zu handeln.

Der Zweck dieser Nordwärtswanderung der ♀ bleibt unklar. Ersetzen sie andere ♀, die vorher in diesen Gegenden gewesen waren? Oder sind es einfach hydrographische Veränderungen, die die Wanderungen erregen?

An der Ostküste der Vereinigten Staaten von Nordamerika wird die „Blaue Krabbe“, *Callinectes sapidus* RATHBUN (Fam. *Portunidae*), viel gegessen; sie kommt in Salz- und Brackwasser der atlantischen Küste von Massachusetts bis Südamerika vor. Ihr ganzes Leben dauert etwa 3 Jahre; im Alter von circa 12—14 Monaten findet — im Sommer

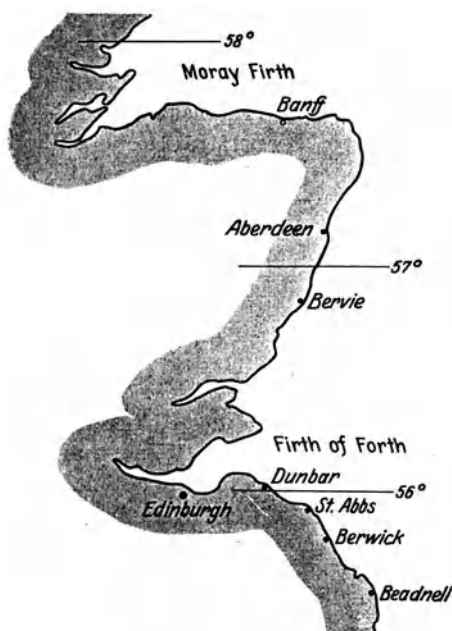


Abb. 1.

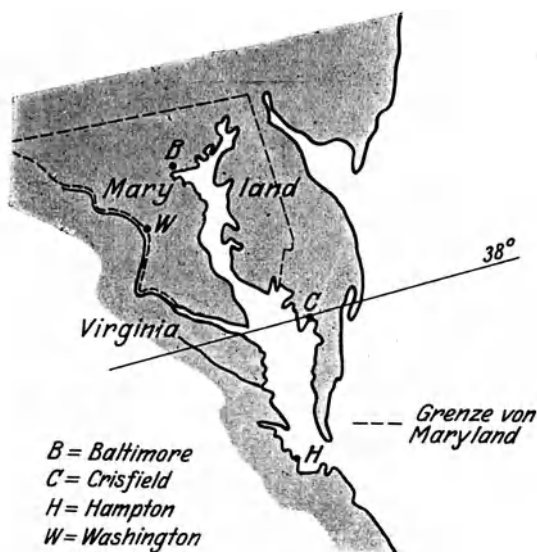


Abb. 2.

— die (einmalige) Befruchtung statt, erst im darauffolgenden Frühjahr das Laichen und Absetzen der Eier, worauf später ein nochmaliges Laichen erfolgen kann. Nach der letzten Eiblage stirbt die Mutter. E. P. CHURCHILL (1919) hat in der Chesapeakebay die Wanderungen dieser Krabbe näher verfolgt (Abb. 2). Die ♀ mit Eiern am Abdomen finden sich fast ausschließlich in der südlichen Hälfte der Bucht (Virginia), wo die Jungen von Juni an auschlüpfen. Nach der Larvenperiode wandern diese Jungtiere dann nordwärts in den zu Maryland gehörigen, flacheren Teil der Bucht, wo der Boden mit Seegras bewachsen ist und für die Häutungen sehr geeignet ist. In diesem nördlichen Teile findet auch die Begattung statt, und zwar in den Monaten Juli-August des folgenden Jahres, worauf die ♀ (nur diese!) wieder südwärts wandern, um den Winter in der Tiefe, auf dem Boden liegend, zu verbringen; erst im folgenden Frühjahr gehen sie in die flacheren Regionen

des südlichen Teiles, um (zum ersten Male) zu laichen. Die ♀ bleiben dann im Süden, verbringen da in der Tiefe einen weiteren Winter,



laichen eventuell ein zweites Mal und sterben im Spätsommer, nach dem Absetzen der letzten Brut. Dagegen verbleiben die ♂ zum größten Teile im nördlichen Teile der Bucht, machen also die Rückwärtswanderung nach Süden nicht mehr mit; auch sie werden wahrscheinlich nur 3 Jahre alt.

Andere Formen des Nordatlantik und Mittelmeeres, die im Frühjahr an die Küste wandern, den Winter aber im tieferen Litorale verbringen, sind: *Pandalina brevirostris* (RATHKE) (KEMP [1910], S. 6), *Galathea squamifera* LEACH (SELBIE [1914], S. 70), *Chionoecetes opilio* FABR., die bekannte Eismeerkrabbe (HERBST [1790], S. 225), *Maja squinado* (HERBST), (PESTA [1918], S. 363, Adria; SCHLEGEL [1911], S. 166, Roscoff, wo sie im Mai-Juni die Tiefen von etwa 30 m verläßt und ans Ufer heraufsteigt, an dem sie laicht; die ganz jungen Tiere scheinen nach der — pelagischen — Larvenperiode zuerst in etwa 50 m vorzukommen), ferner *Portunus puber* (L.) (BOHN [1902], S. 51), *Carcinus maenas* (L.) (BOHN [1902], S. 53).

#### b) Süßwasserformen.

Wie schon in der Einleitung bemerkt, sind die meisten Süßwasserdecapoden phylogenetisch alte Formen mit langer Brutpflege, die das Larvenleben unterdrückt haben, so daß das Junge in einer den Alten ähnlichen Form ausschlüpft. Wanderungen finden bei ihnen meist nicht statt. Doch kennen wir eine kleine Anzahl von Arten — Angehörige von sonst marinen Gattungen —, die sich anscheinend erst neuerdings an das Süßwasserleben angepaßt haben. Sie haben noch Larven mit normaler Metamorphose, die sich im Meere entwickeln; daher wandern die alten Tiere zwecks Aussetzens der Larven ins Meer zurück.

Die Gattungen *Penaeus* und *Peneopsis* leben im allgemeinen marin; nur wenige Arten finden sich auch in Brack- und Süßwasser. Vom *Chilkasee* (Vorderindien, Ostküste, Prov. Orissa) hat nun KEMP (1915) merkwürdige Wanderungen mehrerer Arten beschrieben. Dieser See besteht aus einem Hauptteil, in den Süßwasserflüsse von Norden her einmünden, und einem Außenkanale, der die Verbindung mit dem Meere herstellt. Je nach der Jahreszeit ist der See nun verschieden stark salzhaltig; so enthalten der Nordteil des Sees und der Kanal im August bis Oktober infolge der Regenperiode reines Süßwasser, während von Oktober an die eindringende Flut Meerwasser hereinbringt, so daß das Wasser im Kanal ein spezifisches Gewicht von 1,0265, der See selbst ein solches von 1,0150 annimmt. In dem See finden sich das ganze Jahr hindurch, also auch wenn er ganz ausgesüßt ist, mehrere Arten von *Penaeus* (z. B. *P. carinatus* DANA) und *Penaeopsis* (z. B. *P. dobsoni* MIERS); sie pflanzen sich aber nicht im See selbst fort, sondern wandern zu diesem Zwecke ins Meer hinaus, in welchem sich die Larven

finden. Genaueres über die Jahreszeiten der Wanderung (Herbst?) ist allerdings nicht bekannt (KEMP [1915], S. 319—321).

Der eben genannte *P. carinatus* DANA kommt auch bei Calcutta in Brackwasser vor und findet sich dort auf dem Fischmarkte, der nur mit Brackwassertieren beschickt wird; er fehlt aber in den Wintermonaten, wahrscheinlich, weil er sich dann ebenfalls im Meere zur Fortpflanzung aufhält (KEMP [1915], S. 319).

Die Gattung *Leander* DESMAREST enthält eine große Anzahl meist marin-litoral Arten an den Küsten aller Erdteile; nur wenige Formen sind auf das Brack- oder Süßwasser beschränkt. So wird *L. longirostris* M. E. (var. *robusta* DE MAN) in Holland im Ästuarium der Maas und des Rheines, in Frankreich an der Girondemündung gefunden und in England kommt er ebenfalls in den Ästuarien der Fließchen von Norfolk vor; er ist gegen den Wechsel der Salinität des Wassers so unempfindlich, daß man ihm ohne weiteres von Meer- in Süßwasser umsetzen kann. Von Norfolk gibt nun GURNEY (1923, S. 113) an, daß die ♀ (die im Sommer — Mai bis Juli — zwei Bruten tragen) zwecks Aussetzens der Brut an die Mündungen der Flüsse, wo das Wasser salzig ist, wandern. Die Larven werden dann wahrscheinlich durch die Ebbeströmung ins Meer geschwemmt und erst die postlarvalen Stadien wandern wieder in die Flüsse ein.

Von zwei indopazifischen, marinen Arten, *Leander styliiferus* H. MILNE-EDWARDS und *L. tenuipes* HENDERSON gibt KEMP (1917, S. 205 u. 210) an, daß sie jedes Jahr, wenn die Monsunfluten aufhören, d. h. gegen August, im Gangesdelta ins Brackwasser einwandern, „möglicherweise zur Fortpflanzung“. Wenn letztere Bemerkung KEMPs richtig wäre, so hätten wir hier eine Ausnahme von der allgemeinen Regel, daß die Fortpflanzung im Meere stattfindet; doch ist es viel wahrscheinlicher, daß die Tiere nur wegen besserer Nahrung ins Brackwasser kommen, die Fortpflanzung aber auch hier im Meere stattfindet.

Die zu den *Anomura* (*Thalassinidea*) gehörige Gattung *Callianassa* LEACH enthält etwa 76 Arten, die fast sämtlich rein marin sind und in allen Meeren vorkommen; sie leben meist litoral in unterirdischen, von ihnen selbst gegrabenen Gängen, weswegen sie auch als „Maulwurfskrebse“ bezeichnet werden. Eine Art aber findet sich in Süß- und Brackwasser, nämlich *C. turnerana* WHITE, die hauptsächlich in Kamerun (Wurifluß), dann auch in Liberia (Robertsport [DE MAN 1928b, S. 30]) und in Banana am Kongo (VANHÖFFEN [1911]) beobachtet wurde (ihr Vorkommen in Südamerika [DE MAN 1928a, S. 51] scheint mir vorerst fraglich). Von dieser Form sind nun merkwürdige, noch ganz unaufgeklärte Wanderungen festgestellt, auf die VANHÖFFEN (1911) und MONOD (1927, S. 595) die Aufmerksamkeit gelenkt haben. Sie erscheint nach den Angaben der Eingeborenen meist regelmäßig alle 3 Jahre (von anderen wird alle 4 oder 5 Jahre angegeben) im Herbst

— genannt werden die Monate August bis Oktober — plötzlich in großen Mengen und Zügen, die oft nur 3 Tage, manchmal auch bis 14 Tage dauern, im Ästuarium des Wuri, um ebenso plötzlich wie sie gekommen war, wieder zu verschwinden. Da sie eine leckere Speise darbietet, ist ihr Erscheinen für die Eingeborenen, die sie daher genau beobachten und Mbéatoé nennen, ein großes Fest. Solche Züge wurden bisher beobachtet in den Jahren:

1871 August oder September,	1910 August,
1874 Oktober,	1912 Oktober.
1895 Oktober (?),	

Auch in den Zwischenjahren findet man die Tiere, wenn auch nur vereinzelt, im Ästuarium; ins freie Meer selbst aber scheinen sie nie zu gehen.

Der Zweck dieser regelmäßigen Wanderungen, die Frage, ob sie mit der Fortpflanzung zusammenhängen, ist noch ganz unaufgeklärt; ebenso die Frage, wo sich die normalen Wohnplätze der Art finden (von einer Seite wird der Oberlauf des Mungo angegeben). Wir dürfen Aufklärung von den französischen Forschern, die sich der faunistischen Untersuchung dieser Gegenden mit großem Eifer angenommen haben, erwarten.

Ob die auf Madagaskar ebenfalls im Süßwasser vorkommende, seltene *C. grandidieri* COUTIÈRE auch Wanderungen ausführt, ist ganz unbekannt.

Eine Form, die möglicherweise ebenfalls zur Fortpflanzung aus dem Süßwasser ins Meer zurückkehrt, ist die merkwürdige, neuerdings im Gebiete der Elbe, Weser, Ems eingebürgerte chinesische Wollhandkrabbe *Eriocheir sinensis* H. MILNE-EDWARDS. Ihre ursprüngliche Heimat ist das Gebiet des Gelben Meeres und des Jangtsekiang, in dem sie noch 1300 km oberhalb der Mündung angetroffen wurde; leider weiß man über ihre Lebensweise daselbst fast nichts. Seit 1912 ist sie in Deutschland bekannt, wohin sie auf unbekannte Weise verschleppt wurde. Da sie sowohl See- wie Brack- und Süßwasser ertragen kann, ist sie jetzt außer aus den Gebieten der Flüsse auch in der Nordsee bei Büsum bekannt geworden. Interessant dabei ist nun, daß ♀♀ mit Eiern am Abdomen nur im Gebiete der unteren Elbe vorgelagerten Watten in salzhaltigem Wasser gefunden wurden, während aus dem Süßwasser nur sterile ♀ gemeldet werden. Vielleicht läßt sich daraus der Schluß ziehen, daß die ♀♀ zur Fortpflanzung aus dem Süßwasser ins Meer zurückkehren, wo ja ihre Heimat ist. Allerdings ist dieser Schluß nicht zwingend, denn SCHNAKENBECK (1926, S. 354) konnte feststellen, daß bei einem in Salzwasser gefangenen trächtigen ♀, welches er in Süßwasser versetzte, die Eier sich weiter entwickelten, wenn auch nicht bis zum Ausschlüpfen, da die Mutter vorher einging.

Jedenfalls erfordert die Frage, was aus den in den Flüssen fern vom Meere vorkommenden alten Tieren wird, weitere Nachforschung.

Auch über die Regelmäßigkeit von Wanderungen bei der nahe verwandten Form *Eriocheir japonicus* DE HAAN, die in ihrer Heimat Japan bald in Brack-, bald in Süßwasser gefunden wird und auch an trockenen Stellen vorkommt, ist nichts bekannt.

Aber auch von einigen typischen, metamorphosenlosen Süßwassergarnelen der Gattung *Palaemon* FABRICIUS, die in den Tropen aller Erdteile außer Europa verbreitet ist, kennen wir Wanderungen.

Im *Chilkassee* (s. S. 315) finden sich nach KEMP (1915, S. 264 bis 272) in der Zeit, wenn er durch Regenwasser ausgestübt ist, also September bis November, die Arten *Palaemon malcolmsi* M. E. (und zwar nur ♀ mit Eiern) und *P. rudis* HELLER (♂ und ♀ mit Eiern), während sie in der Zeit, wenn der See höhere Salinitätsgrade hat, fehlen. Sie wandern also von den einmündenden Flüssen her in den See ein, um hier ihre Eier ausschlüpfen zu lassen; junge Tiere von *P. rudis* konnten tatsächlich das ganze Jahr hindurch im See gefunden werden. Die Alten gehen dann wahrscheinlich wieder in ihre Flüsse bzw. Reisfelder zurück. Eine dritte Art, *P. lamarrei* M. E., sucht sich dagegen (nur die ♀♀) die Zeit höherer Salinität des Sees aus (1,008 × 1,011 spez. Gew. [im Februar bis März]), um ihre großen Eier (1,1 + 1,5 mm) auszusetzen; die Jungen entwickeln sich direkt ohne Metamorphose.

Ähnliche Wanderungen nimmt KEMP (1918, S. 255) auch für *Palaeomon carcinus* FABRICIUS an, eine auf den indopazifischen Inseln sehr häufige Süßwassergarnele. Er fand im *Tale Sap*, einem Süßwassersee in Siam, im Januar mehrere 100 ♀ mit Eiern, dagegen nur 1 ♂ und glaubt, daß die ♀ von den zufließenden Flüssen her (z. B. aus dem Patalungriver, aus dem er mehrere Exemplare erhielt) zwecks Aussetzung der Jungen in den See einwandern.

### c) Landkrebse.

Am typischsten ausgeprägt sind die Wanderungen bei den das Land bewohnenden Decapoden aus den Familien der *Coenobitidae* (*Paguridea*) und *Gecarcinidae* (*Brachyura*). Hier entwickeln sich die Jungen als Larven im Meere und die Alten (anscheinend nur die ♀) gehen zwecks Aussetzen derselben an die Küste.

1. **Familie Coenobitidae.** Aus der Gruppe der *Paguridea* ist die Familie der *Coenobitidae* mit den Gattungen *Coenobita* und *Birgus* zum Landleben übergegangen. Von *Coenobita* LATR. sind etwa 13 Arten aus den Tropen aller Kontinente bekannt; sie benutzen noch Schnecken- schalen und andere Gegenstände zum Schutze ihres Hinterleibes, leben meist nahe der Küste und sind omnivor, indem sie neben vegetabilischer Nahrung (z. B. Pandanusfrüchte) auch Aas fressen. Häufig findet man sie auf den Zweigen von *Pandanus* herumkletternd; einmal beob-

achtete sie BORRADAILE (1901) auf *Hernandea peltata* in 20 Fuß Höhe über dem Boden. Einzelne Arten scheinen auch ins Innere des Landes vorzudringen; so erwähnt BORRADAILE (1898) *C. spinosus* von einem Kirchhofe auf dem Gipfel des Sol Hoi, Rotuma, etwa 600 Fuß über dem Meeresspiegel und GREEFF (1882, S. 29) gibt *Coenobita rubescens* von San Thomé aus Höhen von 800 m über dem Meere an, wo sie in Landschnecken sich verbirgt, in denen sie auch talabwärts geht. Von Wasser ist die Gattung anscheinend in weitgehendem Maße unabhängig; so hielt HARMS (1929) zwei Arten (*C. cavipes* und *rugosa*) längere Zeit nur in feuchtem Sand und Kies; die Gelegenheit ins Wasser zu gehen, nutzten sie fast nie aus, ja starben sogar, unter Wasser gebracht, in  $\frac{1}{2}$ —1 Tagen an Atemnot. Von *Coenobita perlata* M. E. im Gambierarchipel dagegen gibt SEURAT (1904) ausdrücklich an, daß sie jede Nacht ins Meer gehe und dabei oft 200 m vom Lande her über die Klippen wandern müsse.

Über die Fortpflanzungszeit der einzelnen Arten ist wenig Genaues bekannt; in Ceylon trifft man ♀ mit Eiern am Abdomen den ganzen Sommer hindurch an, ebenso auf den Malediven (BORRADAILE [1901]).

Die Begattung findet auf dem Lande statt. Liebesspiele hat HARMS (1929, S. 272) beobachtet. Die vom ♀ abgelegten Eier werden dann noch einige Zeit am Abdomen getragen, wo sie ihre Embryonalentwicklung durchmachen, währenddem die Mutter ihr Landleben weiter führt. Später geht diese dann ans Meer, um die reifen Eier abzustreifen, aus denen typische Paguridenzoen ausschlüpfen (BORRADAILE [1899], beobachtet an *C. rugosus* und *perlatus*.) Eine abgekürzte Entwicklung mit Brutpflege seitens der Mutter scheint also hier nicht vorzukommen, wenn auch BORRADAILE ihre Möglichkeit bei *C. spinosus*, der weiter ins Landinnere gehenden Art, nicht in Abrede stellen will. Die jungen Tiere leben dann noch einige Zeit rein marin in den Riffen, wobei sie in kleineren Schneckenschalen sich schützen (und vielleicht noch rein animalische Nahrung zu sich nehmen?); erst später gehen sie ins Land hinein.

Ähnlich ist die Fortpflanzung und Wanderung zum Meere bei dem nahe verwandten *Birgus latro* (L.), den bekannten *Kokosräuber*, der auf den Inseln des indopazifischen Ozeans lebt; sein Hinterleib ist stärker verkalkt als bei den typischen Paguriden, so daß der Krebs ein Schneckenhaus zum Schutze desselben nicht mehr nötig hat. Er lebt außer von Kokosnüssen auch von Pandanusfrüchten, Sago (*Arenga listeri*) und anderen.

Bekanntlich hat er neben den Kiemen auch eine „Lunge“ ausgebildet; von einigen Autoren wird angegeben, daß er nachts regelmäßig ins Meer gehe, um die Kiemen zu befeuchten (DARWIN, v. WILLEMOES-SUHM, neuerdings KOPSTEIN [1923]), während andere (wie ANDREWS [1900] und WILLEY, vgl. BORRADAILE [1901]) dies für unwahr-

scheinlich halten, da sie ihn soweit im Landinnern fanden, daß er in *einer* Nacht nicht hätte ans Meer kommen können. Nur zur Fortpflanzungszeit — die an verschiedenen Orten verschieden ist, nämlich auf den Philippinen im Mai, auf den Loyaltyinseln und auf Christmasinsel schon im Januar und Februar — begeben sich die ♀, welche dann bereits Eier am Abdomen tragen, an die Meeresküste. Die Begattung hat also wie bei *Coenobita* wahrscheinlich schon im Inlande stattgefunden. Darauf werden die Eier von den ♀ ins Wasser ausgesetzt, wo sie sich zu typischen Paguridenlarven entwickeln. Die Metamorphose in die Landform ist noch nicht beobachtet (BORRADAILE [1900]).

**2. Familie Gecarcinidae.** Diese Familie enthält die typischen Landkrabben, welche durch besondere Einrichtungen des Respirationsapparates zum Leben an der Luft angepaßt sind. Obwohl die Formen in den Tropen sehr häufig sind, weiß man doch nur verhältnismäßig wenig über ihre Fortpflanzung.

Die Gattung *Cardisoma* LATREILLE ist mit etwa fünf Arten in den Tropen aller Kontinente verbreitet. Die Arten sind noch am meisten an Wasser gebunden und leben in der Nähe der Küste auf morastigem Boden, in den sie ihre Löcher und Gallerien eingraben, aus welchen sie nur des Nachts hervorkommen, um von vegetabilischer wie tierischer Nahrung zu leben. Ähnlich den *Coenobitidae* klettern auch sie auf Bäume (*C. guanhumi* nach PEARSE [1915]). *C. hirtipes* kommt nach ANDREWS (1900, S. 164) auf Christmas Island immer in der Nähe des Süßwassers vor, *C. guanhumi* LATR. von Westindien soll nach SAUSSURE ihre Höhlen, die an schattigen Stellen liegen, bis zum Grundwasserspiegel herabführen, so daß sie immer noch genügend Feuchtigkeit hat; im Trockenem geht sie zugrunde (VERRILL [1908], S. 313, MOREIRA [1912], S. 155). Dasselbe gibt LANG für die westafrikanische *C. armatum* HERKLOTS an (RATHBUN [1921], S. 458); ebenso baut *C. carnifex* (HBST.) auf den Malediven ihre Höhlen unter Kokosbäumen so, daß die Öffnungen oft von der Flut bedeckt sind (BORRADAILE [1901], S. 97). Auch ORTMANN (1897, S. 339) gibt von dieser Art an, daß sie in Ostafrika stets an Stellen sich fand, an denen Süßwasser vorkam. Zur Begattungszeit, die anscheinend das Frühjahr ist (VERRILL [1908], S. 313), werden die Bauten der ♂ und ♀, die vorher getrennt waren, vereinigt; die Begattung selbst findet also unterirdisch statt (*C. armatum*, nach Terrariumsbeobachtungen von CHEESMAN [1923]). Jedenfalls werden darauf die Eier vom ♀ im Meere abgesetzt, wie daraus geschlossen werden kann, daß die Larven, welche die typischen Zoöen der Brachyuren sind, im Süßwasser absterben, in See- und Brackwasser aber leben bleiben und sich weiter entwickeln (MOREIRA [1912], CANNON [1923]). Nach einem alten Berichte LEGUATS von 1788 (der 1691—1693 auf Rodrigues war), den A. MILNE-EDWARDS (1873, S. 264) zitiert, sollen dabei die ♀ (und

anscheinend nur diese!) von *C. carnifex* in großen Zügen zum Meere herabwandern. (Daß dagegen die ♀ mit Eiern unter dem Schwanz zu Beginn der Regenzeit *landeinwärts* ziehen sollen, wie v. MARTENS (1872, S. 101) nach brieflichen Mitteilungen GUNDLACHS von *C. guanhumi* berichtet, ist sicher eine falsche Beobachtung.) Daß die Larven der Arten im Meere leben, ist natürlich für die Verbreitung dieser wie aller anderen Landkrabben von wesentlicher Bedeutung.

*Gecarcoidea lalandei* H. MILNE-EDWARDS ist eine Form des Indopazifik, wo sie auf den Inseln (Andamanen bis Neu Guinea und Neu Britanien) gefunden wurde. Sie lebt nach ANDREWS (1900, S. 163, der sie irrtümlicherweise als *Gecarcinus lagostoma*<sup>1</sup> aufführt), auf Christmas Island, wo sie die gemeinste Landkrabbe ist, überall, auch auf den Anhöhen und dem zentralen Plateau, und wühlt ihre Löcher in den Boden; sie nährt sich von Vegetabilien. Zur Regenzeit (1898 war es im Januar) steigen Hunderte von ihr an die Küste herab, um im Meere ihre Eier ausschlüpfen zu lassen. 1908 wurden auch die Megalopalarven daselbst gefunden. Nachdem die Alten (nur die ♀♀?) 1 bis 2 Wochen am Strande geblieben sind, gehen sie zu ihren gewohnten Höhlen zurück.

Die Gattung *Gecarcinus* LEACH kommt in fünf Arten an den wärmeren Teilen der Ost- und Westküste Amerikas sowie Westafrikas vor.

*G. ruricola* (L.) von den Antillen ist diejenige Art, deren Wanderungen zwecks Eiablage in alle Lehrbücher (z. B. HERTWIG, CLAUS-GROBEN) übergegangen sind; der Bericht beruht aber auf alten Beobachtungen von PATRIK BROWNE (History of Jamaica 1756) und LABAT (Nouveau voyage aux îles de l'Amerique, Paris 1742) (beide verwandt bei HERBST [1783], S. 119), sowie von POEPPIG<sup>2</sup> (zitiert bei BREHM, I). Sie lebt danach auf den Inseln der Antillen in den Bergen, etwa 1 bis 3 Meilen vom Ufer entfernt, in ihren selbstgegrabenen Höhlen. Im März und April soll die Begattung, darauf im Mai, in der Regenzeit, die Wanderung nach dem Meere zu stattfinden, wo dann die ♀ ihre Eier, d. h. die Embryonen absetzen (POEPPIG gibt die Monate Februar bis April als Zeit der Wanderung an). Die weiteren Schilderungen von HERBST sind phantastisch; die Krabben sollen nämlich in drei Haufen marschieren, zuerst die ♂♂, dann einige Tage später die ♀♀, schließlich die Nachhut aus ♂ und ♀ bestehend. Sie wandern meist nur des Nachts, am Tage nur bei Regen; die ganze Reise soll 10 Tage dauern. Daß darauf die Eier am Strande unter dem Einfluß der Sonnenwärme sich selbst entwickeln sollen, ist natürlich unrichtig; wahrscheinlich entsteht im Meere aus einer Zoöa die Megalopalarve. Nach der Ei-

<sup>1</sup> Vgl. CALMAN 1909, S. 710.

<sup>2</sup> Es war mir nicht möglich, die Originalstelle zu finden, da POEPPIGS Reisebeschreibungen nur zum Teil in den Münchener Bibliotheken vorhanden sind.

ablage sollen die ♀ zuerst eine Häutung durchmachen (was in Analogie mit anderen Decapoden nicht unwahrscheinlich ist); inzwischen sollen die jungen Tiere schon zu einer kleinen Krabbe herangewachsen sein und mit ihnen gemeinsam sollen die Alten dann die Rückwanderung antreten. (POEPPIG spricht nichts von den Jungen, sondern sagt nur, daß die Alten im Mai und Juni die Rückreise antreten und dann im August in ihren Höhlen die Häutung durchmachen.) Aus neuerer Zeit haben wir merkwürdigerweise über diese doch interessanten Wanderungen keine Berichte mehr; es wäre vor allem zu beobachten, wann die Begattung stattfindet, ob die wandernden ♀ schon ihre Eier am Abdomen tragen (was wahrscheinlich ist), ob die ♂ mitwandern und wie lange die Larvenentwicklung im Meere dauert.

Ebensowenig wissen wir Genaueres über die Fortpflanzung der anderen Arten der Gattung, die ja sonst in ihrer Lebensweise mit *Gecarcinus ruricola* übereinstimmen. Z. B. kommt *G. lagostoma* M. E. nach GREEFF (1882) auf San Thomé und den Rolasinseln (Westafrika) außer am Strande auch im Innern vor, wo sie zuweilen hoch in den Bäumen sitzt; auch sie wird wohl ihre Larvenentwicklung im Meere haben.

#### d) Pelagische Formen.

Während die meisten Decapoden — die marinen fast alle — pelagisch lebende Larven haben, kennen wir *erwachsene* Decapoden, die dauernd nektonisch leben, nur wenige. In Betracht kommen einige Garnelen, Angehörige der Familien *Penaeidae*, *Sergestidae*, *Pasiphaeidae* und *Hoplophoridae*. Über regelmäßige Tag- und Nachtwanderungen dieser Formen, wie sie ja für viele Planktontiere die Regel sind, wissen wir nur verhältnismäßig wenig; denn die meisten Tiefsee-Expeditionen haben nur kursorisch gefischt und systematische Schließnetzfänge sind nur wenige gemacht worden. Erst neuerdings haben die dänische Expedition des „Thor“ im Mittelmeer und Ostatlantik (1908—1910) (Bearbeiter der Decapoden: STEPHENSEN [1923]) und die norwegische des „Michael Sars“ im Nordatlantik (1900—1910) dieser Frage ihre Aufmerksamkeit zugewandt.

Es seien die durchschnittlichen Resultate hier verzeichnet, für die genaueren Statistiken muß auf die Originalarbeiten verwiesen werden.

1. *Amalopenaeus elegans* SMITH wurde im Mittelmeer:

Im Winter: Nachts meist mit 200 m Leine gefangen.

Am Tage meist mit 1650—2600 m Leine.

Im Sommer: Nachts 300—400 m und 2000 m Leine.

Am Tage mit 2000—2800 m Leine (STEPHENSEN [1923], S. 10).

Für den Nordatlantik sind die entsprechenden Ziffern nach MURRAY u. HJORT (1912, S. 668):

Nachts 150—1250 m.

Am Tage 750—1000 m.



2. *Amalopenaeus tinayrei* (BOUVIER) im Atlantik:

Nachts 300—600 m Länge der Leine.

Am Tage 1600 m Leine (nach STEPHENSEN [1923], S. 11).

3. *Amalopenaeus valens* SMITH  
im Atlantik:

Nachts 300—1000 m Leine.

Am Tage 1600 m Länge der Leine  
(STEPHENSEN [1923], S. 12).4. *Funchalia Woodwardi* (JOHN-  
SON) im Mittelmeer:

Nachts 25 m (auch 300—1200 m).

Am Tage 1600 m (STEPHENSEN  
[1923], S. 18).5. *Pasiphaë mutidentata* ES-  
MARK im Mittelmeer:Nachts 200—300 m Länge der  
Leine (Sommer und Winter).Am Tage: Winter 200—300 m  
Länge, im Sommer 2000 bis  
4000 m Länge der Leine  
(STEPHENSEN [1923], S. 30).6. *Pasiphaë sivado* (RISSE) im  
Mittelmeere:Nachts 65—100 m (Sommer  
und Winter).Am Tage: im Winter 65 bis  
1100 m, im Sommer 1200 bis  
2000 m.Im Nordatlantik (südlich von  
40° nördl. Br.):

Nachts 25 m.

Am Tage 300—1600 m (STE-  
PHENSEN [1923], S. 36).7. *Acanthephyra purpurea* A.  
MILNE-EDWARDS im Nord-  
atlantik:

Nachts 150 m.

Am Tage 500 m (MURRAY und  
HJORT [1912], S. 668).8. *Systemaspis debilis* M. E.  
(Nordatlantik):

Nachts 500—800 m Länge der Leine.

Am Tage 1400—2000 m Länge der Leine (STEPHENSEN [1923],  
S. 55).

Vertikale Verbreitung von 6 Decapoden im N. Atlantic. (Nach MURRAY-HJORT 1912 S. 668.)

	<i>Amalopenaeus elegans</i>		<i>Amalopenaeus valens</i>		<i>Amalopenaeus tinayrei</i>		<i>Funchalia woodwardi</i>		<i>Acanthephyra purpurea</i>		<i>Systemaspis debilis</i>	
	Tags	Nachts	Tags	Nachts	Tags	Nachts	Tags	Nachts	Tags	Nachts	Tags	Nachts
Oberfläche . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
50 m . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
100 " . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
150 " . . . . .	—	10	—	7	—	12	—	2	1	19	5	2
300 " . . . . .	—	3	—	1	—	5	—	3	2	102	16	74
500 " . . . . .	—	14	—	2	—	—	2	1	3	31	20	3
750 " . . . . .	—	27	—	11	—	—	—	1	135	13	29	7
1000 " . . . . .	—	88	—	11	—	—	—	4	—	—	—	—
1250 " . . . . .	—	57	—	11	—	—	—	40	—	21	8	3
1500 " . . . . .	—	19	—	12	—	—	—	1	1	20	2	3
über 1500 Tiefe	—	5	—	1	—	—	—	9	—	37	2	13
	—	1	—	—	—	—	—	—	—	8	—	3

Es geht aus diesen Angaben hervor, daß — wie andere Planktonformen — so auch diese marinen nectonischen Decapoden eine regelmäßige Wanderung ausführen, die sie bei Tage in tiefere Wasserschichten bringt, als des Nachts, wo sie der Oberfläche mehr genähert sind; interessant dabei ist, daß im hellen Sommer die Tagwanderungen bis zu größeren Tiefen hinab stattfinden, als im dunkleren Winter.

Zur Ergänzung dieser Durchschnittsziffern, die ja teilweise nur auf geringen Zahlen von Fängen und Individuen beruhen, seien auch einige genaue Daten angegeben, wie sie MURRAY u. HJORT (1912) anführen (siehe Tabelle S. 323).

### Literaturverzeichnis.

- ALLEN, BENNET M.: Notes on the spiny lobster (*Panulirus interruptus*) of the California coast. University of California Publications in Zool. 16, Nr. 12. Berkeley 1916.
- ANDREWS, CH. W.: A monograph of Christmas Island (Indian Ocean). London 1900.
- APPELLÖF, A.: Untersuchungen über den *Hummer* mit besonderer Berücksichtigung seines Auftretens an den norwegischen Küsten. Bergens Museums Skrifter, Ny Raekke 1. Bergen 1909.
- BOHN, G.: Les mécanismes respiratoires chez les crustacés decapodes. Bull. scientifique de la France et de la Belgique. 36. Paris 1902.
- BORRADAILE, L. A. (1): On some Crustaceans from the South Pacific. II. *Macrura anomala*. Proc. of the Zool. Soc. of London 1898, S. 457.
- (2): A note on the Hatching stage of the *Pagurine Landcrabs*. Ebenda 1899, S. 937.
- (3): On the young of the *Robber Crab*. Zool. resultats based on material from New Britain by Art. Willey. 5. Cambridge 1900.
- (4): Landcrustaceans. Fauna and Geography of the Maldive and Laccadive Archipelagoes. I. 1. Cambridge 1901.
- BREHM'S Tierleben, Bd. I. Niedere Tiere. (Krebse bearbeitet von V. FRANZ.) (4. Auflage.) Leipzig 1925. S. 700.
- CALMAN, W. T.: On Decapod Crustacea from Christmas Island, collected by C. W. Andrews. Proc. of the Zool. Soc. of London 1909, S. 703.
- CANNON, GRAHAM: A note on the Zoea of a Land Crab (*Cardisoma armatum*). Ebenda 1923, S. 11.
- CHEESMAN, L. E.: Notes on the Pairing of the Landcrab *Cardisoma armatum*. Ebenda 1923, S. 173.
- CHURCHILL, E. P.: Life history of the *Blue crab*. Bull. of the United States Bureau of Fisheries 36. 1917/18. Washington 1921 (erschienen 1919).
- CLARK, J.: Notes on Cornish crustacea. I. Brachyura and Macrura. Zoologist, Ser. IV, 13. London 1909.
- DAHL, FR.: Untersuchungen über die Tierwelt der Unterelbe. 6. Ber. d. Komm. z. Untersuch. d. dtsh. Meere. Kiel 1892, Jg. 17—21.
- DUGE, F.: Die Krabbenfischerei, Muschel- und Seemoosgewinnung. Jahrb. üb. d. dtsh. Fischerei 1924 (Berlin 1925) und 1925 (Berlin 1926).
- EDWARDS, A. MILNE: Recherches sur la faune carcinologique de la Nouvelle-Caledonie. Nouv. Arch. du muséum d'histoire naturelle. 9. Paris 1873.
- EHRENBAUM, E. (1): Zur Naturgeschichte von *Crangon vulgaris* FABR. Sonderbeilage zu den Mitteilungen der Sektion für Küsten- und Hochseefischerei. Jahrg. 1890. Berlin.

- EHRENBAUM, E. (2): Der Helgoländer *Hummer*, ein Gegenstand deutscher Fischerei. Wissenschaftl. Meeresuntersuch. d. Komm. z. wiss. Untersuch. d. dtch. Meere. N. F. 1. Kiel-Leipzig 1896.
- GREEFF, R.: Die Land- und Süßwasserkrebse der Inseln S. Thomé und Rolas. Sitzungsber. d. Ges. z. Beförderung d. gesamten Naturwiss. Marburg 1882.
- GURNEY, ROB.: Some notes on *Leander longirostris* M. EDW. and other british prawns. Proc. of the Zool. Soc. of London 1923, S. 97.
- HARMS, J. W.: Die Realisation von Genen und die konsekutive Adaption. I. Zeitschr. f. wiss. Zool. 13. Leipzig 1929.
- HERBST, J. F. W.: Versuch einer Naturgeschichte der Krabben und Krebse. 1 Berlin und Stralsund 1790.
- HERRICK, FR. HOB.: Natural history of the *American lobster*. Bull. of the Bureau of fisheries. 29. 1909. Washington 1911.
- HYMAN, O. W.: Studies on larvae of crabs of the family *Grapsidae*. Proc. of the United States National Museum 65, Art. 10. Washington 1924.
- KEMP, ST. (1): The Decapoda Natantia of the coasts of Ireland. Fisheries Ireland, Scientific Investigations 1. 1908. Dublin 1910.
- (2): Fauna of the Chilka Lake, Crustacea decapoda. Memoirs of the Indian Museum 5. Calcutta 1915.
- (3): Notes on Crustacea Decapoda in the Indian Museum. IX. Records of the Indian Museum 13. Calcutta 1917.
- (4): Zoological Results of a tour in the far east. Part V. Crustacea decapoda and stomatopoda. Memoirs of the Asiatic society of Bengal 6. Calcutta 1918.
- KOPSTEIN, F.: Tierbilder aus den Molukken. II. Der *Kokosräuber* (*Birgus latro*). Naturk. Tijds. Nederl. Indie, Weltevreden 85, S. 95. 1925.
- LÉGENDRE, R.: Une invasion de *Polybius henslowi* LEACH dans la Baie de Concarneau. Bull. de la soc. zool. France 49. Paris 1924.
- MAN, J. G. DE (1): A contribution to the knowledge of twenty-two species and three varieties of the Genus *Callianassa* LEACH. Capita zoologica (onder redactie van Prof. Dr. E. D. VAN OORT). Deel II, Aflevering 6. s' Gravenhage 1928 (a).
- (2): The Decapoda of the Siboga Expedition. Part VII. The *Thalassinidae* and *Callianassidae*. Monographie XXXIXa/6 der Ergebn. der Sibogaexpedition. Leiden 1928 (b).
- MARTENS, E. v.: Über kubanische Crustaceen nach den Sammlungen Dr. GUNDLACHS. Arch. f. Naturgesch. 38, 1. Berlin 1872.
- MEEK, A. (1): The migrations of *crabs*. Dove Marine Laboratory, Cullercoats, Northumberland. Report for the year, ending 30. VI. 1913. Newcastle-upon-Tyne. (Vgl. auch Ber. für 1910/11, mit Karte und 1907.)
- (2): Migrations of *lobsters*. Northumberland Sea Fisheries Committee, report on the scientific Investigations for 1909/10. Newcastle upon Tyne 1910.
- MONOD, TH.: Crustacea IV. Decapoda (excl. Palaemonidae, Atyidae et Potamonidae). Contribution à la faune des colonies françaises 1. Paris 1927.
- MOREIRA, CARLOS: Embryologie du *Cardisoma guanhumi* LATR. Mém. de la soc. zool. de France 25, 155. Paris 1912.
- MORTENSEN, TH.: Undersøgelser over vor Almindelige Rejes (*Palaemon Fabricii* RTK.). Videnskabelige Undersøgelser paa fiskeriernes omraade, udgivne af Dansk fiskeriforening. I. København 1897.
- MURRAY, JOHN and JOH. HJORT: The Depths of the Ocean. London 1912 (darin: General Biology, von HJORT).
- ORTMANN, A. E.: Karzinologische Studien. Zool. Jahrb., Abt. f. System. 10. Jena 1897.

- PESTA, O.: Die Dekapodenfauna der Adria. Leipzig-Wien 1918.
- POULSEN, E. M.: On the frequency and distribution of *Crangon vulgaris*, *Carcinus maenas* and *Portunus holsatus* in the Danish coastal waters. Meddel. fra Kommissionen for Havundersøgelser, Serie Fiskeri 6. København 1922.
- SANTUCCI, RENATO: La pesca dell' *Aragosta* in Sardegna. R. comitato talassografico ital., Memoria 136. Venezia 1928.
- SHELLENBERG, A.: Decapoda. Die Tierwelt Deutschlands, herausgeg. von F. DAHL. Teil 10. Jena 1928.
- SCHNAKENBECK, W.: Neue Beobachtungen über die Wollhandkrabbe (*Eriocheir sinensis* MILNE-EDW.). Naturforscher 3, 352—355. 1926.
- SELBIE, C. M.: The Decapoda reptantia of the coasts of Ireland. I. Fisheries Ireland, scientific Investigations. Dublin 1914.
- SEURAT, L. G.: Observations biologiques sur les Cénobites (*Cenobita perlata* EDWARDS). Bull. du muséum d'hist. naturelle 10, 238. Paris 1904.
- VANHÖFFEN, E.: Über die Krabben (sic!), denen Kamerun seinen Namen verdankt. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin 1911, S. 105.
- VERRILL, A. E.: Decapod Crustacea of Bermuda. I. Transact. of the Connecticut Academy of arts and science 13. New Haven 1908.
- WILLIAMSON, H. CH.: Contributions to the life history of the edible crab (*Cancer pagurus*). 18 Annual report of the fishery board for Scotland (for 1899). Glasgow 1900.
- WOLLEBAEK, A.: Remarks on Decapod Crustaceans of the North Atlantic and the Norwegian Fjords. Bergen Museums Aarbog 1908, Nr. 12.

# Vergleichende Physiologie des Erregungsvorganges.

Von E. TH. BRÜCKE, Innsbruck.

Mit 17 Abbildungen.

<b>Inhaltsübersicht.</b>		Seite
Einleitung . . . . .		327
I. Reizphysiologie . . . . .		328
A. Allgemeines . . . . .		328
B. Die Zeiterregbarkeit verschiedener Organe . . . . .		337
1. Reizzeit-Spannungsbeziehung . . . . .		337
2. Die Chronaxie . . . . .		341
I. Der Erregungsvorgang . . . . .		349
A. Die Einzelerregung . . . . .		349
B. Das Alles-oder-Nichts-Gesetz . . . . .		367
C. Das Refraktärstadium . . . . .		379
D. Die übernormale Phase . . . . .		390
III. Die Fortleitung der Erregungswelle . . . . .		393
A. Die Geschwindigkeit der Erregungsleitung als Funktion bestimmter Eigenschaften der leitenden Systeme . . . . .		393
B. Reziprozität und Irreziprozität der Leitung . . . . .		401
C. Tabelle der Leitungsgeschwindigkeiten . . . . .		408
Literatur . . . . .		413

## Einleitung.

Das Wort „Erregung“ bezeichnete ursprünglich ganz allgemein einen Zustand des Bewegtseins oder den Übergang eines Gebildes aus der Ruhe zur Unruhe. Auch heute noch ist der Begriff „Erregung“ in den biologischen Wissenschaften nicht streng umgrenzt, und wenn im Folgenden von einer Physiologie der Erregung gesprochen wird, so soll in der Regel nur jener, sich wellenförmig ausbreitende oder fortpflanzende Zustand berücksichtigt werden, den wir als „Erregungswelle“ bezeichnen. Auch das Wort „vergleichend“ bedarf einer kurzen Anmerkung: es soll nicht nur „vergleichend innerhalb der Tierreihe“ bedeuten (wie z. B. die „vergleichende Anatomie“ gemeint ist), sondern auch vergleichend zwischen verschiedenen Organen der gleichen Art.

Gerade in den letzten Jahren ist eine lange Reihe wertvoller Arbeiten auf diesem Gebiete der Physiologie erschienen, und es scheint auch mir der Wunsch berechtigt, die verstreuten Einzelbeobachtungen zu sammeln, um aus ihnen womöglich einen Überblick über allgemeine Gesetzmäßigkeiten zu gewinnen, denen die verschiedenen Organe während und nach dem Ablauf der Erregungswelle folgen.

## I. Reizphysiologie.

### A. Allgemeines.

Der Reiz wird gewöhnlich als „Ursache einer Erregung“ definiert. In der Unklarheit des Wortes „Ursache“ liegt implizite auch die Mangelhaftigkeit dieser Definition. Wesentlich schärfer ließe sich der Reizbegriff fassen, wenn wir den physikalisch-chemischen Vorgang, der eine Erregung unmittelbar einleitet, näher kennen, und wir scheinen uns diesem Ziele in der Tat zu nähern, denn Vieles spricht dafür, daß alle Reize, die imstande sind, eine Erregungswelle auszulösen, zu Ionenverschiebungen und damit zu Ladungsänderungen an Grenzschichten („Membranen“) führen, so daß die verschiedenartigsten natürlichen Reize letzten Endes auf erregbare Gebilde in der gleichen Weise wirken würden wie künstlich gesetzte elektrische Reize.

Solche Überlegungen finden sich verschiedentlich in der Literatur verstreut (v. FREY, CREMER), und auch BETHE ( $\beta$ ) hat seine kapillarelektrische Theorie der Erregung auch auf nicht elektrische Reize ausgedehnt. A. V. HILL, auf dessen theoretischen Vorstellungen die moderne Reizlehre zum großen Teile aufgebaut ist, hat darauf hingewiesen, daß wir in dem erregbaren Protoplasma Strukturen mit elektrischer Doppelschicht anzunehmen haben; jede mechanische Änderung, Durchbiegung oder dergleichen einer solchen Doppelschicht müßte die Potentialdifferenz zwischen den beiden Schichten und dadurch das Gleichgewicht zwischen Ionen und Kolloiden verändern, so daß auch ein mechanischer Reiz auf diese Weise erregend wirken könnte. An der Hand von einfachen Modellversuchen hat auch EBBECKE die Wirkung mechanischer, chemischer und thermischer Reize als reversible Störungen an elektrischen Doppelschichten gedeutet. Daß wir im Organismus mit dem Vorhandensein elektrischer Doppelschichten stets zu rechnen haben, wird heute allgemein angenommen, denn jede adsorptive Ansammlung von Kolloidteilchen an einer entgegengesetzt geladenen Grenzfläche läßt eine solche Doppelschicht entstehen (vgl. R. FÜRTH).

Es sei hier auch an den interessanten Versuch von SCHMALTZ erinnert, die Erregung des Vestibularis auf die Verschiebungen eines „Ionschleiers“ zurückzuführen. Die Cupula ampullaris wäre nach SCHMALTZ von einem „Schleier“ von Flüssigkeit bedeckt, deren Konzentration von jener der übrigen Endolympe etwas verschieden wäre, so daß durch die Gallerte der Cupula hindurch ständig ein langsamer Diffusionsstrom flösse; jede Verschiebung der Endolympe würde die Symmetrie jenes Schleiers, also auch das Diffusionsgleichgewicht stören und so zu einer Erregung der Nervenendigungen führen.

Es ist klar, daß die durch einen Reiz bewirkte Ionenkonzentrationsänderung, die Störung einer zuvor im dynamischen Gleichgewicht befindlichen elektrischen Doppelschicht, die Störung des Gleichgewichtes

zwischen dem Zustande von Kolloiden und der Konzentration der sie umspülenden Ionenlösung, daß alle diese oder ähnliche Vorgänge nur als erste Reizwirkungen, aber noch nicht als der eigentliche Erregungsvorgang anzusehen sind. Die zum Teil elektrisch, thermisch und chemisch verfolgbare „Erregung“ wird selbst erst wieder durch jene primären Reizwirkungen ausgelöst.

Wenn die hier skizzierte Theorie der Reize richtig ist, könnten wir den Reiz etwas schärfer definieren: als einen Vorgang, der imstande ist, ein zur Auslösung der Erregung nötiges elektrisches Potential an bestimmten Zellstrukturen zu erzeugen. Diese Definition ist von Wert für die begriffliche Abgrenzung der Reize von zahlreichen anderen Faktoren, die für das Auftreten einer Erregung von Bedeutung sein können, wie z. B. Temperatur, osmotischer Druck, Ionenverhältnis, Kolloidzustand und dergleichen mehr. Diese Definition könnte uns aber auch für die Beantwortung der Frage wichtig werden, inwieweit wir die sogenannten *Reizstoffe* als Reize im strengen Sinne des Wortes auffassen dürfen, und damit vielleicht auch für die Beantwortung der Frage, ob wir für *jede* Erregung einen auslösenden Reiz anzunehmen haben. Wenn wir z. B. sehen, daß etwa auf Adrenalinzusatz an einem zuvor ruhenden glattmuskeligen Organ peristaltische Wellen auftreten, so bezeichnen wir das Adrenalin in einem solchen Falle oft als „Reiz“. Es wäre aber ganz gut denkbar, daß das Adrenalin an seiner Wirkungsstätte nur die Bedingungen zum Auftreten einer automatischen Tätigkeit verbessert, sei es durch irgendeine direkte Wirkung oder etwa durch Zerstörung oder Kompensation irgendeines Hemmungsstoffes. Mir erscheint diese Möglichkeit wahrscheinlicher als die Annahme, daß Reizstoffe, wie etwa Cholin für die Darmmuskulatur, und andere mehr, als unmittelbar wirkende Reize anzusehen seien. Dies führt uns zu der zweiten, oben erwähnten Frage, ob *jede* Erregung durch einen Reiz ausgelöst wird, also zur Frage nach der Genese der sogenannten „spontanen“ oder „automatischen“ Erregungen. Betrachten wir als Prototyp solcher Organe das Herz, so sehen wir, daß seine Erregungsperiodik jeweils durch die Dauer seines Refraktärstadiums bedingt ist. Sobald seine Erregbarkeit während des relativen Refraktärstadiums wieder zu einer gewissen Höhe gestiegen ist, tritt die neue Erregung ein. Ein solches Organ steht dauernd unter solchen Bedingungen, wie sie z. B. bei der Skelettmuskelfaser durch einen wirksamen Reiz gesetzt werden; die andauernde Erregungsbereitschaft ist nur während der Dauer des Refraktärstadiums unterbrochen. Ich halte es für überflüssig, in diesem und ähnlichen Fällen von dem Wirken eines „Dauerreizes“ zu sprechen, sondern meine, daß automatisch tätige Organe nicht immer eines Reizes im üblichen Sinne des Wortes bedürfen, um in Erregung zu geraten, und daß ihre Ruheperioden teils durch die Dauer des Refraktärstadiums, teils durch hemmende Einflüsse anderer Art bedingt sein können. Wir hätten dem-

nach zu unterscheiden zwischen einer Gruppe von Organen, die *normalerweise sich in Ruhe befinden* und nur auf Reize hin in Erregung geraten (Sinnesorgane, markhaltige Nerven, Skelettmuskeln usw.), und einer anderen Gruppe von Organen, die ungekehrt *dauernd erregt wären*, wenn nicht das jeder Einzelerregung folgende Refraktärstadium, sowie auch spezifische Hemmungsstoffe, sie für kürzere oder längere Zeit im Zustande der Ruhe hielten (Herz, Atem- und Lokomotionszentren, Flimmerepithelien, gewisse Typen glatter Muskulatur usw.). Nach dieser Auffassung wären also die spontan mehr oder minder regelmäßig periodisch tätigen Organe grundsätzlich von den fallweise in Aktion tretenden unterschieden, und wir hätten keinen Anlaß, automatische Erregungen als Folgen einer physiologischen „Dauerreizung“ anzusehen.

WINTERSTEIN (2) hat vor kurzem eine andere Definition des Reizes und der Erregung gegeben. Nach ihm wäre jede Veränderung als Reiz anzusehen, die imstande ist, eine Energietransformation in einem lebenden System herbeizuführen. Diese Energietransformation bezeichnet WINTERSTEIN als Erregung. Nach dieser Definition wäre der Begriff der Erregung außerordentlich weit zu fassen, weiter als es für die speziell hier zu behandelnden Probleme üblich erscheint. So sind wir im allgemeinen nicht gewohnt, den Muskel oder den Nerven während der lange andauernden Restitutionsphase mit ihrer lebhaften Energietransformation als „erregt“ zu bezeichnen.

Unter den künstlichen Reizen, die wir im Experiment verwenden, nimmt der elektrische Reiz eine Vorzugsstellung deshalb ein, weil — wie oben erwähnt wurde — wahrscheinlich auch alle natürlichen Reize auf dem Wege über die elektrische Energie wirken, und weil daher jedes erregbare Organ auf elektrische Ströme reagiert<sup>1</sup>, während andere Reize (mechanische, chemische, strahlende Energie usw.) nur auf bestimmte, für sie in irgendeiner Weise prädisponierte Organe wirken. Die elektrischen Reize haben für den Experimentator aber auch sonst große Vorteile, denn sie sind am leichtesten und exaktesten abstufbar und in ihrem zeitlichen Verlaufe in der mannigfaltigen Weise variierbar. Deshalb verdankt die Erregungslehre ihre Hauptfortschritte der Elektrophysiologie.

Wenn wir die Stärke der Reize kennen, die zur Erregung einzelner Organe eben genügen, also die „Schwellen“ für die Erregung verschiedener Organe, so könnten wir aus den reziproken Werten dieser Schwellenreize die Erregbarkeit der verschiedenen irritablen Gebilde vergleichend entnehmen. Eine solche vergleichende Untersuchung ist aber technisch sehr schwer durchführbar. So leicht und exakt die Stärke der elektrischen Reize meßbar und veränderbar ist, so ist doch zu bedenken, daß

<sup>1</sup> Die einzige mir bekannte Ausnahme bildet das rasch leitende System in den sensitiven Pflanzen *Neptunia* und *Mimosa*, in dem UMRATH (4) die Erregung elektrisch nicht auslösen konnte.



jeder Reizstrom, den wir einem Organe zuführen, zum großen Teile durch Nebenschlüsse (Bindegewebe, Gewebsflüssigkeit usw.) fließt, und daß wir die Verteilung des Stromes auf die eigentlich erregbaren Elemente und auf jene Nebenschlüsse nicht kennen. Auch die alte Lehre, daß die markhaltige Nervenfaser „erregbarer“ sei als die Muskelfaser, ist unhaltbar.

Technisch einwandfrei ausgeführte vergleichende Erregbarkeitsuntersuchungen liegen nur in ganz geringer Zahl vor. LEYTON und SHERINGTON haben die Hirnrindenerregbarkeit beim Schimpansen, Macacus und der Katze in der Weise verglichen, daß sie diese Tiere hintereinander in den sekundären Stromkreis eines Induktors einschalteten (differente Elektrode auf der Rinde, indifferente an einem Bein). Sie fanden auf diese Weise bei diesen drei Tierarten so gut wie keine Erregbarkeitsunterschiede. Dagegen hat S. SHELDON TOWER die motorische Rindenzone bei Hunden für faradische Reize sehr merklich schwächer erregbar gefunden als bei Katzen.

Daß die verschiedenen, zu einem Nervenstamme vereinten Nervenfasern ungleich erregbar sind, geht mit Wahrscheinlichkeit aus jedem Reizversuch hervor, da nie alle Fasern eines Nerven bei der gleichen minimalen Reizstärke erregt werden. Im allgemeinen liegt die Schwelle einer Nervenfaser um so höher, je langsamer sie die Erregung leitet, je kleiner also ihr Querschnitt ist (BISHOP und HEINBECKER). Im N. vagus der Katze kann die Schwelle der am wenigsten erregbaren Fasern 10mal höher liegen als die der erregbarsten. Das Produkt Schwelle  $\times$  Leitungsgeschwindigkeit ist aber nicht etwa eine Konstante, denn bei dünnen Fasern steigt die Schwelle steiler an als der reziproke Wert des Faserdurchmessers.

Es wäre denkbar, daß etwa mit der PRATTschen Porenelektrode (PRATT [1]) auch an einzelnen isolierten Muskel- und Nervenfasern mikrurgisch (mit Hilfe des Mikromanipulators) einmal vergleichende Erregbarkeitsmessungen vorgenommen werden können.

Bei der Unmöglichkeit eines Vergleiches der Erregbarkeit verschiedener Organe nach der zu ihrer Erregung nötigen *Reizstärke*, also Energiemenge, ist es von besonderer Bedeutung, daß wir die Erregbarkeit als Funktion der *Reizzeit* vergleichend in der Tier- und Organreihe untersuchen können.

Daß für das Wirksamwerden eines Reizes neben seiner Intensität auch seine zeitlichen Verhältnisse von Bedeutung sind, hat als erster DU BOIS REYMOND erkannt. Er hielt die Reizwirkung ( $w$ ) für eine Funktion der Steilheit des Reizverlaufes; je rascher z. B. ein elektrischer Reizstrom in dem durchströmten Organ seine Intensität ( $i$ ) ändert, um so eher wirkt er erregend:

$$w = f\left(\frac{di}{dt}\right).$$

Diese einfache Formulierung erwies sich sehr bald als ungenügend, und es folgte eine lange Reihe von Versuchen, die Abhängigkeit der Reizwirkung vom zeitlichen Verlaufe der Reize mathematisch zu formulieren. Die Geschichte dieser Bemühungen ist ausführlich von LAPICQUE behandelt worden. Es ist nicht meine Aufgabe, sie in extenso zu erörtern, wohl aber müssen hier einige Begriffe besprochen werden, die uns im Folgenden eine vergleichende Betrachtung der zeitlichen Verhältnisse des Erregungsvorganges in verschiedenen Organen ermöglichen.

Wir wollen von einem Versuche ENGELMANN'S (1) ausgehen. ENGELMANN reizte den isolierten Kaninchenureter mit konstanten Strömen von

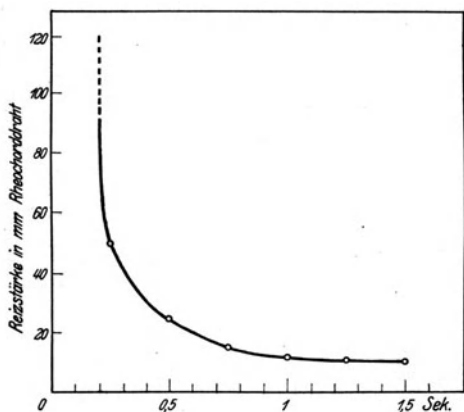


Abb. 1. Reizzeitspannungskurve des Kaninchen-Ureters nach Beobachtungen von W. ENGELMANN.

verschiedener Stärke und bestimmte für eine Reihe von Stromstärken jeweils die Zeit, während derer diese Ströme den Ureter durchfließen mußten, um erregend zu wirken. Er gibt für einen solchen Versuch folgende Werte an: Die Spannung (Millimeter-Rheochorddraht) der verwendeten Reizströme war 4000, 500, 50, 25, 15, 12, 11 und 10,5; bei diesen Spannungen bzw. Intensitäten betrug die Schwellenzeit  $< 0,5$ ,  $0,5$ ,  $1$ ,  $2$ ,  $3$ ,  $4$ ,  $5$  und  $6$  Viertelsekunden (l. c. S. 266). Das heißt also: ein Strom von der Intensität 4000 erregte den Ureter auch schon dann, wenn er den Ureter nur während nicht ganz  $\frac{1}{8}$  Sekunde durchflossen hatte, ein Strom von der Intensität 500 erst nach  $\frac{1}{8}$  Sekunde Stromdauer usw. Trägt man die verwendeten Spannungen als Ordinaten, die jeweils nötigen Reizzeiten als Abszissen auf, so erhält man die Kurve der Abb. 1.

Wir bezeichnen eine solche Kurve als „Reizzeit-Intensitätskurve“ oder, wenn sie durch Anwendung von elektrischen Strömen von verschiedener Spannung gewonnen wurde, als „Reizzeit-Spannungskurve“. Der Verlauf dieser Kurven ist, wie wir sehen werden, für die einzelnen Gewebe recht charakteristisch, und wir erkennen aus ihr ohne weiteres, daß der Erfolg einer Reizung in gleichem Maße von der Stärke wie von der Dauer des Reizes abhängt.

Die hier gefundene Beziehung zwischen Reizstärke und Reizdauer steht in guter Übereinstimmung mit den Vorstellungen, die wir uns von der Wirkung, z. B. elektrischer Reize, machen. Es wird heute ziemlich allgemein angenommen, daß von dem Strome, den wir nach Anlegung

einer Potentialdifferenz an ein erregbares Organ nachweisen können, der größte Teil nicht durch die erregbaren Elemente, z. B. durch die Achsenzylinder, selbst fließt, sondern daß seine Leitung durch die Elektrolyte der Gewebsflüssigkeit und der Zwischengewebe erfolgt. Die erregbaren Elemente selbst dagegen repräsentieren nach dieser Vorstellung, die im wesentlichen auf BERNSTEIN (vgl. Elektrobiologie) zurückgeht, mehr oder minder abgeschlossene Hohlräume, die von Elektrolytlösungen erfüllt und von Lösungen der gleichen oder anderer Elektrolyte umspült sind und deren Wände, die „Membranen“, im Ruhezustand für Ionen schwer oder gar nicht durchlässig sind. Wird an dieses System eine elektrische Spannung angelegt, so wird es — analog einem Kondensator — aufgeladen. Dem positiven Pole des „Reizstromes“ gegenüber tritt an der Innenseite der Membran eine Ansammlung von Anionen auf, und analog am negativen Pole eine Ansammlung von Kationen. Es entwickelt sich auf diese Weise eine elektromotorische Gegenkraft, und wir wollen mit G. H. BISHOP annehmen, daß eine Erregung dann eintritt, wenn irgendeine oder die „kritische“ Membran oder Grenzschicht durch einen Reizstrom bis zu einer bestimmten elektromotorischen Gegenkraft polarisiert wird. Für diese Annahme spricht die Beobachtung, daß z. B. der Nerv in erster Annäherung mit einer Schwellenerregung auf eine konstante Elektrizitätsmenge (Spannung  $\times$  Zeit) reagiert, denn auch die sich bei der Durchströmung eines polarisierbaren Systems entwickelnde elektromotorische Gegenkraft ist für schwache polarisierende Ströme eine Funktion der durch das System geleiteten Elektrizitätsmenge (KOHLRAUSCH). Es muß aber hier bemerkt werden, daß wir uns die Kationen selbst nicht direkt als Reizelemente vorstellen dürfen. Dem widerspricht die Entstehung der Öffnungserregung an der Anode. Plausibel erscheint mir die Hypothese von A. V. HILL. Er nimmt an der Membran einen Gleichgewichtszustand zwischen einer dissoziierten Substanz einerseits, ihren Ionen andererseits an. Nehmen wir z. B. an, es handle sich um ein Azidalbuminat, dann wird an der Kathode während der Stromwirkung durch die Erhöhung der H-Ionenkonzentration eine Verschiebung des Gleichgewichtes zugunsten der undissoziierten Moleküle eintreten, und diese Gleichgewichtsverschiebung könnten wir als Reiz auffassen. An der Anode würde die Abnahme der H-Ionenkonzentration während der Durchströmung zu einem neuen Gleichgewichtszustand im entgegengesetzten Sinne führen; wird nun der Strom geöffnet, so steigt an der Anode die H-Ionenkonzentration, das Gleichgewicht verschiebt sich zugunsten der nicht dissoziierten Moleküle, und diese Reaktion wäre ebenso die Ursache der Öffnungserregung, wie wir sie oben als Ursache der Schließungserregung angesehen haben.

Die Entwicklung der erörterten elektromotorischen Gegenkraft an der Membran infolge Konzentrationserhöhung der sich ansammelnden Ionen muß unter den einfachsten Bedingungen und bei Anwendung eines

konstanten Potentials nach einer logarithmischen Gleichung erfolgen, ähnlich wie die Ladung eines Kondensators oder wie die Einstellung des Hg-Meniskus eines Kapillarelektrometers unter der Einwirkung einer konstanten elektromotorischen Kraft.

In Abb. 2 ist auf der  $y$ -Achse die Spannung der verwendeten (polarisierenden) Reizströme, auf der  $x$ -Achse die Zeit aufgetragen. Dabei ist als Einheit der Ordinaten die eben wirksame Spannung bei langer Stromdauer, die Rheobase, angenommen; der Nullpunkt der Abszissenachse entspricht dem Momente, in dem der Reizstrom geschlossen wird, so daß die Abszissenwerte direkt die jeweilige Dauer der Reizströme angeben.

Die Kurvenschar  $a'$  bis  $f'$  ist nach der Gleichung  $v = V(l - e^{-t})$  gezeichnet, und die einzelnen Kurven unterscheiden sich nur durch den Wert des Faktors  $V$ , welcher der Spannung des jeweilig verwendeten Reizstromes entspricht;  $v$  ist die sich entwickelnde elektromotorische Gegenkraft,  $t$  die Zeit. Die der  $x$ -Achse parallel gezogene Gerade  $V = 1$  ( $LM$ ) entspricht, nach unserer Wahl der Ordinateneinheit, der Schwellenspannung des galvanischen Reizstromes. Wenn also die Spannung  $v$  eines sich entwickelnden Polarisationsstromes den Wert 1 erreicht, d. h. in dem Momente, in dem die logarithmische Kurve  $f'$  oder  $e'$  usw. die Gerade  $LM$  schneidet, wird das Polarisationspotential überschwellig und es tritt eine Erregung ein. Die Abbildung zeigt ohne weiteres, daß die zur Erregung nötigen Reizzeiten ( $Lf''$ ,  $Le''$  usw.) um so kürzer sind, je höher die Spannung des Reizstromes gewählt wird. Diese „Reizzeit-Spannungsbeziehung“ ist durch die stark ausgezogene, durch die Punkte  $f$ ,  $e$ ,  $d$  usw. laufende Kurve dargestellt; hier sind die Schwellenreizzeiten  $Lf''$ ,  $Le''$  usw. als Funktionen der Spannung der betreffenden Reizströme gezeichnet, und wir erhalten so eine Kurve, die eine gewisse Ähnlichkeit mit einer gleichseitigen Hyperbel zeigt (so wie ja auch die experimentell gefundene Kurve der Abb. 2), deren Gleichung ( $V = \frac{1}{1 - e^{-t}}$ ) aber einer Hyperbel nicht entspricht. Die Kurve  $a'$  der Abbildung würde die Gerade  $LM$  erst in der Unendlichkeit schneiden, d. h. ein Reizstrom von der Spannung  $V = 1$  würde erst nach einer theoretisch unendlich langen Schließungszeit das Organ erregen. Die Spannung  $V = 1$  ist also die sogenannte „Schwelle für den galvanischen Strom“ oder nach LAPICQUES Nomenklatur, der wir folgen wollen, die „Rheobase“.

Diese Reizzeit-Spannungsbeziehung, deren Ableitung in allerdings recht schematisierter Weise hier gegeben wurde, hat sich zur Charakterisierung der Erregbarkeit verschiedenartiger tierischer und pflanzlicher Organe als recht geeignet erwiesen. Es ist — bei der „Ketzernatur“ alles Lebenden, wie HOPKINS so richtig gesagt hat — a priori unwahrscheinlich, daß die Reizzeit-Spannungsbeziehung sich durch eine einfache und für alle Organe durch dieselbe Gleichung erfassen ließe. Bei der mathe-

matischen Formulierung dieser Beziehung handelt es sich im allgemeinen um die Ableitung von Gleichungen für die durch verschieden verlaufende Stromstöße zu verschiedenen Zeiten bewirkten Konzentrationsänderungen in einem meist prismatisch, oft auch bestimmt dimensioniert gedachten Elementarteilchen, einem Faserabschnitt, einer Zelle oder der-

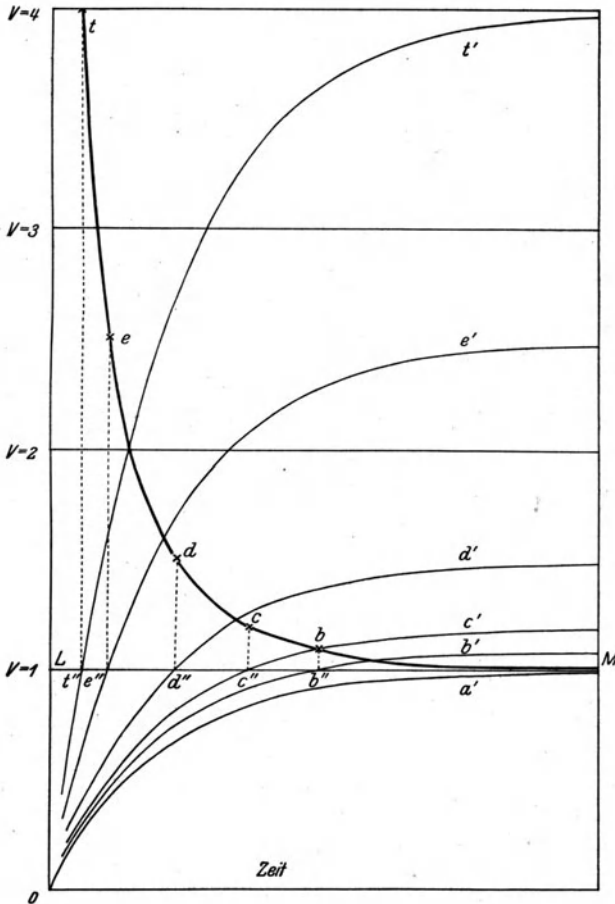


Abb. 2. Graphische Ableitung der Reizzeit-Spannungs-Kurve (modifiziert nach BISHOP).

gleichen. Auf diese Bestrebungen brauche ich hier nicht einzugehen, nur die HILLSche Formel sei erwähnt, weil sie zu vergleichenden Untersuchungen verwendet worden ist. HILL entwickelte für die Reizzeit-Spannungsbeziehung die Gleichung:  $i = \frac{\lambda}{1 - \mu \Theta t}$ , in der  $i$  die Intensität,  $t$  die Dauer des schwächsten, eben noch erregenden Stromes bedeutet;  $\lambda$ ,  $\mu$  und  $\Theta$  sind Konstanten;  $\Theta = e^{-k \frac{\pi^2}{a^2}}$ , wobei  $a$  den Abstand der bei der

Reizung polarisierten Grenzmembranen und  $k$  die Diffusionskonstante des erregenden Ions vorstellt. Speziell das Verhalten dieser Konstanten  $\theta$  ist bei vergleichenden Untersuchungen mehrfach erörtert worden.

An der Hand der Reizzeit-Spannungskurve sei auch ein Begriff erläutert, der in der modernen vergleichenden Reizphysiologie eine wichtige Rolle spielt, die „Chronaxie“.

Aus dem asymptotischen Verlaufe des horizontalen Kurvenschenkels der Reizzeit-Spannungskurve ergibt sich, daß die Bestimmung der zu niedrigen Spannungen, also Reizstärken, gehörigen Zeiten sehr ungenau wird. Es hätte also keinen Sinn, etwa die zum Wirksamwerden eines Reizes von Schwellenstärke eben nötige Reizzeit zu bestimmen. LAPICQUE hat daher

vorgeschlagen, zur

Charakterisierung der zeitlichen Verhältnisse der für ein bestimmtes Organ wirksamen Reize ganz allgemein jene Zeit zu wählen, während derer ein Reiz von doppelter Schwellenstärke auf das Organ einwirken muß, um es eben zu erregen. Hätten wir also z. B. gefunden, daß ein Organ eben noch

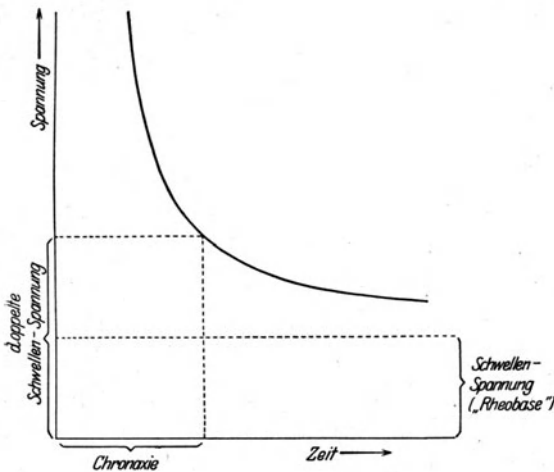


Abb. 3. Lage des Chronaxiewertes in der Reizzeit-Spannungskurve.

von einem Strom von 0,02 Volt erregt wird, vorausgesetzt, daß dieser Strom beliebig lange durch das Organ fließen darf, so fänden wir die Chronaxie dieses Organes in der Weise, daß wir die Zeit messen würden, während derer ein Strom von 0,04 Volt, also von doppelter Schwellsen-Spannung, das Organ durchfließen muß, um es eben in Erregung zu versetzen. Die Abb. 3 erläutert die Beziehungen zwischen „Rheobase“ und „Chronaxie“.

Die Erregbarkeit eines Organes, ausgedrückt als reziproker Wert der Schwellsenreizstärke, geht keineswegs parallel jener Eigenschaft, die wir mit dem reziproken Werte, etwa der Chronaxie, messen können. Wir besitzen für diese Eigenschaft leider keine eigene Bezeichnung; zwar könnten wir von „finken“ und „trägen“ Organen sprechen, je nachdem, ob sie schon auf kurzdauernde Reize oder erst auf lange Zeit einwirkende Reize reagieren, aber die Worte „fink“ und „träg“ werden meist zur Charakterisierung der *Reaktion* selbst verwendet, z. B. für den Ablauf

einer Zuckung oder sonst eines Merkmales einer Einzelerregung. Wir wollen im folgenden neben der „Reizstärken-Erregbarkeit“, d. h. der Erregbarkeit im üblichen Sinne des Wortes, von einer „Zeiterregbarkeit“ sprechen und darunter das Verhalten der verschiedenen erregbaren Gewebe gegen zeitlich verschieden verlaufende Reize verstehen. Von einer hohen Zeiterregbarkeit werden wir dann sprechen, wenn ein Organ auf kurz dauernde Reize anspricht, wenn es also eine kurze Chronaxie hat, von einer niedrigen Zeiterregbarkeit dann, wenn ein Organ erst auf relativ lang dauernde Reize reagiert, wenn also auch seine Chronaxie lang ist.

### B. Die Zeiterregbarkeit verschiedener Organe.

#### 1. Die Reizzeit-Spannungsbeziehung.

Für alle Gewebe gibt die empirisch gefundene Reizzeit-Spannungskurve (R.Sp.K.), wie sie zum Teil in Abb. 1 für den Kaninchenureter abgebildet wurde, die beste Charakterisierung ihrer Zeiterregbarkeit.

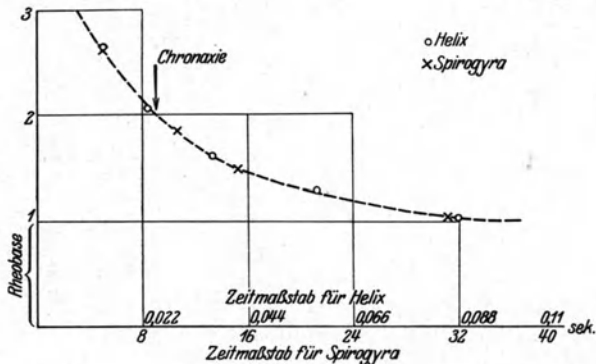


Abb. 4. Reizzeitspannungskurven der Fußmuskulatur von *Helix* und der Chromatophoren von *Spirogyra*. (Nach LAPICQUE.)

Bei Organen, die aus Einzelementen (z. B. Fasern) mit gleicher Zeiterregbarkeit bestehen, muß diese Kurve einheitlich verlaufen; ja die Beobachtungen von LAPICQUE sprechen dafür, daß die einheitlichen R.Sp.K. ganz verschiedener Organe sich nur durch die Zeitwerte der Abszissen voneinander unterscheiden, so daß sie bei entsprechender Wahl der Abszisseneinheiten einander völlig decken können. Als Beispiel hierfür möge die Abb. 4 nach LAPICQUE dienen. Sie zeigt, daß die R.Sp.K. der Schneckenfußmuskulatur und der Chromatophoren von *Spirogyra* identisch verlaufen, wenn wir die große Differenz ihrer Zeiterregbarkeit durch entsprechende Wahl der Zeiteinheiten ausgleichen. Der Vergleich der Zeiteinheiten ergibt, daß die Zeiterregbarkeit der *Spirogyra* etwa 36mal niedriger ist als die des *Helix*-Fußes. Um einheitliche Ordinaten für solche R.Sp.K. zu erhalten, hat LAPICQUE den glücklichen

Ausweg gefunden, nicht die absoluten Reizstärken auf der Ordinatenachse aufzutragen, sondern als Einheit der Ordinate jeweils die Stärke des Schwellenreizes, also die „Rheobase“, zu wählen. Daraus ergibt sich, daß wir z. B. an der Kurve der Abb. 4 ohne weiteres den Wert für die Chronaxie der beiden miteinander verglichenen Organe ablesen können, er beträgt für den Schneckenfuß etwa 0,025 Sekunden, für *Spirogyra* etwa 9 Sekunden.

Die Unterschiede in der Zeiterregbarkeit der verschiedenen Organe sind so außerordentlich groß, daß es, wie wir schon an dem Beispiel der Abb. 4 sehen, meist unmöglich ist, die R.Sp.Kn. verschiedener Gewebe in ein Koordinationssystem mit einem einheitlichen Maßstab für die Zeitabszisse einzutragen. Wohl aber ist dies möglich, wenn wir nach LAPICQUES Vorschlag statt der Zeit und der Reizstärken selbst ihre Logarithmen als Abszissen und Ordinaten auftragen. In Abb. 5 sind auf diese

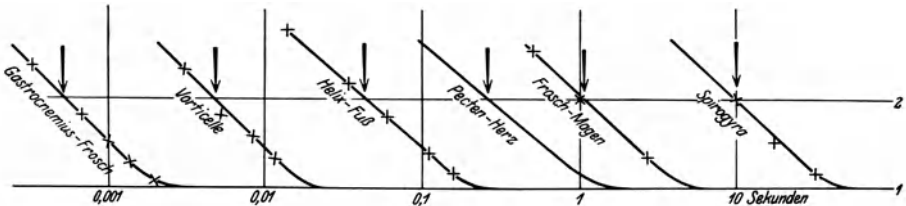


Abb. 5. Logarithmische Darstellung der Reizzeitenspannungskurven verschiedener Organe. (Etwas modifiziert nach LAPICQUE.) Die mit Pfeilen bezeichneten Schnittpunkte der Kurven mit der Parallelen zur Abszissenachse  $y = z$  entsprechen jeweils der Chronaxie des betreffenden Organes (Ordinaten-einheit = Rheobase).

Weise nebeneinander die R.Sp.Kn. des Froschgastrocnemius, des Stieles der Vorticelle, der Fußmuskulatur von *Helix*, des Herzens der Muschel Pecten, der Magenmuskulatur des Frosches und der Chromatophoren von *Spirogyra* wiedergegeben. Auch bei diesen Kurven ist als logarithmische Ordinateneinheit für jedes der Organe seine Rheobase gewählt; die gezeichnete Abszisse entspricht also nicht der Reizstärke 0, sondern der Schwellenreizstärke (1).

Wenn die R.Sp.Kn. dieser Organe rein hyperbolisch verliefen (nach dem HOORWEG-WEISSschen Gesetz  $i = \frac{a}{t} + b$ , wobei  $i$  die Schwellenstromstärke,  $t$  die Reizzeit und  $a$  und  $b$  Konstanten sind), so müßten sie in der graphischen Darstellung der Abb. 5 als unter  $135^\circ$  zur Abszissenachse geneigte Gerade erscheinen, was angenähert der Fall ist. (Über die Umbiegung der Kurven an ihrem unteren Ende vgl. STEINHAUSEN.) Solche glatt und einheitlich verlaufende R.Sp.Kn. können wir nur von Organen gewinnen, deren erregbare Elemente untereinander vollkommen gleichartig sind. Beteiligen sich aber am Aufbau eines Gewebes Elemente mit verschiedener Zeiterregbarkeit, so erhalten wir bei der systematischen Untersuchung der Reizzeit-Spannungsbeziehung eine aus mehreren, sich



meist scharf voneinander absetzenden Teilstücken zusammengesetzte Kurve. Diese wurde zuerst von K. LUCAS (2) am Nerven für den M. adductor der Hummerschere beobachtet. Dieser Muskel besteht aus rasch und langsam sich kontrahierenden Fasern; seine R.Sp.K. ist in Abb. 6 wiedergegeben. Wir erkennen deutlich die zwei verschieden verlaufenden Partialkurven, die einander in B kreuzen, von A bis B reagierte der Muskel mit raschen, von B bis C mit trägen Zuckungen, es gehört also die R.Sp.K. AB zu den motorischen Nervenfasern des sich flink kontrahierenden Teiles des M. adductor, die R.Sp.K. BC zu den motorischen Fasern für den trägen Muskelanteil. Ganz analog liegen die Verhältnisse bei *Astacus* (K. LUCAS [8]).

Wahrscheinlich finden sich sehr häufig auch in äußerlich einheitlichen Organen Elemente von verschiedener Zeiterregbarkeit vereinigt. So hat z. B. K. LUCAS (3) an Frosch- und Krö-

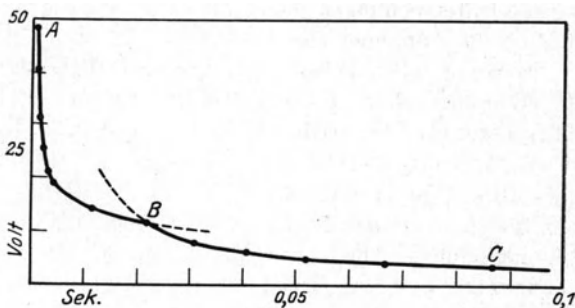


Abb. 6. Zusammengesetzte Reizeitenspannungskurve des motorischen Nerven für den M. adductor der Hummerschere. Nach K. LUCAS (2).

tenmuskeln zwei- bis dreiteilige R.Sp.Kn. beobachtet, die er auf drei Substanzen ( $\alpha$ ,  $\beta$  und  $\gamma$ ) mit verschiedener Zeiterregbarkeit zurückführt. Ähnlich, aber noch komplizierter zusammengesetzte Kurven ergeben auch die motorischen Nervenfasern für den M. gastrocnemius des Frosches (KODERA [1]), sowie curarisierte Froschmuskeln (KODERA [2]).

Solche und aus noch mehr Teilstücken zusammengesetzte R.Sp.Kn. hatten auch JINNAKA u. AZUMA (1) an Frosch- und Krötenmuskeln beobachtet<sup>1</sup>. Sie fanden sie dann, wenn sie den Muskel *in toto* reizten; wenn sie aber mittels der PRATT-EISENBERGERSCHEN Kapillarelektrode nur eine *einzelne* Muskelfaser erregten, so zeigte diese Faser immer eine vollkommen einheitlich verlaufende R.Sp.K. Dies Ergebnis wäre auch unter der Annahme, daß die zusammengesetzten R.Sp.Kn. von verschieden erregbaren Muskelfasern herrührten, ganz gut verständlich; es ist aber auffallend, daß JINNAKA u. AZUMA mit Kapillarelektroden von allen einzeln untersuchten Fasern eines Muskels stets die *gleiche* R.Sp.K. erhielten (die dem  $\beta$ -Stück von LUCAS entsprach). Sie glauben deshalb, daß sich die R.Sp.K. nicht aus Teilkurven zusammensetzt, daß die Reizströme selbst beim Eindringen in die Tiefe des Muskels eine Deformation

<sup>1</sup> Die Arbeit von JINNAKA u. AZUMA war mir leider noch unbekannt, als Herr KODERA seine Versuche im Innsbrucker Institut ausführte.

erfahren, und daß deshalb z. B. tiefer liegende Fasern eines Muskels auf den *nur scheinbar* gleichen Reiz anders reagieren als oberflächlich liegende Fasern.

Sicher gilt dieser Einwand gegen die Annahme des Aufbaues eines Muskels aus verschiedenen rasch reagierenden Fasern nicht für den Krebscherenadduktor, bei dem der Knick in der R.Sp.K. offensichtlich mit dem Übergang der Reizung von den träge auf die rasch reagierenden Fasern erfolgt; aber in den Fällen, in denen wir die verschiedene Reaktionsgeschwindigkeit der Fasern eines Muskels bisher *nur* aus dem zusammengesetzten Verlaufe der R.Sp.K. erschlossen hatten, werden erst weitere Untersuchungen zeigen müssen, ob dieser Schluß berechtigt war, oder ob die Annahme von JINNAKA u. AZUMA richtig ist.

Da wir gesehen haben, daß wahrscheinlich sehr viele, ja vielleicht alle adäquaten Reize, die auf lebende Systeme einwirken, letzten Endes als Änderungen elektrischer Potentiale aufzufassen sind, ist es klar, daß die hier erörterte Reizzeit-Spannungsbeziehung keineswegs nur für elektrische Reize gelten muß. So liegt z. B. eine Reihe von Untersuchungen vor, die sich mit der Beziehung zwischen Stärke und Dauer eines für das menschliche Auge eben merklichen Lichtreizes beschäftigen (vgl. FRÖSCHEL [2]). Diese Beziehung scheint annähernd durch eine gleichseitige Hyperbel wiedergegeben zu werden, d. h. die Stärke optischer Schwellenreize verhält sich verkehrt proportional zu ihrer Dauer.

In diesem Zusammenhange sei auch auf Beobachtungen über die Beziehung zwischen Reizintensität und Reizdauer bei tropistischen Reaktionen pflanzlicher Organe hingewiesen. Diese Beziehungen ähneln äußerlich sehr den bisher erörterten R.Sp.Kn., aber es scheint mir doch fraglich, ob wir diese beiden Abhängigkeiten direkt miteinander identifizieren dürfen.

FRÖSCHEL (1) hat die Zeiten („Präsentationszeiten“) bestimmt, während derer ein Pflanzenkeimling mit Licht gereizt werden muß, um eine eben merkliche heliotropische Krümmung zu zeigen, und hat bei diesen Versuchen systematisch die zu verschiedenen Lichtintensitäten gehörigen Präsentationszeiten gemessen. Er erhielt als Beziehung zwischen Reizintensität und Reizdauer eine einer Hyperbel sehr ähnliche Kurve und spricht von einem „Hyperbelgesetz“. Zu dem gleichen Ergebnis ist, unabhängig von FRÖSCHEL, BLAAUW bei Versuchen über phototrope Krümmungen gekommen. Er variierte die Belichtungsdauer von 0,001 Sekunden bis 43 Stunden und fand, daß das Produkt von Präsentationszeit und Lichtintensität (Meter-Kerzen-Sekunden) immer zwischen den Grenzwerten 16,4 und 27,5 lag, daß also die Beziehung sehr gut einer gleichseitigen Hyperbel ( $xy = \text{const}$ ) entsprach. Eine ganz ähnliche Abhängigkeit der Präsentationszeit von der Intensität des reizauslösenden Faktors fand L. LINSBAUER (1) für die Bildung von Anthokyan bei Belichtung von Buchweizenkeimlingen (*Polygonum fagopyrum*). Aber auch

für den Zusammenhang zwischen geotropischer Reizzeit und der Größe der die Schwerkraft substituierenden Zentrifugalkraft besteht eine analoge Beziehung (BACH, PEKELHARING, MAILLEFER). Die Abb. 7 zeigt das Ergebnis eines solchen Versuches von BACH; als Ordinaten sind die Zentrifugalkräfte, ausgedrückt in Einheiten der Erdakzeleration ( $g$ ), aufgetragen, als Abszissen die korrespondierenden Präsentationszeiten.

Es ist gewiß denkbar, daß die hier zuletzt besprochenen Beziehungen zwischen Reizstärke und Reizdauer unmittelbar mit den aus elektrischen Reizversuchen gewonnenen R.Sp.Kn. zu vergleichen sind, aber mit Sicherheit können wir dies keineswegs sagen. Vor allem ist es auffallend, daß in fast all diesen Versuchen keine der Rheobase zu vergleichende Schwellenreizstärke gefunden worden ist, unter die auch bei beliebig längerer Reizdauer nicht hätte herabgegangen werden können.

Ferner unterscheiden sich die hier erwähnten photo- und geotropischen Reaktionen von anderen Reizreaktionen durch ihre oft außerordentlich lange Latenzzeit („Reaktionszeit“), die viele Stunden dauern kann. Es wäre wohl denkbar, daß diese Reaktionen durch Reizstoffe ausgelöst werden, die z. B. durch die

Belichtung entstehen, und deren Bildung proportional der Lichtstärke und der Belichtungsdauer fortschreitet. Auch in diesem Falle würde die etwa nötige Schwellenkonzentration des Reizstoffes am Reizorte bei einem konstanten Produkt von Lichtstärke und Belichtungsdauer erreicht werden können, so daß sich das gefundene Hyperbelgesetz auf diese Weise erklären ließe.

## 2. Die Chronaxie.

In einer recht großen Zahl von Untersuchungen ist nicht der ganze Verlauf der R.Sp.K. eines erregbaren Gewebes bestimmt worden, sondern die Beobachter haben sich auf die Bestimmung zweier Punkte

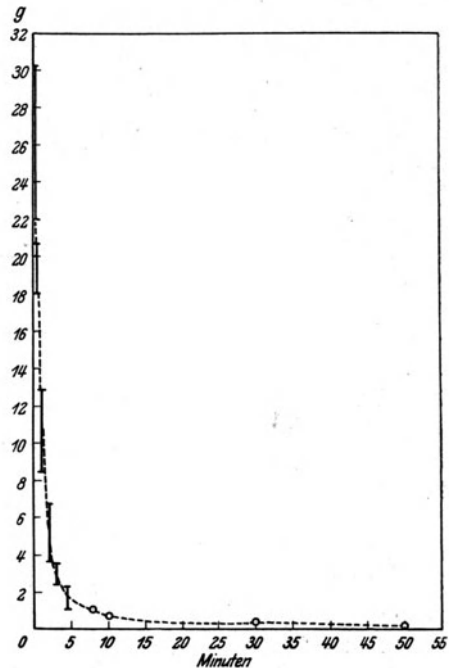


Abb. 7. Beziehung zwischen geotropischer Reizzeit und Zentrifugalkraft bei Keimspossen von *Vicia faba*.  
Nach Beobachtungen von H. BACH.

beschränkt: auf die Messung der bei praktisch unendlich langer Reizdauer zur Erregung nötigen Reizstärke, also der galvanischen Schwelle, der „Rheobase“, und auf die Messung der bei doppelter Schwellenreizstärke nötigen Reizdauer, der „Chronaxie“. Wie die Abb. 5 zeigt, können wir aus der Dauer der Chronaxie im allgemeinen einen recht zuverlässigen Schluß auf den Verlauf der R.Sp.K. ziehen, vorausgesetzt, daß diese Kurve einen einheitlichen Verlauf zeigt.

Ich habe in der nachstehenden Tabelle alle bisher vorliegenden Daten über die Chronaxie verschiedener tierischer und zum Teil auch pflanzlicher Gewebe zusammengestellt.

Überblicken wir die hier zusammengestellten Daten, so ergibt sich ohne weiteres, daß die Chronaxie eines erregbaren Gewebes im allgemeinen um so kürzer ist, je rascher der Erregungsvorgang in dem betreffenden Organe abläuft. *Es besteht also eine engste Beziehung zwischen der Zeiterregbarkeit und dem zeitlichen Ablaufe der ausgelösten Erregung.*

Die längste bei Pflanzen beobachtete Chronaxie (10 Sekunden bei den Chromatophoren von Spirogyra) ist etwa gleich lang wie die längste im Tierreich festgestellte Dauer der Chronaxie (12 bis 15 Sekunden bei den Pigmentzellen des Frosches), aber die hohe Zeiterregbarkeit z. B. des neuromuskulären Apparates der Säuger wird von pflanzlichen Geweben nie erreicht. Besonders deutlich erkennt man die Gültigkeit des Gesetzes des Sinkens der Zeiterregbarkeit mit dem Trägerwerden der Reaktion, wenn man die Chronaxie verschiedener Organe des gleichen Tieres, etwa des Frosches, miteinander vergleicht. Ich habe deshalb in der Tabelle 1 die Chronaxiewerte der Gewebe bei den einzelnen Tieren ansteigend angeordnet; wir finden z. B., daß sich die Chronaxien des Skelettmuskels, des Herzens, der Kloake, der Gefäßmuskeln und der Pigmentzellen etwa wie 1:10:100:1000:10000 verhalten. Aber auch beim Vergleich verschiedener Tiere untereinander finden wir die Chronaxiewerte z. B. der Lokomotionsmuskulatur um so niedriger, je lebhafter die Bewegungen der betreffenden Tiere sind. So haben z. B. M. u. L. LAPICQUE (8) die Chronaxie der motorischen Nerven bei verschiedenen Arten anurer Batrachier geprüft, und sie fanden sie regelmäßig um so kürzer, je rascher beweglich die Tiere einer Art waren. Gemeinsam mit MUHM haben L. u. M. LAPICQUE ferner die Chronaxie, Dauer und Latenz der Zuckung und die Leitungsgeschwindigkeit im motorischen Nerven bei einem großen, relativ trägen Batrachier aus Chile mit den Werten an den lebhafteren europäischen Fröschen verglichen; sie fanden bei *Calyptocephalus* alle diese Werte zwei- bis dreimal länger als bei unseren einheimischen Fröschen. Mit diesen Beobachtungen stimmt auch die Erfahrung überein, daß beim menschlichen neugeborenen Kinde entsprechend seinen relativ trägen Bewegungen die Chronaxiewerte für fast alle Muskeln und Nerven

Tabelle 1.

**Pflanzen.**

<i>Mimosa pudica</i>	Gelenk der Fiederblättchen	4 — 6 $\sigma$	K.UMRATH (6)
<i>Berberis</i>	Staubfäden	5 — 16 $\sigma$	
<i>Mimosa pudica</i>	primärer Blattstiel	200 — 400 $\sigma$	"
<i>Spirogyra</i>	Retraktion der Chromatophoren gegen das Zentrum der Zelle	etwa 10 Sek.	L. u. M. LAPICQUE (5)

**Avertebraten.**

<i>Vorticelle</i>	Stiel (20° C)	2 — 3 $\sigma$	L. LAPICQUE u. FAURÉ-FREMIET
-------------------	---------------	----------------	---------------------------------

*Muscheln.*

<i>Mytilus edulis</i>	Retraktion des Fußes	14 — 16 $\sigma$	L. u. M. LAPICQUE (3)
<i>Venus verrucosa</i>	" " "	8 — 12 $\sigma$	
<i>Solen vagina</i>	" " "	2,5 — 3 $\sigma$	MC CLENDON
<i>Pecten</i>	" " "	etwa 30 $\sigma$	

*Gastropoden.*

<i>Helix</i>	Motorische Nerven vom Pedalganglion zur Fußmuskulatur	20 $\sigma$	L. u. M. LAPICQUE (4)
<i>Patella</i>	Fußsohle, je nach der Reizstelle:	5 — 12 $\sigma$	L. u. M. LAPICQUE (3)
<i>Trochus lineatus</i>	Fußmuskel		
	Columella-Muskel (Retraktion ins Gehäuse)	30 $\sigma$	

*Cephalopoden.*

<i>Octopus vulgaris</i>	Herzventrikel	35 — 45 $\sigma$	H.FREDERICQ (5)
	Kiemenerzen	2 — 9 $\sigma$	
	Kiemenernen	1,15 $\sigma$	
	Nierenanhänge	2 — 11 $\sigma$	

*Arthropoden.*

<i>Palaemon serratus</i>	Schwanzflexoren	0,6 — 0,8 $\sigma$	H.FREDERICQ (5)
	(Schwimmbewegungen)		
<i>Carcinus maenas</i>	Schließmuskel der <i>kleinen</i> Schere	3 — 8 $\sigma$	L. u. M. LAPICQUE (3)
(NB. je kleiner das Tier, desto kürzer die Chronaxie!)	Schließmuskel der <i>großen</i> Schere	5 — 14 $\sigma$	
<i>Homarus vulgaris</i>	Motorische Fasern in der Ganglienketten	0,5 — 40 $\sigma$	H.FREDERICQ (6)
Verschiedene <i>Cancer</i> -Arten	Herzmuskel	1 — 3 $\sigma$	H.FREDERICQ (5)
<i>Palinurus vulgaris</i>	"	7 $\sigma$	
<i>Homarus vulgaris</i>	"	25 $\sigma$	
<i>Hydrophilus piceus</i>	Beinmuskulatur	0,3 — 0,8 $\sigma$	H.FREDERICQ (4)
<i>Calopteryx splendens</i>	Flügelmuskulatur	(0,42 $\sigma$ ) 0,48 — 0,72 $\sigma$	
<i>Bombus muscorum</i>	"	1,84 $\sigma$	
<i>Calliphora vomitoria</i>	"	0,8 — 1,12 $\sigma$	
	"		

Tabelle I (Fortsetzung).

*Anneliden.*

<i>Lumbricus</i>	Ganglienketten und Muskulatur	ca. 20 $\sigma$	M. LAPICQUE
<i>Hirudo</i>	„ „	ca. 30 $\sigma$	u. C. VEIL (2)

**Vertebraten.**

Fische (Knochen- und Knorpelfische)	Muskulatur	0,2 $\sigma$	MC CLENDON
<i>Scylliorhinus canicula</i> (Selachier)	Motorische spinale Zentren	0,1—0,3 $\sigma$	RIZZOLO
<i>Torpedo marmorata</i>	Elektrisches Organ (ebenso wie sein Nerv) 18—19°C	0,5 $\sigma$	A. u. B. CHAUCHARD (3) Dieselben u. M. HENNEGY BOUMAN
<i>Cyprinus tinca</i>	Gaumen-Muskulatur (zweierlei Muskelfasern!)	0,26 $\sigma$ und 33,3 $\sigma$	M. LAPICQUE
Frosch	Skelettmuskeln (NB. Charakteristische Differenzen zwischen den einzelnen Muskeln) M. sartorius (bei Verwendung sehr kleiner Elektrodenflächen)	0,14—0,7 $\sigma$	M. LAPICQUE
	Motorische Fasern für den Gastrocnemius	0,2 —0,5 $\sigma$	DAVIS HALLOWELL
	Motorische Fasern für den M. brachialis	0,3 —0,6 $\sigma$	VOGEL L. LAPICQUE u. LEGENDRE
	Motorische Fasern für den M. sartorius	0,6 $\sigma$	L. LAPICQUE u. LEGENDRE
	Motorische Fasern für den M. sartorius	1 $\sigma$	„
	Herzhemmende Vagusfasern	2 $\sigma$	L. LAPICQUE u. MEYERSON
	Vasomotoren im N. ischiadicus (bei intermittierender Reizung)	2—3 $\sigma$	L. LAPICQUE u. BOIGEY
	Herz-Ventrikel	5 $\sigma$	E. D. ADRIAN (4)
	„	4—6 $\sigma$ (1,9—14,7 $\sigma$ )	FIELD u. BRÜCKE (1)
	Motorische Fasern für den Magen	20 $\sigma$	L. LAPICQUE u. LEGENDRE
	Kloake		
	Ende des Sommers:	50 $\sigma$	FREDERICQ
	März, April:	500 $\sigma$	u. FLORKIN
	Magen (Streifen aus der Mitte)	70 $\sigma$	„
	„ „ „ „	etwa 1 Sek.	L. u. M. LAPICQUE (2)
	(NB. die Werte differieren nach FREDERICQ und FLORKIN sehr weitgehend je nach der Belastung des Präparates, der Jahreszeit usw.)		
	Gefäßmuskulatur	1—2 Sek.	L. u. M. LAPICQUE (6)
	Pigmentzellen	12—15 Sek. (Mittelwerte aus 5 Versuchen)	L. u. M. LAPICQUE (6)
<i>Bufo vulgaris</i>	Magenmuskulatur	0,4—1 Sek.	M. FLORKIN

Tabelle I (Fortsetzung).

Schildkröte	Skelettmuskeln	etwa 10 mal so lang wie beim Frosch	L. u. M. LAPICQUE (7)
	Marklose Nervenfasern	3,5—6 $\sigma$	P. HEIN- BECKER
Hund	N. facialis	0,15 $\sigma$	H. CARDOT u. H. LAUGIER
	M. digastricus	0,12 $\sigma$	"
	Motorische Rindenzone des Großhirns	0,3—0,5 $\sigma$	CHAUCHARD, A. u. B. (2)
	Herzventrikel	1,5—2 $\sigma$	H.FREDERICQ (2)
	"	2 $\sigma$	M. LAPICQUE u.
	"	bis 3,5 $\sigma$	H.FREDERICQ M. LAPICQUE u. VEIL (3)
	Herz während der Vagusreizung	0,5—1,0 $\sigma$	"
	Sekretorische Fasern in der Chorda tympani	2 $\sigma$	A.
	Vasomotoren im N. ischiadicus	2 $\sigma$	CHAUCHARD, A. u. B. (1)
	Herz-Vorhöfe	2—5 $\sigma$	M. LAPICQUE u. VEIL (3)
	Motorische Nervenfasern für die Milz	3,2 $\sigma$	CHAUCHARD, A. u. B. (4)
	Hissches Bündel	6 $\sigma$	M. LAPICQUE u. FREDERICQ
	" "	16—18—25 $\sigma$	M. LAPICQUE u. VEIL (3)
	PURKINJE sche Fasern	10—18 $\sigma$	"
	Pseudomotorische Fasern in der Chorda tympani für die Zungen- muskulatur	12—20 $\sigma$	BREMER u. RYLANT
	Muskulatur der Milz	1500 $\sigma$	CHAUCHARD, A. u. B. (4)
Schaf	Herz (linker Ventrikel)	2 $\sigma$	M. LAPICQUE u. VEIL (3)
Kaninchen	Motorische Fasern im N. laryngeus inf.	0,1 $\sigma$	MOURA CAMPOS u. A. u. B.
	N. depressor	0,4 $\sigma$	CHAUCHARD BOUMAN u. CHAUCHARD
Ratte	Verschiedene Muskeln Harnblase (37° C)	0,17—0,44 $\sigma$ 50—100 $\sigma$	G. BANU FREDERICQ u. FLORKIN
Mensch	M. biceps M. deltoideus M. supinator longus M. orbicularis und mimische Gesichtsmuskulatur haben je 2 motorische Reizpunkte, a mit kurzer, b mit längerer Chronaxie	0,15 $\sigma$ a: 0,20—0,36 $\sigma$ b: 0,44—0,72 $\sigma$	BOUR- GUIGNON u. LAUGIER BOUR- GUIGNON (2) BOUR- GUIGNON u. HUMBERT

Tabelle 1 (Fortsetzung).

Mensch	M. extensor digit. comm. N. radialis	0,5 $\sigma$	BOUR- GUIGNON u. LAUGIER
	Vasoconstrictoren der A. radialis	1 $\sigma$	CHAUCHARD u. HURYNOWICZ
	Retina (N. opticus?) bei elektrischer Reizung	1,2—3,6 $\sigma$	BOUR- GUIGNON u. DÉJEAN

höher als beim Erwachsenen sind; vergleichende Untersuchungen über die Chronaxie bei verschiedenen alten Kindern finden sich bei BANU.

H. J. VIERSMA vermißt eine strenge Beziehung zwischen Latenzzeit und Zuckungsdauer einerseits, Chronaxie andererseits bei neun vergleichend untersuchten Muskeln der Hinterpfote der Katze. Der M. soleus zuckt etwa dreimal so langsam wie die übrigen acht untersuchten Muskeln, während seine Chronaxie nicht länger ist als z. B. die des M. gastrocnemius.

Von Interesse für die vergleichende Physiologie ist auch die Beobachtung BOURGUIGNONS (1), daß die Chronaxie motorischer Nerven nach ihrer Durchschneidung bei Batrachiern und Reptilien nur auf das 4 bis 5fache, bei Vögeln auf das 40fache, bei Säugern dagegen auf das 100 bis 200 fache ansteigt.

Mir ist nur ein Fall bekannt, in dem sonderbarerweise ein träger reagierendes und die Erregung langsamer leitendes Organ eine relativ kurze Chronaxie zeigt, das ist das Herz während der Vagusreizung (H. FREDERICQ [1, 2 und 3], M. LAPICQUE u. C. VEIL (1), H. FIELD u. E. TH. BRÜCKE [1]). Das Herz der Warm- und Kaltblüter zeigt sowohl während eines Vagusstillstandes als auch bei künstlicher Treibung während der Vagusreizung eine Verkürzung seiner Chronaxie, bei Akzeleransreizung dagegen eine Verlängerung. Leider liegt bisher keine Untersuchung darüber vor, wie sich die Chronaxie des *Herzsinus* während der Vagusreizung verändert. Vielleicht ist die Chronaxie der reizbildenden Herzabschnitte doch verlängert und die Verkürzung der Kammerchronaxie nur ein Ausdruck für ihre stärkere Erholung während der Vagusreizung.

Abgesehen von den interessanten Beziehungen der Zeiterregbarkeit eines Organes zur Dauer seiner Einzelerregung und zur Geschwindigkeit der Erregungsleitung haben sich speziell bei Nerven alle diese erwähnten Funktionszeiten als abhängig von der Dicke der einzelnen Nervenfasern erwiesen. Diese Entdeckung verdanken wir LAPICQUE u. LEGENDRE. Sie fanden sowohl beim Frosch als auch beim Kaninchen, daß träge reagierende Muskeln von Nervenfasern kleineren Kalibers versorgt werden als flinker reagierende. Nun haben die motorischen Nerven träger Muskeln auch stets eine relativ lange Chronaxie, und die somit



zu erwartende Beziehung zwischen Chronaxie und Faserquerschnitt verschiedener Nerven des Frosches ergibt sich ohne weiteres aus der Tabelle 2.

Tabelle 2. (Nach LAPICQUE u. LEGENDRE.)

	Chronaxie in $\sigma$	Nervenfaserdurchmesser in $\mu$
1. Motorische Fasern für den <i>M. gastrocnemius</i> . . .	0,3	20
2. " " " " " <i>brachialis</i> . . . . .	0,6	13
3. " " " " " <i>sartorius</i> . . . . .	1	11
4. Herzhemmende Vagusfasern. . . . .	2	7
5. Motorische Fasern f. d. Magen (postganglionär)	20	2

Die durchschnittliche Dicke der Fasern des N. ischiadicus nimmt nach LAPICQUE u. DESOILLE und nach KREINDLER gegen die Peripherie zu ab, d. h., daß die Muskeln des Oberschenkels im allgemeinen von dickeren Nervenfasern versorgt werden als die des Unterschenkels, die des Unterschenkels von dickeren als die des Fußes. Dem entsprechen vollkommen die Chronaxiewerte, die Mme LAPICQUE für die einzelnen Muskeln der hinteren Extremität des Frosches fand; auch hier gilt das Gesetz, daß dicke Nervenfasern eine relativ kurze Chronaxie haben und umgekehrt.

Die Entdeckung von LAPICQUE u. LEGENDRE hat eine besondere Bedeutung dadurch gewonnen, daß sie auch eine Erklärung für die von GASSER u. ERLANGER (1) beobachtete Zusammensetzung der Nervenregungswellen aus Teilwellen von verschiedener Fortpflanzungsgeschwindigkeit bringt. GASSER u. ERLANGER hatten beobachtet, daß der Aktionsstrom eines Nervenstammes sich um so deutlicher in drei bis vier mehr oder weniger getrennte Wellen ( $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  usw.) aufspaltet, je weiter sich die Erregung von der Reizstelle entfernt; d. h., daß in einem solchen Nervenstamm Fasergruppen von verschiedener Leitungsgeschwindigkeit vereinigt sind. Nun gibt es aber auch Nerven, wie z. B. den N. phrenicus, an denen eine solche Differenz in der Leitungsgeschwindigkeit der verschiedenen Fasern nicht nachweisbar ist, und solche Nerven zeigen histologisch Fasern von durchwegs gleicher Querschnittgröße. Dagegen führen Nerven, wie z. B. der N. saphenus, deren Aktionsstrom sich sehr deutlich in Teilwellen aufspaltet, Fasern von ganz verschiedener Dicke. Diese Beobachtung spricht entschieden für die Annahme, daß, so wie die Chronaxie, auch die Leitungsgeschwindigkeit eine Funktion des Durchmessers der Nervenfasern ist (LAPICQUE, GASSER u. DESOILLE).

Es wurde oben (S. 335) die von A. V. HILL aufgestellte Gleichung für die Abhängigkeit der Reizdauer von der Spannung konstanter Reizströme erwähnt. Sie lautet:  $i = \frac{\lambda}{1 - \mu \theta t}$ ;  $i$  ist die Spannung des eben

wirksamen Stromes,  $t$  die Durchströmungsdauer,  $\lambda$ ,  $\mu$  und  $\Theta$  sind Konstanten;  $\lambda$  entspricht der Spannung eines bei unendlich langer Schließungszeit eben wirksamen Stromes (der Rheobase).  $\Theta$  ist durch die Gleichung definiert:

$$\Theta = e - k \frac{\pi^2}{a^2}$$

in der  $a$  den Abstand der bei der Reizung polarisierten Grenzschichten (Membranen) und  $k$  nach der HILLSchen Annahme die Diffusionskonstante des erregenden Ions darstellt.

Die Berechnung der HILLSchen Konstanten, speziell des Wertes von  $\Theta$ , der immer kleiner als 1 sein muß, ist für eine große Reihe von Reizzeit-Spannungsbeziehungen durchgeführt worden<sup>1</sup>. LUCAS hat den  $\log \Theta$  für verschiedene Nerven und Muskeln von Amphibien berechnet, und UMRATH (6) bringt in langen Tabellen die Werte von  $-\log \Theta$ ,  $k$  und von  $\mu$ , die er aus eigenen Versuchen und aus Angaben in der Literatur für eine sehr große Zahl verschiedener erregbarer Gewebe berechnet hat. UMRATH (6) schreibt:

„Vom Standpunkte der vergleichenden Physiologie kann man noch nicht viel sagen. Die Werte von  $k$  liegen in dem Intervall von 170 bis 0,00003. Im allgemeinen scheinen Einzellern und Pflanzen niedrige Werte zuzukommen, während ‚funktionell hochstehende‘ Systeme größere  $k$ -Zahlen aufzuweisen scheinen.“

Vergleichende Tabellen mit Werten von  $k \frac{\pi^2}{a^2}$  für verschiedene pflanzliche und tierische Organe finden sich bei UMRATH (4, 6 und 7).

Für eine große Zahl von Versuchen an Froschmuskeln haben JINNAKA u. AZUMA (2) die Konstante  $\Theta$  berechnet. Sie fanden aber, daß bei ein und demselben Versuchsmuskel mit der Variation von Reizstärke und Reizdauer sich auch der Wert von  $\Theta$  ständig änderte (beinahe um 200%), so daß sie  $\Theta$  nicht für eine Konstante sondern für eine von den Membranänderungen abhängige Variable halten. Es ist aber zu bedenken, daß JINNAKA u. AZUMA bei der Art, wie sie die Elektroden an den Muskel angelegt haben, sicher nicht die ganze Muskelfaser der Länge nach durchströmten, sondern meist die Wirkungen von Quer- oder Schrägdurchströmungen sahen; unter diesen Umständen ist die einfache Formel von HILL nicht anwendbar, so daß die scheinbare Variabilität von  $\Theta$  nicht unbedingt in Widerspruch zu HILLS Theorie steht.

Es ist hier nicht der Ort, die zum großen Teile spekulativen Erwägungen zu erörtern, die von der vergleichenden Untersuchung der Zeiterregbarkeit verschiedener Gewebe ihren Ausgang genommen haben. Jedenfalls ist aber die Tatsache, daß die Schwellenreizstärke

<sup>1</sup> Ein Beispiel, wie die Berechnung von  $\mu$  und  $\Theta$  durchgeführt werden kann, findet sich bei K. LUCAS (6). Wegen der Berechnung der Konstanten  $a$  und  $k$  vergleiche K. UMRATH (6), speziell S. 443ff.

bei allen erregbaren Gebilden in oft scharf präzisierbarer Weise von den zeitlichen Verhältnissen (Dauer, Anstiegsgeschwindigkeit, Frequenz usw.) der die Schwellenerregung auslösenden Reize abhängig ist, vergleichend physiologisch von sehr großer Bedeutung. Wir werden dies durch die in den folgenden Kapiteln zu erörternden Tatsachen noch deutlicher erkennen lernen, denn wir werden sehen, daß die Dauer und der Verlauf der Einzelerregung sowie die Geschwindigkeit ihrer Fortpflanzung in einer absolut deutlich zu erkennenden, wenn auch heute noch nicht immer mathematisch zu erfassenden Beziehung zur Zeiterregbarkeit der einzelnen irritablen Gewebe steht.

## II. Der Erregungsvorgang.

### A. Die Einzelerregung.

Wir stellen den Zustand der Erregung eines Organes im allgemeinen in einen Gegensatz zum Zustand der Organruhe. Dadurch ergibt sich eine Abhängigkeit der Definition des Erregungsbegriffes von der Definition des Begriffes der Ruhe, ähnlich wie CLAUDE BERNARD einmal von Leben und Tod gesagt hat: *La vie et la mort sont deux états qu'on ne comprend que par leur opposition.*

Man könnte die Organruhe mit EWALD HERING als den Zustand eines autonomen Stoffwechselgleichgewichtes auffassen, und in der Tat haben auch neuerdings wieder BISHOP, ERLANGER u. GASSER den Ruhezustand des Nerven als Gleichgewicht zwischen zwei antagonistischen Reaktionen gedeutet. Wenn wir aber daran denken, daß eine Muskelfaser oder eine Drüsenzelle nach kräftiger Tätigkeit Stunden bis zur völligen Erholung brauchen kann, und daß wir sie während dieser Zeit doch allgemein als „ruhend“ bezeichnen, so glaube ich, daß wir nach einer anderen Definition der Organruhe suchen müssen. Vom biologischen Standpunkt läßt sich der Ruhezustand eines Organes kennzeichnen als jener Zustand, in dem das betreffende Organ seine spezifische Leistung für den Gesamtorganismus nicht verrichtet. Dann können wir den gegensinnigen Zustand der Erregung definieren als die Gesamtheit der physikalischen und chemischen Vorgänge vom Momente des Wirksamwerdens eines Reizes bis zur Rückkehr des Organs in den Ruhezustand. Damit ist implizite gesagt, daß wir nur bei solchen Organen von einer Erregung sprechen können, die ihre spezifische Funktion nicht dauernd oder nur *scheinbar* dauernd ausüben. Auch bei den „dauernd“ tonisch erregten Organen handelt es sich wahrscheinlich immer um ein Alternieren von Erregung und Ruhe. So dürften abwechselnd *verschiedene* Partien z. B. eines Schließmuskels für den dauernden Verschuß des betreffenden Lumens sorgen, oder „Halbzentren“ im Sinne GRAHAM BROWNS in ständigem Gegenspiel als Dauerregulatoren, z. B. des Wärmehaushaltes, des osmotischen Druckes,

des Herzschlages usw. fungieren. Eine *wirkliche* spezifische Dauerleistung eines Gewebes für den Gesamtorganismus beruht wohl immer nur auf bestimmten chemisch-physikalischen, von irgendwelchen Erregungsprozessen unabhängigen Eigenschaften des betreffenden Gewebes, wie wir dies an den Erythrozyten, dem Bindegewebe, den Nierenglomerulis und wohl auch noch in anderen Fällen sehen.

Inwieweit die Erregungsvorgänge bei den verschiedenen Geweben, den sensitiven Pflanzen, Muskeln, Nerven, Drüsen, Cilien usw. chemisch und physikalisch vergleichbar sind, wissen wir nicht. Sicher sind die Vorgänge in einer Muskelfaser nicht einfach identisch mit jenen in einer Drüsenzelle, aber dennoch sprechen manche Beobachtungen dafür, daß es einzelne *allgemeine* Merkmale des Erregungsprozesses gibt. Die modernen Vorstellungen über den Vorgang der Erregung haben ihre Grundlage im wesentlichen in der zuerst von BERNSTEIN (1) klar formulierten „Membrantheorie“. Wir stellen uns im Allgemeinen vor, daß der Erregungsprozeß eingeleitet wird von Vorgängen, die sich an Grenzflächen verschiedener Phasen des Zellprotoplasmas abspielen. Solche Phasengrenzflächen (z. B. zwischen einer wässerigen und einer lipoiden Phase) werden meist als „Membranen“ bezeichnet.

Die Erfahrung lehrt nun, daß zwischen der Oberfläche und dem Querschnitt, also zwischen der Außen- und der Innenseite lebender Zellen stets eine Potentialdifferenz nachweisbar ist, daß also die „Plasmamembran“, welche die Oberfläche einer Zelle bildet, „polarisiert“ ist, und zwar in dem Sinne, daß ihre Außenseite eine positive, ihre Innenseite eine negative Ladung trägt. Diese elektrische Doppelschicht spricht dafür, daß die Grenzmembran für verschiedene Ionen nicht gleich permeabel ist, und zwar müßte sie für Anionen weniger durchgängig sein als für Kationen. Das gilt aber nur für den Zustand der Ruhe; HÖBER hat die Theorie aufgestellt, daß die Grenzschichten der Zellen während des Erregungsvorganges für Ionen durchgängiger werden, nachdem schon BERNSTEIN eine „Verdichtung“ der Grenzmembran an der Anode, eine Auflockerung an der Kathode angenommen hatte. Ein besonders drastisches Beispiel für eine solche Kathodenwirkung geben die histologischen Bilder durchströmter Drüsenzellen, wie z. B. die der Glandulae olfactoriae des Frosches, an denen H. WASTL (1) die polaren Wirkungen konstanter Ströme untersucht hat. Aber auch am Nerven läßt sich histologisch (Färbung mit Toluidinblau nach BETHE) z. B. die verdichtende Wirkung der Anode und die auflockernde Wirkung der Kathode nachweisen (vgl. z. B. MACKUTH). Daß auch bei den Bewegungen der Mimosenblätter eine Permeabilitätserhöhung der Protoplasmamembran in den erregten Zellen nachweisbar ist, hat B. SEN gezeigt. Die kathodische Auflockerung und die anodische Verdichtung der Membranen erregbarer Zellen scheint aber keinem ganz allgemein gültigen Gesetz zu folgen. So beschreibt z. B. VERWORN (1) bei Pro-

tozoen eine zunächst lokale, dann bei längerer Durchströmung immer weiter fortschreitende Plasmolyse an der anodischen Seite des Zelleibes.

Die erste Wirkung einer erfolgreichen elektrischen und — wie oben erörtert wurde — wohl auch jeder anderen Reizung wäre demnach eine Steigerung der Ionenpermeabilität an der gereizten Stelle der Oberflächengrenzschicht. Diese Permeabilitätssteigerung läßt die elektrische Doppelschicht an der mit Erfolg gereizten Stelle verschwinden, die Stelle wird also depolarisiert, und sie wird sich deshalb elektro-negativ gegenüber der intakten, noch normal positiv polarisierten Oberfläche einer ruhenden Organstelle verhalten. Diese durch eine zunächst noch lokale Erregung auftretende Potentialdifferenz ist nach der Membrantheorie die Quelle des Aktionsstromes.

Wir wollen hier nur eine einzelne Phase des Aktionsstromes berücksichtigen und nicht den erst durch die Fortleitung der Erregungswelle zustande kommenden doppelphasigen Aktionsstrom. Leiten wir von einer erregten und einer aus irgendeinem Grunde dauernd unerregt bleibenden Stelle eines Organes die entstehenden Ströme zu einem Galvanometer ab, so sehen wir, daß im Momente des Wirksamwerdens eines Reizes ein an Stärke allmählich zunehmender Strom auftritt, der im Ableitungskreise von der ruhenden zur erregten Stelle fließt. Er erreicht nach verschieden langer Zeit das Maximum seiner elektromotorischen Kraft („Anstiegszeit“ des Aktionsstromes) und nimmt dann, mit etwas geringerer Geschwindigkeit wieder an Stärke ab, um nach einiger Zeit vollkommen zu erlöschen. Dieser Abnahme des Aktionsstromes entspricht nach der Membrantheorie eine allmähliche Wiederentwicklung der elektrischen Doppelschicht an der zuvor erregten Stelle, also eine Wiederherstellung des ursprünglichen Ruhezustandes an der Organoberfläche.

Wir bezeichnen einen Erregungsvorgang, der nur von einem einzigen, nicht von mehreren nacheinanderfolgenden Aktionsströmen begleitet ist als eine „Einzelerrregung“. Die scharfe Isolierung einer solchen Einzelerrregung ist nicht immer leicht möglich; sie ist in vielen Fällen, z. B. bei der Drüsentätigkeit, überhaupt noch nicht gelungen, so daß wir heute auch noch nicht mit Bestimmtheit sagen können, ob die Erregung der Drüsenzellen in dieser Hinsicht unmittelbar mit der einer Muskel- oder Nervenfasern verglichen werden kann. Die Schwierigkeit des Studiums der isolierten Einzelerrregung liegt vor allem darin, daß die Organe meist aus einer großen Zahl erregbarer Elemente, Muskel-, Nervenfasern usw. zusammengesetzt sind, so daß wir an ihnen meistens nur die Summe der Erregungen aller dieser Elemente beobachten, und erst durch schwierige Kunstgriffe die Vorgänge im isolierten Einzel-element untersuchen können.

Zuerst wurde die Einzelerrregung in der „Zuckung“ des Muskels erkannt, jener rasch vorübergehenden Kontraktion, mit der der Wirbel-

tierskelettmuskel auf sehr kurz dauernde Reize reagiert. Die rasche Aufeinanderfolge solcher Einzelerregungen bezeichnen wir nach der kontinuierlichen Zusammenziehung, die ein Muskel bei frequenter Reizung zeigt, als „Tetanus“.

Zu einer Definition der Einzelerregung werden wir natürlich erst dann gelangen, wenn wir das Wesen der Erregung an und für sich erkannt haben werden; es kann sich also bei dem Versuche einer Abgrenzung des Begriffes Einzelerregung heute im wesentlichen nur darum handeln, sie von tetanischen und tonischen Erregungszuständen zu unterscheiden, wobei wir als „tonisch“ länger dauernde Verkürzungszustände kontraktile Elemente bezeichnen wollen, denen — im Gegensatz zum Tetanus — nicht periodisch wiederkehrende Erregungen, sondern eine hypothetische kontinuierliche Zustandsänderung zugrunde liegt.

Wir sehen das wichtigste Kriterium der Einzelerregung darin, daß ihr ein *einzelner*, je nach der Art der Ableitung ein- oder zweiphasischer Aktionsstrom entspricht. Nur aus dem Verlaufe der Aktionsstromkurve können wir, also etwa bei trägen Kontraktionen (z. B. glattemuskuliger Organe), sagen, ob solche Kontraktionen als Einzelerregungen, als summierte Kontraktionen oder als Tetani aufzufassen sind. Es gibt aber Fälle, in denen uns auch die Aktionsströme noch im Stiche lassen; so ist z. B. aus dem Verlaufe der Ströme, die man von einer schwitzenden Katzenpfote ableiten kann (WANG und RICHTER), nicht zu entnehmen, ob hier sozusagen eine Einzelerregung des gesamten Schweißdrüsenapparates vorliegt oder nur eine Summe zahlreicher phasendifferenzierter Strömchen der einzelnen Drüsen.

Auch die Aktionsstromkurve kann also unter Umständen nur scheinbar ganz einheitlich und glatt verlaufen. Mit absoluter Sicherheit können wir die zeitlichen Verhältnisse oder die ableitbare elektromotorische Kraft einer Aktionsstromphase nur dann beobachten und messen, wenn wir sie von einer *einzig* erregten Faser ableiten oder von einem parallelfaserigen Organ, das aus funktionell vollkommen gleichartigen Fasern zusammengesetzt ist. Selbst an einem scheinbar so homogenen Organ, wie einem Nerven einer Wirbeltierextremität haben ERLANGER u. GASSER nachgewiesen, daß der Aktionsstrom sich aus mehreren, in mancher Hinsicht voneinander verschiedenen Partialaktionsströmen zusammensetzt. Diese Entdeckung war, ebenso wie die Ableitung der Aktionsströme, von einer einzelnen Faser (ADRIAN u. Y. ZOTTERMANN [1, 2 und 3]) nur durch eine weitgehende Verstärkung der Ströme mittels Elektronenröhren möglich. Sie wurde ferner wesentlich erleichtert durch die Verwendung der BRAUNschen Röhre an Stelle eines Galvanometers (GASSER u. ERLANGER). Der Vorzug der BRAUNschen Röhre liegt in dem Fehlen einer trägen Masse, denn das Kathodenstrahlbündel folgt ohne Trägheit allen durch die

verstärkten Aktionsströme hervorgerufenen Schwankungen des elektrischen Feldes. Die recht bedeutenden Fehler, die nach unseren heutigen Kenntnissen an den alten Methoden haften oder noch haften können, bedingen es, daß wir viele ältere Angaben über den Verlauf von Aktionsströmen verschiedener Organe heute mit einer gewissen Skepsis ansehen müssen.

An der Muskelfaser kann uns die Formänderung, die Kontraktion und ihr Fortschreiten als „Kontraktionswelle“ in ähnlicher, wenn auch nicht in so vollkommener Weise Aufschluß über gewisse Eigentümlichkeiten des Erregungsablaufes geben, wie der Aktionsstrom. Auch die Beobachtung von Flimmerepithelien, amöboiden Bewegungen, manchen Leuchtphänomenen usw. sind zum Teil in dieser Hinsicht verwertbar. Aber wir können oft aus dem Aktionsstrombild entnehmen, daß Kontraktionsvorgänge, die äußerlich ganz den Eindruck einer Einzelerrregung machen, sich doch aus kürzeren oder auch längeren *Gruppen* von Einzelerrregungen zusammensetzen, wie z. B. der Herzschlag der Arthropoden oder die Schluckwelle am quergestreiften Ösophagusabschnitt. Speziell sind Angaben über die „Zuckungsdauer“ träge reagierender Muskeln, vor allem der glatten Muskeln, nicht ohne weiteres zu vergleichenden Betrachtungen brauchbar; abgesehen von der Möglichkeit, daß solche Muskeln auf Einzelreize mit Tetanis reagieren, sind Angaben über ihre Zuckungsdauer für unsere Zwecke auch deshalb nicht ohne weiteres verwertbar, weil L. u. M. LAPICQUE (1) gezeigt haben, daß die Kontraktion z. B. des Schließmuskels der Krabben Schere (*Carcinus maenas*) ganz verschieden verläuft, je nach dem, ob wir zur Reizung einen (inadäquaten) Induktionsstrom verwenden oder einen kurzen galvanischen Stromstoß. Auf diesen letztgenannten Reiz reagiert z. B. die Krabben Schere mit einer viel rascheren Kontraktion als auf einen Induktionsschlag. Diese Erfahrungen drängen uns dazu, allgemeine Erregungsgesetze eher am Verhalten der Aktionsströme als an anderen Begleiterscheinungen des Erregungsvorganges zu studieren. EWALD HERING (2) hat auf Grund seiner Vorstellungen über die Vorgänge in der lebendigen Substanz bekanntlich grundsätzlich zwischen assimilatorischen und dissimilatorischen Prozessen unterschieden, und zwar sah er in dem Erregungsvorgang einen Ausdruck für das Überwiegen der Dissimilation über die Assimilation. Ich habe schon erwähnt, daß auch die besten Kenner der Nervenerrregung, BISHOP, ERLANGER u. GASSER, ganz analog wie HERING zwei gegensinnige Vorgänge bei der Nervenerrregung postulieren; sie schreiben: „the discharge due to excitation is the result of one reaction, possibly located in the neurofibrils, which proceeds logarithmically, until abruptly inhibited by the second or recovery reaction, possibly between fibrils and neuroplasm substance“.

Jede Einzelerrregung besteht ganz allgemein gesprochen aus einer

dissimilatorischen und einer *einzig*en ihr folgenden assimilatorischen Phase. Es ist kein Gemeinplatz, dies auszusprechen, denn es wäre durchaus denkbar, daß wir Einzelerregungen kennen lernten, bei denen z. B. der dissimilatorischen Phase ein assimilatorischer „Vorschlag“ voranging, d. h., daß das zu erregende Gewebe durch den Reiz zuerst gewissermaßen zur optimalen Bereitschaft oder optimalen Leistungsfähigkeit aufgeladen würde, so wie — um einen drastischen (allerdings auch hinkenden) Vergleich zu wählen — dem Niesen eine tiefe Inspiration vorangeht. Es ist zu vermuten, daß sich ein solcher assimilatorischer Erregungsvorschlag als positive Vorzacke vor dem Aktionsstrom äußern würde. Ein solcher Vorschlag ist mit absoluter Regelmäßigkeit an den Aktionsströmen des Ureters zu beobachten (ORBELI u. BRÜCKE), ohne daß eine sichere Deutung hierfür bisher möglich wäre. Den Ureteraktionsströmen außerordentlich ähnlich verlaufen die Aktionsströme des Wiederkäuermagens (VAN DER HEYDE); auch sie zeigen meist vor der negativen Hauptphase einen positiven Vorschlag und sie enden auch wie die Ureteraktionsströme mit einer positiven Nachschwankung. Merkwürdigerweise findet CRAIB (1 und 2) ganz analoge dreiphasige (positiv-negativ-positive) Aktionsströme auch an den Herzmuskelstreifen und am Froschsartorius, wenn er die Organe nicht in Luft sondern unter RINGERScher Lösung untersucht. Es scheint mir aber doch noch fraglich, ob wir, wie dies CRAIB tut, solche positive Vor- und Nachzacken als typisch für den normalen einphasigen Aktionsstrom ansehen sollen.

Bei allen Nerven, Muskeln und elektrischen Organen, sowie auch bei den reizleitenden Systemen sensitiver Pflanzen äußert sich die Erregung durch eine im Prinzip gleichartige vorübergehende Potentialänderung, welche die Ableitung des typischen einphasischen Aktionsstromes ermöglicht, der im Ableitungskreis von irgendeiner ruhenden Organstelle zur erregten verläuft. Die Untersuchung der elektromotorischen Kraft dieser Ströme hat wenig Wert, da wir ja immer nur einen Bruchteil, und zwar einen seiner Größe nach nicht zu bestimmen den Bruchteil des Aktionsstromes ableiten können. Auffallend scheint es mir immerhin, daß — abgesehen von den elektrischen Organen der Zitterfische — sich an fast allen erregbaren Geweben Werte von einigen  $10^{-3}$  bis  $10^{-2}$  Volt für die elektromotorische Kraft der ableitbaren Aktionsströme ergeben. Sehr niedrige Spannungen hat GARTEN (4) an einphasischen Aktionsströmen des N. splenicus des Pferdes gemessen (etwa  $2$  bis  $4 \times 10^{-4}$  Volt). Niedrige Werte finden sich auch bei der glatten Muskulatur, so fand ich (1) am M. retractor penis des Hundes Werte von  $1$  bis  $2 \times 10^{-3}$  Volt; GARTEN (4) schätzt das Maximum der elektromotorischen Kraft bei Hunde-Ischiadicis auf 4 Millivolt.

Außerordentlich schwache Ströme hat ferner ADRIAN (5) von sensiblen, im N. ischiadicus verlaufenden Muskelnerven des Frosches ab-



geleitet. Die elektromotorische Kraft der Einzelaktionsströme lag bei diesen Versuchen zwischen 0,015 und 0,025 Millivolt. (Man beachte aber hierbei den breiten Nebenschluß durch die übrigen, nicht erregten Fasern des Nerven.) Am Nervus olfactorius des Hechtes beträgt dagegen die elektromotorische Kraft des Aktionsstromes nach den von GARTEN ([3]; vgl. speziell Tafel XIII) mitgeteilten, korrigierten Kapillarelektrometerkurven bis zu 0,01 Volt. Von der Skelettmuskulatur der warm- und kaltblütigen Vertebraten lassen sich Aktionsströme von etwa 2 bis  $8 \times 10^{-2}$  Volt ableiten. Für die maximale Kraft der Aktionsströme des Froschartorius werden z. B. Werte von 0,026 bis 0,037 Volt angegeben (ADRIAN und OWEN). Ähnliche Werte ergeben sich aus den von UMRATH (4) mitgeteilten Kurven der Negativitätswellen bei sensitiven Pflanzen (Biophytum und Mimosa).

Im allgemeinen gilt die Regel, daß träge verlaufende Erregungswellen von schwächeren Aktionsströmen begleitet werden als rasch verlaufende Erregungen; doch verliert diese Regel ihre Gültigkeit, wenn wir sehr verschiedene Organe vergleichen. So entspricht z. B. die elektromotorische Kraft der sehr langsam ablaufenden Negativitätswellen bei Pflanzen jener, die wir bei den raschesten Erregungen im Tierreich beobachteten.

Von ganz anderer Größenordnung ist bekanntlich die Spannung der Entladungen der elektrischen Fische, die mehrere hundert Volt betragen kann; so betrug z. B. die Schlagspannung bei einem von EILENFELDT beobachteten, 90 cm langen Zitteraal 866 Volt! Wenn man aber aus dem Verhältnis der Schlagspannung zur Zahl der hintereinander geschalteten einzelnen Platten des elektrischen Organs den Anteil eines einzelnen elektrischen „Elementes“ berechnet, so erhält man Werte, die noch von der Größenordnung der sonst zu beobachtenden bioelektrischen Potentiale sind (vgl. H. ROSENBERG). Für Raja sind pro Platte etwa 0,02 Volt errechnet worden, für eine einzelne Malopterurusplatte, ebenso wie für eine Torpedo- oder eine Astrapelplatte etwa 0,08 Volt. Die höchsten Werte scheinen bei Gymnotus vorzukommen (etwa 0,14 Volt).

Die elektromotorischen Vorgänge bei der Drüsentätigkeit oder z. B. die Netzhautströme sollen hier nicht erörtert werden, da wir noch nicht genügend darüber orientiert sind, ob diese Vorgänge mit den typischen Aktionsströmen erregungsleitender Gewebe unmittelbar verglichen werden dürfen. Wesentlich größeres Interesse als die cum copia salis aufzunehmenden Angaben über die elektromotorische Kraft der ableitbaren Aktionsströme verdienen die zeitlichen Verhältnisse des Aktionsstromverlaufes bei den verschiedenen Geweben. Ausnahmslos finden wir, daß die Anstiegszeit des Aktionsstromes (die „Crescente“) kürzer ist als die Abfallzeit; da die Rückkehr der Aktionsströme zum Nullwert asymptotisch erfolgt, läßt sich ihre Gesamtdauer nicht exakt messen.

Wohl aber können wir die *Anstiegszeit* der Aktionsströme in vielen Fällen recht genau angeben. Die zuverlässigsten Angaben beruhen auf den Messungen an den bisher allerdings erst spärlich vorliegenden Kurven, die mit Hilfe des Kathodenstrahl-Oszillographen gewonnen worden sind, und an korrigierten Kapillarelektrometerkurven. Die Messungen an Saitengalvanometeraufnahmen kommen den richtigsten Zeitwerten um so näher, je träger die verzeichnete Stromschwankung verläuft, und je rascher sich die Saite einstellt (je stärker sie gespannt ist). Eine Fehlerquelle bei der Messung der Anstiegsdauer eines Aktionsstromes liegt in vielen Fällen auch darin, daß nicht alle Gewebelemente, deren Aktionsstrom abgeleitet wird, absolut gleichzeitig in Erregung geraten. Wenn z. B., wie dies in der Regel der Fall ist, innerhalb eines Nervenstammes Fasern von verschiedener Leitungsgeschwindigkeit vereinigt sind, so werden diese Fasern mit um so größeren zeitlichen Differenzen in Erregung geraten, je weiter die Erregungswelle von der Reizstelle aus gelaufen ist; wir werden dann an der Reizstelle selbst kürzere Werte für die Anstiegszeit der Aktionsströme messen als an anderen von der Reizstelle entfernteren Stellen (vgl. ERLANGER, BISHOP u. GASSER). Sicher spielt diese Fehlerquelle z. B. auch bei den Aktionsströmen von Herzabschnitten eine große Rolle. Es ist klar, daß wir die Anstiegszeit des Aktionsstromes nur an „einphasischen“, d. h. von einer intakten und einer vollkommen abgetöteten Stelle abgeleiteten Aktionsströmen messen können, weil bei der Ableitung von zwei intakten Stellen eines Organes die zweite, entgegengesetzt gerichtete Aktionsstromphase die erste meist vor Erreichung ihres Maximums unterbricht; so ist z. B. die *R-Zacke* des Elektrokardiogrammes für die Messung der Anstiegszeit des Ventrikelaktionsstromes völlig unbrauchbar.

Für kontraktile Organe kann uns auch der zeitliche Verlauf der Form- und Spannungsänderung während der Erregung einen Anhaltspunkt für die vergleichende Betrachtung geben. Eine gewisse Unsicherheit haftet aber — wie oben schon erwähnt wurde — solchen vergleichenden Beobachtungen deshalb an, weil wir aus dem Verlauf z. B. der Kontraktionskurven eines Muskels nicht ohne weiteres sagen können, ob dieser Kontraktion wirklich eine Einzelerregung zugrunde liegt. Speziell gilt dies Bedenken für die glatte Muskulatur und für die Muskeln und andere kontraktile Elemente der Avertebraten, über deren Physiologie wir noch wenig unterrichtet sind.

Wie sehr unter Umständen das zeitliche Verhältnis zwischen der Kontraktions- und der Expansionsphase bei kontraktile Geweben von Avertebraten von jenem Verhältnis abweichen kann, das wir von der Vertebratenmuskulatur her kennen, zeigt z. B. die Kurve der Längenänderung des Stieles von *Vorticella*. Diese Kurve (Abb. 8) ist nach Messungen an den Aufnahmen eines kinematographischen Films gezeichnet (BĚLEHRADEK u. PASPA). Die beiden Phasen dauern bei

der Vorticelle  $< 63 \sigma$  und  $1750 \sigma$ , während die Vergleichswerte für den Froschartorius  $32,4$  und  $64,8 \sigma$  sind (BETHE u. HAPPEL).

Die einzelnen Fasern eines Organs dürften wohl kaum je funktionell einander alle ganz gleichen. Oft ist aber der Unterschied in der Reaktionsgeschwindigkeit so groß, daß z. B. ein Muskel auf eine Einzelreizung mit einer doppelgipfeligen Zuckung oder einem solchen Aktionsstrom reagiert. So zeigt z. B. die Zuckungskurve des *M. supraspinatus* der Katze zwei Gipfel (nach  $36$  bis  $48 \sigma$  und nach über  $100 \sigma$  [DENNY-BROWN u. LIDDEL]); ebenso zeigt der aus glatter und quergestreifter Muskulatur sich aufbauende Ösophagus der Säuger einen zweigipfeligen Aktionsstrom (BRÜCKE u. INOUE). Nach BREMER lassen sich an allen Amphibienmuskeln zwei verschieden rasch reagierende kontraktile Elemente nachweisen; er konnte z. B. am Froschgastroknehmus durch Doppelreize (Intervall etwa  $3$  bis  $6 \sigma$ ) neben der gewöhnlich zu beobachtenden, rasch verlaufenden Zuckung noch eine zweite trägere Kontraktion beobachten.

Daß bei Einzelzuckungen verschieden rasch reagierender Muskeln die Dauer des Aktionsstromes jener der Kontraktion annähernd proportional ist, ist mehrfach festgestellt worden. So fand z. B. BABKIN, daß der Aktionsstrom des träge reagierenden *M. hyoglossus* durchschnittlich in  $8,8 \sigma$  sein Maximum erreicht, der des rascher sich kontrahierenden *M. sartorius* schon in  $6,3 \sigma$  (Temp.  $10^{\circ}$  bzw.  $9$  bis  $8^{\circ} \text{C}$ ).

Sehr häufig beobachtet man nach Ablauf eines einphasischen Aktionsstromes einen sogenannten „Negativitätsrückstand“. Diese verzögerte Rückkehr zum normalen elektrischen Potential ist besonders stark an Crustazeennerven ausgeprägt, an denen LEVIN (in dieser Arbeit findet sich die ältere Literatur) sie studiert hat. Es handelt sich dabei um einen Vorgang, der sicher an der von der Erregungswelle durchlaufenen Faser lokalisiert ist, und nicht etwa um eine vorübergehende Abschwächung des Längsquerschnittstromes infolge einer Änderung des Querschnittspotentials. Am Krabbennerven (*Maja*, *Cancer* und *Homarus*)

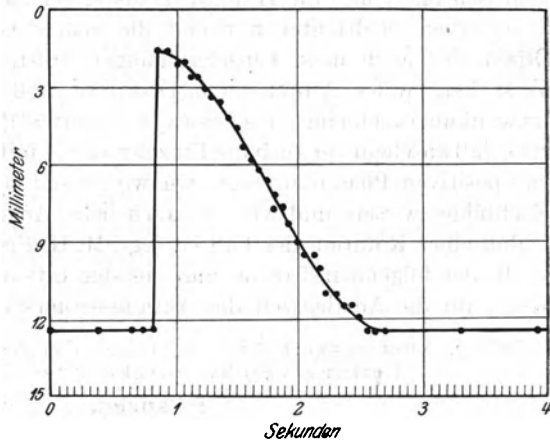


Abb. 8. Verlauf der Verkürzung und Expansion des Stieles einer *Vorticella* nach Messungen an den Einzelaufnahmen eines kinematographischen Films (16 Aufnahmen in der Sekunde). (Nach BĚLEHRADEK u. PASPA.)



Tiere.

Tier	Organ	Anstiegszeit der Negativitätswelle in Sek.	Leitungsgeschwindigkeit in cm sec <sup>-1</sup>	Anstiegslänge der Negativitätswelle in cm	Autor
<b>Avertebraten.</b>					
<i>Sipunculus nudus</i> . . . . .	Retractor	0,026	103	2,7	R. F. FUCHS
<i>Anodonta</i> . . . . .	Verbindungsnerv	0,1	5 (13—16° C)	0,5	J. LEINWEBER
<i>Aplysia</i> . . . . .	Kropf	2,3 (3—5)	1,7	3,9	R. DITTLER (1)
<i>Eledone moschata</i> . . . . .	Mantelnerv	0,0041	63	0,26	S. FUCHS
<i>Eledone moschata</i> . . . . .	"	0,0027	452	1,2	BORUTTAU (1)
<i>Octopus vulgaris</i>	"	0,0062	155	0,96	S. FUCHS
<i>Octopus vulgaris</i>	"	0,0019	451	0,86	BORUTTAU (2)
<i>Scaevurgus tetracirrus</i> (Cephalopode) . . . . .	"	0,0058	147	0,85	S. FUCHS
<b>Vertebraten.</b>					
Hecht . . . . .	<i>N. olfactorius</i>	0,05 (0,02—0,08)	6—9 (5° C) 16—24 (20° C)	ca. 0,5	S. GARTEN (1)
Frosch . . . . .	Herzventrikel <sup>1</sup>	0,1	7	0,7	NICOLAI
Frosch . . . . .	<i>M. hyoglossus</i> (3,6° C)	0,0145	55,0	0,8	E. D. ADRIAN (3)
		± 0,00103	± 44	± 0,08	B. P. BABKIN
Frosch . . . . .	<i>M. sartorius</i> (3,6° C)	0,00956	123	1,18	B. P. BABKIN
		± 0,00088	± 7,4	± 0,129	
Frosch . . . . .	" " (1,7° C)	0,0188	70	1,32	GARTEN (2)
Frosch . . . . .	" " (19° C)	0,0025	293	0,73	GARTEN (2)
		0,0035	130	0,46	ADRIAN u. OWEN
Frosch . . . . .	<i>N. ischiadicus</i> <sup>2</sup> (21 b. 24° C) γ Wellen	0,0007	1500	1,05	} ERLANGER u. GASSER
	β Wellen	0,0007	2500	1,75	
	α Wellen	0,0007	4200	2,94	
<i>Testudo graeca</i> . . . . .	<i>M. retr. penis</i> (5° C)	0,05	15	0,75	P. HOFFMANN (5)
Hund . . . . .	<i>M. retractor penis</i>	2	0,4	0,8	E. TH.
		(Mittelwert)	Mittelwert (0,07—0,9)		v. BRÜCKE (1)
Hund . . . . .	<i>Ureter</i>	0,2—0,4°	ca. 3	0,6—1,2	L. A. ORBELI u. E. TH. v. BRÜCKE
Pferd . . . . .	<i>N. splenicus</i>	0,068	55 (47—63)	3,7	GARTEN (4)
Hund . . . . .	<i>N. saphenus</i>	0,00046	8330	3,8	} ERLANGER u. GASSER
	<i>N. tibialis</i>	0,00043	8040	3,5	
	<i>N. phrenicus</i>	0,00069	5290	3,6	

<sup>1</sup> Bei dem komplizierten Faserverlauf und der Verquickung von Reizleitungssystem und Myokard sind diese Werte nicht sicher. SCHELLONG u. TIEMANN haben mit nicht ganz einwandfreier Methodik versucht, die Dauer des Erregungsanstieges am Herzstreifenpräparat (Froschventrikel) zu bestimmen; ihre Werte (wenige σ) sind zu klein.

<sup>2</sup> Die Ergebnisse zahlreicher Versuche an Nerven verschiedener Froscharten und an verschiedenen Nerven des Hundes finden sich bei ERLANGER u. GASSER (l. c. S. 638 ff.) zusammengestellt.

Leitungsgeschwindigkeit der Erregung in verschiedenen pflanzlichen und tierischen Organen zusammengestellt. Das Produkt dieser beiden Werte ergibt die „Anstiegslänge“ der Negativitätswelle, das ist die Länge jener Strecke, die während des Ablaufes einer Erregungswelle jeweils gleichzeitig sich im Stadium zunehmender Negativität befindet.

Ein Teil der in die Tabelle aufgenommenen Werte stammt aus einer Zusammenstellung von UMRATH (2), der auch einzelne Werte an publizierten Kurven verschiedener Autoren gemessen bzw. berechnet hat.

Die außerordentliche Verzögerung des Ablaufes des Erregungsvorganges eines Warmblüternerven bei niedriger Temperatur zeigt eine von CREMER ([1], S. 890) aufgenommene Kurve des einphasischen Aktionsstromes eines Ischiadicus von einem winterschlafenden Murmeltier bei etwa 10° C. Der Anstieg der Negativitätswelle dauert hier etwa 4  $\sigma$ .

Als Einzelerregungen haben wir auch die Schläge aufzufassen, aus denen sich die Entladungen der elektrischen Fische zusammensetzen. Die folgende Tabelle bringt die in der Literatur vorliegenden Angaben über die Dauer des Einzelschlages und seines Anstieges bei den verschiedenen elektrischen Fischen (vgl. H. ROSENBERG).

Tabelle 4.

	Dauer des Einzelschlages	Dauer des Anstieges	Autor
<i>Gymnotus electricus</i>	2,28—3,42 $\sigma$	0,47—0,95 $\sigma$	EILENFELDT
<i>Malopterurus</i> . . . . .	2,8 $\sigma$ 2,8 $\sigma$ (15°) 2,4 $\sigma$ (19°) 39 $\sigma$ (5°)	1,45 $\sigma$	CREMER, zit. n. GARTEN (4) REMMLER
<i>Torpedo</i> . . . . .	6 $\sigma$	7 $\sigma$ (5°) 2 $\sigma$ 2—3 $\sigma$	CREMER nach GARTEN (4) SCHÖNLEIN (1) GARTEN (4) FUJI
<i>Jap. Zitterrochen</i> . . .	2,3—3,3 $\sigma$		

Die hier zusammengestellten Beobachtungen zeigen auf das deutlichste die außerordentlich großen zeitlichen Unterschiede im Verlaufe der Negativitätswelle. Die kürzeste gemessene Anstiegszeit finden wir bei Warmblüternerven (0,43  $\sigma$  beim N. tibialis des Hundes); die längsten beobachteten Anstiegszeiten verhalten sich zu den kürzesten wie 10000:1. Solche lange Zeiten von mehreren Sekunden finden sich an Organen der verschiedensten Organismen, an den Blattstielen sensitiver Pflanzen, an der Kropfmuskulatur der Schnecke *Aplysia* und am glatten M. retractor penis des Hundes.

LAPICQUE war der erste, der die Beziehung erkannte, die zwischen der Dauer des Aktionsstromanstieges, der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregungswelle und damit auch der Chronaxie bei den verschiedenen Geweben bestehen. Als erste Annäherung stellte er (S. 357) die Regel auf, daß die Anstiegszeit des Aktionsstromes 3 Chronaxien betrage.

Eine Prüfung dieser Gesetzmäßigkeit wäre nur so durchzuführen, daß man an dem gleichen Präparat unmittelbar nacheinander Chronaxie und Anstiegszeit des Aktionsstromes bestimmte. Solche Untersuchungen liegen noch nicht vor. Da beide Zeiten mit dem Zustande des untersuchten Organes, der Temperatur usw. stark schwanken, ist von vornherein zu erwarten, daß eine Zusammenstellung der von verschiedenen Untersuchern unter verschiedenen Umständen gewonnenen Daten kein befriedigendes Resultat geben wird. Ich stelle in der Tabelle 5 einige aus den Tabellen 1 und 3 entnommenen Werte zusammen:

Tabelle 5.

Spezies	Organ	Chronaxie in $\sigma$	Anstiegszeit der Negativitätswelle in $\sigma$	Verhältnis von Anstiegszeit zu Chronaxie
<i>Mimosa</i> . . .	Primärer Blattstiel	200—400	1150	3—6
<i>Torpedo</i> . . .	Elektr. Organ	0,5	2	4
<i>Frosch</i> . . .	Herzventrikel	5	100	20
„	M. sartorius	0,2—0,5	2,5—3,5	7—12
„	Motorische Fasern im N. ischiadicus	0,3—0,6	0,7 ( $\alpha$ -Wellen)	1—2
<i>Hund</i> . . .	Motorischer Nerv	0,15	0,4—0,7	3—5

Daß die Angaben über die Anstiegszeit des Aktionsstromes des Herzens unzuverlässig sind, habe ich schon erwähnt; der Wert von 100  $\sigma$  ist sicher zu groß, so daß auch das Verhältnis von Anstiegszeit zu Chronaxie sicher kleiner als 20 ist. Auch die Anstiegszeit des Aktionsstromes des Froschmuskels dürfte weniger als 2,5 bis 3,5  $\sigma$  betragen. Die Tabelle zeigt im übrigen, daß die bisher vorliegenden Beobachtungen die LAPICQUESche Regel recht gut bestätigen.

Es sei schon hier auf die Beziehung zwischen der Anstiegszeit des Aktionsstromes und der Leitungsgeschwindigkeit hingewiesen. Wie die Tabelle 3 sehr deutlich zeigt, ist die *Anstiegslänge* der Negativitätswelle, das Produkt aus Anstiegszeit und Geschwindigkeit, bei allen untersuchten Geweben annähernd eine Konstante. Die äußersten Werte, die sich in der Tabelle für die Anstiegslänge der Erregungswelle an tierischen Objekten finden, sind 0,26 und 3,9 cm, die meisten Werte liegen um 1 cm. CREMER (2) hat auf Grund dieser interessanten Tatsache von einer „Zentimeterregel“ der Erregungswelle gesprochen.

Es sind mir keine Angaben über die Länge der Wellen metachron schlagender Zilien bei Infusorien oder bei Flimmerepithelien von Metazoen bekannt, doch werden wir in diesen Fällen Werte von ganz anderer Größenordnung finden. Wenn wir z. B. für die Wimpern des Froschrachenepithels mit ENGELMANN (5) 12 Schläge pro Sekunde annehmen, so fielen auf einen Schlag 0,08 Sekunden, auf die eigentliche Erregungs-

phase also höchstens 0,04 Sekunden; nehmen wir die Fortpflanzungsgeschwindigkeit (nach dem Transport von Tuscheteilchen zu urteilen) mit etwa  $0,05 \text{ cm/sec}^{-1}$  an, so erhalten wir für die „Anstiegslänge“ einen Wert von  $20 \mu$ , der auch nach dem mikroskopischen Bilde zu urteilen annähernd richtig sein dürfte. Diese Wellenlänge fällt so weit aus dem Bereich der sonst für Erregungswellen geltenden Werte heraus, daß dies die Annahme nahelegt, daß wir es bei dem metachronen Schlagen der Zilien nicht mit einer echten Erregungsleitung innerhalb des Flimmer-epithels zu tun haben.

Wir haben bisher von Einzelregungen verschiedener irritabler Gewebe gesprochen und haben als Kriterium der Einzelregung die *einmalige* Änderung des elektrischen Potentials an der erregten Stelle, den „Einzelaktionsstrom“, angesehen. Typische Einzelregungen finden wir bei peripheren Nerven und bei den meisten Muskelarten bei ihrer künstlichen Reizung mit sehr kurz dauernden Reizen; wir finden sie aber bei einer Reihe von Organen auch unter physiologischen Verhältnissen, während andere Organe wieder normalerweise nicht mit isoliert auftretenden Einzelregungen reagieren, sondern mit Serien sich summierender Erregungen, mit „Tetanis“.

Kompliziert können die Verhältnisse werden, wenn wir es mit Erregungen zu tun haben, die von einem Organ auf ein zweites „übergehen“, bei denen also die Erregung eines primär erregten Systems den Reiz für ein zweites, sekundär zu erregendes bildet. Solche Fälle sind überaus häufig, ja sie bilden im Organismus die Regel. Das einfachste Beispiel hierfür bietet der motorische Nerv mit seinem Muskel: eine Einzelregung einer Nervenfasern löst wieder eine Einzelregung der von ihr innervierten Muskelfasern aus. Analog liegen die Verhältnisse beim Wirbeltierherzen: Die systolische Einzelregung des reizleitenden Apparates ruft auch hier eine Einzelregung der von ihm abhängigen übrigen Herzmuskulatur hervor.

Neben diesen einfachen Fällen gibt es aber auch solche, in denen der Erregungsvorgang im sekundär erregten System keineswegs ein getreues Abbild des auslösenden Erregungsvorganges im primären System ist. Ein besonders typisches Beispiel hierfür bietet die Schluckwelle am Vertebratenösophagus. Diese Erregung der Ösophagusmuskulatur ist neurogen bedingt; durchschneidet man die motorischen Vagusfasern für den Ösophagus, so läßt sich durch keinen wie immer gearteten Reiz mehr eine Schluckwelle auslösen. Bei künstlichen, direkt auf die Ösophagusmuskulatur oder auf die efferenten Vagusäste wirkenden Reizen „zuckt“ der Ösophagus, oder er kontrahiert sich tetanisch, aber er zeigt keine Schluckwelle. Die Muskulatur der oberen Ösophagushälfte verhält sich also dann, wenn ihre Verbindung mit dem Schluckzentrum unterbrochen ist, so wie irgendein anderer quergestreifter Muskel, dessen motorischer Nerv durchschnitten worden ist. — Äußerlich unterscheidet



sich eine Schluckwelle kaum z. B. von einer Ureterwelle. Aber die Untersuchung der Aktionsströme zeigt, daß diese beiden Erregungsvorgänge grundsätzlich voneinander verschieden sind: Die Ureterwelle ist eine Einzelerrregung (L. ORBELI u. E. TH. v. BRÜCKE), während sich bei der Schluckwelle eine tetanische Kontraktion über die quergestreifte Ösophagusmuskulatur fortpflanzt (E. TH. v. BRÜCKE u. J. SATAKE). Danach wäre also die Schluckwelle scheinbar nicht als Einzelerrregung aufzufassen. Dem widerspricht aber manches: zunächst ihre auffallende äußere Ähnlichkeit mit typischen Einzelwellen; dann aber auch die Tatsache, daß jedem Schluckakt, genau wie einer Einzelerrregung, erst ein Refraktärstadium, dann aber eine übernormale Phase der Erregbarkeit folgt.

Eine Erklärung für diesen scheinbaren Widerspruch gibt uns der bekannte Versuch von Mosso: Durchschneidet man nämlich unter Schonung der Nn. recurrentes den Ösophagus und löst man dann reflektorisch eine Schluckwelle aus, so pflanzt sich diese Welle zunächst über die obere, dann — die Schnittstelle überspringend — über die untere Ösophagushälfte fort. Dieser Versuch beweist, daß die Ösophaguswelle gar nicht auf der Fortleitung einer Erregung in der *Ösophagmuskulatur* beruht,

sondern daß die motorischen Fasern für die einzelnen Ösophagusabschnitte sukzessive von oben nach unten fortschreitend in Erregung geraten. Wir müssen also zur Erklärung dieser aufeinanderfolgenden Erregung der einzelnen motorischen Vagusfasern annehmen, daß sich im Schluckzentrum eine Erregung — zeitlich der Schluckwelle parallel gehend — ausbreitet, die zuerst auf jene Ganglienzellen übergeht, aus denen die motorischen Fasern für den obersten Ösophagusabschnitt stammen, dann auf jene Zellen, deren Fasern den nächst tieferen Ösophagusabschnitt innervieren usw. Die schematische Abb. 9 gibt diese Verhältnisse wieder.

Wir haben also neben der peripheren, unmittelbar zu beobachtenden Schluckwelle eine *primäre* zentrale Welle anzunehmen, und es scheint mir nach allem höchst wahrscheinlich, daß diese primäre Welle einer

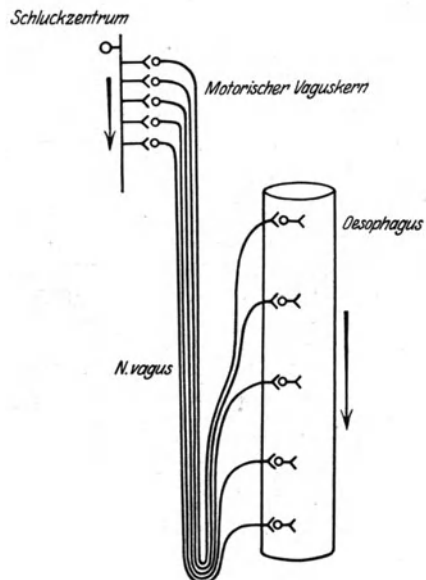


Abb. 9. Schema der im Schluckzentrum ablaufenden Erregungswelle, die wir als Ösophaguswelle beim Schluckakt beobachten.

trägen *Einzelerrregung* entspricht, während die von ihr ausgelöste, sekundäre Ösophaguswelle tetanisch verläuft.

Wir erkennen an diesem Beispiel, daß ein an einem peripheren Organ beobachteter Erregungsvorgang uns keineswegs immer ein exaktes Bild von dem ihm zugrunde liegenden primären, zentralen Vorgang gibt. Die Möglichkeit einer solchen Inkongruenz werden wir immer im Auge behalten müssen. Es wäre z. B. denkbar, daß sich ähnliche Verhältnisse wie am Ösophagus beim Arthropodenherzen finden werden. Die Systole dieser Herzen besteht in einem kurzen Tetanus der Herzmuskulatur, aber es muß dahingestellt bleiben, ob nicht die der Herzsystole zugrunde liegenden Erregungen der kardialen nervösen Zentren (z. B. des Herzganglions bei *Limulus*) aus *Einzelerrregungen* bestehen, die im Rhythmus des Herzschlages aufeinanderfolgen. Auch peristaltische Wellen glattmuskeliger Organe, in die ein Nervennetz eingebettet ist, könnten möglicherweise ein recht ungetreues Abbild der in dem Nervennetz selbst

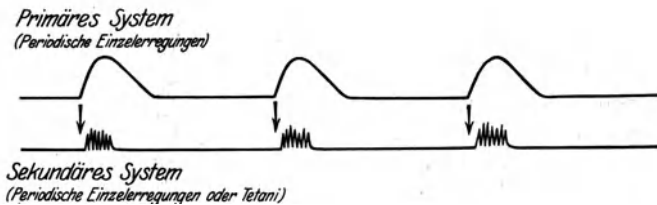


Abb. 10. Schema für das Verhalten eines periodisch in Einzelerrregungen tätigen primären Systemes und eines von ihm abhängigen, tetanisch reagierenden sekundären Systemes.

ablaufenden Erregungen sein. Wir beobachten sehr häufig mehr oder weniger rhythmisch wiederkehrende Tetani oder auch Gruppen von Einzelerrregungen (Gruppen von Herzschlägen, periodisch wiederkehrende Gruppen von Schlägen elektrischer Fische, phasische spinale Reflexe usw.), und es scheint mir wahrscheinlich, daß auch in solchen Fällen sekundär tetanische Erregungen peripherer Organe im Gefolge träge verlaufender Einzelerrregungen primärer, meist nervöser Systeme auftreten, ähnlich wie z. B. die periodischen inspiratorischen Zwerchfelltetani auf träge Einzelerrregungen im Bereiche des Atemzentrums zurückgeführt werden könnten.

Die Abb. 10 zeigt schematisch das Verhalten eines primären und eines sekundären Systemes in den zuletzt besprochenen Fällen.

Das primäre System, von dem ein sekundär erregtes abhängt, muß keineswegs immer nervös sein; wir sehen z. B. beim Wirbeltierherzen, daß die normale systolische Erregungswelle in einem *muskulären* „reizleitenden“ Fasersystem abläuft und von diesem aus auf das Myokard übergeht. Die Erregungswelle, die bei jeder Systole über die Herzmuskulatur abläuft, ist also nicht etwas dieser Muskulatur Eigentüm-

liches, sondern diese Welle folgt sekundär der im primären System, dem Hirschen Bündel und seinen Verästelungen fortschreitenden Erregung.

Eine wichtige Rolle spielt das Problem der Erregungsübertragung innerhalb des zentralen Nervensystems selbst, in dem ja Erregungen ständig von einem Partialsystem (z. B. einem Neuron) auf ein nächstes übergehen. Es ist experimentell festgestellt, daß Einzelerregungen in manchen Fällen auch nach der Passage einer Synapse als Einzelerregungen weiter verlaufen können, daß also z. B. der Rhythmus, in dem wir ein nervöses Zentrum reizen, auch noch in einer nervösen Bahn nachweisbar sein kann, die nicht unmittelbar aus diesem Zentrum entspringt, sondern die von den Erregungswellen erst nach der Passage einer oder auch mehrerer Synapsen erreicht wird. In anderen Fällen scheinen dagegen Neuronen auf ihnen zufließende Erregungswellen in einem *Eigenrhythmus* zu antworten. Anhaltspunkte für ein solches Verhalten zeigen, nach QUERIDO, die prä- und postganglionären Fasern des Sympathikusgrenzstranges, doch liegen auch Versuche vor, die dieser Auffassung widersprechen (VEACH u. PEREIRA). Eine sichere Entscheidung dieser Frage wird erst durch Versuche zu erbringen sein, in denen die Aktionsströme *einzelner* Nervenfasern untersucht werden, da die an Nervenstämmen oder Bahnen bisher ermittelten Erregungsfrequenzen durch die Versuche ADRIANS und seiner Schüler sich als nicht maßgebend für die uns allein interessierenden Frequenzen in den einzelnen Fasern erwiesen haben.

Wie wir uns in all diesen Fällen die Erregungsübertragung von einem System auf ein zweites vorzustellen haben, läßt sich nicht ohne weiteres entscheiden. Es scheint mir am wahrscheinlichsten, daß diese Übertragung durch Reizstoffe erfolgt, ebenso wie die Erregung vegetativ innervierter Organe durch ihre Nerven. Die Annahme, daß die träger verlaufende Erregungswelle eines primären Systems ein flink reagierendes sekundäres System „direkt“ erregen könnte, stößt deshalb auf Bedenken, weil wir aus verschiedenen Erfahrungen wissen, daß relativ langsam ansteigende Erregungswellen für rascher reagierende Organe wenig geeignete Reize darstellen. So haben z. B. BREMER u. DELOYERS bei Kühlung eines isolierten Kaninchenvorhofs eine Störung der Erregungsleitung auf den nicht gekühlten zweiten Vorhof beschrieben, ähnlich wie auch schon ENGELMANN gefunden hatte, daß die Erregung beim *M. sartorius* nicht von einer gekühlten auf die ungekühlte Hälfte des Muskels übergehen kann, wohl aber umgekehrt.

Für eine vergleichend physiologische Betrachtung des Erregungsablaufes liegt bisher nur recht wenig Material vor. Es ist zu erwarten, daß mit den neuen empfindlicheren Methoden der Elektrographie sich auch die Aktionsströme der Avertebratenorgane leicht werden beobachten lassen, die bisher, so wie auch die Aktionsströme der glatten

Vertebratenmuskulatur, nur in ganz vereinzelt Fällen untersucht worden sind.

Außer den bereits erwähnten glattmuskeligen Organen sind noch die peristaltischen Wellen am Wiederkäuermagen (VAN DER HEYDE) und die Spontankontraktionen des isolierten Froschmagens (TSCHERMAK und FUNKE) elektrographisch untersucht worden. In beiden Fällen scheint die Peristaltik auf fortschreitenden Einzelerregungen zu beruhen.

Auch die Aktionsströme der Molluskenherzen weisen darauf hin, daß die Systolen hier als Einzelerregungen anzusehen sind. Die Elektrokardiogramme des suspendiert schlagenden Ventrikels von *Octopus* und *Eledone* erinnern an den bei Vertebraten allgemein verbreiteten Verlauf des Elektrokardiogrammes (Initialschwankung und Nachschwankung). Das Elektrokardiogramm des *Aplysia*-Herzens zeigt zwar einen recht komplizierten Verlauf, doch ist es auch hier wahrscheinlich, daß die Systole so wie beim *Helix*-Herzen (L. EVANS), einer einfachen Erregungswelle entspricht, und daß die Abweichungen des Elektrokardiogramms vom normalen Typus zweiphasischer Aktionsströme auf den komplizierten Verlauf der in Erregung geratenden Herzmuskelfasern zurückzuführen ist (P. HOFFMANN [1, 2 und 3]).

Im Gegensatz zu den Molluskenherzen scheinen die Herzen der Arthropoden — soweit dies untersucht ist — nicht Einzelkontraktionen auszuführen, sondern sich bei jedem Herzschlag tetanisch zu kontrahieren. Dies geht aus den Elektrokardiogrammen hervor, die HOFFMANN (2 und 3) von den Herzen von *Limulus*, *Maja* und *Astacus* abgeleitet hat. Die Aufeinanderfolge der einzelnen Erregungswellen ist bei dem tetanischen spontanen Schlag des *Limulus*-Herzens recht unregelmäßig; es wird neuer Versuche an dem in situ belassenen Herzen bedürfen, um über den Ablauf der einzelnen Erregungswellen und über ihre Frequenz näheren Aufschluß zu bekommen. Auch bei *Maja* und beim Flußkrebis lassen sich während der Systole meist tetanische Aktionsströme ableiten, wenn auch — speziell bei *Astacus* — Systolen vorkommen, die nur von einer einzigen Aktionsstromzacke begleitet sind. Solche Einzelaktionsströme treten auch regelmäßig bei künstlicher Reizung des Herzens mit Einzelreizen auf. Bei *Maja* beträgt die Anstiegszeit eines solchen einphasischen Aktionsstromes (an einer von HOFFMANN publizierten Kurve gemessen) etwa 0,04 Sekunden.

Ich habe in dem vorangehenden Kapitel die eigentümliche Tatsache besprochen, daß die Chronaxie (und auch die Leitungsgeschwindigkeit) bei verschiedenen Nervenfasern des gleichen Tieres eine Funktion der Dicke der einzelnen Nervenfasern ist. Nervenfasern von größerem Querschnitt zeigen eine kürzere Chronaxie und eine größere Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregungswelle als Fasern von kleinerem Querschnitt. Es ist a priori zu erwarten, daß auch der Ablauf der Einzelerregung, also z. B. die Dauer des Aktionsstromes, von der Dicke der

Nervenfasern abhängig ist, doch ist diese Beziehung z. B. für die einzelnen, verschieden dicken Fasern eines Nervenstammes bisher noch nicht festgestellt worden. Es ist nun vergleichend physiologisch von besonderem Interesse, daß sich diese Beziehung zwischen Faserdurchmesser und Erregungsablauf anscheinend bei der Herzmuskulatur wiederfindet. LEWIS (1 und 2) gibt dies an, und er spricht von einem „Gesetz des Herzmuskels“, demzufolge mit der Dicke der Fasern die Leitungsgeschwindigkeit und der Glykogengehalt zunehmen, die Systolendauer und die Rhythmizität abnehmen. LEWIS stellt das folgende Schema auf, dessen Zahlen aber nicht absoluten Werten entsprechen, sondern nur Ordnungszahlen sein sollen<sup>1</sup>:

Tabelle 6.

Faserart	Faserdicke	Glykogen-Gehalt	Leitungsgeschwindigkeit	Systolendauer	Rhythmizität
Nodales Gewebe . . . . .	1	1	1	4	4
Ventrikel . . . . .	2	2	2	3	3
Vorhof . . . . .	3	3	3	2	(2)
PURKINJESCHE Fasern . . .	4	4	4	(1)	(1)

Bei der unregelmäßigen Form der Bausteine des Myokards erscheint es aber, wie mir Herr Kollege KOLMER freundlichst mitteilt, fraglich, ob die Dicke der einzelnen Muskelfasern einwandfrei festzustellen ist.

Einem Versuche aus ISHIKAWAS Institut ([1], S. 32) entnehme ich die folgenden Systolenanstiegszeiten für den Sinus, Vorhof und die Kammer eines Krötenherzens: 0,28 Sekunden (0,21 bis 0,37), 0,35 Sekunden (0,20 bis 0,42) und 1,0 Sekunden (0,6 bis 1,2). Es ist aber zu bedenken, daß wir es bei den Herzabschnitten nicht mit synchronen Kontraktionen sämtlicher Muskelfaserbündel zu tun haben, so daß die Systolendauer der einzelnen Muskelemente sicher kürzer ist als die hier angegebenen Zeiten.

### B. Das Alles-oder-Nichts-Gesetz.

Für sehr viele Organe gilt das Gesetz, daß die Einzelerregung ihrer Elemente nicht abstufbar ist, d. h., eine einzelne Faser, z. B. eines Nerven oder eines Muskels, ist jeweils nur einer ganz bestimmten Erregungsgröße fähig, und diese Größe der Erregung ist vollkommen unabhängig von der Stärke des auslösenden Reizes; *die Erregung ist jeweils maximal*. Das beste, immer wieder verwendete Vergleichsobjekt aus der Technik für diese Eigenschaft erregbarer Gewebe bildet die Explosion oder das Abbrennen einer Zündschnur: ein Schuß geht entweder los oder er geht nicht los, wenn der Hammer auf den Zündbolzen schlägt, aber der Schuß

<sup>1</sup> Die eingeklammerten Werte sind noch hypothetisch. (Vgl. hierzu auch die Ausführungen von ROTHBERGER, S. 574).

kann nicht „schwächer losgehen“, wenn etwa die Feder des Hammers an Spannung verliert.

Dies Verhalten wurde zuerst von BOWDITCH am Froschherzen erkannt, und von ihm stammt auch die treffende Bezeichnung „Alles-oder-Nichts“. VERWORN (3) hat für Gewebe, die dem Alles-oder-Nichts-Gesetz folgen, die Bezeichnung „isobolische Systeme“ vorgeschlagen; solche, die diesem Gesetz nicht folgen, nennt er „heterobolisch“.

Es ist kein Zufall, daß dieses Gesetz zuerst am Wirbeltierherzen erkannt worden ist, denn dieses Organ gehorcht wegen der allseitigen funktionellen Verknüpfung seiner Fasern dem Alles-oder-Nichts-Gesetz auch als *Ganzes*, während bei anderen Muskeln oder bei Nerven die Gültigkeit des Gesetzes nur am Verhalten der *einzelnen Fasern* erkannt werden kann.

Das Alles-oder-Nichts-Gesetz besagt nicht, daß ein Organ *überhaupt* nur einer bestimmten Erregungsgröße fähig wäre, sondern nur, daß es *unter den jeweilig herrschenden bestimmten Bedingungen* Reize von verschiedener Stärke nur mit einer Reaktion von ganz bestimmter Größe beantworten kann. Unter *veränderten* Bedingungen kann sich ohne weiteres auch die Größe der Erregung ändern. Wir erkennen dies besonders deutlich am Herzen: Während der Treppe sehen wir die Systolenhöhe allmählich zunehmen, und in verschiedenen Phasen des relativen Refraktärstadiums beantwortet das Herz Reize mit verschieden hohen Extrasystolen. Aber auch chemische Einflüsse können die Erregungsgröße physiologischerweise weitgehend verändern, Hemmungsstoffe, wie der Vagusstoff (O. LOEWI), können sie verkleinern, fördernde Stoffe, wie der Akzeleransstoff, können sie vergrößern. Das gleiche gilt für physikalische Faktoren, wie dies, z. B. der Einfluß des Spannungszustandes auf die Kraft der Systolen zeigt.

Es ist mit größter Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß die einzelne Herzmuskelfaser nicht nur bei den Vertebraten, sondern auch bei Wirbellosen dem Alles-oder-Nichts-Gesetz folgt, doch wäre es denkbar, daß das Herz bei manchen Formen nicht wie bei den Wirbeltieren ein kontinuierliches Zellsynzytium bildet, sondern daß seine Fasern funktionell voneinander getrennt sind, wie dies beim Skelettmuskel der Fall ist. In solchen Fällen könnte die Größe künstlich ausgelöster Herzsystolen scheinbar von der Reizstärke abhängig sein.

Für das Fischherz gilt das Alles-oder-Nichts-Gesetz (MC WILLIAM und STRAUB). Daß künstlich ausgelöste Extrasystolen größer sein können als die normalen (STRAUB, MC QUEEN), spricht nicht — wie MC QUEEN meinte — gegen seine Gültigkeit, denn bei künstlichen Reizen kann eine Summe von Fasern *gleichzeitig* erregt werden, die sich bei einer normalen Systole, dem allmählichen Fortschreiten des Leitungsreizes entsprechend, sukzessive kontrahieren.

Am Crustaceenherzen läßt sich die Frage nur elektrokardiographisch

untersuchen, weil diese Herzen bei Verstärkung der Reizströme über eine gewisse Grenze hinaus nicht mehr mit Einzelerregungen, sondern mit inkompletten Tetanis reagieren, die sich aus einzelnen, abnorm hohen, aber allmählich an Stärke abnehmenden Systolen zusammensetzen (CARLSON [5]) (heterotope Reizbildung?). An den Herzen von *Cancer* und von *Palinurus* fand CARLSON die Systolen innerhalb eines relativ weiten Reizstärkenintervalles maximal; nur am ermüdeten oder geschädigten *Palinurus*-Herzen lösten schwache Reize submaximale Systolen aus, wie dies REID HUNT, BROOKMAN u. TIERNY für das Hummerherz als normal beschrieben haben.

Wie weit das Alles-oder-Nichts-Gesetz für das Molluskenherz in toto gilt, läßt sich aus den vorliegenden Angaben nicht sicher erkennen. CARLSON (5) gibt an, daß bei stark ermüdeten Herzen die Höhe künstlich ausgelöster Systolen innerhalb eines sehr weiten Intervalles mit der Reizstärke wächst. Bei den Molluskenherzen, die in möglichst normalem Zustande untersucht wurden, war diese Abhängigkeit der Kontraktionsgröße von der Reizstärke aber meist viel weniger deutlich ausgeprägt, ja bei manchen (z. B. bei den Cephalopoden), fehlt sie fast vollständig, so daß für diese höchststehenden Mollusken das Alles-oder-Nichts-Gesetz wohl auch für das Gesamtherz als gültig betrachtet werden kann (L. FREDERICQ), während es bei anderen wieder (*Cryptochiton*, Pulmonaten) gar nicht zu gelten scheint. Diese Herzen würden sich also wie ein Vertebraten-Skelettmuskel verhalten, d. h. die *einzelne* Herzmuskelfaser dürfte wohl sicher auf Reize maximal reagieren, aber am *Gesamtorgan* erscheint die Reaktionsgröße als Funktion der Reizstärke, weil das Herz je nach der Zahl der erregten Fasern Reize mit verschiedenen starken Partialsystolen beantwortet. Solche lokale Kontraktionen hat CARLSON (5) speziell bei ermüdeten Molluskenherzen (Block?) direkt beobachtet.

Es ist bisher nicht versucht worden, das Alles-oder-Nichts-Prinzip vom Standpunkte der modernen Erregungslehre, etwa auf Grund der Membrantheorie, zu erklären. Es ist auch hier nicht der Ort für einen solchen Versuch, aber es liegt die Annahme nahe, daß dieses Prinzip auf der Reaktionsweise der Oberflächengrenzschicht erregbarer Zellen begründet ist, und zwar auf einer Reaktionsweise, die wir wohl als Folge einer weitgehenden Differenzierung der betreffenden Zellen ansehen müssen. Dies scheint mir aus der Tatsache hervorzugehen, daß das Gesetz der maximalen Erregung für wenig differenzierte Zellen anscheinend nicht gilt. Es gilt z. B. nicht für amöboide Bewegungen, Pseudopodienbildung und dergleichen. Hier verhalten sich die einzelnen Partien der Zelloberfläche zu einem gegebenen Zeitpunkt vollkommen verschieden, sie reagieren unabhängig voneinander und in wechselndem Ausmaß.

JORDAN und seine Mitarbeiter geben an, daß der dicke, den Schließmuskel der Krebschere motorisch innervierende Nerv dem Alles-oder-

Nichts-Gesetz nicht folge. Sie fanden nämlich in Versuchen, bei denen sie eine Strecke dieses Nerven schwach narkotisiert hatten, daß starke Reize Erregungen auslösen, welche die Narkosestrecke leichter passieren konnten als Erregungen, die durch schwache Reize ausgelöst worden waren.

Drüsenzellen scheinen sich in dieser Hinsicht verschieden zu verhalten. Zellen, die — etwa wie die Becherzellen — ihren Sekretpfropf in toto ausstoßen, reagieren offensichtlich maximal. Zellen, die ihre Granuladepots während einer Sekretionsperiode allmählich verflüssigen, die während längerer Zeiten sezernieren und dabei auf stärkere Reize mehr Sekret liefern als auf schwächere, scheinen zunächst dem Alles-oder-Nichts-Gesetz nicht zu folgen. Aus solchen Beobachtungen an der Gesamtdrüse können wir aber keine Schlüsse auf das Verhalten ihrer einzelnen Zellen ziehen, denn wir wissen nicht, ob in ihnen periodische Erregungsvorgänge, etwa wie in einem tetanisch kontrahierten Muskel, ablaufen, oder ob wir eine Sekretionsperiode als eine einzige, lang dauernde Erregung aufzufassen haben; auch wissen wir nicht, inwieweit hemmende und fördernde Stoffe ihre Tätigkeit verringern oder steigern, und solche Faktoren könnten bei der Gesamtdrüse eine Abhängigkeit der Sekretmenge von der Reizstärke auch dann bedingen, wenn für die einzelne Drüsenzelle das Alles-oder-Nichts-Gesetz Geltung hätte.

Über 30 Jahre galt die Fähigkeit, auf verschieden starke Reize entweder gar nicht oder immer maximal zu reagieren, als eine charakteristische Eigenschaft des Herzmuskels. Erst 1902 hat GOTCH (1) die Hypothese aufgestellt, daß die verschieden starken Kontraktionen eines Skelettmuskels nicht, wie man früher allgemein glaubte, als „schwache“ Erregungen des Gesamtmuskels bzw. seines motorischen Nerven aufzufassen seien, sondern daß die Stärke der Kontraktionen eines Muskels eine Funktion der *Zahl* der sich jeweilig kontrahierenden Fasern, also bei normaler Innervation der *Zahl* der jeweils erregten Nervenfasern sei. Eine starke Stütze fand die Annahme von GOTCH durch Versuche von K. LUCAS (4) am *M. cutaneus dorsi* des Frosches. Dieser dünne Muskel wird nur von 7 bis 9 motorischen Nervenfasern versorgt, und LUCAS hat beobachtet, daß die Zuckungen des Muskels bei allmählicher Verstärkung der seinen Nerven treffenden Reize stufenweise und nicht kontinuierlich höher werden, und daß nie mehr Stufen zu beobachten sind als der Nerv motorische Fasern enthält. Ähnliche Versuche hat MINES (2) am *M. sartorius* angestellt. Alle diese Beobachtungen sprachen mit großer Wahrscheinlichkeit für die Gültigkeit des Alles-oder-Nichts-Gesetzes für den motorischen Nerven. Ebenso sprach hierfür die Beobachtung, daß eine z. B. durch Narkose oder sonst wie geschädigte Nervenstelle, die eine durch einen Schwellenreiz ausgelöste Erregung nicht mehr passieren läßt, auch keine anderen durch noch so starke Reize ausgelösten Erregungen durchläßt. SYMES u. VELEY, VESZI,



VERWORN (2), LODHOLZ und ADRIAN (1) haben dies für den Froschnerven festgestellt; am Phrenicus der Katze kam BRISCOE zu genau dem gleichen Ergebnis: läßt der Nerv bei einem bestimmten Kompressionsgrade eben keine normalen respiratorischen Impulse mehr durch, so können ihn auch bei abnorm verstärkter Atmung keine Erregungswellen mehr passieren.

Die schönsten Beweise für die Unabhängigkeit der Erregungsgröße von der Reizstärke beim Nerven verdanken wir ADRIAN. Es ist ADRIAN in äußerst sorgfältig durchgeführten Versuchen gelungen, die durch Verstärkerröhren auf etwa das 200fache verstärkten Aktionsströme einzelner sensibler und motorischer Nervenfasern mittels des Kapillarelektrometers zu registrieren. In diesen Versuchen zeigte es sich regelmäßig, daß die Größe des Einzelaktionsstromes konstant und vollkommen unabhängig von der Reizstärke war (ADRIAN u. ZOTTERMANN [2 und 3]). Besonders klar ist dies an Versuchen an einer einzelnen Phrenicusfaser zu sehen (ADRIAN u. BRONK).

Technisch wurden diese Versuche in folgender Weise ausgeführt: Am Kaninchen wurde die aus dem dritten Zervikalnerven entspringende Wurzel des N. phrenicus, die etwa 150 Fasern führt, peripher durchschnitten und zunächst aus ihrer bindegewebigen Scheide gelöst. Dann wurden die Nervenfasern unter der Binokularlupe mit Präpariernadeln entbündelt und bis auf einige, möglichst wenige Fasern aus der Mitte des Nerven durchschnitten. Die nicht durchschnitene Scheide des Nerven schützte diese wenigen intakten Fasern vor Schädigungen. Die Kurven von ADRIAN u. BRONK sprechen unbedingt für die Richtigkeit ihrer Annahme, daß es ihnen in einzelnen Versuchen gelungen sei, nur eine einzige Nervenfaser intakt zu lassen. Vom peripheren Ende des so reduzierten Stumpfes der Phrenicuswurzel wurden die Aktionsströme zum Kapillarelektrometer abgeleitet.

Abb. 11 zeigt das Ergebnis eines solchen Versuches von ADRIAN u. BRONK.

*A*, *B* und *C* geben je zwei doppelphasische Aktionsströme einer Phrenicusfaser unter vollkommen konstanten Bedingungen wieder (analysierte Kapillarelektrometerkurven); bei *A* und *C* war die Atmung normal, bei *B* war das Tier durch Abklemmen der Trachealkanüle dyspnoisch. Wir sehen, daß bei *B* zwar der zeitliche Abstand zwischen den Erregungswellen kleiner geworden ist, ihre Größe bleibt aber trotz der Dyspnöe unverändert. Die Kurve *D* stammt von einem anderen Versuch und wurde am Ende einer forcierten Inspiration aufgenommen. Die kleinen Differenzen in der Höhe der Aktionsströme liegen innerhalb der bei der Kurvenanalyse unvermeidlichen Fehlergrenzen.

Mit Hilfe von Porenelektroden mit nur  $1\ \mu$  großen Öffnungen hat PRATT (2) auch in intakten motorischen Nervenstämmen einzelne Fasern isoliert gereizt. Der Reizeffekt, die Kontraktion eines Muskelfaser-

bündels, konnte in solchen Versuchen nicht verkleinert werden, sondern nur ganz verschwinden.

Die Gültigkeit des Alles-oder-Nichts-Gesetzes ist neuerdings von MANSFELD u. LANCZOS angezweifelt worden. Sie reizten den Frosch-Ischiadicus, indem sie ihn mit einem Scherenschlag quer durchschnitten (also maximale Reize!). Narkotisierten sie eine mittlere Partie des Nervenstammes, so fanden sie ein Stadium, in dem ein Scherenschlag zentral von der Narkosestrecke eine maximale Zuckung des Gastrocnemius ergab; es waren also alle Fasern des Nerven leitungsfähig; ein Scherenschlag in der Narkosestrecke löste dagegen eine niedrigere Zuckung aus, während schließlich die Durchschneidung der peripheren Nervenstrecke wieder eine maximale Zuckung bewirkte. Ohne sehr

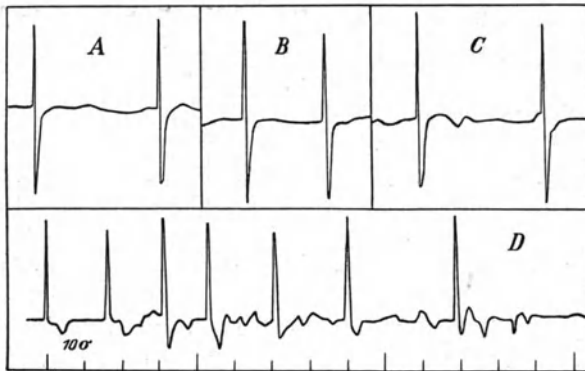


Abb. 11. Aktionsströme einer einzelnen *Phrenicus*-Faser nach ADRIAN u. BRONK.

komplizierte und unwahrscheinliche Hilfshypothesen ist diese Beobachtung in der Tat mit dem Alles-oder-Nichts-Gesetz nicht in Einklang zu bringen. Andererseits scheint mir dieses Gesetz aber gerade für die markhaltige Nervenfasern so fest fundiert zu sein, daß wir doch wohl zunächst noch nach einer anderen Erklärung der interessanten Beobachtung von MANSFELD u. LANCZOS werden suchen müssen.

Auch für die Skelettmuskelfasern hat PRATT (1) die Gültigkeit des Alles-oder-Nichts-Gesetzes mit Hilfe seiner Porenelektrode nachgewiesen. Er benützte als Reizelektroden mit Ringer gefüllte Glasröhrchen, deren Öffnung nur wenige Mikren betrug, und konnte so durch Schwellenreize auf der Oberfläche eines Muskels eine oder die andere einzelne Muskelfaser oder durch stärkere Reize mehrere Fasern erregen (PRATT u. EISENBERGER). Die Stärke der Kontraktionen wurde bei diesen Versuchen dadurch objektiv gemessen, daß der Lichtreflex von einem kleinsten auf der gereizten Faser liegenden Quecksilbertröpfchen während der Zuckung photographisch registriert wurde. Die Abb. 12 zeigt das Ergebnis eines solchen Versuches von PRATT u. EISENBERGER; das

sprungweise Wachsen der Kontraktionshöhe bei kontinuierlicher Steigerung der Reizstärke kommt dadurch zustande, daß immer neue Muskelfasern in Aktion treten; bei einer konstanten Zahl der erregten Fasern ist die Kontraktionshöhe von der Reizstärke vollkommen unabhängig.

Ich glaube, daß an der Gültigkeit des Alles-oder-Nichts-Gesetzes für die Skelettmuskelfaser heute nicht mehr gezweifelt werden kann, doch wird dieser Standpunkt noch nicht allgemein eingenommen. So geben z. B. FISCHL u. KAHN an, daß bei direkter sowie bei indirekter Reizung die Kontraktionsgröße der einzelnen quergestreiften Muskelfasern in der Membrana basihyoidea des Frosches von der Reizstärke abhängig sei. Nach Versuchen, die H. HINTNER in meinem Institut an diesen Muskelfasern angestellt hat, kann ich der Ansicht von FISCHL

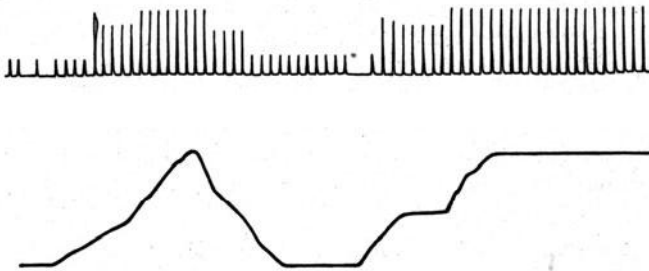


Abb. 12. Der obere Teil der Abbildung zeigt die Bewegungen eines kleinen Hg-Tropfens auf der Oberfläche eines Frosch-Sartorius, der mit Öffnungsinduktionsschlägen von wachsender Stärke durch eine Porenelektrode von  $7\mu$  Öffnungsdurchmesser gereizt wurde. Die niedrigste Stufe („quantal deflection“) entspricht wahrscheinlich der Erregung einer einzelnen Muskelfaser, die höheren Stufen der Erregung von 2, 3 oder 4 Fasern, deren In-Aktion-Treten bei stärkeren Reizen mikroskopisch direkt beobachtet werden konnte. Übergänge zwischen den Stufen fehlen! Die untere Kurve zeigt die Verschiebungen der sekundären Spirale des Induktionsapparates an; das Steigen der Kurve entspricht einer Annäherung der Rollen. (Die Abbildung ist nach der Originalkurve von PRATT u. EISENBERGER treu gepaust und dann etwas verkleinert worden.)

und KAHN nicht beistimmen. Die Fasern folgen im frischen Zustande streng dem Alles-oder-Nichts-Gesetz, nur nach längerer Versuchszeit zeigen sie ein Dekrement der Erregungsleitung, das offenbar als Ausdruck einer Schädigung der Faser anzusehen ist. Auch PRATT und REID geben an, daß die einzelnen Fasern dieser Membran bei der Reizung mit abgestuften Reizen gleich starke Zuckungen ausführen.

Ob das Alles-oder-Nichts-Gesetz auch für die elektrischen Organe der Zitterfische gilt, wissen wir nicht. Mit steigender Reizstärke wächst sowohl bei indirekter als auch bei direkter Reizung die Spannung der Schläge des Organes von *Astrape japonica* an. Die in diesem Falle beobachtete gesetzmäßige Beziehung zwischen Reizstärke und Entladungsröße entspricht nach ROSENBERG der Abhängigkeit der Aktionsstromstärke des Froschischiadikus von der Stärke der erregenden Einzelinduktionsschläge. Diese Parallele scheint mir für die Gültigkeit des Alles-oder-Nichts-Gesetzes auch für elektrische Organe zu sprechen,

die FUJI auch aus anderen Gründen für das Organ des Zitterrochens annimmt.

Ein Fall, in dem die dekrementlose Leitung besonders sinnfällig ist, wurde von VETICHIN beschrieben: Er schnitt aus einer Qualle einen Ring von 75 cm Umfang aus, den er in Meerwasser suspendierte. Durch einen Kunstgriff gelang es ihm bei der Reizung einer Stelle des Ringes von den beiden, nach entgegengesetzten Richtungen fortschreitenden Kontraktionswellen die eine zum Erlöschen zu bringen, so daß jetzt nur eine Welle dauernd um den Ring kreiste. Er beobachtete dieses Kreisen während mehrerer Stunden und die Kontraktionswelle legte dabei einen Weg von mehreren Kilometern zurück um dann plötzlich zu erlöschen. Ein Dekrement der Erregungsleitung ist bei der Zurücklegung einer so langen Strecke kaum denkbar.

Auch für Reaktionen der Organe sensitiver Pflanzen scheint das Alles-oder-Nichts-Gesetz häufig Geltung zu haben. So unterliegt ihm z. B. die auf Reize hin erfolgende Einwärtskrümmung der Staubfäden der Berberitze (UMRATH [5]). Bei Mimosen sind zwar gelegentlich submaximale Reaktionen der Blattgelenke beobachtet worden, aber LINSBAUER (2) weist wohl mit Recht darauf hin, daß ein schwacher Stoßreiz auf die unmittelbar getroffene Stelle lokalisiert bleiben kann. Eine solche auf eine kleine Gruppe von Zellen innerhalb des reizbaren Gewebes lokalisiert bleibende Kontraktion, die zu einer submaximalen Reaktion führt, hat z. B. LUTZ an den Filamenten der Centaureen und an den reizbaren Narben von *Mimulus* direkt unter der Lupe beobachtet. Es ist deshalb sehr wahrscheinlich, daß die einzelnen erregbaren Elemente der Mimosen-Blattgelenke auf Reize stets maximal reagieren, so wie ja auch die Reaktion der Blätter in toto in der Regel dem Alles-oder-Nichts-Gesetz folgt.

An *Nitella*, einer Charazee, deren Stengelglieder und Ästchen aus mehrere Zentimeter langen, schlauchartigen Zellen bestehen, hat UMRATH (8) mittels eingestochener Elektroden die Änderung des Plasmopotentials bei künstlichen Reizen untersucht und ihren Verlauf graphisch registriert. Er fand, daß die Höhe der Potentialschwankung während der Erregung bei Verwendung verschieden starker Reize nur innerhalb der Fehlergrenzen von der Höhe der Potentialschwankung bei Schwellenreizen abwich, daß also die Erregung auch bei *Nitella* dem Alles-oder-Nichts-Gesetz folgt.

Wenn eine Organfaser auf überschwellige Reize von beliebiger Stärke stets maximal reagiert, so ist dies nur dann möglich, wenn nicht nur die Erregung an der Reizstelle selbst maximal ist, sondern wenn sie von der Reizstelle aus auch mit maximaler Stärke über die ganze Faser hinwegläuft, wenn sich also die Erregungswelle ungeschwächt, ohne „Dekrement“ fortpflanzt. Theoretisch wäre eine stets maximale Faserreaktion allerdings auch bei einer mit Dekrement fortgeleiteten Er-

regung möglich, und zwar dann, wenn das Dekrement konstant wäre, wenn also die an der Reizstelle maximale Erregung bei ihrem Fortschreiten immer in genau der gleichen Weise abnähme. Ein solches konstantes Dekrement ist aber unter physiologischen Bedingungen an Nerven- und Muskelfasern nie zu beobachten, so daß wir diese theoretische Möglichkeit hier noch nicht zu berücksichtigen brauchen.

Ein Fall, in dem wir aber an diese zuletzt erwähnte Möglichkeit denken müssen, liegt beim zentralen Nervensystem vor. Wir wissen, daß normalerweise die Erregung von bestimmten afferenten Nervenfasern in den Reflexzentren nur auf bestimmte motorische Fasern übergeht, so daß wir von jedem sensiblen Nerven aus unter physiologischen Bedingungen ganz bestimmte Reflexe auslösen können. Unter

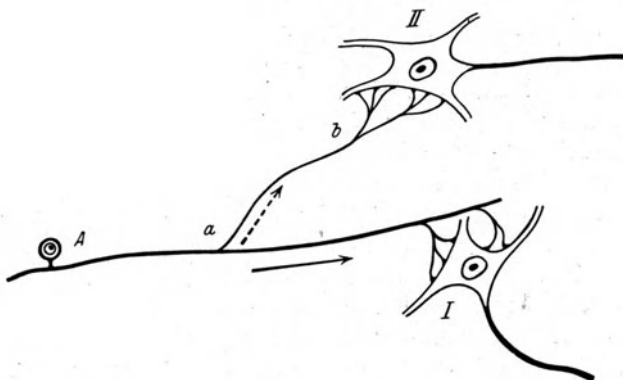


Abb. 13.

anderen Bedingungen, wie z. B. bei der Strychninvergiftung, kann aber die Erregung von einer sensiblen Faser aus intrazentral auf sehr viele, vielleicht auf alle motorischen Zentren übergehen. Es müssen also hier leitende Verbindungen bestehen, die normalerweise für die Erregung nicht gangbar sind, unter Umständen aber gangbar werden können. Auf Grund dieser Erfahrung stellt man sich heute fast allgemein vor, daß die intrazentrale Erregungsleitung, also die Leitung innerhalb der zarten Fasern des Neuopils, innerhalb der Dendriten und vielleicht auch innerhalb der Ganglienzellenkörper auf größere Widerstände stößt als die Leitung im peripheren Nerven.

Es sind hier zwei Fälle denkbar, die ich an der Hand der schematischen Abb. 13 erörtern möchte:

Von der sensiblen Faser A geht die Erregungswelle normalerweise nur auf die Ganglienzelle I über. Während der Strychninvergiftung geht sie aber auch auf die Ganglienzelle II über. Nun können wir uns vorstellen, daß der Dendrit *ab* normalerweise so wenig erregbar ist, daß er durch die aus A kommende Welle überhaupt nicht erregt wird,

wohl aber während der Strychninvergiftung durch eine solche Welle erregt werden kann. In diesem Falle könnte auch für die Faser *ab* das Alles-oder-Nichts-Gesetz gelten. Es wäre aber auch ein anderer Fall denkbar, nämlich der, daß die Erregung von *A* zwar auf die Faser *ab* übergeht, daß sie aber in ihr um so schwächer wird, je weiter sie sich fortpflanzt, und daß die Erregung normalerweise vielleicht erlischt, bevor sie bis zur Ganglienzelle II gelangt ist. In diesem Falle würde also die Faser *ab* die Erregung mit einem Dekrement leiten; dann müßte die Stärke der Erregung an jeder einzelnen Stelle abhängig sein von der Stärke der als Leitungsreiz wirkenden Erregung an der unmittelbar vorher erregten Stelle. In diesem Falle wäre also die Erregungsgröße abhängig von der Reizstärke, und damit würde das Alles-oder-Nichts-Gesetz für die Faser *ab* nicht gelten können.

Diese beiden Möglichkeiten sind auch z. B. bei dem Auftreten eines Blocks im Reizleitungssystem des Herzens zu diskutieren; normalerweise wird die Erregungswelle von einem Herzabschnitt zum nächstangrenzenden weitergeleitet; diese Leitung kann aber — z. B. durch eine Vagusreizung — vorübergehend aufgehoben werden.

Eine Entscheidung zwischen den beiden erörterten Möglichkeiten läßt sich heute noch nicht mit Sicherheit treffen, um so weniger, als die Frage der Erregungsleitung mit oder ohne Dekrement auch bei der peripheren Nervenfasern noch nicht endgültig gelöst zu sein scheint. Ich glaube, daß nur die Erregungen speziell differenzierter leitender Systeme dem Alles-oder-Nichts-Gesetz folgen und halte es deshalb für möglich, intrazentrale Erregungen anzunehmen, deren Stärke von der Intensität des auslösenden Reizes abhängig wären.

Aber auch bei jenen Organen, für die das Alles-oder-Nichts-Gesetz streng gilt, kann die Stärke der Erregung auf verschiedene Weise verändert werden; es kann die Zahl oder die Frequenz der aufeinanderfolgenden Erregungswellen wechseln, und es kann die Stärke der Einzel-erregungen durch humorale Einflüsse verringert oder erhöht werden. Diese Tatsache ist von Wichtigkeit für die Beantwortung der Frage, ob die Mannigfaltigkeit unserer Sinnesempfindungen mit der Gültigkeit des Alles-oder-Nichts-Gesetzes für die kortikalen Sinnessphären zu vereinbaren ist oder nicht.

Die Schwierigkeiten, die bei der Annahme der Gültigkeit des Alles-oder-Nichts-Gesetzes für das Verständnis der Vorgänge in unseren Sinnessphären erwachsen, zeigen z. B. die folgenden Überlegungen: Jede Netzhautstelle, also z. B. jeder Zapfen, kann uns eine nicht nur nach der Helligkeit, sondern auch nach dem Farbton fast unendlich mannigfaltig abgestufte Reihe von Lichtempfindungen vermitteln; unter der Annahme, daß die mit einem solchen Zapfen leitend verbundene, einzelne Optikusfaser dem Alles-oder-Nichts-Gesetz folgt, bliebe zunächst zur Erklärung der erwähnten Mannigfaltigkeit der Empfindungen als einzige

Variable die Frequenz der in dieser Optikusfaser ablaufenden Erregungswellen. Wenn das psychophysische Korrelat unserer Lichtempfindungen wirklich in nervösen Erregungswellen bestünde, könnten wir uns in der Tat das Alles-oder-Nichts-Gesetz für die Nervenfasern der optischen Zentren kaum gültig denken. Aber wir werden heute immer mehr zu der Annahme geführt, die als erster EWALD HERING in seiner Lehre von den Sehsinnsstoffen formuliert hat, daß nämlich dem Auftreten unserer Empfindungen die Produktion, Diffusion, Zerstörung usw. intrazentral gebildeter Reizstoffe irgendwie zugrunde liegt. Betrachten wir als Modellversuch einer solchen Reizstoffbildung z. B. die Bildung des herzhemmenden Vagusstoffes bei faradischer Reizung des N. vagus (O. LOEWI), so sehen wir, daß in diesem Falle schon die Variation der Zahl der erregten Vagusfasern (Änderung des Rollenabstandes am Reizinduktorium) fast unendlich viele Grade der Hemmungswirkung zustande kommen läßt. Die Gesetze, welche die Bildung und das weitere Schicksal der Reizstoffe beherrschen, sind uns beim Herzen so wenig bekannt wie anderwärts. Wenn wir also Reizstoffwirkungen als physische Korrelate unserer Empfindungen annehmen, so können wir uns vorstellen, daß auch bei einer relativ beschränkten Variationsmöglichkeit der Erregungswellen in den optischen Bahnen eine Mannigfaltigkeit der Empfindungen resultiert, die unseren subjektiven Erfahrungen nicht grundsätzlich widerspricht.

Mit der Frage der Gültigkeit des Alles-oder-Nichts-Gesetzes hängt auch innig das Problem zusammen, ob der Erregungsvorgang in einem bestimmten Element eines Organes, z. B. in einer bestimmten Nerven- oder Muskelfaser, stets gleichartig ist, oder ob sich in einer Faser etwa qualitativ verschiedene Erregungen fortpflanzen können. Solche qualitative Differenzen zwischen den eine Faser durchlaufenden Impulsen müßten dem Alles-oder-Nichts-Gesetz nicht a priori widersprechen, da dieses ja über das Verhalten der Erregungswellen nur in quantitativer Hinsicht etwas aussagt.

EWALD HERING (3) hat von allgemein physiologischen Gedankengängen ausgehend die Lehre JOHANNES MÜLLERS von der spezifischen Energie der Sinnesnerven erweitert und mehr oder weniger allen Fasern und Zellen des Nervensystems spezifische Eigenschaften zugeschrieben, von denen er auch annahm, daß sie durch Erfahrung und Übung in verschiedener Weise modifiziert werden könnten. Das würde also zunächst besagen, daß der Erregungsvorgang in den einzelnen Nervenfasern qualitativ individuelle Merkmale trüge, daß wir also, um das alte Problem zu zitieren, bei gekreuzter Verheilung von Optikus und Akustikus nicht ohne weiteres den „Donner sehen“ und den „Blitz hören“ würden. HERING ist aber noch weiter gegangen, er nahm auch an, daß ein und dieselbe Nervenzelle verschiedene ihr zufließende Impulse in verschiedener Weise beantworten könne. Wir müssen uns

davor hüten, die Lebensvorgänge zu maschinell zu betrachten und ich halte es für sehr wohl möglich, daß wir eine solche mehr- oder vielseitige Funktion der Elemente eines Organes einmal klar erkennen. Aber bisher hat sich der Erregungsvorgang innerhalb des best studierten Organes, der markhaltigen Nervenfasern, als gleichmäßig, also z. B. auch von der Reizart unabhängig erwiesen. In den bisher erörterten Versuchen war immer die Größe der *Erregung* als Index dafür genommen worden, ob das Alles-oder-Nichts-Gesetz für ein Organ gilt oder nicht. Weitere Anhaltspunkte in dieser Hinsicht kann uns das Verhalten des *Stoffwechsels* eines Organes bei verschieden starker Reizung geben. So fanden WINTERSTEIN u. HIRSCHBERG z. B. den O<sub>2</sub>-Verbrauch eines nicht spontan schlagenden, sondern künstlich gereizten Froschherzens (25 Reize pro Minute) vollständig unabhängig von der Stärke der verwendeten Reize, wie dies z. B. folgendes Versuchsprotokoll zeigt:

Herzstillstand durch Stanniusschnitt.

O<sub>2</sub>-Verbrauch des Herzens in Kubikmillimeter je 1/2 Stunde:

Bei Ruhe: 6,5; Reizung, R.A. 17 cm: 10,0,

R.A. 13 cm: 10,5, R.A. 9 cm: 10,5 und R.A. 5 cm: 10,0.

Am Herzen ist also die Gültigkeit des Alles-oder-Nichts-Gesetzes auch aus den Stoffwechselversuchen im Mikrorespirometer ohne weiteres ersichtlich. Dagegen erwies sich in analog ausgeführten Versuchen der O<sub>2</sub>-Verbrauch des Rückenmarkes, des peripheren Nerven, des Skelettmuskels und der Magenmuskulatur des Frosches nicht als unabhängig von der Stärke der verwendeten Reize, er stieg mit wachsender Reizstärke immer mehr an. Scheinbar widerspricht dieser Befund der Gültigkeit des Alles-oder-Nichts-Gesetzes, aber er erklärt sich wohl sicher — wie dies auch WINTERSTEIN u. HIRSCHBERG annehmen — aus der bekannten Tatsache, daß viele Organe auf starke Reize nicht mit Einzelregungen, sondern mit verschiedenen langen *Serien* maximaler Erregungswellen antworten, so daß also bei zunehmender Reizstärke zwar nicht die Größe, wohl aber die Zahl der Erregungen zunimmt, also auch der O<sub>2</sub>-Verbrauch zunehmen muß. Auch innersekretorisch bedingte Vorgänge scheinen in gewissen Fällen dem Alles-oder-Nichts-Gesetz zu folgen. So wird dies von dem Wachstum des Kammes des Haushahns in Abhängigkeit vom Hodenhormon berichtet. Exstirpiert man jungen Hähnen Teile der Hoden, so findet man, daß die Entwicklung des Kammes nicht etwa der Größe des dem Tiere belassenen Hodenteiles proportional ist, sondern daß der Kamm entweder die volle Größe des normalen Hahnenkammes erreicht, oder daß er den reinen Kastratentypus zeigt (PÉZARD).

Wenn der Erregungsvorgang selbst — wie wir gesehen haben — in sehr vielen Fällen auf der Auslösung einer immer maximalen Reaktion beruht, so wäre es auch denkbar, daß die der *Narkose* zugrunde liegende



chemisch-physikalische Änderung unter Umständen *plötzlich* und in maximalem Ausmaße einträte, daß dann also auch für die Narkose das Alles-oder-Nichts-Gesetz gälte. Zu einer solchen Annahme wurde MANSFELD (1) durch eine Reihe von Versuchen geführt. Er nahm an, daß zwar für die meisten Zellarten die Intensität der Narkose der jeweiligen Konzentration des Narkotikums parallel gehe, daß aber die nervösen Elemente von dieser Regel eine Ausnahme machten, daß an ihnen die vollkommene Narkose *sprungweise* eintrete. Nach dieser Annahme gäbe es also keine Konzentration eines Narkotikums, die bei nervösen Apparaten dauernd nur zu einer *Verminderung* der Zellfunktion führte. MANSFELD bezeichnete dies Verhalten als das „Alles-oder-Nichts-Gesetz der Narkose“. Gegen Einwände von WINTERSTEIN ([1], S. 98ff.) hat MANSFELD (2) seine Anschauungen verteidigt. Ein strenger Beweis dafür, daß die Narkose des Nervensystems dem Alles-oder-Nichts-Gesetz folgt, ist schwer zu erbringen. Er kann z. B. nicht erbracht werden an der Hand nervöser Vorgänge, in denen die *Erregungsleitung* eine Rolle spielt, denn die Leitung unterliegt selbst dem Alles-oder-Nichts-Gesetz, sie erlischt also auch z. B. während einer Narkose plötzlich und vollständig. Wohl aber wäre es theoretisch möglich, so einen Beweis z. B. an automatisch tätigen Zentren zu erbringen. In der Tat zeigte es sich, daß die Tätigkeit des Atemzentrums durch Äther bei konstant erhaltener Konzentration nicht vermindert werden kann, sondern daß bei einer bestimmten Konzentration des Narkotikums plötzlich Atemstillstand eintritt (CSILLAG). Wenn wir aber bedenken, daß auch bei der Funktion solcher Koordinationszentren die intrazentrale *Erregungsleitung* eine wesentliche Rolle spielt, scheint mir auch diese Beweisführung noch nicht absolut unanfechtbar zu sein.

### C. Das Refraktärstadium.

Es entspricht dem allgemeinen Prinzip der Erhaltung biologischer Gleichgewichte, daß jeder Aktivitätsphase eines lebenden Gebildes eine Phase der Erholung folgt. Diese Erholung wird nach dem Ablaufe jeder einzelnen Erregungswelle zunächst dadurch ermöglicht, daß jede Welle in den von ihr durchlaufenen Gebilden einen Zustand herabgesetzter, ja anfangs sogar völlig aufgehobener Erregbarkeit zurückläßt. Wir bezeichnen diesen Zustand mit MAREY, der ihn als erster am Wirbeltierherzen beobachtet hat, als Refraktärstadium, und sprechen von einem „absoluten Refraktärstadium“ als dem Zustande vollständig erloschener Erregbarkeit und dem dieser Phase folgenden „relativen Refraktärstadium“, worunter wir die Zeit verstehen, innerhalb derer die Erregbarkeit von Null allmählich zu ihrer normalen Höhe zurückkehrt. Eine scharfe Abgrenzung des absoluten vom relativen Refraktärstadium ist praktisch nicht durchführbar, weil wir die Stärke der Prüfereize nicht über ein gewisses Maximum steigern können, ohne das unter-

suchte Organ zu schädigen; im allgemeinen dürfte also das relative Refraktärstadium etwas früher beginnen, als wir dies in der Regel beobachten, nur wären in diesem allerersten Stadium der wieder zurückkehrenden Erregbarkeit sehr starke Reize nötig um eine Reaktion auszulösen.

Das Refraktärstadium ist also eine Schutzvorrichtung, welche die Organe vor einer zu frequenten Aufeinanderfolge von Erregungen bewahrt. Nun scheint die Dauer einer einzelnen Erregungsphase in einer annähernd konstanten Beziehung zur Dauer der Erholungsphase zu stehen, so daß ein rasch reagierendes Organ in der Zeiteinheit einer größeren Zahl von Erregungen fähig ist, also eine frequentere Periodik zeigt als ein Organ mit träge ablaufendem Erregungsvorgang. Von dieser Überlegung ausgehend kommen wir zu der Vermutung, daß auch die Dauer des Refraktärstadiums von der Dauer des Erregungsvorganges abhängig sein dürfte. TAIT hat an der Hand älterer Versuche die allgemeine Regel aufgestellt, daß die Dauer des absoluten Refraktärstadiums eines Organs mit der Anstiegsdauer seines Aktionsstromes zusammenfällt, die Dauer des relativen Refraktärstadiums mit der Rückkehr des Aktionsstromes zum Nullwert. Es liegen zwar bisher nur wenige ganz exakte Messungen der Dauer des Aktionsstromes und des absoluten und relativen Refraktärstadiums an ein und demselben Organ vor, aber wir können aus ihnen doch heute schon den Schluß ziehen, daß die TAITSche Regel nur für einzelne Gewebe gilt. Die exaktesten vergleichenden Versuche (N. ischiadicus, M. sartorius und Herzmuskel des Frosches) verdanken wir ADRIAN (3). Er fand, daß beim M. sartorius das absolute Refraktärstadium zeitlich tatsächlich mit der ansteigenden Phase des Aktionsstromes zusammenfällt, das relative Refraktärstadium mit dem Abfall des Aktionsstromes. Dies gilt aber nur für Versuche bei Zimmertemperatur; bei tiefen Temperaturen ist die Erholung relativ stärker verzögert. Beim Froschnerven endet aber das absolute Refraktärstadium erst dann, wenn der Aktionsstrom fast vollkommen abgelaufen ist, und die Erregung kehrt allmählich wieder zurück, wenn das Gewebe sein normales elektrisches Potential längst gewonnen hat. Beim Herzmuskel dauert das Refraktärstadium im Vergleich zum Aktionsstrom noch etwas länger als beim Nerven.

Ein Vergleich zwischen der Herz- und Skelettmuskulatur der Wirbeltiere zeigt uns, daß die Dauer des absoluten Refraktärstadiums auch in keiner ganz fixen Relation zur Zuckungsdauer eines Muskels steht, denn beim Herzen endet das absolute Refraktärstadium etwa zur Zeit, in der die Verkürzung während der Systole maximal ist, während die Skelettmuskelfaser schon unmittelbar nach Beginn ihrer Zuckung von einem zweiten Reiz erregt werden kann.

Es macht mir den Eindruck, als ob die Länge des Refraktärstadiums

verschiedener Organe nach ihrer Wichtigkeit für den Gesamtorganismus bemessen sei. So genügt das Refraktärstadium des Herzens normalerweise vollkommen um dieses Organ vor einer Ermüdung zu bewahren, während dies beim markhaltigen Nerven und beim Skelettmuskel nicht der Fall ist; diese beiden Organe ermüden zum Teil auch bei einer Arbeit, die innerhalb physiologischer Grenzen liegt, und wir finden, daß ihr Refraktärstadium während der Ermüdung länger wird, so daß sie dann vor einer zu hohen Reizfrequenz geschützt sind (E. TH. BRÜCKE [3], H. FIELD u. E. TH. BRÜCKE [2]).

Es liegt der Gedanke nahe, daß jedes Organ, dessen Erregungen dem Alles-oder-Nichts-Gesetz folgen, zu Beginn des Erregungsvorganges eine Phase *absoluter* Unerregbarkeit zeigt, und es wäre auch gut vorstellbar, daß eine solche Phase nicht nachweisbar wäre bei Organen, deren Erregungsvorgang je nach der Stärke des auslösenden Reizes stärker oder schwächer ist.

Die Existenz eines absoluten Refraktärstadiums ist von CARLSON (4, 7 und 8) für das Herz der Evertebraten und auch für das Herz eines primitiven Fisches (*Bdellostoma*) (CARLSON [1]) gezeugnet worden.

Die Versuche an *Bdellostoma* zeigen nur, daß einzelne Herzabschnitte dieses Fisches eine übernormal große Systole ausführen, wenn zu Beginn der Systole ein kräftiger Induktionsstrom durch sie hindurchgeschickt wird. Als Beweis für das Fehlen einer absolut refraktären Phase könnte diese Beobachtung nur dann angesehen werden, wenn diese übernormal großen Systolen sich im Kardiogramm als Doppel-erregungen äußerten, was wohl kaum der Fall sein dürfte.

Was das Refraktärstadium bei den Herzen von Avertebraten betrifft, so ist nach der tetanischen Natur des Herzschlages bei Arthropoden anzunehmen, daß hier zwei verschiedene Refraktärstadien unterschieden werden müssen: erstens jenes, das der Einzelerregung der Herzmuskulatur entspricht und ein zweites Refraktärstadium, das jenem übergeordneten Erregungsvorgang zukommt, dessen rhythmische Wiederkehr sich als rhythmische Schlagfolge des Herzens äußert. Das Refraktärstadium der Herzmuskulatur selbst ist bei Arthropoden noch nicht genügend untersucht worden. CARLSON (8) hat bei Reizung des von seinem Ganglion isolierten Limulusherzens nur ein relatives Refraktärstadium zu beobachten geglaubt; er gibt an, daß genügend starke Reizströme in jeder Phase der Herztätigkeit eine übermaximale Systole auslösen können. Da aber eine solche übermaximale Systole nicht ohne weiteres die Auslösung einer zweiten Erregung beweist, scheint mir dieses Problem einer neuen Untersuchung bedürftig zu sein. Auch für das Ganglion des Limulusherzens nimmt CARLSON (7) nur ein relatives Refraktärstadium an. Die Angabe von REID HUNT, BOOKMAN und TIERNY, daß das Hummerherz kein Refraktärstadium zeige, ist sicher

unrichtig; sie steht auch in Widerspruch zu Beobachtungen CARLSONS (4).

Über das Refraktärstadium des Molluskenherzens liegen zahlreiche Einzelbeobachtungen vor (vgl. die Literatur bei BRÜCKE [4]). Die meisten Autoren sprechen nur von einer relativen Unerregbarkeit des Herzens während der Systole.

All diese Beobachtungen an Evertibratenherzen sind bei graphischer Verzeichnung der Herzkontraktionen ausgeführt; erst elektrokardiographische Versuche werden uns über die genaueren Verhältnisse Aufschluß geben, und es ist wohl mit Sicherheit zu erwarten, daß sie uns auch beim Evertibratenherzen ein absolutes Refraktärstadium werden kennen lehren.

Ganz analoge periodische Erregbarkeitsveränderungen wie am Herzen hat BETHE ([1], S. 425 ff.) an der rhythmisch tätigen Schirmmuskulatur der Medusen beobachtet. Das absolute Refraktärstadium erstreckt sich auch hier über die ganze Zeit der Systole; ihm folgt eine Phase herabgesetzter Erregbarkeit. Auch die einer vorzeitigen Erregung des Herzens folgende kompensatorische Pause findet sich bei den Medusen in ganz der gleichen Weise wie beim Herzen wieder. BETHE nimmt, so wie UEXKÜLL (3), an, daß es sich hier um ein Refraktärstadium nervöser Apparate und nicht der Muskelfasern handelt.

Daß auch der markhaltige Nerv bei seiner Erregung ein Stadium vollkommener Unerregbarkeit durchläuft, haben als erste GOTCH und BURCH bewiesen. Die genauesten Angaben über die Dauer des absoluten Refraktärstadiums des Froschnerven verdanken wir ERLANGER, GASSER u. BISHOP. In ihren Versuchen erwies sich das absolute Refraktärstadium der  $\alpha$ -Wellen etwas kürzer als das der  $\beta$ -Wellen und ihr Refraktärstadium wieder kürzer als jenes der  $\gamma$ -Wellen; z. B. 1,20:1,68:3,16  $\sigma$ . Diese Werte können aber noch nicht als ganz feststehend angesehen werden; möglicherweise sind die absoluten Refraktärstadien dieser drei Wellenarten gleich lang. AMBERSON u. DOWNING (1) haben vor kurzem das absolute Refraktärstadium der sich am raschesten erholenden Fasern im Frosch-Ischiadicus in der Weise bestimmt, daß sie jenes Intervall zweier Reize maßen, bei dem eben der zuvor konstant große Ausschlag eines Spiegelgalvanometers plötzlich an Größe zunahm. In einem dieser sehr exakt ausgeführten Versuche fanden sie z. B. für das absolute Refraktärstadium bei 20° C einen Wert, der zwischen 0,86 und 1,00  $\sigma$  liegen muß.

Ein Refraktärstadium des Atemzentrums für reflektorische Reize hat BETHE nach jeder Respirationsbewegung bei Sellachiern (*Scyllium*) beobachtet.

W. TRENDELENBURG (1) war der erste, der den Verlauf der Erholung während und nach dem Ablauf einer Erregung durch quantitative Messungen festgestellt hat, indem er am Froschherzen die Reizstärke

bestimmte, die zu verschiedenen Zeiten während der Diastole nötig war um eben eine Extrasystole auszulösen. In der seiner Arbeit entnommenen Abb. 14 entspricht die ausgezogene Kurve der systolischen Kontraktion eines normalen Froschvorhofes, und an der gestrichelten Kurve sehen wir, wie sich die Erregbarkeit während dieser Systole verhält: Sie ist vollkommen aufgehoben vom Beginn der Systole bis etwa 0,05 Sekunden nachdem sie ihr Maximum erreicht hat; dann steigt die Erregbarkeit anscheinend nach einer etwas s-förmig gekrümmten Kurve, und sie erreicht ihren normalen Wert (100%) erst nachdem die Diastole bereits vollkommen beendet ist. Es wird in dem folgenden Kapitel zu erörtern sein, daß dieses asymptotische Erreichen des normalen Wertes nicht die Regel ist, sondern, daß dem Refraktärstadium meist eine Phase übernormaler Erregbarkeit folgt.

Vergleichende Untersuchungen über den Verlauf der Erholungskurve des Ventrikels, Vorhofs und Sinus des Krötenherzens ergaben,

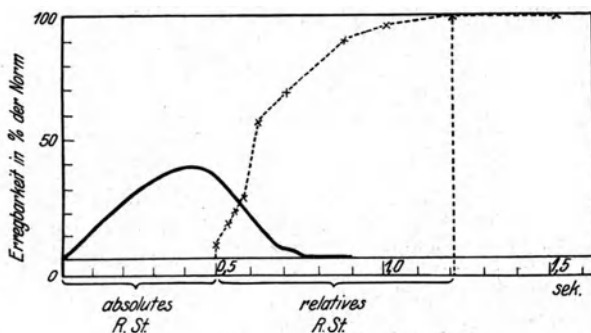


Abb. 14. Kontraktionskurve (ausgezogen) und Kurve der Erregbarkeitsänderung (gestrichelt) des Vorhofes eines Froschherzens nach W. TRENDLENBURG (r).

daß die Erholung beim Ventrikel etwas rascher zum Erregbarkeitsmaximum führt als beim Vorhof; am Sinus erscheint das relative Refraktärstadium ganz besonders lang gedehnt, so daß die Erregbarkeit beim Eintritt der nächsten Systole hier noch keinen konstanten Wert erreicht hat. Der Beginn des relativen Refraktärstadiums fällt bei allen drei Herzabschnitten ungefähr mit dem Gipfel der Kontraktionskurve zusammen (ISHIKAWA [1]).

Ähnliche Kurven, welche die Wiederkehr der Leistungsfähigkeit des elektrischen Organs eines Zitterrochens und die zunehmende Verkürzung der Latenzzeit seiner Schläge während des relativen Refraktärstadiums wiedergeben, finden sich bei FUJI (vgl. auch BETHE, Handb. d. Physiol. VIII/2, Abb. 325).

Besonders eingehend ist die Erholungskurve am N. ischiadicus, am M. sartorius und an den sensiblen Endorganen in Froschmuskeln untersucht worden (ADRIAN [3], ADRIAN u. ZOTTERMAN [2]). Belastet man den kleinen M. sterno-cutaneus des Frosches mit Gewichten von 0,25

bis 5 g, so kann man von den sensiblen Fasern seines Nerven periodische Aktionsströme ableiten; dabei ist es ADRIAN u. ZOTTERMAN durch sukzessives Wegschneiden paralleler Streifen von dem Muskel gelungen, schließlich nur mehr die in regelmäßiger Periodik wiederkehrenden, von einem einzigen sensiblen Muskelendorgan stammenden Aktionsströme zu registrieren. Starke Reize (stärkere Spannung des Muskels) lösen, da sie das relative Refraktärstadium früher durchbrechen, im sensiblen Endorgan Erregungen von wesentlich höherer Frequenz aus als schwache Reize. Die Erholungskurve eines solchen sensiblen Endorgans läßt sich durch den Vergleich der Intervalle zwischen den Einzel-

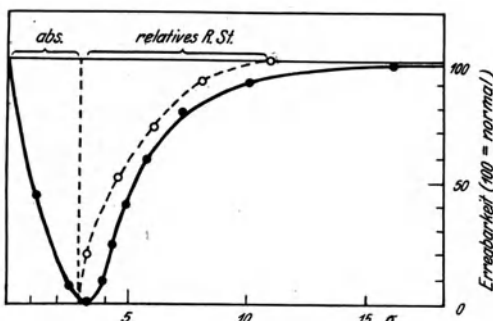


Abb. 15. Aktionsstromverlauf (ausgezogene Kurve) und Verlauf der Erregbarkeitsrückkehr (gestrichelt) eines Froschsartorius bei 20° C. (Nach ADRIAN [3].)

Erregungen und der Stärke der sie jeweilig auslösenden Reize konstruieren. Die Erholung des Endorgans nach Ablauf einer Erregung erfolgt etwa fünfmal so langsam wie die der Nervenfasern; die physiologischen Erregungen der Fasern von ihren peripheren Endorganen aus können also nie so frequent werden, daß ihre Frequenz an die Grenze der Faserleistungsfähigkeit heranreichte.

In Abb. 15 ist der zeitliche Verlauf der Erholungskurve eines Froschsartorius zugleich mit dem seines Aktionsstromes nach Versuchen von ADRIAN (3) wiedergegeben.

Die allmähliche Wiederkehr des *Leitungsvermögens* nach einer Systole hat ASHMAN am künstlich komprimierten Atrioventrikulartrichter des Schildkrötenherzens quantitativ verfolgt. Die Kurve, nach der das Leitungsvermögen im relativen Refraktärstadium wieder zunimmt, ähnelt den für die Erregbarkeit beobachteten Erholungskurven.

Ich stelle in der folgenden Tabelle 6 die mir bekannten Refraktärstadien verschiedener erregbarer Gewebe zusammen; soweit exakte Messungen vorliegen, habe ich auch die Anstiegszeit des Aktionsstromes mit in die Tabelle aufgenommen.

So wie das Produkt der Anstiegsdauer des Aktionsstromes und der Leitungsgeschwindigkeit der Erregungswelle die „Anstiegslänge“ der Negativitätswelle ergibt, so entspricht das Produkt aus der Dauer des Refraktärstadiums und der Leitungsgeschwindigkeit der „Refraktärlänge“, d. h. der Länge jener Strecke eines erregungsleitenden Organes, die nach Ablauf einer Erregungswelle sich im Stadium absoluter Unerregbarkeit befindet. Diese Refraktärlänge hat UMRATH (2) aus den in

Tabelle 6.

Tier oder Pflanze	Organ	Anstiegszeit des Aktionsstroms	Dauer des Refraktärstadiums <sup>1</sup>	Autor
<i>Berberis Thumbergi</i>	Staubfäden (T. 12—19°)		3—10 Min. „2. Refr.-Stad.“ <sup>2</sup>	K.UMRATH (5)
<i>Mimosa pudica</i>	Hauptgelenk		1,5—2,5 Min. etwa 6—20 Min. (periodisch schwankend)	K.LINSBAUER (2)
<i>Pennatula phosphorea</i> (Alcyonarie)	Nervöse Bahn für die Ausbreitung des Leuchtphänomens		3—8 Min. etwa 50—100 σ	K.UMRATH (5) A. R. MOORE
<i>Astacus fluviatilis</i>	Mot. Nerv. f. Schließmuskel der Schere (rasche Fasern)		Absol. Refr. Stad. etwa 1,5 σ Rel. Refr. Stad. 1,5—2 σ	K. LUCAS (8)
Hecht ( <i>Esox lucius</i> )	Nervus olfactorius:			W. SULZE
	12—18° C	20—30 σ (9 Vers.)	17—21 σ	
	8° C	36—39 σ (2 „ )	30—39 σ	
	5° C	43 σ (1 „ )	34—50 σ	
<i>Astrape japonica</i> (Zitterrochen)	Elektrisches Organ (bei indirekter Reizung; T = 14° C)		3,2—4,6 σ	K. FUJI
Frosch	Herzmuskel (Ventrikel)	etwa 100 σ	1 Sek.	TRENDELENBURG (1)
	Motorische Nerven:			ERLANGER, GASSER u. BISHOP
	α-Wellen	0,7 σ	1,20 σ	
	β-Wellen	0,7 σ	1,68 σ	
	γ-Wellen	0,7 σ	3,13 σ	
	Sensible Endorgane im M. sterno-cutaneus		etwa 10 σ	ADRIAN u. ZOTERMANN (3)
	Reflexbahn: ipsilateral.		2 σ	F. EICHHOLTZ
	N. ischiadicus auf M. triceps femoris			
	Enddarm (T. 11—14°)		nach Maximalkontraktionen: 15—30 Sek. „2. Refr.-Stadium“ <sup>2</sup>	K.UMRATH (5)
	Rectum	Anstiegszeit der Kontraktion 8—15 Sek. (Zimmer-Temp.)	4—9 Sek. Abs. Refrakt. Stad. = Dauer des Kontraktionsanstieges	J. SCHÜLLER
Schildkröte	Marklose Nervenfasern		4—6 σ	P. HEINBECKER

<sup>1</sup> Wenn eine spezielle Bezeichnung fehlt, betreffen die Daten in dieser Tabelle das absolute Refraktärstadium.

<sup>2</sup> D. h. Refraktärstadium nach einer zweiten, vorzeitigen Erregung.

Tabelle 6 (Fortsetzung).

Tier oder Pflanze	Organ	Anstiegszeit des Aktionsstroms	Dauer des Refraktärstadiums	Autor
<i>Testudo graeca</i>	M. retractor penis	30—40 $\sigma$	ca. 40 $\sigma$ (12° C) frel. Refr.-Stad. (etwa 500 $\sigma$ )	P. HOFFMANN (5)
<i>Emys europea</i>	M. omohyoideus u. M. retractor capitis et colli	8—15 $\sigma$	8—15 $\sigma$	R. DITTLER u. S. OINUMA
Meerschweinchen	Zentrum des Schreckreflexes auf akustische Reize		Rel. Refr. Stad. > 4 Sek.	L. H. COHEN
Katze	Dünndarm (Pendelbewegungen)		4—5 Sek. (33—38° C) 20—25 Sek. (21—24° C)	R. MAGNUS
„	Schluckreflex		0,5—1,0 Sek. (in maximo 3,3 Sek.)	H. ZWAARDEMAKER, V. LANGENDORFF CH. S.
„	Reflexbahn vom N. peroneus oder N. popliteus auf den M. tensor fasciae latae		0,4 $\sigma$ < 1,08 $\sigma$ >	SHERRINGTON u. S. C. M. SOWTON
„	Reflexbahn vom N. tibialis auf den M. tibialis anticus		1,2—2,4 $\sigma$	E. D. ADRIAN u. J. M. D. OLMSTEDT
Hund	Zungen-Kiefer-Reflex (CARDOT u. LAUGIER)		10—20 $\sigma$	E. TH. BRÜCKE (5)
Mensch	Achilles-Sehnenreflex (ausgelöst durch Reizung d. N. tibialis)		etwa 5 $\sigma$	P. HOFFMANN (7)
„	Blinzelreflex		0,5—1,0 Sek. Rel. Refr.-Stad. 3—4 Sek.	H. ZWAARDEMAKER u. J. L. LANS

der Literatur vorliegenden sicheren Daten für einige Organe berechnet. Seiner Arbeit entnehme ich die Werte der Tabelle 7.

Tabelle 7.

Erregungsleitendes Gewebe	Leitungsgeschwindigkeit cm sek <sup>-1</sup>	Anstiegs- länge der Negativitäts- welle cm	Refraktär- länge cm
Hecht Nervus olfactorius . . . . .	20	0,94	1,0
Frosch Ventrikel . . . . .	7	0,7	8,5
„ M. sartorius . . . . .	130	0,46	0,6
„ Nerv $\alpha$ -Welle . . . . .	4200	2,94	6,0
„ Nerv $\beta$ -Welle . . . . .	2500	1,75	5,2
„ Nerv $\gamma$ -Welle . . . . .	1500	1,05	6,7



Bei *Pennatula* beträgt die Refraktärlänge für das das Leuchtphänomen leitende System 3 bis 5 mm (MOORE).

So wie die Anstiegszeit der Negativitätswelle ist auch die Refraktärlänge bei den verschiedenen Fasern eines Nerven ( $\alpha$ ,  $\beta$ , und  $\gamma$ ) fast konstant (ERLANGER u. GASSER). Sonst verhalten sich die Extreme der Refraktärlängen etwa wie 1:10. Innerhalb eines solchen Bereiches schwanken auch die Werte für die Anstiegslänge der Negativitätswellen der verschiedenen (nicht in die Tabelle aufgenommenen) Organe, obwohl sich die Leitungsgeschwindigkeiten wie 1:10000 verhalten.

Wir haben als Charakteristikum des Refraktärstadiums bisher nur die Herabsetzung der Erregbarkeit betrachtet. Unmittelbar nach dem Ablauf einer Erregungswelle finden wir aber am Nerven noch andere funktionelle Veränderungen. GOTSCH (2) und K. LUCAS (7) haben als erste die Verzögerung der Erregungsleitung im Refraktärstadium beobachtet, die neuerdings von GASSER u. ERLANGER (2) am Froschnerven und am N. phrenicus des Hundes studiert worden ist. Die im Refraktärstadium ausgelöste, zweite Erregungswelle bleibt bei ihrem Fortschreiten immer mehr hinter der ihr voraneilenden ersten zurück. Je früher sie im relativen Refraktärstadium ausgelöst wird, um so stärker ist ihr Fortschreiten verzögert. Durch diese Verzögerung kommt sie allmählich in immer weniger refraktäre Gebiete des Nerven, so daß ihre Stärke und ihre Fortpflanzungsgeschwindigkeit mit der Entfernung von der Reizstelle wächst. Entsprechend ihrer geringen Fortpflanzungsgeschwindigkeit zeigt eine solche zweite Welle auch einen trägeren Anstieg als eine normale Erregung.

Wenn auch diese Erscheinungen bisher nur am Nerven studiert worden sind, so ist doch nicht daran zu zweifeln, daß sie an anderen erregbaren Organen in ähnlicher Weise nachweisbar sein werden, doch liegen meines Wissens bisher noch keine Beobachtungen hierüber vor.

Alle Refraktärstadien, von denen wir bisher gesprochen haben, sind mit dem Erregungsvorgang implizite gegeben, sie könnten z. B. im Sinne VERWORNS durch Verbrauch einer zerfallfähigen Substanz bedingt sein. UMRATH (5) bezeichnet sie als „autogene“ Refraktärstadien.

Wir finden aber nach dem Ablauf von Erregungsvorgängen in verschiedenartigen erregbaren Geweben manchmal ein Stadium herabgesetzter Erregbarkeit, das nicht unmittelbar als Folge der vorangegangenen Erregung anzusehen ist, sondern durch ein komplizierteres Geschehen bedingt ist.

Am besten geklärt scheint mir das Zustandekommen eines solchen „induzierten“ Refraktärstadiums an den spinalen Zentren der Sehnenreflexe. P. HOFFMANN (6) hatte schon vor längerer Zeit ein zunächst schwer zu deutendes Phänomen beobachtet: Er löste an der willkürlich leicht innervierten Wadenmuskulatur des Menschen durch elektrische Reizung des N. tibialis einen Eigenreflex (= Achillessehnenreflex) aus

und sah, daß nach der kräftigen Reflexzuckung des ganzen Gastrocnemius die schwachen, der bestehenden Willkürkontraktion entsprechenden, unregelmäßigen Aktionsstromzacken für etwa 0,1 Sekunde verschwanden. HOFFMANN hat diese vorübergehende Inaktivitätsphase der spinalen Zentren auf einen Hemmungsreflex zurückgeführt. Die Analyse (DENNY BROWN) hat ergeben, daß diese Deutung richtig war, wenn sich auch der Vorgang als recht kompliziert erwiesen hat: Bei der kräftigen reflektorischen Erregung des Muskels (aber auch nach einer Reizung seines motorischen Nerven mit einem Induktionsschlag) werden sensible Endorgane im Muskel erregt, von denen zentripetale Impulse ausgehen, die hemmend auf die spinalen motorischen Zentren des betreffenden Muskels wirken.

Da das Refraktärstadium des Achillessehnenreflexes beim Menschen höchstens 5  $\sigma$  beträgt, und das des motorischen Nerven und des Muskels selbst sicher noch kürzer ist, so sehen wir, daß in diesem Falle der neuromuskuläre Apparat nach einer Einzelerregung durch einen sekundären Vorgang, ein „induziertes Refraktärstadium“, viel länger vor einer neuen Erregung bewahrt bleibt, als dies seinem autogenen Refraktärstadium entspräche. Auch die Beobachtung eines 3 bis 6 Sekunden dauernden relativen Refraktärstadiums nach der Auslösung des Patellarreflexes beim Menschen (STRUGHOLD) sei in diesem Zusammenhang erwähnt.

Wenn man den Begriff der refraktären Phase noch weiter fassen wollte, könnte man in diesem Zusammenhange auch an die Hemmung motorischer Zentren während der Tätigkeit ihrer antagonistischen Zentren bei periodisch wiederkehrenden Bewegungsvorgängen, wie z. B. der Atmung oder der Lokomotion, denken.

Das Verhalten der Eigenreflexe entspricht in sehr interessanter Weise den Beobachtungen von MAGNUS am Katzendünndarm. An Längsmuskelstreifen, von denen der AUERBACHSche Nervenplexus entfernt worden war, konnte MAGNUS überhaupt kein Refraktärstadium nachweisen. Das Präparat war tetanisierbar, woraus wir heute wohl nur schließen dürfen, daß das Refraktärstadium der Darmmuskulatur sehr kurz ist. Reizte er dagegen ein Darmstück mit erhaltenem Nervenplexus, so traten statt eines Tetanus jetzt rhythmische Kontraktionen, die bekannten Pendelbewegungen, auf, und für diese ergab sich bei künstlicher Reizung eine sehr deutliche, je nach der Temperatur 5 bis 25 Sekunden lange Periode absoluter Unerregbarkeit, und die Darmmuskulatur war nicht mehr tetanisierbar.

So wie also die Willkürimpulse bei dem Versuche HOFFMANNS nach Erregung des Eigenreflexes eine Zeitlang die spinalen motorischen Zentren nicht mehr erregen konnten, so wird auch beim Dünndarm im „peripheren“ Apparat durch die Erregung des „zentralen“ eine Phase der Inaktivität induziert. Ob wir in beiden Fällen den gleichen Mecha-

nismus für das Zustandekommen eines solchen „induzierten“ Refraktärstadiums annehmen dürfen, läßt sich allerdings heute noch nicht entscheiden. UMRATH (5) hat als erster die Ansicht ausgesprochen, daß unter der Bezeichnung „Refraktärstadium“ zwei ihrer Entstehung nach ganz verschiedene Erscheinungen zusammengefaßt werden, einmal die *autogenen* Refraktärstadien, dadurch bedingt, daß ein erregtes System erst eine Wiederherstellung erfahren muß, ehe eine zweite Erregung möglich ist, dann die *induzierten* Refraktärstadien, die durch Hemmungsvorgänge zustande kommen. UMRATH hat auch versucht auf experimentellem Wege eine Entscheidung zu treffen, zu welchen der beiden Typen in einem speziellen Falle ein Refraktärstadium zu zählen sei. Er ging zunächst von den zeitlichen Veränderungen des Refraktärstadiums bei der Narkose und bei der Ermüdung aus: Es ist a priori zu erwarten, daß das autogene Refraktärstadium als Teilreaktion des Erregungsvorganges in der Narkose und bei der Ermüdung länger wird, während ein induziertes Refraktärstadium durch die Narkose oder Ermüdung des übergeordneten hemmenden Systems verkürzt werden könnte. In der Tat verhalten sich die bisher darauf hin untersuchten Refraktärstadien verschieden, wie dies aus der beistehenden Tabelle 8 nach UMRATH ersichtlich ist.

Tabelle 8<sup>1</sup>.

Objekt	Veränderung der Refraktärstadien		
	nach Doppelreizen	in der Narkose	bei Ermüdung
Quergestr. Muskel (Frosch)	—	Verlängert	Verlängert
Mot. Nerv (Frosch)	Unverändert	„	„
Cephalopodennerv	—	„	„
Herz-Ventrikel (Frosch)	Verkürzt, etwa auf 43%	Verkürzt	Verkürzt
Enddarm (Frosch)	„ „ „ 28%	—	Etwasverkürzt
Staubfäden von <i>Berberis</i>	„ „ „ 72%	Verkürzt	—
Hauptgelenk von <i>Mimosa</i>	„ „ „ 34%	—	—

In der Tabelle 8 gibt der erste Stab an, wie sich das sogenannte zweite Refraktärstadium, d. h. das Refraktärstadium nach einem frühzeitigen zweiten Reiz (z. B. einer Extrasystole) im Vergleich zu dem Refraktärstadium nach einer normalen Einzelerregung verhält; auch hier könnte man sich vorstellen, daß durch die Ermüdung eines übergeordneten Systems das induzierte Refraktärstadium des untergeordneten nach Doppelerregungen verkürzt sein könnte.

Nach den Daten der Tabelle wäre das Refraktärstadium also nur bei der Skelettmuskulatur und bei den Nervenfasern mit Sicherheit als autogen anzusehen. Die Anschauung UMRATHS, daß auch das Refraktärstadium des Herzens nicht autogen, sondern induziert sei, dürfte zu-

<sup>1</sup> Die Angaben stammen zum Teil aus Versuchen UMRATHS, zum Teil aus denen anderer Beobachter (Literatur bei UMRATH [5]).

nächst wohl auf Widerspruch stoßen. Jedenfalls dürfen wir aber nach all diesen Beobachtungen und vor allem nach den Erfahrungen an den Eigenreflexen Inaktivitätszustände nach einem Erregungsvorgang nicht mehr ohne weiteres als Refraktärstadium *sensu strictiori* ansehen.

Es liegen in der Literatur ältere Angaben vor, nach denen bei manchen glatten Muskeln ein Refraktärstadium nicht nachweisbar sei. Wenn wir bedenken, daß sich an einem erregbaren Organ ein Refraktärstadium nur dann auffinden und messen läßt, wenn wirklich *alle* Fasern des Organes gleichzeitig in Erregung geraten, so verstehen wir ohne weiteres, daß bei schwächeren Kontraktionen, wie z. B. bei den Tonusschwankungen der Schildkrötenvorhöfe (PORTER), eine refraktäre Phase oft deshalb nicht nachweisbar sein wird, weil bei solchen Kontraktionen immer ein Teil der aktionsfähigen Fasern in Ruhe, also durch stärkere Reize ohne weiteres erregbar bleibt.

#### D. Die übernormale Phase.

Ich habe schon bei der Erörterung der Erholungskurven verschiedener Organe während des relativen Refraktärstadiums darauf hingewiesen, daß in manchen Fällen die Erregbarkeit, oft auch das Leistungsvermögen und die Leistungsfähigkeit eines Gewebes, nach Ablauf einer Erregung nicht nur allmählich zur Norm zurückkehrt, sondern, daß sich an die Phase aufgehobener bzw. herabgesetzter Funktion eine Phase gesteigerter Erregbarkeit und erhöhten Leistungsvermögens anschließt, die wir mit ihren Entdeckern, ADRIAN u. KEITH LUCAS, als „übernormale Phase“ bezeichnen. Auch BERITOFF hat, unabhängig von den genannten Autoren, diese Phase am Skelettmuskel beobachtet und sie „Exaltationsphase“ genannt.

Die Ausbildung dieser Phase hat sich zum Teil als abhängig von der H-Ionenkonzentration des Milieus erwiesen, und zwar gilt dies nicht nur für den markhaltigen Nerven, sondern auch für das Herz, an dem ADRIAN (2) und unabhängig von ihm WASTL (2) die übernormale Systolenhöhe und Erregbarkeit nach Ablauf des relativen Refraktärstadiums beobachtet haben. Die übernormale Phase fehlt bei  $p_H$ -Werten über 7,4, während sie bei Bepflügelung, z. B. eines Nerven oder eines Froschherzens, mit sauren Lösungen (etwa bis  $p_H$  6,3) deutlich nachweisbar wird (im Gegensatz zum Sinken der Erregbarkeit im Ruhezustand). Ich vermute, daß auch die oft abnorme Höhe der postkompensatorischen Systole auf die übernormale Phase nach der vorangehenden Extrasystole zurückzuführen sein dürfte.

Auch am Skelettmuskel scheint die übernormale Phase nachweisbar zu sein, doch ist dies noch nicht mit aller Sicherheit entschieden (ADRIAN u. LUCAS). Für eine solche spricht meines Erachtens die Erregbarkeitssteigerung, die JUDIN an curarisierten Muskeln nach der Einwirkung eines kräftigen Induktionsschlages beobachtet hat.

Eine Beschleunigung der Erregungsleitung während der übernormalen Phase hat sich am Froschnerven auch in sauren Lösungen ( $p_H = 5$ ) nicht sicher nachweisen lassen (S. COOPER), wohl aber am Schildkrötenherzen (ASHMAN). Bei diesem ist die Dauer der Überleitung der Erregung von den Vorhöfen auf die Kammer (das *A-V-Intervall*) einige Zeit (etwa 3 bis 8 Sekunden) nach Ablauf einer Systole deutlich gegen die Norm verkürzt.

Stärker als am Froschnerven ist die übernormale Phase am motorischen Nerven des Schließmuskels der Krebschere (*Astacus*) ausgeprägt (LUCAS [8]). In diesem Nerven sind zwei Gruppen verschieden rasch reagierender Nervenfasern (für die entsprechenden Anteile des Schließmuskels) vereint, und LUCAS hat dementsprechend zwei verschiedene Erholungskurven an ihm feststellen können. Für die rascher reagierenden Fasern lag das Maximum der Erregbarkeit in einem Falle (vgl. l. c., Abbild. 14, S. 29) etwa  $4\sigma$ , für die trägeren Fasern etwa  $9\sigma$  nach dem ersten wirksamen Reiz. Auch an diesem Objekt läßt sich neben der Steigerung der Erregbarkeit (Sinken der Schwelle unter den Ruhewert) eine Steigerung des Leitungsvermögens (meßbar an der Höhe der jeweils erzielten Doppelzuckungen) nachweisen; die Phase der Erregbarkeitssteigerung scheint etwas kürzer zu dauern als die Phase abnorm hohen Leitungsvermögens, wie dies auch aus den Kurven der bestehenden Abb. 16 zu ersehen ist.

Auch der Entladung eines elektrischen Organes folgt nach dem Refraktärstadium ein Stadium übernormaler Leistungsfähigkeit. Dieses äußert sich in einer abnorm hohen elektromotorischen Kraft der Einzelentladung, wenn der sie auslösende Reiz etwa  $10\sigma$  nach einem vorangehenden wirksamen Reiz fällt (FUJI).

Erscheinungen, die möglicherweise auf das Auftreten einer übernormalen Phase an der Dekrementstelle zwischen dem Sekundärgelenk und dem basalen Blättchenpaar bei *Mimosa* hinweisen, hat UMRATH (4)

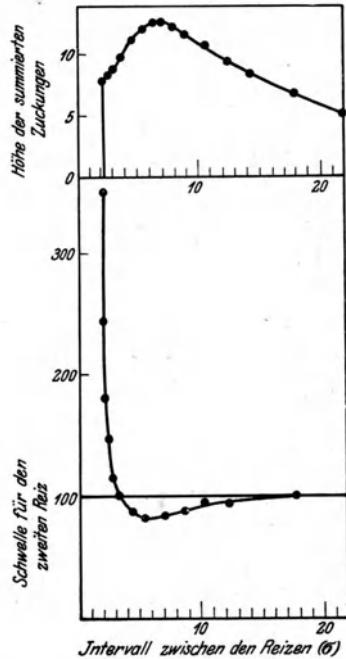


Abb. 16. Übernormale Phase am Nerven für den Adduktor der Krebschere. (Nach LUCAS [8].) Die Null-Linie der oberen Kurve entspricht der Höhe einer Einzelzuckung, die obere Kurve selbst den Höhepunkten der durch Doppelreize von verschiedenen Intervallen (Abszisse) ausgelösten summierten Zuckungen. Die untere Kurve zeigt erst das Sinken der Schwelle bis zu ihrem normalen Wert (= 100) während des relativen Refraktärstadiums, dann die übernormale Phase, während derer die Schwelle vorübergehend unter die Norm sinkt.

Tabelle 9.

Tier	Refraktärstadium und übernormale Phase.				Autor
	Organ	Dauer des absol. Refr.-Stadiums	Gesamtdauer des Refr.-Stadiums	Dauer der übernormalen Phase	
<i>Astacus</i> . . .	Motor. Nerv für die Scherenschließmuskulatur	etwa 1,5 $\sigma$ (für die rasch reagierenden Fasern)	1,5—2 $\sigma$ (für die rasch reagierenden Fasern)	2—3 $\sigma$ (für die rasch reagierenden Fasern) 15—20 $\sigma$ (für die langsam reag. Fasern)	25%  K. LUCAS (8)
Frosch . . . (2 spezielle Versuche)	Nervus ischiadicus	2,5 $\sigma$ (T. = 14,8° C) 2,7 $\sigma$ (T. = 15,5° C)	12 $\sigma$ 14 $\sigma$	20 $\sigma$ 16 $\sigma$	7,5% 5%  E. D. ADRIAN u. K. LUCAS
Frosch . . .	Herz	1 Sek.		bis 15 Sek.	etwa 10—20% Sehr gering
Kaninchen.	Schluckzentrum	etwa 0,5—1,0 Sek.	< 2 Sek.	etwa 20 Sek.	IsAYAMA (2)

beschrieben, doch läßt sich heute noch nicht mit Sicherheit sagen, ob die langsame Fortleitung der ersten Erregungswelle im Vergleich zu den ihr folgenden und eine Reihe anderer Erscheinungen wirklich auf die Existenz einer Phase übernormaler Leistungsfähigkeit zurückzuführen sind.

Vergleichend physiologisch scheint es mir besonders interessant, daß sich eine typische übernormale Phase auch bei intrazentralen Erregungsvorgängen hat nachweisen lassen, und zwar am Schluckzentrum, nach dem Ablauf seines der Schluckwelle folgenden Refraktärstadiums. Wenn man beim Kaninchen durch kurze faradische Reizungen des N. laryngeus superior reflektorisch den Schluckakt auszulösen versucht, so zeigt es sich, daß ein Reiz, der normalerweise unerschwellig ist, doch eine Welle auszulösen vermag, wenn er eine gewisse Zeit nach dem Ablauf einer Schluckwelle gesetzt wird. Diese Erregbarkeitssteigerung des Schluckzentrums dauert etwa 20 Sekunden und sie schließt sich unmittelbar an das Refraktärstadium an (ISAYAMA [2]). Aber nicht nur die Erregbarkeit des Schluckzentrums ist während dieser Periode gesteigert, sondern eine Schluckwelle, die einer vorangehenden nach etwa 10 Sekunden folgt, läuft auch

meist kräftiger, rascher und weiter über den Ösophagus ab als sonst; die übernormale Phase erleichtert und beschleunigt also auch den intrazentralen Ablauf der Erregung beim Schluckreflex (REISCH).

Diese auffallende Übereinstimmung des Verhaltens der Schluckwelle zu Einzelerregungen eines Nerven oder eines Muskels (Refraktärstadium + übernormale Phase) läßt uns vermuten, daß auch der der Schluckwelle entsprechende intrazentrale Erregungsablauf einer Einzelerregung entspricht, und zwar dürfte diese Erregung nach der Dauer ihrer refraktären und übernormalen Phase außerordentlich träge ablaufen (vgl. S. 363 f.). Ich muß aber zugeben, daß dieser Schluß deshalb nicht absolut zwingend ist, weil wir nicht nur nach echten, autogenen Refraktärstadien, sondern auch nach intrazentralen Hemmungsvorgängen ein Ansteigen der Erregung über die Norm beobachten. Wenn wir die reflektorische Hemmung eines Skelettmuskelzentrums plötzlich unterbrechen, so sehen wir meist, daß der betreffende Muskel sich energisch kontrahiert („rebound“ oder Rückprallkontraktion), daß also sein Zentrum nach Abschluß der Hemmung „spontan“ in Erregung gerät. Ein solches Ansteigen der Erregung hat HOFFMANN (7) auch nach jener eigenartigen Hemmungsphase beobachtet, die nach Ablauf eines Sehnenreflexes den willkürlichen oder reflektorischen Tonus des betreffenden Muskels vorübergehend verschwinden läßt (vgl. S. 387 f.). Eine analoge Beobachtung haben auch DENNY BROWN u. LIDDEL gemacht. Nach diesen Erfahrungen ist also immerhin an die Möglichkeit zu denken, daß auch beim Refraktärstadium und der übernormalen Phase des Schluckreflexes ähnlich komplizierte Verhältnisse vorliegen könnten.

In der nebenstehenden Tabelle 9 sind die wenigen Fälle zusammengestellt, in denen das Verhalten der übernormalen Phase quantitativ verfolgt worden ist.

Die Angaben, die wir für eine vergleichende Betrachtung der übernormalen Phase bisher heranziehen können, sind noch recht spärlich. Aber die Tatsache, daß wir diese Phase nach dem Ablauf des Refraktärstadiums beim Krebsnerven, am Nerven, Skelettmuskel und Herzen der Vertebraten, am Schluckzentrum und wahrscheinlich auch bei den sensitiven Pflanzen wiederfinden, spricht entschieden dafür, daß sie einen integrierenden Teil im Ablaufe des Erregungsprozesses bildet. Die Erscheinung erinnert daran, daß das Einstellen auf einen Gleichgewichtszustand in der organischen Natur ja auch sonst oft oszillatorisch erfolgt (Abklingen optischer Nachbilder, Phasen des Nystagmus und anderes mehr). Es wäre nicht ausgeschlossen, daß sich in besonders geeigneten Fällen noch eine der übernormalen Phase folgende Periode unternormaler Aktivität nachweisen ließe.

### III. Die Fortleitung der Erregungswelle.

#### A. Die Geschwindigkeit der Erregungsleitung als Funktion bestimmter Eigenschaften der leitenden Systeme.

Alle hier erörterten Erregungsvorgänge bleiben normalerweise nicht auf die Reizstelle oder die Ursprungsstelle der Erregung beschränkt,

sondern sie pflanzen sich in oder an Strukturelementen der betreffenden Organe, meist wohl in oder an Fibrillen fort. Einzelne Ausnahmen von dieser allgemeinen Gesetzmäßigkeit sind allerdings beschrieben worden. So soll sich z. B. in dem eigenartigen Gaumenorgan der Schleie (*Cyprinus tinca*) nach W. H. F. MEIJER neben typisch quergestreifter Muskulatur ein muskuläres Gewebe von trägem Reaktionsverlauf finden, das sich auf Reize nur lokal kontrahiert, und dem nach MEIJER die Fähigkeit der Erregungsleitung überhaupt fehlt. Der Angabe v. UEXKÜLLS (2), daß sich die Rüsselretraktoren auf elektrische Reize nur lokal an der Reizstelle kontrahierten, wurde von BUYTENDIJK widersprochen.

Die Fortleitung der Erregung erfolgt in der Regel wellenartig, d. h. die einzelnen Stellen des Leitungssystems erfahren ihrer Reihenfolge nach zeitlich nacheinander alle die gleichen, den Erregungsvorgang charakterisierenden Veränderungen. Wir können diese Fortpflanzung längs des leitenden Gewebes Schritt für Schritt verfolgen, wenn wir an einem Galvanometer oder Elektrometer die der Erregungswelle parallel fortschreitende Potentialänderung studieren. Bekanntlich war schon vor langer Zeit (DU BOIS-REYMOND u. HERMANN) die Vermutung aufgetaucht, daß die Fortleitung der Erregungswelle auf einer Erregung immer neuer Stellen (z. B. einer Nervenfasern) durch diese fortschreitende elektrische Potentialwelle beruhe. Es steht aber heute noch keineswegs fest, ja es ist sogar wenig wahrscheinlich, daß jede Ausbreitung eines Geschehens in Organismen, die wir heute als „Erregungsleitung“ bezeichnen, auf diesem Prinzip beruht. Speziell sei nochmals auf die Tatsache hingewiesen, daß im rasch leitenden System der Mimosaceen nach UMRATH die Erregung elektrisch nicht ausgelöst werden kann. UMRATH hat daher eine Theorie der Erregungsleitung diskutiert, die von der Vorstellung ausgeht, daß an der erregten Stelle „Erregungs-substanzen“ gebildet werden, „die sich ausbreiten und, wo sie in einer bestimmten, sehr niedrigen Konzentration auftreten, autokatalytisch wieder ihre eigene Bildung auslösen“.

Die außerordentlich hohe Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregungswelle, z. B. im Nerven, läßt sich auf Grund dieser Theorie schwer erklären.

Die Hypothese, daß die Erregungswelle durch die Reizung immer neuer Faserstellen durch die Aktionsströme der vor ihnen erregten Stellen zustande käme, hat eine besondere Stütze durch die Modellversuche LILLIES an „passiven“ Stahldrähten in verdünnter Salpetersäure erhalten. Die „Erregung“ des passiven Eisendrahtes besteht in einer vorübergehenden Reduktion einer dünnen Oxydschichte, die den Draht in der Salpetersäure umhüllt. Diese reduzierte „aktivierte“ Stelle verhält sich anodisch gegenüber ihren Nachbarstellen, es entstehen lokale Ströme, welche ihrerseits wieder die Nachbarstellen reduzieren, während sich an der zuerst aktivierten anodischen Stelle sehr rasch wieder eine



schützende Oxydschicht bildet. So schreitet eine Aktivierungswelle, immer neue kathodische Reduktionsorte schaffend, allmählich über den Draht in seiner ganzen Länge fort.

Je steiler die Potentialänderung an der erregten Stelle eines Organes verläuft, desto rascher wird auch der als Fortpflanzungsreiz fungierende Aktionsstrom an der benachbarten Organstelle den Schwellenwert erreichen, desto eher wird sie also erregt, desto rascher die Erregungswelle fortgeleitet werden.

Diese Beziehung zwischen der Steilheit des Aktionsstromanstieges und der Geschwindigkeit der Erregungsleitung ist an verschiedenen erregbaren Geweben untersucht worden; aber noch ehe sie klar erkannt war, hat CARLSON (3) darauf hingewiesen, daß die Erregungsleitung in einem motorischen Nerven um so rascher erfolgt, je kürzer die Zuckungsdauer des von ihm innervierten Muskels ist. Nach dem Isochroniegesetz von LAPICQUE und nach zahlreichen anderen Erfahrungen stimmt der Erregungsablauf in einer Nervenfasern in seinen zeitlichen Verhältnissen weitgehend mit dem Erregungsablauf in dem von ihr innervierten Endorganelement überein; daher liegt in der von CARLSON aufgedeckten Gesetzmäßigkeit implizite die Erkenntnis, daß die Erregungsleitung in verschiedenen Nerven von der Raschheit des lokalen Ablaufes der Einzel-erregung abhängt, also der Dauer des Aktionsstromes verkehrt proportional ist.

Die gesetzmäßige Beziehung zwischen der Zuckungsdauer eines Muskels und der Leitungsgeschwindigkeit in seinem motorischen Nerven erweist sich innerhalb der einzelnen Tierkreise als streng gültig, wie dies z. B. der Vergleich zwischen Hummer, *Maja* und *Limulus* in der bestehenden Tabelle 10 zeigt:

Tabelle 10.

	Zuckungsdauer des Scheren- Adduktors	Leitungsgeschwin- digkeit im Ambu- lacrallnerven
Hummer . . . . .	0,25 Sek.	12,00 m
<i>Maja</i> . . . . .	0,50 ..	6,00 ..
<i>Limulus</i> . . . . .	1,00 ..	3,25 ..

Eine *allgemeine* Gültigkeit kommt diesem Gesetz aber nur in groben Zügen zu; wir sehen dies an den Beispielen der Tabelle 11, die aus ganz verschiedenen Kreisen des Tierreiches gewählt sind (CARLSON [3]).

In einwandfreien Versuchen hat als erster K. LUCAS (5) an Kapillarelektrometerkurven von Froschsartorien nachgewiesen, daß die Anstiegszeit des Aktionsstromes und die Geschwindigkeit der Erregungsleitung in den Muskelfasern den gleichen Temperaturkoeffizienten haben. Er sah mit Recht in diesen Versuchsergebnissen eine Bestätigung seiner Prämisse, die er mit den Worten ausdrückte: „Wenn der elektrische

Tabelle 11. Vergleich zwischen der Zuckungsdauer von Muskeln und der Leitungsgeschwindigkeit in ihren motorischen Nerven.

Tier	Muskel		Nerv	
	Muskel	Zuckungsdauer in Sek.	Nerv	Leitungsgeschwindigkeit in m
Frosch	Gastrocnemius	0,10	Ischiadicus	27,00
Schlange	Hypoglossus	0,15	Hypoglossus	14,00
<i>Homarus</i>	Adductor d. Schere	0,25	Ambulacrarnerv	12,00
<i>Maja</i>	Adductor d. Schere	0,50	Ambulacrarnerv	6,00
<i>Bdellostoma</i> ( <i>Cyclostome</i> )	Retractor des Unterkiefers	0,18	Mandibularis	4,50
<i>Loligo</i>	Mantelmuskulatur	0,20	Mantelnerv	4,50
<i>Limulus</i>	Adductor d. Schere	1,00	Ambulacrarnerv	3,25
<i>Bdellostoma</i>	Kiemensack	0,45	Vagus	2,50
<i>Octopus</i>	Mantelmuskulatur	0,50	Mantelnerv	2,00
<i>Limax</i>	Fußmuskulatur	4,00	Pedalnerv	1,25
<i>Pleurobranchaea</i>	„	10,00	Pedalnerv	0,75
<i>Ariolimax</i>	„	20,00	Pedalnerv	0,40
<i>Limulus</i>	Herz	2,25	Cardialer Nervenplexus	0,40

Vorgang an einer Stelle einer Faserstrecke die unmittelbare Ursache des gleichen Vorganges an einer benachbarten Stelle ist, dann muß die Geschwindigkeit, mit der sich dieser Vorgang fortpflanzt, von der Geschwindigkeit abhängen, mit der er sich an jeder Stelle der Faserstrecke entwickelt.“

Später beobachtete KOHLRAUSCH, daß die Dauer der Aktionsströme des träge reagierenden *M. soleus* und des flink reagierenden *M. gastrocnemius* der Katze sich wie 4:3, und die Geschwindigkeit der Erregungsleitung in beiden Muskeln sich etwa wie 3:4 verhalten.

Eine systematische Untersuchung der Frage verdanken wir LILLIE, der alle bisher in der Literatur vorliegenden Daten über die Anstiegsdauer des Aktionsstromes und die Geschwindigkeit der Erregungsleitung in verschiedenen Organen gesammelt hat. Er zog aus seinen Daten den Schluß, daß die Geschwindigkeit der Erregungsleitung ganz allgemein von zwei Faktoren abhängen müsse:

1. von der Zeit, die der Aktionsstrom vom Reizmoment an braucht, um das Maximum seiner Intensität zu erreichen, und

2. von der Länge jener Strecke, innerhalb derer sich noch Schleifen des Aktionsstromes ausbreiten, die ihrer Intensität und Dauer nach imstande sind, das an die primär erregte Stelle angrenzende, noch in Ruhe befindliche Faserstück zu erregen. Wenn die Anstiegszeit des Aktionsstromes bis zu dem kritischen Punkt, an dem er eben als Reiz wirken kann,  $t$  Sekunden beträgt, und die größte Distanz, in der er noch als Reiz zu wirken vermag,  $s$  cm, so wird die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung  $s/t$  cm pro Sekunde sein. Für den Froschnerven schätzte

LILLIE die Distanz  $s$  auf 2 bis 3 cm, die Zeit  $t$  auf 0,001 Sekunde ( $T = 18^\circ$ ), woraus sich eine Fortpflanzungsgeschwindigkeit von 20 bis 30 m pro Sekunde ergäbe. Eine so weite Ausbreitung der lokalen, als Leitungsreize wirkenden Aktionsstromschleifen dürfte aber in Wirklichkeit kaum stattfinden. GASSER schätzt die Distanz  $s$  nur auf Bruchteile eines Millimeters.

Ich habe in der Tabelle 3 aus der Literatur die zuverlässigsten Werte für die Leitungsgeschwindigkeit und die Anstiegszeit des Aktionsstromes in verschiedenen pflanzlichen und tierischen Organen zusammengestellt, so daß ich auf jene Daten hier verweisen kann. Das Produkt aus der Anstiegszeit (sek.) und der Leitungsgeschwindigkeit (cm sek.<sup>-1</sup>) ergibt die sogenannte Anstiegslänge (cm), d. h. die Länge jener Strecke des leitenden Organes, die sich während des Ablaufes der Erregungswelle jeweilig im Zustande zunehmender Erregung befindet, und wir sahen, daß diese Länge bei ganz verschieden rasch funktionierenden Organen innerhalb eines relativ engen Intervalls liegt (etwa 0,2 bis 10 cm, gegenüber den Leitungsgeschwindigkeiten von 0,16 bis 4200 cm sek.<sup>-1</sup>).

Eine auffallende Ausnahme von der eben erörterten Gesetzmäßigkeit liegt darin, daß die von ERLANGER u. GASSER an Vertebratennerven beobachteten  $\alpha$ -,  $\beta$ - und  $\gamma$ -Wellen untereinander keine Differenzen in der Anstiegszeit zeigen; doch ist zu bedenken, daß auch ihre Leitungsgeschwindigkeiten sich nur etwa wie 3:2:1 verhalten, also Unterschiede zeigen, die im Vergleiche zu anderen Geweben gering sind. Für die Gesamtlänge der  $\alpha$ -Wellen des Froschischiadikus berechnen ERLANGER u. GASSER Werte bis zu 7,56 cm, für die Länge der  $\beta$ -Wellen Werte bis 4,50 cm.

Da die auch zum Teil der Tabelle 3 zugrunde liegenden Werte auf Versuchen beruhen, die meist mit älteren, heute durch verfeinerte ersetzbaren Methoden ausgeführt waren, hat GASSER das Problem von neuem bearbeitet. Er arbeitete an den ventralen spinalen Wurzeln des Ochsenfrosches, die keine durch Polarisation störenden Scheiden besitzen, und am N. phrenicus des Hundes, von dem er die bindegewebige Scheide sorgfältig abpräparierte. Er maß mittels des Kathodenstrahl-Oszillographen den Verlauf des einphasischen Aktionsstromes und die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung bei verschiedenen Temperaturen und fand dabei in der Tat, daß jede Verzögerung der Leitung von einer Verlängerung des Aktionsstromanstieges (und einer Verringerung seiner Höhe) begleitet war. Die Anstiegszeit  $t$  verhält sich verkehrt proportional zur Leitungsgeschwindigkeit  $v$ ; das Produkt  $tv$  gibt eine Konstante. Auch diese Versuche bestätigen also die Gültigkeit des von LILLIE und seinen Vorgängern erkannten Gesetzes.

L. LAPICQUE hat die Geschwindigkeit der Erregungsleitung in verschiedenen Organen in Beziehung zu ihrer Chronaxie gebracht. Er stellte die Regel auf, daß die Erregungswelle während der der Chronaxie ent-

sprechenden Zeit eine Strecke von 1 cm durchläuft. Er belegt dies mit den Daten der folgenden Tabelle 12.

Tabelle 12.

Organ	Leitungsgeschwindigkeit cm sek <sup>-1</sup>	Chronaxie Sek.
Ischiadicusfasern für den Gastrocnemius <i>Rana esculenta</i>	3000	0,0003
Ischiadicusfasern für den Gastrocnemius <i>Calyptocephalus Gayi</i>	1200	0,0008
Ganglienketten, <i>Lumbricus</i>	60	0,020
Ganglienketten, <i>Hirudo</i>	40	0,030

Die LAPICQUESche Regel, daß sich die Erregungswelle in einem Organ während einer Chronaxie um 1 cm fortpflanzt, stimmt z. B. auch für die sensiblen Fasern des N. splanchnicus der Katze (berechnet 40 m sek.<sup>-1</sup>, gefunden 47 m sek.<sup>-1</sup> [H. DENNIG und H. DENNIG u. H. STEIN]).

Eine sehr interessante Beziehung hat sich — wie bereits früher erwähnt wurde — bei markhaltigen Nervenfasern zwischen der Leitungsgeschwindigkeit und der Größe des Faserquerschnittes ergeben. Schon 1913 hatten LAPICQUE u. LEGENDRE erkannt, daß die Chronaxie der Nervenfasern ihrer Dicke verkehrt proportional ist. LAPICQUE, GASSER u. DESOILLE fanden dann weiter, daß die histologischen Differenzen zwischen N. phrenicus und N. saphenus für die Annahme sprachen, daß auch die Form der Aktionsstromwelle von der verschiedenen Dicke der an ihr beteiligten Nervenfasern abhängig sei, daß die Erregungswellen in den dicken Fasern während der Fortleitung jenen in den dünnen Fasern vorausseilen. GASSER u. ERLANGER (3) haben die Richtigkeit dieser Annahme durch einen sehr interessanten Konstruktionsversuch bewiesen: Sie haben zunächst den Verlauf des Aktionsstromes eines bestimmten Nerven mit dem Kathodenstrahl-Oszillographen registriert. An einem Querschnitt durch diesen Nerven wurden dann sehr exakt die Durchmesser sämtlicher Fasern gemessen. Weiter verfahren sie in folgender Weise: Über einer horizontalen, in halben  $\mu$  entsprechende Abschnitte geteilten Strecke wurden über den entsprechenden Zahlen immer so viele Punkte aufgetragen, als Fasern der betreffenden Dicke in dem Nervenstamme gezählt worden waren. So entstanden Diagramme, die unmittelbar die Gesamtzahl der Fasern und die relative Anzahl der Fasern verschiedener Dicke innerhalb desselben Nervenstammes erkennen lassen. Von diesen Diagrammen ausgehend, konstruierten sie nun den theoretisch zu erwartenden Aktionsstromverlauf in folgender Weise: Sie nahmen an, daß jeder einzelnen Faser ein gleich lange dauernder Einzelaktionsstrom von Dreieckform entspreche (Anstiegs- und Abfallszeit für Kaltblüter 0,3 und 0,9  $\sigma$ , für Warmblüter 0,2 und 0,6  $\sigma$ ). Theoretische Überlegungen sprechen dafür, daß die Aktionsströme der Fasern der einzelnen

Dickengruppen auf den Registrierapparat etwa proportional ihrem Gesamtquerschnitte einwirken müssen, so daß zur Rekonstruktion des Gesamtaktionsstromes des ganzen Nervenstammes den einzelnen Dreiecken, welche den Aktionsströmen der einzelnen Fasergruppen entsprachen, jeweils eine Höhe gegeben wurde, die dem Gesamtquerschnitte der betreffenden Fasergruppe proportional war. Ferner wurde angenommen, daß die Leitungsgeschwindigkeit in den einzelnen Fasern ihrem Querschnitte proportional sei. So hatten z. B. in einer motorischen Wurzel die dicksten Fasern einen Querschnitt von etwa  $20\mu$ ; die Leitungsgeschwindigkeit betrug 35 m pro Sekunde, demnach wurde angenommen, daß Fasern von  $10\mu$  Dicke eine Leitungsgeschwindigkeit von nur 17,5 m pro Sekunde hätten, und aus der Distanz von der Reizstelle zur Ableitungsstelle (48 mm) ließ sich die Zeit berechnen, um welche die Erregungswellen der Gruppen dünnerer Fasern hinter jenen der dicksten Fasern an der Ableitungsstelle zurückgeblieben sein mußten. Von diesen Daten und Annahmen ausgehend zeichneten die Verfasser über einer in  $\sigma$  geteilten Abszisse die Aktionsströme der einzelnen Fasergruppen in Dreieckform auf; jene der dicksten Fasern bei 0  $\sigma$  beginnend, jene der übrigen Fasergruppen um so später beginnend, je kleiner der Faserquerschnitt der betreffenden Gruppe. So entsteht eine Gruppe von z. B. 30 einander größtenteils überschneidenden Dreiecken von verschiedener Höhe, deren aller Basis auf der Zeitabszisse liegt. Werden nun über einzelnen Punkten der Abszissen die Ordinaten der einander zum Teil überdeckenden, dreieckigen, hypothetischen Einzelaktionsstromkurven gemessen und ihre Summen als Ordinaten aufgetragen, so lassen sich die Gipfelpunkte dieser Ordinaten durch eine Kurve verbinden, die in geradezu überraschender Weise dem tatsächlich beobachteten Verlaufe des Aktionsstromes des betreffenden Nervenstammes entspricht.

Der Erfolg bei diesem äußerst mühseligen Unternehmen (über 10 000 Nervenfaserschnitte wurden gemessen!) spricht schlagend für die Richtigkeit der Prämissen. Jedenfalls kann angenommen werden, daß die Leitungsgeschwindigkeit der Erregung in markhaltigen Nervenfasern in erster Annäherung dem Faserdurchmesser proportional ist; wir können also aus dem histologischen Bild eines Nervenquerschnittes den Verlauf des Aktionsstromes annähernd ersehen.

In orientierenden Versuchen fand auch MATTHEWS, daß die Verteilung verschieden dicker Nervenfasern auf einen Hautnerven und einen Muskelnerven beim Frosch, verglichen mit der Erregungsleitung in diesen Nerven, der Annahme entspricht, daß die Leitungsgeschwindigkeit eine Funktion des Faserquerschnittes sei.

Die hier erörterte Gesetzmäßigkeit, daß die Leitungsgeschwindigkeit in Nervenfasern der Faserdicke proportional ist, gilt zunächst für jene Faserarten, welche die  $\alpha$ -,  $\beta$ - und  $\gamma$ -Wellen (GASSER und ERLANGER) im Nervenaktionsstrom liefern. Es sind dies Fasern, deren Leitungsgeschwin-

digkeit beim Frosch 40 bis 10 m, beim Hund 80 bis 30 m pro Sekunde beträgt. Neben dieser „A-Gruppe“ von Fasern haben GASSER u. ERLANGER (4) neuerdings aus dem Elektrogramm gemischter Nerven auf die Existenz zweier weiterer Fasergruppen (B und C) geschlossen; die B-Wellen verlaufen beim Frosch mit einer Geschwindigkeit von 5 bis 2 m, beim Hund von 17 bis 11 m pro Sekunde; für die C-Wellen sind die entsprechenden Werte 0,7 bis 0,5 m (Froschnerv) und 1,5 bis 0,8 m (Hund). Berechnet man nun nach den vorliegenden Daten die für die langsame Leitung der B- und C-Wellen zu erwartende Dicke der B- und C-Fasern, so kommt man zu unmöglich kleinen Werten. Die B- und C-Fasern entsprechen also der „Faserdickenregel“ nicht ohne weiteres. Jedenfalls gilt diese Regel nur innerhalb je einer Gruppe (z. B. A).

Wenn wir uns der auffallenden Verzögerung erinnern, welche die Erregungsleitung bekanntlich in den zentralen Anteilen des Nervensystems erfährt, so liegt der Gedanke nahe, daß diese Verzögerung vielleicht auf die außerordentliche Zartheit der Dendriten, Nervenendfüßchen usw. zurückzuführen sei. Eine analoge Überlegung könnte auch die Übertragungszeit zwischen motorischer Nervenfasern und Muskelfaser erklären.

Eine ähnliche Beziehung, wie sie zwischen der Dicke der Nervenfasern und ihrem Leitungsvermögen besteht, wurde auch zwischen diesen Funktionen und der Fasererregbarkeit gefunden (BISHOP u. HEINBECKER). Diese Autoren haben an verschiedenen Kalt- und Warmblüternerven die Schwelle für jene einzelnen Fasergruppen bestimmt, deren Aktionsströme die mit verschiedener Geschwindigkeit sich fortpflanzenden  $\alpha$ ,  $\beta$ - und  $\gamma$ -Wellen des Nervenaktionsstromes bilden. Im allgemeinen gilt das Gesetz: Je rascher die Leitung, also je größer der Faserquerschnitt, desto höher ist die Erregbarkeit. Es besteht aber zwischen diesen Größen keine direkte Proportionalität, denn die Erregbarkeit nimmt rascher ab als der Faserquerschnitt. Im Katzenvagus kann die Schwelle für die langsamst leitenden Fasern hundertmal höher liegen als die für die raschest leitenden Fasern.

Es sei hier erwähnt, daß in keiner von all den Untersuchungen, die sich bisher mit den Beziehungen zwischen Faserquerschnitt einerseits, Chronaxie, Leitungsgeschwindigkeit usw. andererseits befaßt haben, auf die *Nervenfibrillen* Rücksicht genommen wurde. Es wäre auffallend, wenn die einzelnen Fibrillen die Erregung rascher leiteten, wenn sie zu einem größeren Kabel vereinigt sind, als wenn sie ein dünneres Kabel bilden. Möglicherweise wird es sich einmal zeigen, daß die Fibrillendicke in einer Beziehung zur Dicke des Achsenzylinders steht. Nach dem heutigen Stande der Technik läßt sich die Frage, ob sich die Fibrillendicke mit der Dicke der Nervenfasern ändert, wie mir Herr Kollege KOLMER freundlich mitteilt, noch nicht beantworten. Wenn aber die Fibrillen, wie dies manche Autoren annehmen, auch in den Nervenfasern zu einem

langmaschigen Netz verbunden sind, so könnte die Dicke des jeweilig leitenden Netzes auf die Geschwindigkeit der Leitung von Einfluß sein.

UMRATH (4) hat den Durchmesser der für die Erregungsleitung bei Mimosen in Betracht kommenden Kambiformzellen im Stamm, im primären und sekundären Blattstiel und im Mittelnerv der Blättchen gemessen; einen Zusammenhang zwischen dem Zelldurchmesser und der Leitungsgeschwindigkeit konnte er hier nicht feststellen.

### B. Reziprozität und Irreziprozität der Leitung.

Für weitaus die meisten erregungsleitenden Systeme der Wirbeltiere gilt das bekannte Gesetz des doppelsinnigen Leitungsvermögens, welches aussagt, daß in faserig und einheitlich aufgebauten Systemen die Erregung in beiden Richtungen gleich gut geleitet wird. Im allgemeinen scheint aber die Natur von dieser Fähigkeit der leitenden Systeme relativ selten Gebrauch zu machen. Wenn wir zunächst an die Vertebraten denken, so wissen wir, daß — abgesehen von den Axon-Reflexen und der vasodilatatorischen Funktion einzelner hinterer Wurzelfasern — in den peripheren Nerven und im Zentralnervensystem die gegenseitige Leitung physiologischerweise keine Rolle spielt. Anders könnte es sich bei dem sogenannten diffusen Nervensystem verhalten, jenen ganglienhaltigen Geflechten oder vielleicht auch Netzen von Fasern, die wir in die Darmwand und wohl auch in die Wand anderer muskulärer Hohlorgane eingebettet finden. Wenn wir z. B. an ein und demselben Abschnitt einer Dünndarmschlinge bei der rhythmischen Segmentierung des Chymus abwechselnd anal- und oralwärts gerichtete kurze peristaltische Wellen auftreten sehen, so müssen wir wohl annehmen, daß diesen muskulären Wellen Erregungswellen im intramuralen Darmnervensystem zugrunde liegen, die in wechselnder Richtung verlaufen. Es muß aber dabei erwähnt werden, daß bisher kein zwingender Beweis dafür vorliegt, daß die Erregung hierbei wirklich auf den *gleichen* Bahnen hin und her geleitet wird, wenn dies auch a priori als das Wahrscheinlichste erscheint.

Eine Antiperistaltik, die wohl mit Sicherheit für eine gegenseitige Erregungsleitung unter physiologischen Verhältnissen spricht, beobachten wir an manchen Herzen. Durch künstliche Reize sind rückläufige Systolen an den Herzen aller Vertebraten auszulösen; ja bei *Bdellostoma* (CARLSON [1]) und am Herzen der Rochen (GASKELL und MC QUEEN) folgen einer am Aortenende der Kammer ausgelösten Extrasystole oft spontan 20 bis 30 weitere rückläufige Systolen. Unter *physiologischen* Verhältnissen sehen wir aber eine periodisch wiederkehrende Umkehr der Schlagrichtung des Herzens nur bei einigen Hirudineen und vor allem bei den Tunicaten. Die als peristaltische Wellen von einem Ende des schlauchförmigen Herzens zum anderen fortschreitenden Systolen wechseln nach einer Reihe gleichgerichteter Schläge ihren Ausgangspunkt; die Ursprungsreize entstehen also alternierend am vorderen

und hinteren Ende des Herzschlauches. Diese Reziprozität der Erregungsleitung ist ohne weiteres verständlich, wenn wir uns wieder auf den Standpunkt der heute so weit verbreiteten Theorie stellen, daß die Erregungsleitung darauf beruht, daß die Potentialdifferenz zwischen einer erregten und einer noch nicht erregten Stelle bzw. daß der durch sie bedingte Aktionsstrom als Reiz für die einer erregten Stelle benachbarte ruhende Stelle fungiert, also als „Leitungsreiz“ wirkt.

Bei der Erörterung der Einzelerregung wurde oben die Tatsache besprochen, daß die „Plasmamembran“, welche die Oberfläche der erregbaren Zellen oder Fasern bildet, außen eine positive, innen eine negative elektrische Ladung trägt. An einer erregten Stelle ist die Ionenpermeabilität der Grenzmembran gesteigert, die elektrische Doppelschicht verschwindet, und auf dem Wege über diese erregte Stelle gleichen sich nun die gegensinnigen Ladungen der Faseraußen- und Innenseite als „Aktionsstrom“ aus.

Abb. 17a bis d gibt diese Verhältnisse schematisch wieder; der ruhende Teil der gezeichneten Faser, z. B. des Achsenzylinders einer Nervenfaser, ist grau getönt, die erregte Stelle ist schwarz, und die weißen Stellen entsprechen den jeweils nach Ablauf der Erregung im absoluten Refraktärstadium befindlichen Partien der Faser. Der Verlauf der sich entwickelnden Aktionsströme ist durch die gekrümmten Pfeile markiert. Bei der symmetrischen Anordnung des Systems müssen die an der lokalisierten Reizstelle (Abb. 17a) sich entwickelnden Aktionsströme an ihren Kathoden sowohl rechts als links von der gereizten Stelle neue, noch ruhende Nervenstellen erregen (Abb. 17b), während die zuerst in Erregung geratene Stelle sich bereits im Refraktärstadium, also auf dem Wege zur Erholung befindet. Auf diese Weise kommt es zu einem Fortschreiten der Erregungswelle in beiden Richtungen (Abb. 17c und d).

Die bei Abb. 17a erwähnte Symmetrie besteht nicht mehr, sobald die Erregungswelle *im Fortschreiten* begriffen ist. Dann liegt nur *vor* ihr ein normaler ruhender Faserabschnitt, *hinter* ihr dagegen liegt die sich refraktär verhaltende Faserpartie (vgl. Abb. 17c); die durch diese refraktäre Stelle fließenden Aktionsstromfäden durchlaufen ein unerregbares Gewebe, und dies ist die Ursache, daß eine in Gang befindliche Erregungswelle nie umkehren, reflektiert werden kann oder dergleichen mehr. Das Gesetz der reziproken Leitung gilt also eigentlich nur für die ruhende Faser; in ihr kann eine Erregungswelle nach beiden Richtungen gleich gut ablaufen. Ist die Erregungswelle aber einmal in Gang, dann kann sie nur nach einer Richtung hin weiterlaufen.

Mit diesem Verhalten hängt es auch zusammen, daß zwei einander in einem leitenden System begegnende Erregungswellen nicht übereinander hinweglaufen können. Sie erlöschen bei ihrer Begegnung, weil die den Wellen folgenden „Refraktärstrecken“ für eine aus der entgegengesetzten Richtung kommende Welle ein unüberwindliches Hindernis bilden.



Dieses Erlöschen zweier aufeinander zulaufender Erregungen ist zuerst an der Herzmuskulatur erkannt worden, da die kompensatorische Pause nach einer Extrasystole auf einer solchen Blockierung des nächsten normalen, vom Sinus kommenden Leitungsreizes durch die ihm vom Ventrikel aus entgegenlaufende extrasystolische Erregung zu erklären ist. An der Skelettmuskelfaser wurde das Problem der Begegnung zweier Erregungswellen an der Hand von Aktionsstromkurven von P. HOFFMANN (3) und von R. DITTLER (2) studiert, und sie fanden,

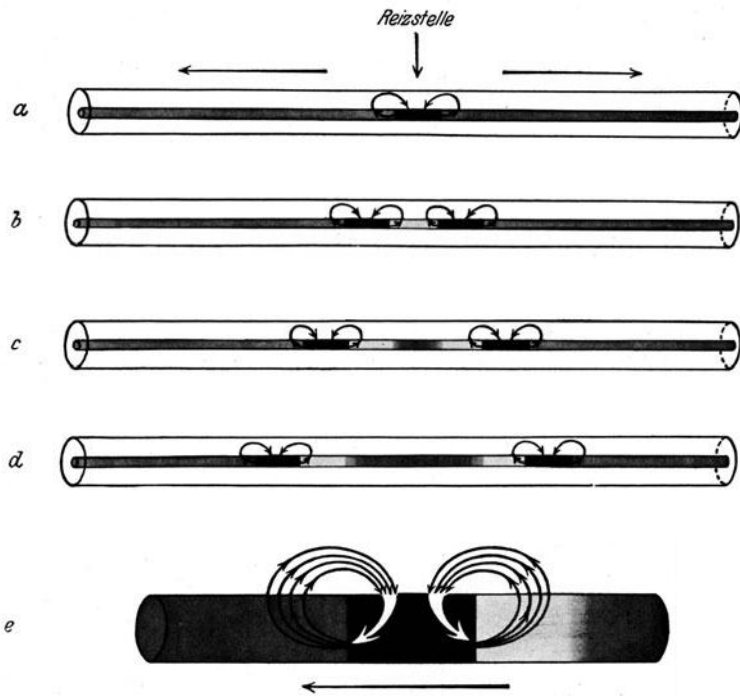


Abb. 17.

daß auch hier eine Summation der beiden einander begegnenden Erregungsvorgänge (eine Addition der beiden Aktionsströme) nicht stattfindet, sondern daß die Wellen an der Begegnungsstelle erlöschen. Analoge Beobachtungen wurden an Streifen beobachtet, die aus dem Schirm der Scyphomeduse *Cassiopea* geschnitten waren (MAYOR [1]). Ein Beispiel für zwei einander in einem nervösen Gewebe begegnende Erregungswellen beschreibt A. R. MOORE. Er fand bei der Alcyonarie *Pennatula luminescens*, daß die bei Reizung einer Stelle des Tieres als Leuchtwellen sichtbar fortschreitenden Erregungswellen dann erlöschen, wenn zwei solche Leuchtwellen, eine an der Basis und eine an der Spitze des Tieres ausgelöste Erregungswelle, einander begegnen.

Diese totale Auslöschung von Erregungswellen kann natürlich nur dann eintreten, wenn die beiden einander begegnenden Wellen in den gleichen Fasern verlaufen. Schwache, d. h. nur einen Teil der Fasern erregende Wellen könnten ohne weiteres „übereinander“ hinweglaufen, wenn an den beiden Reizstellen *verschiedene* Fasern in Erregung versetzt werden, so daß die Erregungswellen dann sozusagen aneinander vorbeilaufen könnten ohne aufeinander zu prallen. Ja es ist sogar möglich, daß eine Erregungswelle unter solchen Umständen irgendwo in ihrem Verlaufe plötzlich scheinbar umkehrt und in der entgegengesetzten Richtung zurückläuft. Ein solches Verhalten ist z. B. von SCHMITT u. ERLANGER an Streifen aus der Schildkrötenherzmuskulatur beobachtet worden. Es handelte sich hierbei um Versuche, in denen der Herzmuskelstreifen durch mehrere, durch fest anliegende „Gummivorhänge“ voneinander getrennte Kammern gezogen war. Durch die Kompression war die Erregungsleitung in einzelnen Faserbündeln teils im Sinn der rechtläufigen, teils der gegensinnigen Leitung begünstigt, und so konnte die z. B. rechtläufig in einzelnen Bündeln fortgeleitete Erregungswelle irgendeiner Stelle des Streifens auf bisher nicht erregte, rückläufig leitende Fasern übergehen, so daß scheinbar eine Umkehr der Erregungswelle („Opisthotropie“) zustande kam.

Eine solche Irreziprozität der Leitung, wie sie in dem zuletzt angeführten Versuche bestand, findet sich gelegentlich auch unter physiologischen Verhältnissen. Sie ist häufig bei der Erregungsleitung in Pflanzen zu beobachten, und zwar ist die Leitung hier stets im basipetalen Sinne begünstigt, d. h. sie erfolgt basipetal rascher als akropetal. Nach Beobachtungen BOSES schien es, als wäre die Erregungsleitung bei *Biophytum sensitivum* im akropetalen Sinne begünstigt. Die Versuche UMRATHS (4) haben aber gezeigt, daß dieser Pflanze erregungsleitende Bahnen mit verschiedener Leitungsgeschwindigkeit zukommen, zwischen denen ein Erregungsübergang nur von langsamer auf rascher leitende möglich ist; die rasch leitenden sind auf die apikale Spindelhälfte beschränkt.

Eingehend ist die Frage der Irreziprozität der Erregungsleitung am Wirbeltierherzen untersucht worden. ENGELMANN (2) hat gezeigt, daß am absterbenden Froschherzen die Erregungsleitung nur in der einen oder anderen Richtung möglich sein kann, oder daß die Leitung in den beiden Richtungen mit verschiedener Geschwindigkeit erfolgt. Er suchte diese Erscheinung darauf zurückzuführen, daß während des Absterbens schon normalerweise vorhandene Differenzen der Zeiterregbarkeit noch vergrößert würden, und daß die Erregung dann von träger reagierenden Fasern auf rascher reagierende nicht mehr übergeleitet werden könnte, während die Erregungswelle in der umgekehrten Richtung nicht blockiert zu sein brauchte (ENGELMANN [3]). ENGELMANN stützte sich bei dieser Überlegung auf Modellversuche, die er (4) an einseitig gekühlten Froschsartorien angestellt hatte. Er fand, daß die normalerweise bestehende,

vollständige Reziprozität der Leitung zwischen der oberen und der unteren Muskelhälfte durch Kühlung oder durch Veratrinvergiftung einer Muskelhälfte aufgehoben werden konnte. In diesen Fällen lief die Erregung wohl von der erwärmten zur gekühlten, von der normalen zur vergifteten Muskelhälfte, nicht aber in der entgegengesetzten Richtung.

Daß unter pathologischen Umständen die Leitung im Herzen verschiedener Vertebraten in der einen oder anderen Richtung versagt, ist in der Folgezeit von verschiedenen Beobachtern bestätigt worden (Literatur bei v. SKRAMLIK [1]); systematisch hat aber erst v. SKRAMLIK (1) die Beziehungen zwischen der normalen und der rückläufigen Erregung am Froschherzen untersucht. Er arbeitete an dem nach der I. STANNIUSschen Ligatur stillstehenden Froschherzen und fand, daß die Übertragung der Erregung zwischen zwei Herzteilen (Sinus—Vorhof, Vorhof—Kammer, Kammer—Bulbus) bei der rückläufigen Leitung stets langsamer erfolgt als bei der rechtläufigen. Durch verschiedene Eingriffe konnte v. SKRAMLIK mit Sicherheit Zustände herbeiführen, bei denen zwischen zwei Herzabschnitten, insbesondere zwischen Vorhof und Kammer entweder nur die rechtläufige oder nur die rückläufige Erregungsleitung bestehen blieb. So blieb nur die rechtläufige Leitung erhalten, wenn er alle Verbindungen zwischen Vorhof und Kammer mit Ausnahme eines schmalen dorsalen Bündels durchschnitt; ließ er dagegen als einzige Verbindung das Septum stehen, so war nur die rückläufige Leitung erhalten. Es ist also das Septum speziell für die rückläufige Erregungsleitung bestimmt, gewisse dorsale Bündel an der Atrioventrikulargrenze nur oder doch ganz überwiegend für die rechtläufige, während die ventralen und lateralen Bündel zur Leitung in beiden Richtungen befähigt sind. Anders verhält sich dagegen das Fischherz. Bei *Scyllium* und *Torpedo* nimmt die Leitung der Erregung vom Vorhof zur Kammer mehr Zeit in Anspruch als die Leitung in der umgekehrten Richtung. Hiermit stimmt es auch überein, daß am absterbenden Fischherzen die rechtläufige Leitung vor der rückläufigen erlischt. Durchschneidungsversuche im Bereiche des Atrioventrikulartrichters ergaben, daß auch beim Fischherzen die Fähigkeit der recht- und rückläufigen Erregungsleitung bei den einzelnen Bündeln verschieden ist: In dem vorderen und hinteren Bündel kann die Erregung zwischen Vorhof und Kammer in beiden Richtungen übertragen werden, in einem rechten oberen Bündel kann sie nur im rechtläufigen Sinne, in einem linken unteren nur im rückläufigen Sinne geleitet werden (v. SKRAMLIK [2]).

Obwohl SKRAMLIK an der Vorhof-Kammergrenze von Herzen von Amphibien und Fischen einzelne Bündel fand, welche die Erregung vorwiegend oder nur in einer Richtung leiten, beweisen einzelne seiner Versuche doch mit Sicherheit, daß auch ein und dieselben Fasern die Erregung in beiden Richtungen nicht gleich gut leiten; er konnte nämlich an stillstehenden Herzen wiederholt beobachten, daß Fasern, die zu-

nächst die Erregung nur rechtläufig von einem Herzabschnitt zu einem anderen überleiteten, dann auch zur rückläufigen Erregungsleitung fähig wurden, wenn er vorher mehrere rechtläufige Erregungswellen durch sie hindurch laufen ließ (Bahnung). SKRAMLIK ist geneigt, aus seinen Beobachtungen den Schluß zu ziehen, daß sich an der Leitung zwischen den einzelnen Herzabschnitten nervöse Elemente beteiligen, wobei er wohl an die sonst im Zentralnervensystem überall zu beobachtende Irreziprozität der Erregungsleitung denkt.

An einem aus dem Schildkrötenventrikel geschnittenen Streifen läßt sich durch asymmetrische Kompression der Mitte des Präparates eine Irreziprozität der Erregungsleitung in der einen oder der anderen Richtung erzeugen. Eine Erregungswelle, die aus normalem Gewebe zunächst in eine stark komprimierte Stelle übertritt, überwindet dieses Hindernis, wenn sie aus der stark komprimierten auf eine weniger stark komprimierte Stelle und dann wieder in normales Gewebe übertritt. Kommt die Erregungswelle aber aus der anderen Richtung, d. h. gerät sie erst in eine schwächer komprimierte Stelle, so ist sie weiterhin nicht mehr imstande, die stark komprimierte Stelle zu passieren; sie erlischt. Ganz allgemein laufen Erregungswellen an solchen Herzstreifen rascher in der Richtung von stärker zu schwächer komprimierten Stellen ab als umgekehrt (R. ASHMAN und R. HAFKESBRING).

SCHMITT u. ERLANGER führen die Irreziprozität der Leitung, die sie unter komplizierten Versuchsbedingungen an Streifen beobachtet haben, die aus der Herzmuskulatur von Schildkröten geschnitten waren, darauf zurück, daß schon normalerweise in diesen Herzen Muskelbündel vorhanden sind, in denen die Erregungsleitung nach einer Seite hin begünstigt ist.

Einer Irreziprozität der Erregungsleitung begegnen wir auch bei den Flimmerepithelien der höheren Wirbeltiere. Weder durch künstliche Reizung, noch durch Transplantation um 180° gedrehter Stücke der Flimmerschleimhaut läßt sich die Richtung des Zilienschlages an der Rachenschleimhaut des Frosches oder in der Trachea des Hundes umkehren (E. TH. v. BRÜCKE [2] und ISAYAMA [1]). Bei polytrichen Infusorien und bei Avertebraten findet man dagegen häufig flimmernde Wimpern, Blättchen oder ähnliche Organe, deren Schlag nach den jeweiligen Bedürfnissen des Tieres nach einer oder der entgegengesetzten Richtung hin erfolgt.

Im Gegensatz zu der oft zu beobachtenden diffusen Erregungsausbreitung finden wir auch bei Tieren oder Organen mit einem weitgehend autonomen peripheren Nervensystem mitunter eine deutliche Polarität der Erregungsleitung. Schneidet man z. B. einen der röhrenförmigen Aktiniententakel in einzelne Stücke, so kontrahiert sich an jedem Stück die Muskulatur an der proximalen Schnittstelle, nicht aber an der peripheren.

Ganz besonders deutlich ausgeprägt ist die Irreziprozität der Er-

regungsleitung bei der echten Peristaltik des Wirbeltierdünndarmes. Im Gegensatz zu den sogenannten „rhythmischen Segmentierungen“, den der Mischung des Darminhaltes dienenden, abwechselnd eine kurze Strecke weit in der einen, dann in der anderen Richtung laufenden peristaltischen Wellen, verläuft die „echte“ Dünndarmperistaltik ausschließlich gegen das Kolon zu.

Daß die Erregung von der Vorderhornzelle nicht auf die afferente Reflexbahn, von der Muskelfaser nicht auf die motorischen Nervenfasern überzugehen vermag, diese Erscheinungen dürfen wir wohl nicht ohne weiteres mit den bisher erwähnten Beispielen in Analogie setzen. Es handelt sich ja hier nach der meist üblichen Vorstellung nicht um eine Erregungsleitung auf einem einheitlichen Leitungswege, sondern um die *Auslösung* neuer Erregungsvorgänge. Zu einem schwer verständlichen Problem wird die irreziproke Leitung im Reflexbogen aber dann, wenn wir den Boden der Neuronentheorie verlassen und mit HELD u. a. annehmen, daß eine kontinuierliche Neurofibrillenbahn aus der sensiblen Nervenfasern durch die motorische Ganglienzelle bis in die vordere Wurzelfaser und weiter zur Muskelfaser verläuft.

Theoretisch könnte man sich das Zustandekommen einer Irreziprozität der Erregungsleitung in recht verschiedener Weise erklären. Jedenfalls müssen wir annehmen, daß es sich in diesen Fällen um ein in irgendeiner Weise inhomogenes oder aus nicht symmetrisch angeordneten Teilstücken aufgebautes Gewebe handelt.

So könnte sich z. B. eine Begünstigung der Erregungsleitung in der einen Richtung daraus erklären, daß das betreffende Gewebe an seinem einen Ende die Erregung mit einem stärkeren Dekrement leitete als am anderen Ende (MINES [1]). SCHMITT u. ERLANGER haben diese Theorie im wesentlichen übernommen, nur haben sie sie noch weiter ausgebaut. Etwas abweichend sind die Vorstellungen, die ISHIKAWA (2) unabhängig von den genannten Autoren entwickelt hat. Er meint, daß es leitende Systeme geben könnte, bei denen die Erregungswellen je nach der Stärke der auslösenden Reize teils unverändert fortgeleitet würden, teils zunächst ein Dekrement oder auch ein Inkrement erführen und erst nach dieser Änderung mit gleicher Stärke fortgeleitet würden („atypisch-heterobolische Systeme“). Wenn nun die Erregung von einem isobolischen (dem Alles-oder-Nichts-Gesetz folgenden) System auf ein typisch oder atypisch heterobolisches überginge, so würden sich komplizierte Beziehungen für die Reziprozität und die Irreziprozität der Erregungsleitung ergeben.

Eine andere Möglichkeit, an die man zur Erklärung einer Irreziprozität der Erregungsleitung denken könnte, wäre die, daß der Erregungsablauf und mit ihm die Zeiterregbarkeit an verschiedenen Stellen eines leitenden Systems verschieden sein könnte, und daß dann die Erregung z. B. nur von dem rascher reagierenden Teil auf den träger reagierenden

übergehen könnte oder umgekehrt. An diese Erklärung dachte, wie oben erwähnt wurde, ENGELMANN (4). Gegen die Allgemeingültigkeit des Satzes, daß die Übertragung der Erregung von einem rascher auf ein langsamer reagierendes System begünstigt sei, spricht die Beobachtung UMRATHS (7), daß bei der Blattspindel von *Biophytum sensitivum* gerade umgekehrt die Erregung nur von der langsamer leitenden auf die rascher leitende Bahn übergehen kann, nicht aber in der entgegengesetzten Richtung. A priori läßt sich die Frage, ob ein träger Reiz leichter ein rasch reagierendes Gewebe, oder ein steil und rasch verlaufender Reiz eher ein träges Gewebe zu erregen vermag, nicht entscheiden, denn es kommen da, als zum Teil voneinander unabhängige Variable, die Dauer, die Anstiegsform und die Stärke der Reize bzw. der als Leitungsreize wirkenden Aktionsströme in Frage. So könnte z. B. die Erregung von einem rasch reagierenden Faserelement I auf ein langsamer reagierendes Element II übergehen, wenn der steil ansteigende, kurz dauernde Aktionsstrom von I eine relativ hohe elektromotorische Kraft hätte, und daß umgekehrt auch relativ träge Aktionsströme ein sehr rasch reagierendes Organ erregen können, zeigt die Tatsache, daß der Aktionsstrom des Froschherzens (auch bei einphasischer Ableitung) motorische Nervenfasern des 'schiadikus zu erregen vermag.

ENGELMANN (4) hat im Anschluß an seine Versuche an halb gekühlten oder veratrinvergifteten Sartorien die Vermutung geäußert, daß auch die Irreziprozität der Erregungsleitung zwischen motorischer Nervenfasern und Muskelfaser, sowie zwischen sensibler Faser und Ganglienzelle darauf zurückzuführen sei, „daß sich die Erregung überhaupt leichter von rascher beweglichen auf träger reagierende Elemente fortpflanzt als umgekehrt.“ Gegen diese Annahme spricht entschieden die von LAPICQUE festgestellte Tatsache, daß ein Nerv und sein Erfolgsorgan im allgemeinen die gleiche Zeiterregbarkeit besitzen (Gesetz der „Isochronie“). Die Irreziprozität des Erregungsablaufes zwischen Nerv und Muskel und in den intrazentralen Bahnen ist heute noch nicht zu erklären. Man könnte daran denken, daß bei der indirekten Erregung der Muskelfaser von den letzten Nervenendigungen oder einer „Zwischensubstanz“ ein die Kontraktion auslösender Erregungsstoff gebildet wird. Eine solche Erklärung würde aber bei der heute von den Histologen vielfach angenommenen Kontinuität der Nervenfibrillen im Reflexbogen für die Irreziprozität der Erregungsleitung im Zentralnervensystem nicht heranzuziehen sein.

### C. Tabelle der Leitungsgeschwindigkeiten.

In der nachfolgenden Tabelle 13 habe ich die mir bekannten, vom vergleichend physiologischen Standpunkt interessanten Daten über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregungswelle in verschiedenen Organen und bei verschiedenen Spezies zusammengestellt.

Tabelle 13. Leitungsgeschwindigkeit der Erregung in verschiedenen Organen.

Pflanze oder Tier	Organ	Beobachteter Erregungsvorgang	Leitungsgeschwindigkeit in cm pro Sek.	Autor
<i>Biophytum sensitivum</i>	Blattspindel	Latenz der Negativitätswelle	0,31	UMRATH (5)
<i>Neptunia oleracea</i>	Primärer Blattstiel	Latenz der Negativitätswelle		
	rasches System		0,99	
	langsameres „		0,109	
	Sekundärer Blattstiel	Latenz der Negativitätswelle		
<i>Mimosa Spegazzinii</i>	rasches System		1,22	
	langsameres „		0,116	
	Primärer Blattstiel	Latenz der Negativitätswelle		
	rasches System		1,24	
<i>Mimosa pudica</i>	langsameres „		0,26	
	Sekundärer Blattstiel	Latenz der Negativitätswelle		
	rasches System		1,93	
	langsameres „		0,39	
	Stamm rasche Leitung	Latenz der Negativitätswelle	5,0	
	Stamm basipetal langsame Leit.	Latenz der Negativitätswelle	0,88	
<i>Mimosa pudica</i>	Primärer Blattstiel	Latenz der Negativitätswelle		
	rasches System		26,0	
	langsameres „		2,0	
	Sekundärer Blattstiel	Latenz der Negativitätswelle		
	rasches System		1,2	
	langsameres „ Blättchen		0,3 0,16	
<i>Nitella mucronata</i>	Internodialzelle	Latenz der Potentialschwankung	1—2	BLINKS, HARRIS u. OSTERHOUT
„	„	„	2,2 ± 0,2 (1,1 4,0) T. im Mittel = 24° C	UMRATH (8)
<i>Cassiopea (Meduse)</i>	Ringförmig aus der Umbrella geschnittener Streifen	Inspektion	77,5	E.N. HARVEY

Tabelle 13 (Fortsetzung).

Pflanze oder Tier	Organ	Beobachteter Erregungsvorgang	Leitungsgeschwindigkeit in cm pro Sek.	Autor
<i>Cassiopea (Meduse)</i>	Ringförmig aus der Umbrella geschnittener Streifen	Inspektion	40 38,4—48,1	A. G. MAYOR (2)
<i>Lumbricus</i>	Ganglienketten	Latenz der Muskelkontraktion	60	M. LAPICQUE u. C. VEIL (2)
	Körpermuskulatur		35	
<i>Sipunculus nudus</i>	M. retractor		103	R. F. FUCHS
<i>Hirudo</i>	Ganglienketten	Latenz der Muskelkontraktion	40	M. LAPICQUE u. C. VEIL (2)
	Muskulatur		40	
<i>Hirudo</i>	Neurofibrillen des Bauchmarks	Kontraktionskurven des Vorderendes des Tieres	32—40	A. BETHE (2)
<i>Limax</i>	Pedalnerv	Kontraktion des Fußes	125	A. J. CARLSON (3)
<i>Pleurobranchea</i>	Pedalnerv	Kontraktion des Fußes	75	A. J. CARLSON (3)
<i>Ariolimax</i>	„	„	40	A. J. CARLSON (3, 10)
<i>Anodonta</i>	Verbindungs-nerv zwischen vorderem und hinterem Ganglion	Aktionsstrom	5 (16°C)	J. LEINEWEBER
<i>Aplysia</i>	Kropfmuskulatur	„	3,9	R. DITTLER (1)
<i>Aplysia limacina</i>	Flügel-nerv	Kontraktion der Flügel-muskulatur	40 (30—45)	F. W. FRÖHLICH (2)
<i>Mytilus</i>	Pedalnerv	Latenz der Muskelkontraktion (Versuchs-anordnung nicht einwandfrei)	64—93	O. RICHARDS
<i>Scaevargus tetracirrus (Cephalopode)</i>	Mantelnerv	Aktionsstrom (Rheotom)	147	S. FUCHS
<i>Eledone moschata</i>	„	„	63	
	„		452	
	Mantel- und Stellar-nerv	Muskelkontraktion	40—100	BORUTTAU (1) J. v. UENKÜLL (1)
<i>Eledone moschata</i> und <i>Octopus macropus</i>	Mantelnerv	Kontraktion der Mantel-Muskulatur	100 (90—110)	F. W. FRÖHLICH (1)



Tabelle 13 (Fortsetzung).

Pflanze oder Tier	Organ	Beobachteter Erregungsvorgang	Leitungsgeschwindigkeit in cm pro Sek.	Autor
<i>Octopus vulgaris</i>	Mantelnerv	Aktionsstrom (Rheotom)	155	S. FUCHS
	"	"	451	BORUTTAU (2)
<i>Octopus</i>	"	Kontraktion der Mantel-Muskulatur	200	
<i>Loligo</i>	"	"	450	A. J. CARLSON (3)
<i>Homarus</i>	Ambulacrallnerv	Kontraktion des Adductors der Schere	1175 (1000—1450) Mittel aus 12 Versuchen	
<i>Maja</i>	"	"	515 (400—630) (Mittel aus 8 Versuchen)	
<i>Limulus</i>	"	"	325	
	Medianer Nervenstrang des Herzens	Registrierung der Kontraktion eines Herzstückes	41 (32—50)	A. J. CARLSON (9)
	Ambulacrallnerven	Verzeichnung der Scheren-Bewegung	328 (292—383)	A. J. CARLSON (2)
	Herz	Verzeichnung der Systole von 2 Stellen des Herzschlauches	80 ± 4 (T = 21° C)	S. E. POND
<i>Bdellostoma dombeyi</i> (Cyclostome)	Herz. Canalis auricularis		etwa 0,4	A. J. CARLSON (1)
	Ventrikel		" 2,5	
<i>Torpedo</i>	Nerv für das elektr. Organ	Graphische Registrierung der Schläge mit einem Schreibtelefon	1400—3000 (Zimmer-Temp.)	K. SCHÖNLEIN (1, 2)
Japanischer Zitterrochen	"		731 (11,6° C)	K. FUJI
<i>Esox lucius</i>	N. olfactorius	Aktionsstrom	6—9 (5° C) 16—24 (20° C)	S. GARTEN (1)
<i>Rana</i>	M. sartorius (curarisiert)	Optische Dicken-Verzeichnung an zwei 15—24 mm voneinander entfernten Stellen	300—320 (T = 20° C)	S. E. POND
	M. hyoglossus	Aktionsstrom	55,0 (3,6° C)	B. P. BABKIN
	M. sartorius	"	123 (3,6° C)	

Tabelle 13 (Fortsetzung).

Pflanze oder Tier	Organ	Beobachteter Erregungsvorgang	Leitungsgeschwindigkeit in cm pro Sek.	Autor	
<i>Rana</i>	M. sartorius	Aktionsstrom	70 (1,7° C)	S. GARTEN (2)	
	"	"	293 (19° C)		
	N. ischiadicus (21—24° C)	"			
	A = Fasern:			ERLANGER u. GASSER	
	α-Wellen		4200		
	β-Wellen		2500		
		γ-Wellen		1500	GASSER u. ERLANGER (4)
	B. Fasern	"	200—500		
	C. Fasern	"	50—70		
	Sensible Muskelnerven	Distanz der beiden Aktionsstromphasen	2500 (± 500)		E. D. ADRIAN (5)
Sympathische Nerven der Haut	Auftreten des neurogalvanischen Phaenomens	23—30		YAMADA	
<i>Testudo graeca</i>	M. retractor penis	Aktionsstrom	15	P. HOFFMANN (5)	
	"	Verzeichnung von Reizmoment und Aktionsstrom	Mittelwert: 69 (T = 18° C)	R. HANSEN	
Schildkröte	Herzmuskel	Optische Verzeichnung der Kontraktion an zwei Stellen eines aus dem Ventrikel geschnittenen Streifens	7—10 (T = 20° C)	S. E. POND	
	Marklose Fasern in gemischten Nerven	Aktionsstrom	20—150	P. HEINBECKER	
Säugetiere	Herz			LEWIS (2)	
	A. V.-Knoten		20		
	Kammer		40		
	Vorhof		80—100		
	PURKINJE'sche Fasern		400		
"	Latenzen der Kammer-Kontraktion	75 (35° C)	ERLANGER		
"	Kontraktionskurven von einem Stück der Kammer-Muskulatur	50	M. LAPICQUE u. C. VEIL (4)		
Kaninchen	N. ischiadicus	Aktionsstrom des M. gastrocnemius	6100 (5900—6400)	F. MÜNNICH	
Hund	N. saphenus	Aktionsstrom	8330	ERLANGER u. GASSER	
	N. tibialis	"	8040		
	N. phrenicus	"	5290		

Tabelle 13 (Fortsetzung).

Pflanze oder Tier	Organ	Beobachteter Erregungsvorgang	Leitungsgeschwindigkeit in cm pro Sek.	Autor
Hund	gemischt. Nerv: B-Wellen C-Wellen	Aktionsstrom	1100—1700	GASSER u. ERLANGER (4)
		„	80—150	
Katze	Sensible Fasern d. N. splanchnicus	Aktionsstrom der reflektorisch sich kontrahierenden Bauchmuskulatur	3460—6000	} H. DENNIG
	Schweißnerven im N. ischiadicus	Widerstands- änderung der Sohlenhaut	71—89	
	Hals- Sympathicus	Kontraktion der Nickhaut	60—81	
	„	„	37	
Pferd	N. splenicus	Aktionsstrom	55 (47—63)	S. GARTEN (4)
Rind	Milznerv	„	64—77	} A. FISCHER
Schwein	„	„	68—71	
Hund	M. retractor penis	„	0,07—0,9 Mittelwert	E. TH. v. BRÜCKE (1)
	Ureter	„	0,4 etwa 3	
<i>Homo</i>	Fasern der Pyramidenbahn	Kontraktion und Aktionsstrom der Muskulatur bei Rindenreizung	500—700	L. A. ORBELI u. E. TH. v. BRÜCKE H. BERGER

## Literatur.

- ADRIAN, E. D. (1): The all-or-none-principle in nerve. Journ. of Physiol. 47, 460. 1914.
- (2): The recovery process of excitable tissues. I. Ebenda 54, 1. 1920.
- (3): The recovery process of excitable tissues. II. Ebenda 55, 193. 1921.
- (4): The chronaxie of frog's ventricular muscle. Ebenda 59, LXII. 1925.
- (5): The impulses produced by sensory nerve endings. I. Ebenda 61, 49. 1926.
- ADRIAN, E. D. and D. W. BRONK: The discharge of impulses in motor nerve fibres. I. Impulses in single fibres of the phrenic nerve. Ebenda 66, 81. 1928.
- ADRIAN, E. D. and K. LUCAS: On the summation of propagated disturbances in nerve and muscle. Ebenda 44, 68. 1912.
- ADRIAN, E. D. and J. M. D. OLMSTEDT: The refractory phase in a reflex arc. Ebenda 56, 426. 1922.

- ADRIAN, E. D. and D. R. OWEN: The electric response of denervated muscle. *Ebenda* **55**, 326. 1921.
- ADRIAN, E. D. and Y. ZOTTERMAN (1): Impulses from a single sensory endorgan. *Ebenda* **61**, VIII. 1926.
- — (2): The impulses produced by sensory nerve endings. II. *Ebenda* **61**, 151. 1926.
- — (3): The impulses produced by sensory nerve endings. III. *Ebenda* **61**, 465. 1926.
- AMBERSON, W. A. and A. C. DOWNING (1): The electric response of nerve to two stimuli. *Ebenda* **68**, 1. 1929.
- — (2): On the form of the action potential wave in nerve. *Ebenda* **68**, 19. 1929.
- ASHMAN, R.: Conductivity in compressed cardiac muscle. I. *Americ. Journ. of Physiol.* **74**, 121. 1925. II. *Ebenda* **74**, 140. 1925.
- ASHMANN, R. and R. HAFKESBRING: Unidirectional block in heart muscle. *Ebenda* **91**, 65, 1929.
- BABKIN, B. P.: Zeigen die Aktionsströme verschieden rasch zuckender Muskeln des Frosches einen verschiedenen zeitlichen Verlauf? *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* **125**, 595. 1908.
- BACH, H.: Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Außenbedingungen. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **44**, 57. 1907.
- BANU, G.: Recherches physiologiques sur le developpement neuromusculaire chez l'homme et l'animal. Paris 1922.
- BĚLEHRADEK, J. et K. M. PASPA: Courbe myographique de la vorticelle. *Arch. internat. de physiol.* **30**, 70. 1928.
- BERGER, H.: Zur Physiologie der motorischen Region des Menschen usw. *Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh.* **77**, 321. 1926.
- BERITOFF, J. S.: Zur Kenntnis der Erregungsrhythmik des Nerven- und Muskelsystems. *Zeitschr. f. Biol.* **62**, 125. 1913.
- BERNSTEIN, J. (1): Untersuchungen zur Thermodynamik der bioelektrischen Ströme. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* **92**, 521. 1902.
- (2): Elektrobiologie. Braunschweig 1912.
- BETHE, A. (1): Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.
- (2): Ein neuer Beweis für die leitende Funktion der Neurofibrillen. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* **122**, 1. 1908.
- (3): Kapillarchemische (kapillarelektische) Vorgänge als Grundlage einer allgemeinen Erregungstheorie. *Ebenda* **163**, 147. 1916.
- BETHE, A. u. P. HAPPEL: Die Zerlegung der Muskelzuckung in Teilfunktionen. *Ebenda* **202**, 157. 1923.
- BISHOP, G. H.: The relation between the threshold of nerve response and polarisation usw. *Americ. Journ. of Physiol.* **84**, 417. 1928.
- BISHOP, G. H., ERLANGER, J. and H. S. GASSER: Data on the nature of propagation in nerve. *Ebenda* **72**, 199. 1925.
- BISHOP, G. H. and P. HEINBECKER: Correlation between threshold and conduction rate in myelinated nerve. *Proc. of the Soc. of Exp. Biol. a. Med.* **26**, 241. 1928.
- BLAAUW, A. H.: Die Perzeption des Lichtes. Inaug.-Diss. Nijmegen 1909 (zit. nach FRÖSCHEL: *Zeitschr. f. allgem. Physiol.* **11**, 43).
- BLINKS, L. R., E. S. HARRIS and W. J. V. OSTERHOUT: Studies on Stimulation in Nitella. *Proc. of the Soc. of Exp. Biol. a. Med.* **26**, 836, 1929.
- BORUTTAU, H. (1): Der Elektrotonus und die phasischen Aktionsströme am

- marklosen Cephalopodennerven. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **66**, 285. 1897.
- BORUTTAU, H. (2): Elektropathologische Untersuchungen. II. Zur Elektropathologie der marklosen Cephalopodennerven. Ebenda **107**, 193. 1905.
- BOSE, J. CH.: Comparative Electrophysiology. New York, Bombay and Calcutta 1907.
- BOUMAN, H. D.: La chronaxie comme moyen de distinguer les constituants dans les cas d'existence de tissu musculaire lisse et strié dans un même muscle. Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. **12**, 403. 1928.
- BOUMAN, H. et A. et B. CHAUCHARD: Mesures de l'excitabilité du nerf dépresseur. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **99**, 394. 1928.
- BOURGUIGNON, G. (1): Sur les variations de la chronaxie au cours de la dégénérescence expérimentale. Ebenda **93**, 348. 1925.
- (2): Double chronaxie de l'orbiculaire des paupières de l'homme. Ebenda **98**, 1531. 1928.
- BOURGUIGNON, G. et R. DÉJEAN: Double chronaxie du système optique. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **180**, 169. 1925.
- BOURGUIGNON, G. et R. HUMBERT: Double point moteur et double chronaxie de tous les muscles releveurs des traits de la face chez l'homme. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **98**, 1532. 1928.
- BOURGUIGNON, G. et H. LAUGIER: Mesure directe de la chronaxie usw. Ebenda **84**, 440. 1921.
- BOWDITCH, H. P.: Über die Eigentümlichkeiten der Reizbarkeit, welche die Muskelfasern des Herzens zeigen. Ber. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss. **23**, 652. 1871.
- BREMER, F. et P. RYLANT: Phénomènes pseudo-moteurs et vaso-dilatation antidrome. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **90**, 982. 1924.
- BREMER, F. et L. DELOYERS: Conséquences d'un hétérochronisme des oreillettes usw. Ebenda **95**, 232. 1926.
- BREMER, F.: The contractile duality of the skeletal muscle. Journ. of Physiol. **67**, XXIX. 1929.
- BRISCOE, G.: The conduction of respiratory nervous impulses through regions of block produced by pressure. Ebenda **61**, 353. 1926.
- BRÜCKE, E. TH. V. (1): Die elektromotorischen Wirkungen des M. retractor penis im Zustande tonischer Kontraktion. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **133**, 313. 1910.
- (2): Versuche an ausgeschnittenen und reimplantierten Flimmerschleimhautstücken. Ebenda **166**, 45. 1916.
- (3): Über die Verlängerung des Refraktärstadiums des Muskels bei der Ermüdung. Zeitschr. f. Biol. **76**, 213. 1922.
- (4): Die Bewegung der Körpersäfte. Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol. I. **1**, 971. 1923.
- (5): Refraktäre Phase und Rhythmizität. Bethes Handb. d. Physiol. **9**, 697. 1929.
- BRÜCKE, E. TH. V. u. T. INOUE: Beiträge zur Physiologie der autonom innervierten Muskulatur. V. Die Aktionsströme der Muskulatur des Kaninchenösophagus bei Reizung des N. vagus mit Einzelreizen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **145**, 152. 1912.
- BRÜCKE, E. TH. V. u. J. SATAKE: Über die Aktionsströme des Kaninchenösophagus während des Ablaufes einer Schluckwelle. Ebenda **150**, 208. 1913.
- BUYTENDYK, F. J. J.: Beiträge zur Muskelphysiologie von *Sipunculus nudus*. Biol. Zentralbl. **29**, 753. 1909.

- CARDOT, H. et H. LAUGIER: Contribution à l'étude de l'excitabilité réflexe. Arch. internat. de physiol. **21**, 295. 1923.
- CARLSON, A. J. (1): Contributions to the physiology of the heart of the Californian hagfish. Zeitschr. f. allgem. Physiol. **4**, 259. 1904.
- (2): On the mechanism of coordination and conduction in the heart usw. Americ. Journ. of Physiol. **15**, 99. 1906.
- (3): Further evidence of the direct relation between the rate of conduction in a motor nerve and the rapidity of contraction in the muscle. Ebenda **15**, 136. 1906.
- (4): Comparative physiology of the invertebrate heart. VI. Ebenda **16**, 67. 1906.
- (5): Comparative physiology of the invertebrate heart. VII. Ebenda **16**, 85. 1906.
- (6): Comparative physiology of the invertebrate heart. VIII. The relation between the intensity of the stimulus and the magnitude of contraction. Ebenda **16**, 85. 1906.
- (7): On the mechanism of the refractory period in the heart. Ebenda **18**, 71. 1907.
- (8): A note on the refractory state usw. Ebenda **21**, 19. 1908.
- (9): Vergleichende Physiologie der Herznerven usw. Ergebn. d. Physiol. **8**, 371. 1909.
- (10): The effects of stretching the nerve on the rate of conduction. Amer. Journ. of Physiol. **27**, 323. 1910.
- CHAUCHARD, A.: Mesure de l'excitabilité d'un nerf sécrétoire: corde du tympan et glande sous-maxillaire. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **174**, 63. 1922.
- CHAUCHARD, A. et B. CHAUCHARD (1): Mesure de l'excitabilité des fibres vaso-constrictrices du nerf sciatique. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **90**, 192. 1924.
- (2): Chronaxie de la voie motrice cortico-médullaire. Ebenda **92**, 955. 1925.
- (3): Lois d'excitabilité de l'appareil électrique de la Torpille. Ebenda **181**, 143. 1925.
- (4): Lois de sommation et chronaxie propre de la rate. Ebenda **95**, 370. 1926.
- CHAUCHARD, A. et B. et M. HENNEGUY: Action du Curare sur l'appareil électrique de la Torpille. Ebenda **183**, 79. 1926.
- CHAUCHARD, A. et B. et J. HURYNOWICZ: Mesure de l'excitabilité des nerfs vasoconstricteurs chez l'homme. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **186**, 797. 1928.
- COHEN, LOUIS H.: The relationship between refractory phase and negative adaptation in reflex response. I. Journ. of Comp. Physiol. **9**, 1. 1929.
- COOPER, S.: The rate of conduction of nerve in the supernormal phase of recovery. Journ. of the Physiol. **59**, LXXXII. 1925.
- CRAIB, W. H. (1): A study of the electrical field surrounding active heart muscle. Heart **14**, 71. 1927.
- (2): A study of the electric field surrounding skeletal muscle. Journ. of Physiol. **66**, 49. 1928.
- CREHORE, A. C. and H. B. WILLIAMS: Electric currents in conductors with distributed capacity considered in relation to the propagation of the nerve impulse. Proc. of the Soc. f. Exp. Biol. a. Med. **11**, 58. 1914.
- CREMER, M. (1): Die allgemeine Physiologie der Nerven. Nagels Handb. **4**, 793. 1909.
- (2): Über die Berechnung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Nerven

- auf Grund der Stromtheorie der Erregungsleitung. Beitr. z. Physiol. **2**, 31. 1924.
- CSILLAG, E.: Untersuchungen über Konzentration und Wirkung der Narkotika am Atemzentrum. Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. **131**, 279. 1928.
- DAVIS, HALLOWELL: The relationship of the „chronaxie“ of muscle to the size of the stimulating electrode. Journ. of Physiol. **57**, LXXXI. 1923.
- DENNIG, H.: Die Leitungsgeschwindigkeit sympathischer Nerven und afferenter Eingeweidennerven. Zeitschr. f. Biol. **88**, 395. 1929.
- DENNIG, H. u. H. STEIN: Die Chronaxie afferenter Fasern des N. splanchnicus. Ebenda **88**, 404. 1929.
- DENNY BROWN, D.: On inhibition as a reflex accompaniment of the tendon jerk usw. Proc. of the Roy. Soc. of London (B) **103**, 321. 1928.
- DENNY BROWN, D. E. and E. G. T. LIDDEL: Observations on the motor twitch usw. Journ. of Physiol. **63**, 70. 1927.
- DITTLER, R. (1): Über den Erregungsablauf am Kropfe der *Aplysia*. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **141**, 527. 1911.
- (2): Über die Begegnung zweier Erregungswellen in der Skelettmuskelfaser. Ebenda **150**, 262. 1913.
- DITTLER, R. u. S. OINUMA: Über die Eigenperiode quergestreifter Skelettmuskeln usw. Ebenda **139**, 279. 1911.
- EBBECKE, U.: Über die Wirkungsweise nichtelektrischer (mechanischer, chemischer, thermischer) Reize. Ebenda **211**, 511. 1926.
- EICHHOLTZ, F.: Über das Refraktärstadium im Reflexbogen. Zeitschr. f. allgem. Physiol. **16**, 535. 1914.
- EILENFELD, W.: Über den Reflexschlag von *Gymnotus electricus* nach Untersuchungen mit dem Oszillographen. Cremers Beitr. **3**, 195. 1926.
- ENGELMANN, TH. W. (1): Über die elektrische Erregung des Ureters usw. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **3**, 248. 1870.
- (2): Beobachtungen und Versuche am suspendierten Herzen. 2. Abh. Ebenda **56**, 149. 1894.
- (3): Über reziproke und irreziproke Reizleitung mit besonderer Beziehung auf das Herz. Ebenda **61**, 275. 1895.
- (4): Versuche über irreziproke Reizleitung in Muskelfasern. Ebenda **62**, 400. 1896.
- (5): Über die Flimmerbewegung. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. **4**, 321. 1868.
- ERLANGER, J.: Observations on the physiology of Purkinje tissue. Americ. Journ. of Physiol. **30**, 395. 1912.
- ERLANGER, J., BISHOP, G. H. and H. S. GASSER: Experimental analysis of the simple action potential wave in nerve usw. Ebenda **78**, 537. 1926.
- ERLANGER, J. and H. S. GASSER: The compound nature of the action current of nerve as disclosed by the cathode ray oscillograph. Ebenda **70**, 624. 1924.
- ERLANGER, J. H., GASSER, H. S. and G. H. BISHOP: The absolute refractory phase of the alpha, beta and gamma fibres usw. Ebenda **81**, 473. 1927.
- EVANS, C. L.: Toxikologische Untersuchungen an bioelektrischen Strömen. Zeitschr. f. Biol. **59**, 397. 1912.
- FIELD, H. u. E. TH. BRÜCKE (1): Erregbarkeit und Chronaxie des Herzens während der Vaguswirkung. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **213**, 715. 1926.
- (2): Über die Dauer des Refraktärstadiums des Nerven bei Ermüdung und Erholung. Ebenda **214**, 103. 1926.
- FISCHER, A.: Ein Beitrag zur Kenntnis des Ablaufes des Erregungsvorganges im marklosen Warmblüternerven. Zeitschr. f. Biol. **56**, 505. 1911.

- FISCHER, M. H.: Zur quantitativen Prüfung des postrotatorischen Nystagmus. (Dasselbst weitere Literaturangaben.) *Klin. Wochenschr.* **7**, 635. 1928.
- FISCHL, E. u. R. H. KAHN: Untersuchungen an einem Nerv-Muskelpreparate zur Beobachtung einzelner quergestreifter Muskelfasern. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* **219**, 33. 1928.
- FLOKIN, M.: Action bathmotrope du Splanchnique gastrique usw. *Arch. internat. de physiol.* **30**, 294. 1928.
- FREDERICQ, H. (1): L'action bathmotrope du pneumogastrique cardiaque, appréciée chez la grenouille par la mesure de la chronaxie du muscle ventriculaire. *Cpt. rend. des séances de la soc. de biol.* **91**, 1171. 1924.
- (2): L'action bathmotrope du pneumogastrique cardiaque, appréciée chez le chien, par la mesure de la chronaxie du myocarde ventriculaire. *Arch. internat. de physiol.* **23**, 168. 1924.
- (3): Recherches chronaximétriques relatives au mécanisme humoral de l'action du vago-sympathique usw. *Ebenda* **24**, 294. 1925.
- (4): La chronaxie des muscles des Insectes. *Ebenda* **30**, 300. 1928.
- (5): La chronaxie du coeur des Invertébrés usw. *Ebenda* **30**, 306. 1928.
- (6): Action de la faradisation de la chaîne nerveuse du Homard. *Ebenda* **30**, 311. 1928.
- FREDERICQ, H. et M. FLOKIN: Les variations saisonnières et expérimentales de la chronaxie des muscles lisses. *Ebenda* **28**, 21. 1927.
- FREDERICQ, L.: Recherches expérimentales sur la physiologie cardiaque d'*Octopus vulgaris*. *Ebenda* **14**, 126. 1914.
- FRÖHLICH, F. W. (1): Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung durch das Mantelganglion der Cephalopoden und seine Nerven. *Zeitschr. f. allgem. Physiol.* **10**, 418. 1910.
- (2): Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung in den Flügelnerven von *Aplysia limacina*. *Ebenda* **11**, 141. 1910.
- FRÖSCHEL, P. (1): Untersuchung über die heliotropische Präsentationszeit. I. u. II. Mitt. *Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I.* **117**, 235. 1908 und **118**, 1247. 1909.
- (2): Über allgemeine, im Tier- und Pflanzenreich geltende Gesetze der Reizphysiologie. *Zeitschr. f. allgem. Physiol. (Ref.)* **11**, 43. 1910.
- FUCHS, R. F.: Die elektrischen Erscheinungen am glatten Muskel. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* **136**, 65. 1910.
- FUCHS, S.: Über den zeitlichen Verlauf des Erregungsvorganges im marklosen Nerven. *Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. III.* **103**, 207. 1894.
- FÜRTH, R.: Atomphysik und Elektrobiologie. *Ergebn. d. Physiol.* **27**, 864. 1928.
- FUJI, K.: Researches on the electric discharge of the isolated organ of *Astrape* usw. *Journ. of the College of Science. Imp. Univ. of Tokyo* **37**, Article 1. 1914 (zit. nach ROSENBERG: *Bethes Handb.* **8**, H. 2).
- FUNKE, H. H.: Courants d'action des muscles lisses. *Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim.* **6**, 198. 1922.
- GARTEN, S. (1): Über das elektromotorische Verhalten von Nerv und Muskel nach Veratrinvergiftung. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* **77**, 485. 1899.
- (2): Über rhythmische elektrische Vorgänge am quergestreiften Muskel. *Abh. d. mathem.-phys. Kl. d. kgl. sächs. Akad. d. Wiss.* **26**, 331. 1901.
- (3): Beiträge zur Physiologie der markhaltigen Nerven. *Jena* 1903.
- (4): Die Produktion von Elektrizität. *Wintersteins Handb. d. vergl. Physiol.* **3**, H. 2, 105. 1910.
- GASKELL, W. H.: On the innervation of the heart with especial reference to the heart of the tortoise. *Journ. of Physiol.* **4**, 43. 1884.



- GASSER, H. S.: The relation of the shape of the action potential of nerve to conduction velocity. *Americ. Journ. of Physiol.* **84**, 699. 1928.
- GASSER, H. S. and J. ERLANGER (1): A study of the action currents of nerve with the cathode ray oscillograph. *Ebenda* **62**, 496. 1922.
- (2): The nature of conduction of an impulse in the relative refractory period. *Ebenda* **73**, 613. 1925.
- (3): The rôle played by the sizes of the constituent fibres of a nerve trunk in determining the form of its action potential wave. *Ebenda* **80**, 522. 1927.
- (4): The action potential in fibres of slow conduction in spinal roots and somatic nerves. *Proc. of the Soc. f. Exp. Biol. a. Med.* **26**, 647. 1929.
- GOTCH, F. (1): The submaximal electrical response of nerve to a single stimulus. *Journ. of Physiol.* **28**, 395. 1902.
- (2): The delay of the electrical response of nerve to a second stimulus. *Ebenda* **40**, 250. 1910.
- GOTCH, F. and G. J. BURCH: The electrical response of nerve to two stimuli. *Ebenda* **24**, 410. 1899.
- HABERLANDT, G.: Über die Reizbewegungen und die Reizfortpflanzung bei *Biophytum sensitivum* DC. *Ann. du jardin bot. de Buitenzorg. Suppl.* **2**, 33. 1898.
- HANSEN, R.: Untersuchungen über die Beeinflussung der Muskelleitungsgeschwindigkeit usw. *Zeitschr. f. Biol.* **87**, 72. 1927.
- HARVEY: Year Book of Carnegie Inst. of Washington **10**, 130. 1911 (zit. nach A. G. MAYOR: *Americ. Journ. of Physiol.* **51**, 543. 1920).
- HEINBECKER, PETER: Properties of unmyelinated fibers of nerve. *Proc. of the Soc. f. Exp. Biol. a. Med.* **26**, 349. 1929.
- HERING, E. (1): Über positive Nachschwankung des Nervenstromes nach elektrischer Reizung. *Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. III.* **89**, 137. 1884.
- (2): Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz. *Lotos. Prag* 1888. (Neudruck. Leipzig: Engelmann 1921.)
- (3): Über die spezifischen Energien des Nervensystems. Leipzig: Engelmann 1921.
- HEYDE, H. C. VAN DER: L'électroruminogramme. *Ann. de physiol.* **4**, 618. 1928.
- HILL, A. V.: A new mathematical treatment of changes of ionic concentrations in muscle and nerve usw. *Journ. of Physiol.* **40**, 190. 1910.
- HÖBER, R.: *Physikalische Chemie der Zelle und Gewebe.* 6. Aufl. Leipzig 1926.
- HOFFMANN, P. (1): Über das Elektrokardiogramm von *Aplysia*. *Med. Klinik* 1910, Nr. 27.
- (2): Über Elektrokardiogramme von Evertrebraten. *Ebenda* 1910, Nr. 51 und *Arch. f. (Anat. u.) Physiol.* 1911, S. 136.
- (3): Das Verhalten zweier Erregungswellen, die sich in der Muskelfaser begegnen. *Zeitschr. f. Biol.* **59**, 23. 1912.
- (4): Über den Herzschlag des Flußkrebsses. *Ebenda* **59**, 297. 1912.
- (5): Einige Versuche zur allgemeinen Muskelphysiologie usw. *Ebenda* **61**, 311. 1913.
- (6): Demonstration eines Hemmungsreflexes usw. *Ebenda* **70**, 515. 1920.
- (7): Untersuchungen über die Eigenreflexe menschlicher Muskeln. Berlin: Julius Springer 1922.
- ISAYAMA, S. (1): Über die Flimmerrichtung an verkehrt zur Verheilung gebrachten Abschnitten der Trachea. *Zeitschr. f. Biol.* **82**, 155. 1924.
- (2): Nachweis einer übernormalen Phase des Schluckzentrums nach dem Schluckakt. *Ebenda* **82**, 339. 1925.

- ISHIKAWA, H. (1): The fundamental phenomena of life. Kyoto 1924.  
 — (2): Eine neue Hypothese über Reizleitung. Journ. of Biophysics **2**, LXXXII. 1927.
- JINNAKA, S. and R. AZUMA (1): Electric current as a stimulus, with respect to its duration and strength. Proc. of the Roy. Soc. of London (B) **94**, 49. 1922.  
 — (2): Changes of the electrical excitability of Amphibian muscle fibre usw. Ebenda **94**, 71. 1922.
- JORDAN, H. J., DU BUY, REITSMA et M. VAN APPEL: Conduction nerveuse dans laquelle la loi du „tout ou rien“ ne s'applique pas. (13. réun. ann. de physiol. néerland., 16.—17. XII. 1927.) Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. **13**, 570—571. 1928.
- JUDIN, A.: Über die Erregbarkeitssteigerung der Muskeln. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **217**, 17. 1927.
- KODERA, Y.: (1) Über den Verlauf der Reizeitenspannungskurve des motorischen Froschnerven. Ebenda **219**, 174. 1928.  
 — (2): Über die Reizeitenspannungskurve des curaresierten Froschmuskels. Ebenda **220**, 268. 1928.
- KOHLRAUSCH, A.: Über das Elektromyogramm roter und weißer Muskeln. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1912, S. 283.
- KREINDLER, A.: Relation entre le diamètre des fibres nerveuses et la chronaxie chez la grenouille. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **97**, 125. 1927.
- LANGENDORFF, O.: Untersuchungen über den Schluckreflex. Beitr. z. Anat., Physiol., Pathol. u. Therapie d. Ohres, d. Nase u. d. Halses. S. 106. Stuttgart 1908.
- LAPICQUE, L.: L'excitabilité en fonction du temps. Paris 1926.
- LAPICQUE, L. et M. BOIGEY: Recherches sur l'excitabilité des vasomoteurs. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **72**, 367. 1912.
- LAPICQUE, L. et H. et P. DESOILLE: Sur la relation entre la chronaxie et le diamètre des fibres nerveuses chez la grenouille. Ebenda **97**, 123. 1927.
- LAPICQUE, L. et FAURÉ-FREMIET: Mesure de l'excitabilité électrique de la Vorticelle. Ebenda **74**, 1194. 1913.
- LAPICQUE, L., GASSER, H. S. et A. DESOILLE: Relation entre le degré d'hétérogénéité des nerfs et la complexité de leur courant d'action. Ebenda. Sitzung v. 10. I. 1925.
- LAPICQUE, L. et M. (1): Recherches sur la loi d'excitation électrique. Journ. de physiol. et de pathol. gén. **5**, 843. 1903.  
 — (2): Excitabilité électrique de l'estomac de la grenouille. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **67**, 283. 1909.  
 — (3): Quelques chronaxies chez des Mollusques et crustacés marins. Ebenda **69**, 278. 1910.  
 — (4): Durée utile des décharges de condensateurs; expériences sur l'escargot. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **153**, 125. 1911.  
 — (5): Excitabilité électrique des chromatophores chez des Spirogyres. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **87**, 507. 1922.  
 — (6): Chronaxie des vaisseaux et des cellules pigmentaires chez la grenouille. Ebenda **91**, 267. 1924.  
 — (7): Sur la chronaxie des muscles squelettiques de la Tortue. Ebenda **96**, 1368. 1927.  
 — (8): Rapidité nerveuse des membres postérieurs chez divers Batraciens anoures. Bull. du musée d'hist. nat. 1914.
- LAPICQUE, L. et R. LEGENDRE: Relation entre le diamètre des fibres nerveuses

- et leur rapidité fonctionnelle. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **157**, 1163. 1913.
- LAPICQUE, L. et M. et T. MUHM: Les divers paramètres de vitesse dans le sciatique gastrocnémien de la grande grenouille de Chili (*Calyptocephalus gayi*). Ann. de physiol. **2**, 16. 1926.
- LAPICQUE, M.: Chronaxies des principaux muscles striés de la grenouille. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **96**, 932. 1927.
- LAPICQUE, M. et H. FREDERICQ: Chronaxie du ventricule et du faisceau de His chez le chien. Arch. internat. de physiol. 1924, S. 93.
- LAPICQUE, M. et J. MEYERSON: Recherches sur l'excitabilité du pneumogastrique. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **72**, 63. 1912.
- LAPICQUE, M. et C. VEIL (1): Modification de la chronaxie du ventricule et du faisceau auriculoventriculaire pendant l'excitation du pneumogastrique. Ebenda **91**, 1207. 1924.
- (2): Vitesse de conduction nerveuse et musculaire comparée à la chronaxie chez la sangsue et le ver de terre. Ebenda **93**, 1590. 1925.
- (3): Chronaxie des fibres de Purkinje. Ann. de physiol. **1**, 178. 1925.
- (4): Vitesses de conduction dans l'oreillette et les divisions principaux du faisceau de His. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **97**, H. 2, 127. 1927.
- LEINWEBER, J.: Über den monophasischen Aktionsstrom von *Anodonta*. Cremers Beitr. **1**, 313. 1920. (Dasselbst die ältere Literatur.)
- LEVIN, A.: Fatigue, retention of action current and recovery in crustacean nerve. Journ. of Physiol. **63**, 113. 1927.
- LEWIS, T. (1): The law of the cardiac muscle with special reference to the theory of limited potential differences. Quart. Journ. of Med. **14**, 339. 1921.
- (2): The mechanism and graphic registration of the heart beat. 3. ed. London 1925.
- LEYTON, A. S. F. and CH. SHERRINGTON: Observations on the excitable cortex of the chimpanzee usw. Quart. Journ. of Exp. Physiol. **11**, 135. 1917.
- LILLIE, R. S.: The conditions determining the rate of conduction in irritable tissues usw. Americ. Journ. of Physiol. **34**, 414. 1914.
- LINSBAUER, L. (1): Über photochemische Induktion bei der Anthokyanbildung. Wiesner-Festschrift, S. 421. Wien (Konegen) 1908.
- (2): Über die Interferenz von Stoßreizen usw. Jahrb. f. wiss. Botanik **62**, 283. 1923.
- LODHOLTZ, E.: Über die Gültigkeit des Alles-oder-Nichts-Gesetzes für die markhaltige Nervenfasern. Zeitschr. f. allgem. Physiol. **15**, 269. 1913.
- LOEWI, O.: Über humorale Übertragbarkeit der Herznervenwirkung. I. Mitt. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **189**, 239. 1921 und eine Serie weiterer Mitteilungen in Pflügers Arch.
- LUCAS, K. (1): On the gradation of activity in a skeletal muscle-fibre. Journ. of Physiol. **33**, 125. 1905/06.
- (2): The analysis of complex excitable tissues by their response to electric currents of short duration. Ebenda **35**, 310. 1907.
- (3): The excitable substances of Amphibian muscle. Ebenda **36**, 113. 1907.
- (4): The „all or none“ contraction of amphibian skeletal muscle. Ebenda **38**, 113. 1909.
- (5): On the relation between the electric disturbance in muscle and the propagation of the excited state. Ebenda **39**, 207. 1909.
- (6): An analysis of changes and differences in the excitatory process of nerves and muscles usw. Ebenda **40**, 225. 1910.

- LUCAS, K. (7): On the recovery of muscle and nerve after the passage of a propagated disturbance. *Ebenda* **41**, 368. 1911.
- (8): On summation of propagated disturbances in the claw of *astacus* usw. *Ebenda* **51**, 1. 1917.
- LUTZ, K.: Untersuchungen über reizbare Narben. *Zeitschr. f. Botanik* **3**, 289. 1911.
- MC CLENDON, J. F.: Resistance and capacity of stimulated and unstimulated muscle of varying electric current frequency related to chronaxie. *Proc. of the Soc. f. Exp. Biol. a. Med.* **25**, 202. 1927.
- MACKUTH, E.: Erregbarkeit und Struktur des Froschnerven. *Pflügers Arch. f. ges. Physiologie* **214**, 612. 1926.
- MC QUEEN, J. M.: Beobachtungen über das Herz eines Elasmobranchiers. *Zeitschr. f. Biol.* **62**, 32. 1913.
- MC WILLIAM, J. A.: On the structure and rhythm of the heart in fishes usw. *Journ. of Physiol.* **6**, 192. 1885.
- MAGNUS, R.: Versuche am überlebenden Dünndarm von Säugetieren. IV. Mitt. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* **103**, 525. 1904.
- MAILLEFER, A.: Étude sur le géotropisme. *Bull. de la soc. Vaudoise d. sc. nat.* **45**, 277. Juni 1909.
- MANSFELD, G. (1): Das Alles-oder-Nichts-Gesetz der Narkose und seine biologische Anwendung. *Biochem. Zeitschr.* **173**, 310. 1926.
- (2): Das Alles-oder-Nichts-Gesetz der Narkose und die Kritik HANS WINTERSTEINS. *Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol.* **131**, 268. 1928.
- MANSFELD, G. u. A. LANCZOS: Erregbarkeit und wirkliche Erregungsgröße des Nerven usw. *Abstracts of comm. to the 13th. Int. Physiol. Congr.* 1929, S. 178.
- MATTHEWS, B. H. C.: Specific nerve impulse. *Journ. of Physiol.* **67**, 169. 1929.
- MAYOR (1): *Carnegie Inst. Washington Publ. Nr. 102.* 1908, S. 116 (zit. nach A. R. MOORE: *Americ. Journ. of Physiol.* **76**, 112. 1926).
- (2): Effect of diminished oxygen upon rate of nerve conduction usw. *Americ. Journ. of Physiol.* **51**, 543. 1920.
- MEIJER, W. H. F.: Myographie de l'organe contractile du palais de la tanche. *Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim.* **12**, 162. 1927.
- MINES (1): *Transact. of the Roy. Soc. of Canada* **180**, 29. 1914 (zit. nach SCHMITT u. ERLANGER: *Americ. Journ. of Physiol.* **87**, 326).
- (2): On the summation of contractions. *Journ. of Physiol.* **46**, 1. 1913.
- MISLAWSKY, N. A. u. G. A. SCHTSCHERBAKOFF: Zur Frage der Leitungsgeschwindigkeit im sympathischen Nervensystem. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* **210**, 618. 1925.
- MOORE, A. R.: On the nature of inhibition in *Pennatula*. *Americ. Journ. of Physiol.* **76**, 112. 1926.
- MOURA CAMPOS, F. DE ET A. ET B. CHAUCHARD: Lois d'excitabilité des fibres motrices du nerf laryngé inférieur. *Cpt. rend. des séances de la soc. de biol.* **96**, 393. 1927.
- MÜNNICH, F.: Über die Leitungsgeschwindigkeit im motorischen Nerven bei Warmblütern. *Zeitschr. f. Biol.* **66**, 1. 1926.
- NIKOLAI, G.: Über die Leitungsgeschwindigkeit im Riechnerven des Hechtes. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* **85**, 65. 1901.
- ORBELI, L. u. E. TH. v. BRÜCKE: Die Aktionsströme der Uretermuskulatur während des Ablaufes spontaner Wellen. *Ebenda* **133**, 341. 1910.
- OSTERHOUT, W. J. V. and E. S. HARRIS: Bioelectrical aspects of the All-or-None Law. *Proc. of the Soc. of Exp. Biol. a. Med.* **26**, 838, 1929.
- PEKELHARING, C. J.: *Extr. d. recueil d. trav. bot. Néerl.* **7**. 1910 (zit. nach FRÖSCHEL: *Zeitschr. f. allgem. Physiol.* **11**, 43).

- PÉZARD, A.: Le conditionnement humoral de la crête chez le coq domestique usw. Abstr. and comm. to the XII. int. physiol. Congr. Stockholm 1926.
- POND, S. E.: Correlation of the propagation velocity of the contraction wave in muscle with the electrical conductivity of the surrounding medium. Journ. of Gen. Physiol. 3, 807. 1921.
- PRATT, F. H. (1): The excitation of microscopic areas: a non polarizable capillary electrode. Americ. Journ. of Physiol. 43, 159. 1917.
- (2): Response of a muscle fiber-group to apparent stimulation of a single motor fiber in the nerve trunk. Ebenda 72, 179. 1925.
- PRATT, F. H. and J. P. EISENBERGER: The quantal phenomena in muscle: methods, with further evidence of the all-or-nothing principle for the skeletal fibre. Ebenda 49, 1. 1919.
- PRATT, F. H. and M. A. REID: An examination of apparent exceptions to the All-or-Nothing Law. Abstracts XIIIth Internat. Congr. Boston 1929, S. 211.
- QUERIDO, A.: The function of the peripheral neurones usw. Ebenda 70, 29. 1924.
- REID HUNT, BOOKMAN, A. u. M. J. TIERNEY: Einige allgemeine Eigenschaften des Herzmuskels vom amerikanischen Hummer. Zentralbl. f. Physiol. 11, 274. 1897.
- REISCH, O.: Zur Kenntnis der übernormalen Phase des Schluckzentrums. Zeitschr. f. Biol. 83, 557. 1925.
- REMMLER, W.: Untersuchungen über die Anhängigkeit der nach außen ableitbaren, maximalen, elektromotorischen Kraft des *Malopterurus electricus* von der Temperatur usw. Inaug.-Diss. d. Tierärztl. Hochschule Berlin 1913 (zit. nach ROSENBERG: Bethes Handb.).
- RICHARDS, O. W.: The conduction of the nervous impulse through the pedal ganglion of *Mytilus*. Biol. Bull. of the Marine Biol. Laborat. 56, 32, 1929 (zitiert nach Ber. üb. d. ges. Physiol. 52, 67. 1929).
- RIZZOLO, A.: Chronaxie de la moelle épinière avant et après section complète de la moelle. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 97, 1071. 1927.
- ROSENBERG, H.: Die elektrischen Organe. Bethes Handb. d. Physiol. VIII. 2, 876. 1928.
- ROTHBERGER, C. J.: Allgemeine Physiologie des Herzens. Ebenda VII. 1, 523. 1926.
- SHELLONG, F. u. F. TIEMANN: Ein Versuch, die Dauer des Erregungsanstieges bei der Erregung des einzelnen Herzmuskelementes zu bestimmen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 212, 525. 1926.
- SCHMALTZ, G.: Versuche zu einer Theorie des Erregungsvorganges im Ohr-labyrinth. Ebenda 207, 125. 1925.
- SCHMITT, F. O. and J. ERLANGER: Directional differences in the conduction of the impulse through heart-muscle usw. Americ. Journ. of Physiol. 87, 326. 1928.
- SCHOENLEIN, K. (1): Beobachtungen und Untersuchungen über den Schlag von *Torpedo*. Zeitschr. f. Biol. 31, 449. 1895.
- (2): Beobachtungen und Untersuchungen über den Schlag von *Torpedo*. Ebenda 33, 408. 1896.
- SCHÜLLER, J.: Über physiologische und pharmakologische Versuche am Rektum des Frosches. Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. 90, 196. 1921.
- SEN, B.: On the relation between permeability variation and plant movement. Proc. of the Roy. Soc. of London (B) 94, 216. 1923.
- SHELDON TOWER, S.: The threshold for electrical excitation of the motor cortex of anesthetized mammals. Bull. of Johns Hopkins Hosp. 43, 237. 1928.

- SHERRINGTON, CH. S. and S. C. SOWTON: Observations on reflex responses usw. Journ. of Physiol. **49**, 330. 1915.
- SKRAMLIK, E. v. (1): Über die Beziehung zwischen der normalen und rückläufigen Erregung beim Froschherzen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **184**, 1. 1920.
- (2): Untersuchungen über die rechts- und rückläufige Erregungsleitung beim Fischherzen. Ebenda **206**, 716. 1924.
- STEINHAUSEN, W.: Der derzeitige Stand der Elektrophysiologie. Handb. d. ges. med. Anwendung d. Elektrizität. Erg.-Bd. zu **1/2**, 45. 1928.
- STRAUB, W.: Toxikologische Untersuchungen am Selachierherzen. Zeitschr. f. Biol. **42**, 363. 1901.
- STRUGHOLD, R.: Beiträge zur Kenntnis der Refraktärphasen des menschlichen Rückenmarkes. Ebenda **85**, 453. 1927.
- SULZE, W.: Über die elektrische Reaktion des Nervus olfactorius des Hechtes auf Doppelreizung. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **127**, 57. 1909.
- SYMES, W. L. and V. H. VELEY: The effect of some Local Anaesthetics on Nerve. Proc. of the Roy. Soc. of London (B) **83**, 421. 1911.
- TAIT, J.: The relation between refractory phase and electrical change. Quart. Journ. of Exp. Physiol. **3**, 221. 1910.
- TOWER, SARAH SHELDON: The threshold for electrical excitation of the motor cortex of anesthetized mammals. Bull. of Johns Hopkins Hosp. **43**, 237—256. 1928.
- TRENDELENBURG, W. (1): Über den zeitlichen Ablauf der Refraktärphase des Herzens. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **141**, 378. 1911.
- (2): Über die zeitliche Beziehung der Refraktärphase des Herzens zu seinem Aktionsstrom. Ebenda **144**, 39. 1912.
- TSCHERMAK, A. v.: Bioelektrische Studien an der Magenmuskulatur. I. Mitt. Ebenda **175**, 165. 1919.
- UEXKÜLL, J. v. (1): Physiologische Untersuchungen an *Eledone moschata*. Zeitschr. f. Biol. N. F. **12**, 317. 1894.
- (2): Zur Nerven- und Muskelphysiologie von *Sipunculus nudus*. Ebenda **33**, 1. 1896.
- (3): Die Schwimmbewegungen von *Rhizostoma pulmo*. Mitt. d. zool. Stat. Neapel **14**, 620. 1901.
- UMRATH, K. (1): Über die Erregungsleitung im Blatte von *Mimosa pudica*. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. **134**, 21. 1925.
- (2): Über die Erregungsleitung bei Mimosen. Ebenda I. **134**, 189. 1925.
- (3): Über die elektrische Erregung autonomer Nerven und ihrer Erfolgsorgane. Zeitschr. f. Biol. **85**, 45. 1927.
- (4): Über die Erregungsleitung bei sensitiven Pflanzen. Planta **5**, 274. 1928.
- (5): Über Refraktärstadien. Zeitschr. f. Biol. **87**, 85. 1928.
- (6): Zur Theorie der elektrischen Erregung. Biol. gen. **1**, 396. 1925.
- (7): Über die Erregungsleitung bei höheren Pflanzen. Planta **7**, 174. 1929.
- (8): Potentialmessungen an *Nitella mucronata* mit besonderer Berücksichtigung der Erregungserscheinungen. Protoplasma 1929 (im Druck).
- VEACH, H. O. and J. R. PEREIRA: Studies on the innervation of smooth muscle. II. Journ. of Physiol. **60**, 329. 1925.
- VERWORN, M. (1): Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **45**, 1. 1889.
- (2): Die zellulärphysiologischen Grundlagen des Abstraktionsprozesses. Zeitschr. f. allgem. Physiol. **14**, 277. 1913.
- (3): Erregung und Lähmung. Jena 1914.

- VÉSZI, J.: Untersuchungen über die Ermüdbarkeit des markhaltigen Nerven und über die Gültigkeit des Alles-oder-Nichts-Gesetzes bei demselben. Zeitschr. f. allgem. Physiol. **13**, 321. 1912.
- VETICHIN, J.: Über die decrementlose Leitung der Erregung im Muskelring der Qualle *Cyanea arctica*. Russk. fiziol. Z. **12**, 85. 1929 (zitiert nach Ber. üb. d. ges. Physiol. **51**, 432. 1929).
- VIERSMA, H. J.: Sur le rapport entre la chronaxie et la rapidité de la contraction musculaire. Arch. néerl. de physiol. de l'homme et des anim. **14**, 549. 1929.
- VOGEL, P.: Die Bestimmung der Chronaxie am Nervmuskelpräparat des Frosches usw. Zeitschr. f. Biol. **83**, 147. 1925.
- WANG, GING-HSI and CURT P. RICHTER: Action currents from the pad of the cat's foot produced by stimulation of the tuber cinereum. Chin. Journ. of Physiol. **2**, 279—283. 1928.
- WASTL, H. (1): Über die polare Wirkung des konstanten elektrischen Stromes auf Drüsen. Zeitschr. f. Biol. **69**, 529. 1919.
- (2): Die übernormale Phase der Erholung des Herzmuskels nach einer Systole. Ebenda **75**, 289. 1922.
- WINTERSTEIN, H. (1): Die Narkose. 2. Aufl. Berlin 1926.
- (2): The metabolism of the process of excitation. The collecting Net. 4, Nr. 8, Woods Hole, Mass. 1929.
- WINTERSTEIN, H. u. E. HIRSCHBERG: Alles- oder-Nichts-Gesetz und Stoffwechsel. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **216**, 271. 1927.
- YAMADA, S.: Über die Leitungsgeschwindigkeit des Nervenimpulses in den sympathischen Hautnerven des Frosches. Ebenda **200**, 221. 1923.
- ZWAARDEMAKER, H.: Sur une phase refractaire du réflexe de deglutition. Arch. internat. de physiol. **1**, 1. 1904.
- ZWAARDEMAKER, H. u. J. L. LANS: Über ein Stadium relativer Unerregbarkeit usw. Zentralbl. f. Physiol. **13**, 325. 1899.

# Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere<sup>1</sup>.

Von W. BIEDERMANN †, Jena.

Fünfter Teil.

## Die Hautsekretion.

Mit 33 Abbildungen.

### Inhaltsübersicht.

	Seite
1. Fische . . . . .	427
2. Amphibien . . . . .	443
a) Nickhautdrüsen . . . . .	444
b) Oberhautdrüsen . . . . .	446
c) Die Brunstveränderungen der Haut der Amphibien . . . . .	460
d) Die Bewegungserscheinungen und die Innervation der Hautdrüsen . . . . .	469
e) Die Sekrete der Hautdrüsen der Amphibien . . . . .	481
3. Reptilien . . . . .	493
4. Vögel und Säugetiere . . . . .	494
A. Die Talgdrüsen . . . . .	498
a) Topographie . . . . .	498
b) Bürzeldrüse der Vögel . . . . .	508
c) Die Bildung des Sekrets . . . . .	510
B. Schweißdrüsen . . . . .	521
a) Topographie . . . . .	521
b) Die Sekrete und die Sekretion der Schweißdrüsen . . . . .	529
c) Innervation der Schweißdrüsen . . . . .	541
Literatur . . . . .	545

Die sekretorischen Vorgänge im Integument der Wirbeltiere weisen eine große Mannigfaltigkeit auf und bieten nicht nur in morphologischer Hinsicht, sondern auch physiologisch großes Interesse. Ihre Verschiedenheit ist nicht allein durch die äußeren Lebensbedingungen (Wasser-Landleben) verursacht, sondern hängt vor allem mit der sehr vielseitigen Funktion der Hautsekrete zusammen. Vielen *Fischen* gewähren sie als oft mächtig entwickelte Schleimhülle Schutz, indem sie die Tiere schlüpf-  
rig machen, während bei *Amphibien* vielfach giftige Absonderungen produziert werden (Kröten, Salamander). Eine verhältnismäßig geringe Rolle spielen Hautsekrete bei *Sauropsiden* (Reptilien und Vögel), wäh-

<sup>1</sup> Fortsetzung aus den Bänden I, III und IV.



rend sie dagegen wieder bei *Säugetieren* teils in den Dienst der Wärmeregulation gestellt sind (Schweißdrüsen), anderenteils aber zum Schutz gewisser Hautstellen gegen Austrocknung oder gegen Feuchtigkeit, zur Einfettung der Haare, zum Teil auch der Erzeugung spezifischer Duftstoffe dienen, und endlich als Milch die primitive Nahrung des Säuglings darstellen.

### r. Fische.

Eine der ersten und ausführlichsten Untersuchungen über die Haut der Fische verdanken wir F. LEYDIG (1850). Er fand, daß neben den gewöhnlichen Epidermiszellen bei allen Fischen, besonders bei den schlüpfrigen (*Tinca*, *Lota* u. a.), sich noch Zellen finden, die er „Schleimzellen“ nannte. „Die kleinsten übertreffen die gewöhnlichen Oberhautzellen nur um weniges im Umfang; die größten aber, wie sie beim Aal, *Tinca*, *Lota* u. a. gesehen werden, sind große, mit einem feinkörnigen oder auch ganz hellen Inhalt versehene Blasen.“ Demungeachtet vertrat LEYDIG im Anschluß an AGASSIZ und VOGT die Ansicht, „daß die Oberhaut der Fische nicht durch ein besonderes Drüsensekret glatt und schleimig sei, welches sich über dieselbe ausbreitet, wie etwa die Hautschmiere aus den Talgdrüsen beim Menschen, sondern sie ist durch die Beschaffenheit ihrer Oberhautzellen selber schleimig oder, mit anderen Worten, die Oberhaut selber ist der Schleim“. Wir werden sehen, daß dies nur bis zu einem gewissen Grade zutrifft. Unter allen Umständen sind jene Zellen als typische *einzellige Drüsen* aufzufassen, die aber ihr Sekret nicht immer nach außen entleeren, sondern als ganze Zellen abgestoßen werden. Nach B. SCHRÖDER (1903) „haben die Fische in dem sie umhüllenden Schleim auch ein Mittel, den Reibungskoeffizienten ihres Körpers mit dem Substrat in den viel geringeren Koeffizienten ihres Körpers mit dem Schleime umzuwandeln. Wie eine Ölschicht zwischen Achse und Rad die Reibung auf ein Minimum reduziert, so wirkt die Schleimhülle der Fische ebenfalls auf die Reibung derselben mit dem berührten Medium. Die Fische vermögen durch ihre Schleimüberzüge pfeilschnell durchs Wasser zu schießen“. Nach G. KAUN (1927) wird auch die Ansiedlung pflanzlicher und tierischer Parasiten dadurch verhindert. Tatsächlich beobachtet man solche vorzugsweise an Stellen, wo, besonders durch mechanische Verletzungen verursacht, Störungen in der Schleimsekretion vorliegen. Fische, die keine Schleimbildung auf der Oberfläche aufweisen, werden viel leichter von Parasiten besiedelt (Diatomeen auf *Hippocampus*).

Am reichsten differenziert erscheint die Oberhaut bei den *Cyclostomen*. Betrachtet man einen Querschnitt der Haut von *Bdellostoma* (vgl. Abb. 1), so findet man alle der oberen Schicht der sehr dicken Epidermis zugehörigen Elemente als „Schleimzellen“ entwickelt („Stratum mucosum“, MAURER), ein Vorgang, der etwa in der 7.—10. Zell-

lage, von der Basalmembran aus gerechnet, damit beginnt, daß in der oberen Hälfte der zunächst plasmareichen Zellen ein kleiner heller Tropfen in nächster Nähe des Kernes auftritt. Schließlich erscheinen die Zellen durch das Sekret, wie es bei einzelligen Schleimdrüsen auch sonst die Regel ist, stark aufgebläht, der Kern basal gelegen und abgeplattet. Eine Umwandlung zu „Becherzellen“, d. h. eine Eröffnung scheint nur ausnahmsweise vorzukommen. In der Regel sind die obersten Zellen von einem Cuticularsaum begrenzt, wie er in noch stärkerer Entwicklung auch bei *Myxine* und *Petromyzon* vorkommt (vgl. Abb. 2). Die Abgabe des Schleimes erfolgt nach MAURER (1895) in der Weise, „daß die ganzen Zellen der obersten Lage sich ablösen,

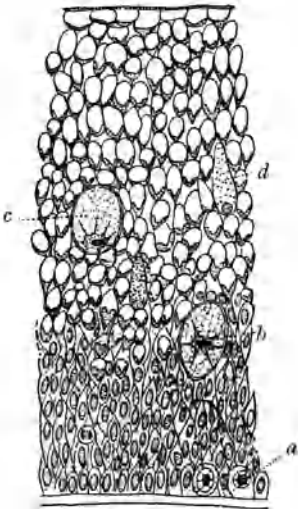


Abb. 1. Senkrechter Schnitt durch die Epidermis von *Bdellostoma*. Rückenhaut, *b*, *c* große Schleimzellen, *a* Entwicklungsstadien derselben, *d* Körnchenzelle. (Nach F. MAURER.)

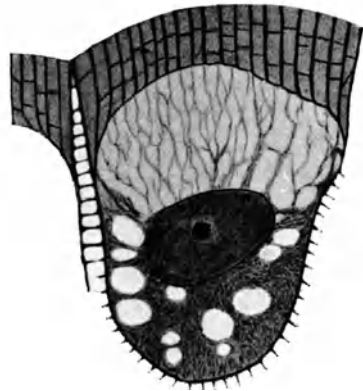


Abb. 2. *Petromyzon fluvi*. Eine im oberen Teil verschleimende Deckzelle mit stark entwickelter Cuticula. (Nach STEDNÍČKA.)

nachdem die Zellen der darunter liegenden Lage Cuticularsäume entwickelt haben. Zwischen den kleinen Schleimzellen finden sich vereinzelt größere, flaschenförmige Elemente (Abb. 1*d*), die mit stark lichtbrechenden Tröpfchen erfüllt sind, die MAURER (l. c.) als ‚eine modifizierte Schleimform‘ auffaßt.“ „Wenn eine solche Körnerzelle die freie Oberfläche erreicht hat, so öffnet sie sich, entleert ihren Inhalt nach außen und wird dann ganz abgestoßen.“ Endlich finden sich noch sehr große kugelige Zellen mit strahlig angeordnetem Plasma (Abb. 1), zwischen dem sich ein feines Wabenwerk zeigt, in dessen Maschen (am *fixierten* Präparat) kleine Tropfen einer glashellen Substanz abgelagert sind. Auch hier soll es sich „um ein von gewöhnlichem Mucin etwas verschiedenes“ Sekret handeln. Durch eine ganz exzessive Schleimproduktion zeichnet sich *Myxine glutinosa* aus; dabei ist das abgeson-

derte Sekret so zähe und massig, daß man Tiere, die in einem Eimer gehalten werden, mittels der Schleimhülle aus dem Wasser heben kann. Berührt man die Fische mit den Händen oder werden sie durch Zusatz von Essigsäure chemisch gereizt, nimmt die Schleimschicht rasch an Mächtigkeit zu und gleichzeitig tritt ein milchweißes, durch Zähigkeit besonders ausgezeichnetes Sekret in reichlicher Menge aus den Mündungen besonderer drüsiger Organe hervor, die für die *Myxinoiden* charakteristisch sind. Sie sind, von einigen *Teleostiern* abgesehen (vgl. hierzu H. D. REED) die einzigen Fische, bei welchen neben *einzelligen* Schleimdrüsen auch große *vielzellige* vorkommen. Es sind dies die seit lange bekannten, zuerst von A. RETZIUS (1824) beschriebenen „Schleimsäcke“,

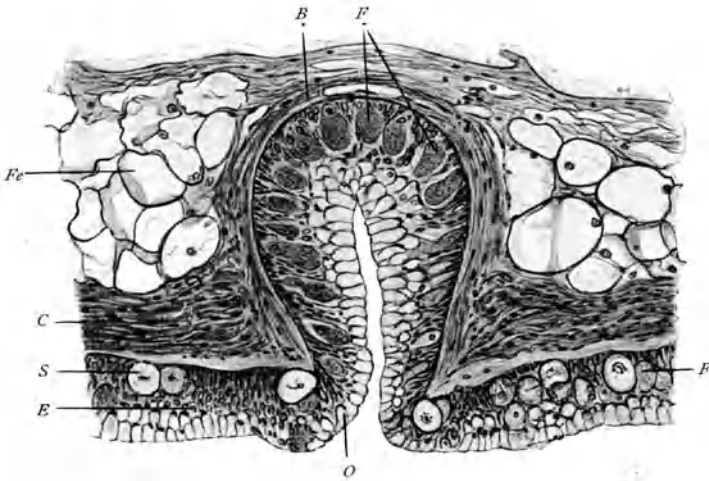


Abb. 3. Beutelförmige Hauteinstülpung an Stelle eines Schleimbeutels von *Myxine*. C Corium; E Epidermis; F Fadenzellen; Fe Fettzellen; O oberflächliche Becherzellen; S Schleimzellen. (Nach SCHAPPER.)

die längs der Seitenlinien in zwei symmetrischen Reihen entwickelt sind. Sie bilden Einsenkungen der Oberhaut, die mit einem kurzen Ausführungsgang an der Oberfläche münden. SCHAPPER (1925) bildet eine von ihm an Stelle eines Schleimsackes beobachtete beutelförmige Hauteinstülpung ab (Abb. 3), die von Epithel ausgekleidet ist, dessen Zusammensetzung der der übrigen Epidermis entspricht. Den feineren Bau der Oberhautzellen von *Myxine* hat neuerdings K. E. SCHREINER (1917) genauer untersucht. Die Elemente der tiefsten Schicht (Basalzellen) zeigen, wie F. K. STUDNÍČKA (1909) zuerst beschrieb, eine scharfe Sonderung des Plasmas in zwei Schichten, deren Grenze im basalen Teil dick und stark lichtbrechend erscheint („kapselähnlich“). Nach Behandlung mit den Gemischen von ALTMANN-METZNER oder FLEMMING-BENDA lassen sich im Innenplasma in der Umgebung des Kernes zahlreiche, mit Säurefuchsin intensiv färbbare

Körnchen und Fäden nachweisen, die nach SCHREINER von der Nukleolarsubstanz herkommen sollen, so daß der Kern das Material liefern würde, zur Bildung der fuchsinophilen Körnchen. Bei Tieren, deren Epidermis in lebhafter sekretorischer Tätigkeit begriffen ist, fand SCHREINER in der Basalzellschicht vielfach auch kleinere, anscheinend junge Elemente mit gelapptem Kern, während im homogenen Plasma neben den schon erwähnten kleinen Körnchen auch größere fuchsinophile Körperchen liegen, die er als „Sekretgranula“ anspricht. Jene Lappung der Kerne betrachtet er als Ausdruck dafür, daß innerhalb der betreffenden Zellen ein besonders intensiver Stoffaustausch zwischen Kern und Plasma stattfindet, womit eine rasche Vermehrung der Nukleolarsubstanz innerhalb und das Austreten derselben ins Plasma in Zusammenhang stehen würde. Die großen kugeligen „Blasenzellen“ zeigen frisch untersucht nach SCHREINER einen ganz homogenen Inhalt, der sich mit DELAFIELDS Hämatoxylin, Safranin und Pikrinsäure dunkelviolett färbt; nur in der Mitte findet sich ein rot gefärbter, sternförmiger Körper (Kernrest), von dessen Oberfläche nach allen Seiten Ausläufer ausstrahlen, die miteinander anastomosierend, um den Zentralkörper ein unregelmäßiges Maschenwerk bilden, welches MAURER seinerzeit als „Endoplasma“ gedeutet hat, nach SCHREINER aber als Nukleolarsubstanz aufzufassen wäre. Die jüngsten Entwicklungsstadien der großen Schleimzellen sollen exzentrisch gelegene Kerne mit großen Nukleolen besitzen. Allmählich runden sie sich unter sehr rascher Vermehrung der Nukleolarsubstanz, welche nun durch die Kernmembran ins Plasma übertreten soll. Die Sekretbildung wird nach SCHREINER „durch ein Aussickern von Kernsaft ins Plasma eingeleitet, . . . sehr wahrscheinlich deuten die erwähnten, an der Kernmembran zum Vorschein kommenden Fortsätze die Stellen an, wo das stärkste Aussickern von Kernsaft statthat.“ Daß der Kern im gegebenen Falle die ganze Masse des Sekretes liefern sollte, erscheint natürlich ausgeschlossen, vielmehr wird man dem Plasma der Zellen, wie auch sonst, die Hauptrolle bei der Schleimbildung zuerkennen müssen. SCHREINER ist daher geneigt, eine „katalytische Wirksamkeit“ jener Kernstoffe bei der Sekretbildung anzunehmen.

J. SCHAFFER (1925) findet in jungen Schleimzellen aus den Schleimsäcken von *Myxine* (Abb. 4) einen zentral gelegenen Kern eingebettet in strahlig angeordnetes Plasma. Später nimmt er eine mehr längliche Form an, wird kleiner und dichter und gleicht nun völlig dem Gebilde, welches SCHREINER als Kernkörperchen gedeutet hat. Gleichzeitig entstehen in seiner Peripherie im Plasma Vakuolen (*V* in Abb. 4), so daß eine schaumige oder wabige Zone gebildet wird, die sich oft ziemlich scharf gegen die anscheinend strukturlose, schleimige Masse abgrenzt, welche den peripheren Teil der Zelle einnimmt und plasmatische Fortsätze bis an die Zellmembran aussendet. „Dadurch entsteht der Eindruck, als ob man einen großen vakuolisierten Kern mit einem großen

Kernkörperchen — dem pyknotischen Kern — vor sich hätte, was auch offenbar SCHREINER so gedeutet hat. Die Entstehung dieser zirkumnukleären wabigen Zone und ihre Färbbarkeit mit sauren Farbstoffen spricht aber deutlich genug gegen eine solche Auffassung.“ „In der ganzen peripheren Zellmasse treten dann Prä mucinkörnchen in nicht zu dichter Anordnung, aber in sehr eigentümlicher Form auf. Es handelt sich um teils stäbchenförmige, teils unregelmäßig eckige oder flächenhaft verzogene, körnerartige Gebilde, die sich stark in DELAFIELDS Hämatoxylingemisch färben (Abb. 4 b) und bald ganz scharf begrenzt, dem plasmatischen Fadennetz des Zellkörpers eingelagert erscheinen, bald oft einseitige Abschmelzungserscheinungen zeigen, so daß aus ihnen eine

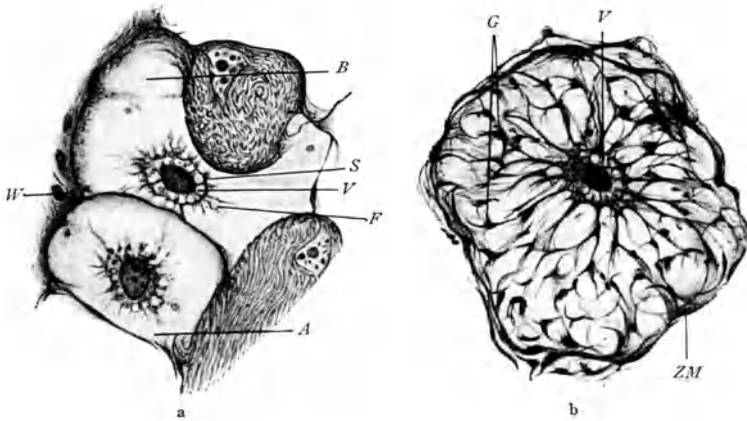


Abb. 4. a Zwei wandständige Schleimzellen aus einem Schleimsack von *Myxine*. *A* jüngeres Stadium, Kern mit Kernkörperchen; bei *B* beginnende Kernknospe und Vakuolenkranz um den Kern; *S* membranartige Verdichtung des Endoplasmas; *F* plasmatische Fortsätze. b Entwickelte Schleimzelle aus einem Schleimsack. Pikrinsubl. DELAFIELDS Häm.-Eos. *G* Prä mucinkörner; *V* Vakuolenkranz um den pyknotischen Kern; *ZM* Zellmembran. Vergr. 500fach.

glasige, nur schwach färbbare Masse zu entstehen scheint. In manchen Fällen ist das ganze Innere der Zelle von solchen gequollenen Schleimmassen erfüllt, die sich gegenseitig polyedrisch abgrenzen und die Schleimalveolen der Autoren darstellen. Sie erscheinen stets vermischt mit noch unverquollenen, tiefblau gefärbten Körnern.“ Mit stark verdünntem Thionin färbt sich der Inhalt der Schleimzellen stark metachromatisch rot; in der anscheinend einheitlichen roten Masse sind aber Reihen und Ketten blauer Körnchen sichtbar, die den Ausstrahlungen des ebenfalls blau gefärbten Zellkörpers angehören (SCHAFFER).

Über das Aussehen des Inhaltes der *frischen* Schleimzellen von *Myxine* und sein chemisches Verhalten hat E. WAYMOUTH REID (1893/94) einige Angaben gemacht. In dem frisch auf ein Deckglas ausgestrichenen Sekret der Schleimsäcke fand er zahlreiche, große, ovale Körnchen (2—5  $\mu$ ), die innerhalb der Drüsen ihre Form noch mehrere Tage nach dem Tode

des Tieres bewahren, aber bei Zusatz von Seewasser rasch aufquellen und bersten. Getrocknet lassen sie sich mit einer Lösung von Methylenblau in 90proz. Alkohol oder von Safranin in absolutem Alkohol intensiv färben. Von 2proz. Kalilauge werden sie rasch gelöst, während sie in 2proz. Essigsäure schrumpfen. Nach Behandlung mit  $\text{HNO}_3$  färben sich

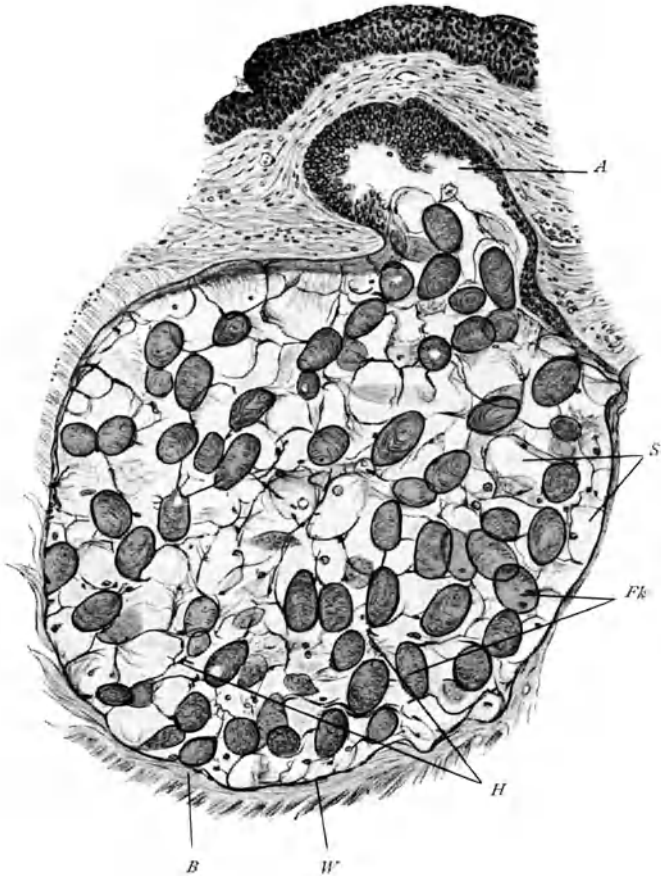


Abb. 5 a. Ein Schleimsack von einer erwachsenen *Myxine*. Bei *A* ist der Ausführgang getroffen  
*B* Membrana propria; *Fk* Fadenzellen; *H* Hüllzellen; *S* Schleimzellen; *W* platte Wandzellen.  
 Vergr. 500fach. (Nach SCHAFFER.)

bei Zusatz von  $\text{NH}_3$  die Trümmer der Granula orangegelb. Sie verhalten sich also ähnlich, wie es LANGLEY (1889) für die Granula der Schleimzellen der Submaxillardrüse des Hundes angegeben hat.

Neben den die Hauptmasse des Inhaltes der Schleimsäcke bildenden „Schleimzellen“ finden sich nun noch zahlreiche eiförmige „Fadenzellen“, deren merkwürdige Struktur zuerst von KÖLLIKER (1850) erkannt wurde (Abb. 5 a und b). Ihnen entsprechen in der Epidermis (auch bei *Bdello-*

stoma) die großen flaschenförmigen Gebilde, die MAURER als „Körnerzellen“ bezeichnet hat. Ihm, wie auch BLOMFIELD (1882), war das auffallendste Strukturelement, ein zusammengewickelter, korkzieherartig gedrehter Faden, den schon KÖLLIKER gesehen hatte, entgangen. Dieser bildet aber nach G. RETZIUS nicht den einzigen Inhalt der Zelle, sondern hat seine Lage unter der Membran, zwischen ihr und den von BLOMFIELD zuerst beobachteten Körnern. In jeder Zelle gibt es kaum mehr als *einen* Faden, der sich in den zierlichsten Biegungen spiralg aufwindet (Abb. 5). Die reifen Fadenzellen der Epidermis von *Myxine* (Abb. 6) sind in der Regel birnförmig, ihr schmaleres Fußstück sitzt dem Corium auf oder reicht zwischen die Zellen der Basalschicht herunter, während ihr oberer breiter Teil sich gegen die Oberfläche der Epidermis hervorbaucht. Ihre Entwicklung hat SCHREINER (l. c.) eingehend studiert. An mit Säurefuchsin gefärbten Präparaten finden sich zwischen „indifferenten Bildungszellen“ keulenförmige Elemente, die einen Sekretfaden enthalten, der zwischen

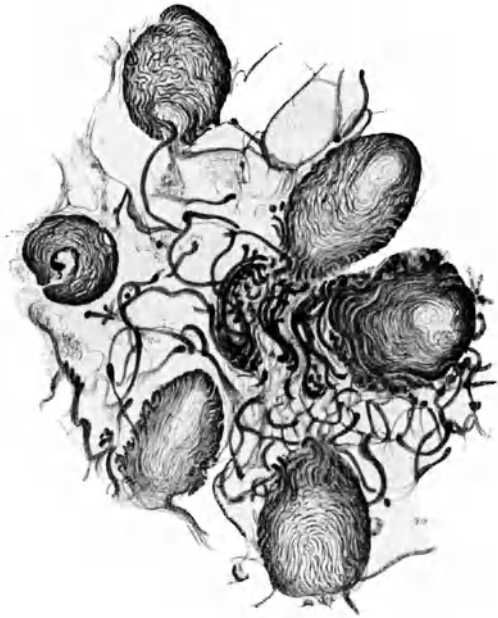


Abb. 5 b. Aus der Mitte eines Schleimsackes. Abgewickelte Fäden von Fadenzellen in schleimiger Grundsubstanz. Vergr. 500 fach. (Nach SCHAEFFER.)

den Körnchen im oberen Teil der Zelle, oft mit mehreren Zweigen, entspringt und über den Kern gegen die Zellbasis verläuft (Abb. 7a). Er zeigt dieselbe Affinität zum Säurefuchsin wie die Granula, erscheint ganz homogen und endet frei im Basalteil der Zelle, der nun nach abwärts bis zum Corium wächst, während der Faden sich im Zellkörper spiralg aufrollt (Abb. 7b). Im Scheitel der Zelle sammeln sich fuchsinophile Granula an, von denen, wie SCHREINER annimmt, „immer neue Sekretströme dem Faden zugeführt werden“, der sich infolge zunehmender Raumbeschränkung wellig faltet (Abb. 7c). Die Beziehung des Fadens zu den Granulis ergibt sich nach SCHREINER unzweifelhaft aus der allmählichen Umbildung der letzteren (Abb. 8). Ursprünglich klein und mit Säurefuchsin gleichmäßig rot gefärbt,

nehmen sie in der fast reifen Fadenzelle unter beträchtlicher Größenzunahme Scheiben- und Napfform an, wobei ein auffallender Farbunterschied zwischen der zentralen und peripheren Partie hervortritt, indem nur die letztere ihre Affinität zum Säurefuchsin beibehält.



Abb. 6. Eine voll entwickelte Fadenzelle aus der Epidermis von *Myxine*.



7a

7b



7c

Abb. 7. a Junge Fadenzelle aus der Epidermis von *Myxine* mit Sekretfäden (FLEMING-BENDA-Gemisch). b Eine ebensolche. c Eine ebensolche, älter.

Es sondert sich auf diese Weise ein sichel-, reifen- oder schalenförmiger Randbezirk von dem farblosen Zentralteil. Indem sich der erstere öffnet, wächst er dann zu einem spiraligen Fädchen aus („primäres Sekretfädchen“), das sich von dem Restkörperchen des Granulums dann völlig



löst. In den *jungen* Fadenzellen scheinen die ersten Sekretfädchen aus der ganz homogenen Substanz kleiner fuchsinophiler Granula gebildet zu werden. Auf Grund der SCHREINERSchen Beobachtungen müßte man dann annehmen, daß der oder die großen dicken Fäden der ausgewachsenen Zellen durch Verschmelzung (Verklebung) der primären Sekret-

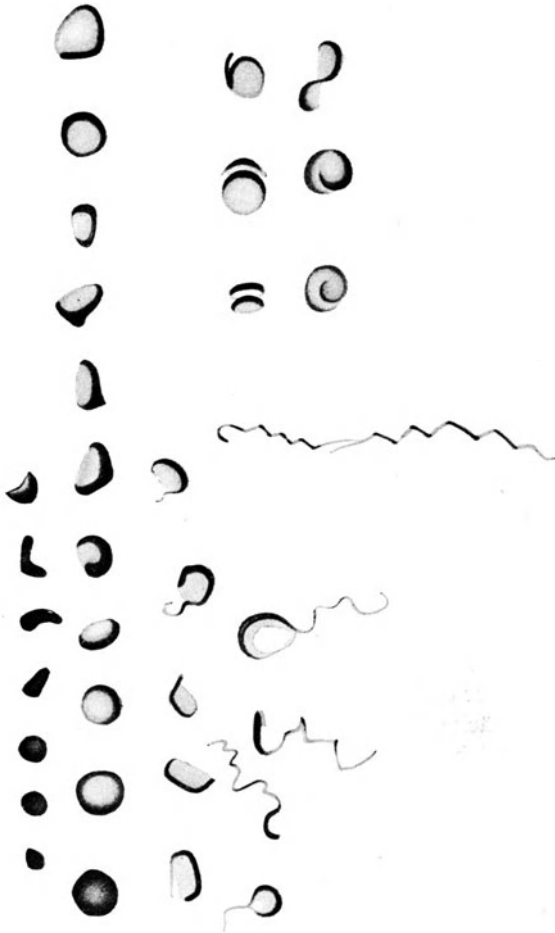


Abb. 8. Differenzierung der Sekretgranula und Bildung der primären Sekretfädchen.

fädchen gebildet werden, wofür manche seiner Bilder sprechen. Was die Herkunft der fuchsinophilen Granula betrifft, so nimmt er, wie bei den „indifferenten Bildungszellen“ der Basalschicht ein Austreten von Nucleolarsubstanz an.

Es kann wohl keinem Zweifel unterworfen sein, daß sowohl die Fadenzellen der Epidermis, wie jene der Schleimsäcke als sezernierende Ele-

mente aufzufassen sind, obwohl ersterenfalls der Austritt des Inhaltes an der Oberfläche der Haut nur selten zu sehen ist. RETZIUS fand in seinen zahlreichen Präparaten nur ein einziges Mal eine Fadenzelle an die Oberfläche der Haut reichend, dagegen gelang es SCHREINER mehrfach den Vorgang festzustellen. Er findet in ähnlicher Weise statt wie bei den großen bläschenförmigen Schleimzellen. Die Zellen der obersten Epidermisschicht, die die bauchigen Teile der Fadenzellen von der Oberfläche trennen, werden schließlich auseinandergedrängt, worauf der Inhalt der Fadenzellen entleert wird und sich dem übrigen Hautsekret beimischt (SCHREINER).

Auch die zahlreichen, zwischen den Schleimzellen gelegenen, eiförmigen Fadenzellen der Schleimsäcke von *Myxine* (Abb. 5a) werden nach SCHAFFER gleichzeitig mit jenen in toto ausgestoßen. „Dabei spielt sich der lange, ungemein klebrige Faden ab, der leicht an allen Gegenständen haftet.“ Gegenüber den Fadenzellen der Epidermis erscheinen die der Schleimsäcke insofern weiter differenziert, als hier die ganze körnige Innenmasse sich in einen aufgeknäuelten Faden umwandelt. Nach SCHAFFER (Abb. 5b) kann sich dieser von den Zellen schon innerhalb des Schleimsackes abwickeln, was offenbar nur möglich ist, wenn man sich vorstellt, daß die maßgebenden Schleimzellen auch schon innerhalb des Schleimsackes zu einer zusammenhängenden Schleimmasse zusammenfließen, was schon MAURER für die Schleimsäcke von *Bdellostoma* behauptet hat. Sowohl SCHREINER wie SCHAFFER erblicken die Bedeutung der Fäden darin, daß durch dieselben dem Hautsekret eine größere Zähigkeit und Klebrigkeit verliehen wird, was wohl für die Anheftung an die Wirtstiere, in welche sich die *Myxine* einzubohren vermag, von Belang sein dürfte. Diese Fäden lassen sich mit keinem Schleimfärbemittel färben und sind ausgesprochen oxyphil (SCHAFFER).

Wie schon früher erwähnt wurde, verleihen die Fadenzellen dem Sekret der Schleimsäcke das eigentümlich „milchige“ Aussehen, da die Fäden als stärker lichtbrechende Gebilde dem glasig durchsichtigen, aus den „Schleimzellen“ stammenden Sekret in Masse beigemischt sind. W. REID (l. c.) ist es gelungen, die „Granulasubstanz“ der letzteren von der „Fadensubstanz“ des Inhaltes der Schleimsäcke zu trennen, indem er diese auf einer Glasplatte ausdrückte. Das so gesammelte Sekret reagierte mit Lackmus alkalisch, nicht aber (wie dies auch für den Aalschleim gilt) mit Phenolphthalein. Es wurde dann in ein großes Volum verdünnter Kalilauge (0,01 vH) eingetragen, wobei die Fäden unverändert bleiben und sich nach 24 Stunden in der trüben Lösung der Granulasubstanz absetzen. Diese letztere kann dann durch Zusatz von 0,1proz. HCl oder 1proz. Essigsäure ausgefällt und durch wiederholtes Auflösen in 0,02proz. Kalilauge und Fällen mit Säure gereinigt werden. Nach Extraktion mit Alkohol und Äther wird die Masse über  $H_2SO_4$  getrocknet und stellt nun ein graues Pulver dar, welches in Wasser un-

löslich ist, aber von 0,1proz. Natronlauge gelöst wird. Die Lösung gibt die gewöhnlichen Eiweißreaktionen. Die Substanz enthält S und P, gibt aber beim Kochen mit verdünnter  $H_2SO_4$  keine reduzierende Lösung (Unterschied gegenüber echtem Mucin). Das in ähnlicher Weise behandelte Sediment der Fäden zeigt eine bemerkenswerte Ähnlichkeit mit Seide, unterscheidet sich aber durch den Schwefelgehalt, die Löslichkeit in 2proz. Kalilauge und ihre Verdaulichkeit mit Trypsin. Die alkalische Lösung der Fadensubstanz verhält sich in ihren Reaktionen ähnlich wie die der Granulasubstanz: Sie gibt Eiweißreaktionen, wird durch verdünnte Säuren gefällt, enthält Schwefel und Phosphor. REID ist geneigt, sie für eine Modifikation von Mucin zu halten. Daß es sich aber doch um etwas wesentlich verschiedenes handelt, geht nicht nur aus dem mikrochemischen Verhalten hervor, sondern vor allem auch aus dem Umstand, daß, wie längst bekannt, die Fadensubstanz doppelbrechend ist. Schon MAX SCHULTZE stellte fest, daß der Faden in den Fadenzellen von *Myxine* sich positiv in bezug auf seine Längsrichtung verhält und aufgerollt, wie er in der Zelle liegt, ein negatives Kreuz darbietet. In dieser Hinsicht entsprechen den Fadenzellen die sogenannten „Kolbenzellen“ der *Petromyzonten* und anderer Fische (vgl. Teil I, S. 101f.), die eine sehr verschiedene Deutung erfahren haben. M. SCHULTZE hielt sie für muskelähnliche Gebilde; da vielfach ein feiner Achsenfaden beobachtet wurde, dachten andere (POGOJEFF [1889], KAPELKIN [1897], K. C. SCHNEIDER [1902]) an Nervenendorgane. Der letztere (l. c. Abb. 578, S. 745) zeichnet in der Achse einer Kolbenzelle von *Ammocoetes* einen durch Eisenhämatoxylin geschwärzten Faden als „zweifellose Nervenfibrille“. Die konzentrischen Schichtlinien im Plasma bezieht er auf „Fibrillen, welche an der basalen Fläche beginnen und in starker Windung den axialen Bereich umziehend in der Zelle emporsteigen, wobei verschiedene Gruppen von Fibrillen in verschiedener Richtung gewunden verlaufen.“ Wenn die Fadenzellen von *Myxine* als Drüsenzellen aufzufassen sind und darüber kann nach dem Mitgeteilten wohl kein Zweifel bestehen, so würde das gleiche auch für die Kolbenzellen anzunehmen sein. Ob ihnen daneben noch eine Bedeutung als Stützorgan zukommt, ist eine Frage für sich. MAURER (1895) unterscheidet an den Kolbenzellen der *Petromyzonten* zwei scharf zu trennende Teile: 1. einen zentralen plasmatischen Achsenstrang, dem die Kerne (2) eingelagert sind und 2. einen peripheren „Sekretmantel“, in dem sich mit der Zeit „ein festerer Spiralfaden ausbildet, der sich mit der Vergrößerung der Zelle beträchtlich vermehrt“. „So bekommen diese Zellen besonders bei größeren *Ammocoeten* eine gewisse Ähnlichkeit mit den Spiralfadenzellen in den Schleimsäcken der Myxinen.“ (Vgl. MAURER, l. c., Taf. I, Abb. 5.) Schon KÖLLIKER (1860) erklärte die Kolbenzellen für „Schleimzellen“, eine Ansicht, der sich auch F. E. SCHULZE (1867) anschloß. Er glaubte, daß die Kolben ihren Inhalt von Zeit zu Zeit innerhalb der Epidermis entleeren

und vergleicht sie „mit den Zellen unserer Hauttalgdrüsen“. Auch FOETTINGER (1876) nimmt eine Zerquetschung der Kolben zwischen den Epidermiszellen an. Das Sekret soll dann an die Oberfläche gelangen und sich hier ausbreiten. Nach H. v. Lengerken (1913), der die Kolbenzellen vom *Aal* und von *Petromyzon* untersuchte, sollen sich diese ablösen und zur Oberfläche wandern. Als jüngste Entwicklungsstadien fand er kleine Elemente, die Basalzellen nur wenig überragen aber schon zwei Kerne enthielten. Dicht unter der Epidermisoberfläche trifft man Kolben, die offenbar eine starke Reduktion erfahren haben. Ein Heraustreten derselben konnte Lengerken nicht feststellen. Was den schon erwähnten Achsenfaden betrifft, so handelt es sich dabei sicher nur um einen Plasmastrang, an dessen Stelle später das oft sehr grobkörnige azidophile Sekret tritt, welches nun verflüssigt wird. Dieser Vorgang beginnt um den Kern herum, so daß zunächst hier eine Sekretvakuole entsteht, die sich dann nach abwärts vergrößert. Mit der Loslösung und partiellen Abrundung der Kolben ist auch eine entsprechende Formänderung der Sekretvakuole verbunden. Die Kerne unterliegen einer Reduktion und es bleiben von ihnen schließlich nur einige Bröckel übrig. Anscheinend wird das Sekret in den Kolben von *Petromyzon* in irgendwelcher Weise während des Emporrückens nach der Oberfläche verausgabt, denn schließlich fehlen in solchen Kolben nicht nur die Kerne, sondern auch das Sekret. Das optische Verhalten hat Lengerken leider nicht untersucht.

Schleimabsondernde Drüsenzellen sind auch in der Haut der *Teleostier* fast allgemein vorhanden, und zwar, wie bei den *Cyclostomen*, in Form von *Schleim-* und *Kolbenzellen*. M. OXNER (1905) stellt in seiner Arbeit 39 Arten von Fischen zusammen, bei denen er Kolbenzellen fand. Aus seiner Liste ist ersichtlich, daß sie bei den Knochenfischen nur den *Physostomen* (mit Ausnahme der *Salmoniden*) zukommen. In der Regel wird der gesamte Zellinhalt der Kolben in Sekret umgewandelt. Bereits F. E. SCHULZE (l. c.) hat auf diesen Unterschied gegenüber den *Petromyzonten* aufmerksam gemacht: „Ein sehr in die Augen fallender Unterschied ergibt sich, sagt er, zwischen den Kolben von *Leuciscus*, *Tinca*, *Cobitis* und *Silurus* einerseits und denjenigen von *Petromyzon* und *Anguilla* andererseits dadurch, daß bei jenen vier *Physostomen* im Inneren der gleichmäßig und ziemlich stark lichtbrechenden Substanz, welche die Hauptmasse des ganzen Kolbens bildet, sich stets nur ein Kern mit oft verschwindend wenig feinkörnigem Plasma befindet, während bei den meisten Kolben der Aalhaut und fast allen größeren der Neunaugenepidermis sich neben diesem Plasma mit ein oder zwei Kernen noch ein eigentümlicher, mehr oder minder scharf begrenzter, rundlicher Hohlraum angetroffen wird, der mit einer dünnflüssigen hellen Substanz gefüllt erscheint.“ (Vgl. MAURER: Epidermis 1895, Taf. I, Abb. 3; Taf. II, Abb. 11 und Taf. III, Abb. 1.)

Über Bau und Entwicklung der Kolbenzellen des *Aales* hat Lengerken (l. c.) sehr eingehende Untersuchungen veröffentlicht, nachdem schon Maurer einige Angaben gemacht und insbesondere hervorgehoben hatte, daß „die Kolbenzellen bei keinem anderen Fisch in dieser Ausbildung vorkommen“. Auf dem Kopfe stehen sie nach Lengerken in solcher Dichte, daß kaum eine andere Epidermiszelle zu sehen ist. Auch an den Körperseiten finden sie sich in großer Zahl. Sehr bemerkenswert ist auch die Häufigkeit und außerordentliche Dichte der Kolbenzellen im Zungenepithel, wo sie in fünf bis sechs Lagen übereinander zu finden sind. Ihre Entwicklung vollzieht sich in ganz ähnlicher Weise wie bei *Petromyzonten*. Unter allmählicher Rückbildung des Kernes entsteht in dessen unmittelbarer Nähe eine Sekretvakuole, die mehr und mehr an Größe zunimmt. In den gleichzeitig wachsenden Kolben läßt sich bisweilen ein dünner axialer Plasmafaden nachweisen. Nach ihrer Ablösung von der Basalschicht nehmen die Kolben rundliche Form an und bestehen dann nur noch aus einer großen Sekretvakuole, die von einer Plasmahülle umgeben ist. Das ausgesprochene azidophile Sekret ist von körniger Beschaffenheit. OXNER (l. c.) läßt dies Sekret der Kolbenzellen bei der Aallarve (*Leptocephalus*) und beim erwachsenen *Conger vulg.* „intranuklear“ entstehen. Er beschreibt den Vorgang bei dem letztgenannten Fisch folgendermaßen: „In der unmittelbaren Nähe des Chromatinknotens erscheinen ein bis drei winzig kleine Kügelchen, welche durch ihre Gestalt und ihre hellglänzende Färbung mit sauren Anilinfarben von den dunkelgefärbten Chromatinfäden scharf abstechen. Der Kern und der Plasmaleib nehmen an Umfang zu und die Kügelchen rücken gegen die Kernmembran vor; sie stülpen diese dabei ein wenig nach außen und werden von ihr rings umwachsen. Jetzt platzt die Kernmembran an einer Stelle und die Kügelchen treten aus ins Plasma; sie sind von einem hellen ungefärbten Hof umgeben, den OXNER als „Kernsaft“ deutet. Es sollen dann die Kügelchen stark an Umfang zunehmen, während der Kern immer kleiner wird und schließlich zugrunde geht.

Bei *Leptocephalus* konnte Lengerken (l. c.) die Angaben OXNERS nicht bestätigen. Er sah hier schon in einem frühen Entwicklungsstadium der Kolbenzellen rings um den Kern einen Hof stark lichtbrechender Flüssigkeit (Sekret) entstehen, mit dessen Wachstum der Kern allmählich kleiner wird und zugleich aus der Mitte der hellen Sekretkugel herausrückt. Es tritt also das Sekret hier offenbar zuerst *im Plasma* und nicht im Zellkern auf. „Allerdings spielt der Kern dabei eine aktive Rolle, indem er irgendeine Modifikation seiner Substanz oder vielleicht die Substanz selbst (man kann an den Kernsaft denken) verausgibt, da die Reduktion und schließliche Zerstörung des Kernes unbedingt für eine Materialabgabe sprechen. Es geht aber durch die vom Kern abgegebene Substanz offenbar nur ein Anreiz aus, der die Entstehung des Sekretes im Plasma veranlaßt“ (Lengerken). Auch bei den glashellen,

kleinen, jungen Aalen, welche in Scharen die Flüsse hinaufsteigen, sammelt sich rings um den Kern der Kolbenzellen eine Flüssigkeit, welche Lengerken für Sekret hält, während sie Oxner als „Kernsaft“ deutet. Was nun das endliche Schicksal der Kolbenzellen des Aales betrifft, so scheinen sie ohne Eröffnung abgestoßen zu werden. Bei *Leptocephalus* „bleiben die reifen Kolbenzellen unter den äußersten Epidermiszellen liegen. Ein Heraustreten derselben aus dem Zellverbände oder eine Materialabgabe wurde nie beobachtet. Eine Öffnung ist niemals vorhanden.“ (Lengerken.) Er hält es für wahrscheinlich, daß sie „als ganze Zellen abgestoßen und zerrieben werden“.

Beim erwachsenen Aal bestehen die reifen, an die Oberfläche gerückten Kolben nach Oxner „aus einer riesigen Vakuole, die mit grobkörnigem Sekret gefüllt und von einer dünnen Plasmahülle umgeben wird“. Oxner wie auch Lengerken konnten in keinem Falle weder das Heraustreten einer ganzen Kolbenzelle nach außen noch die Entleerung des Sekretes durch Platzen der Plasmahülle beobachten.

Über die chemische Beschaffenheit des Aalschleimes haben Joh. Müller und H. Reinbach (1914) einige Angaben gemacht. Das Untersuchungsmaterial wurde in der Weise gewonnen, daß die sich lebhaft windenden Tiere einige Zeit am Kopfe festgehalten wurden, bis die Oberfläche mit reichlichem Schleim bedeckt war; dieser wurde dann mit der Hand abgestreift und auf Eis gehalten, bis eine genügende Menge gesammelt war. Es ergab sich das überraschende Resultat, „daß die schleimige Natur des Sekretes der Aalhautdrüsen nicht durch die Anwesenheit von Mucin bedingt ist, da sich durch Hydrolyse kein Kohlehydrat abspalten läßt“, ein Verhalten, welches nach Reid (l. c.) auch für das Sekret der Schleimzellen (der „Granulasubstanz“) aus den Schleimsäcken von *Myxine* charakteristisch ist. Der Aalschleim enthält etwa 12 vH Trockensubstanz, wovon 9 vH auf einen dem Nukleoalbumin der Schneckenleber ähnlichen Stoff entfallen. Der Rest von organischer Substanz stellt wesentlich ein Gemisch von Lipoiden dar, unter denen nachgewiesen wurden: 1. Cholesterin, wahrscheinlich als Ester an Fettsäuren gebunden; 2. ein kristallisierendes Diaminomonophosphatid ( $C_{51}H_{106}N_2PO_{12}$ ); 3. ein festes Diaminophosphatid ( $C_{52}H_{92}N_2PO_{14}$ ); 4. dem Typus der Lecithine entsprechende Phosphatide und endlich eine betainähnliche Base. Die Art der Gewinnung des „Aalschleimes“ macht es wahrscheinlich, daß es sich hierbei in der Hauptsache um das Sekret der in den obersten Epidermisschichten gelegenen Schleimzellen handelt; ob auch Kolbenzellen beigemischt sind, wurde nicht untersucht. Es ist ja selbstverständlich nicht möglich, die voraussichtlich chemisch verschiedenen Sekrete der histologisch differenten einzelligen Hautdrüsen der Fische gesondert zu gewinnen und es würde demgemäß der mikrochemischen Untersuchung in diesem Falle eine besondere Bedeutung zukommen. Leider sind aber die bisher verwendeten „Schleimfärbungen“ kaum geeignet, über die

chemische Natur des Sekretes näheren Aufschluß zu geben, denn nachgewiesenermaßen verhalten sich solchen Tinktionsmitteln gegenüber chemisch ganz verschiedene „Schleime“ völlig übereinstimmend. Zu den Farbstoffen, welche eine „Schleimfärbung“ bewirken, sind besonders gewisse Lösungen von *Hämatein* (oxydiertem Hämatoxylin), sowie eine ganze Reihe von *basischen Teerfarben* zu rechnen. Was die ersteren betrifft, so ist es ein Verdienst von P. MAYER (vgl. Enzyklopädie der mikroskopischen Technik, Artikel „Hämatoxylin“), darauf hingewiesen zu haben, daß nur solche Lösungen von Hämatein den Schleim sicher färben, welche nur geringe Mengen Tonerdosalze enthalten. Er gab auch eine Vorschrift zur Herstellung einer solchen Lösung, die nach Fixierung mit Alkohol oder Sublimat eine stets sichere, dunkelblaue Färbung des Schleimes der Becherzellen und echten Schleimdrüsen der Wirbeltiere bewirkt. Besondere Bedeutung für den Nachweis von Schleim schienen einzelne Teerfarbstoffe dadurch zu erlangen, daß das schleimige Sekret in den Zellen durch solche Lösungen in *anderer* Nuance („metachromatisch“) gefärbt wird, als Plasma und Kern. Es ist hier besonders das von HOYER empfohlene *Thionin* zu nennen. Nach Fixierung mit Sublimat erscheint der Schleim rotviolett, die übrigen Gewebsbestandteile blau in verschiedener Intensität. Aber auch das Thionin ist nicht ein chemisches Reagens auf Schleim, denn es färbt noch viele andere Stoffe in ganz ähnlicher Weise (vgl. P. MAYER: Enzyklopädie der mikroskopischen Technik Bd. 2, S. 1208). Wie zuerst A. KOSSEL (1891) gezeigt hat, lassen sich zwei verschiedene Arten tierischer Schleime unterscheiden: Solche, bei welchen die charakteristische schleimige Beschaffenheit durch *echtes Mucin* bewirkt wird und zweitens solche, in denen an Stelle des Mucins *Nukleoproteide* getreten sind, deren alkalische Lösungen, wie schon O. HAMMARSTEN (1885) erkannt hatte, die gleiche schleimige Beschaffenheit haben können, wie echte Mucinlösungen. Das echte Mucin ist bekanntlich ein *Glykoproteid*, das in vielen Fällen bei der Spaltung in Eiweiß und Glukosamin zerfällt; doch ist die Zuckerkomponente, wenn eine solche überhaupt vorhanden ist, nicht in allen Fällen die gleiche und es gibt daher sicher verschiedene Mucine. So haben z. B. F. N. SCHULZ u. DITTHORN (1900) gezeigt, daß im Schleim der Eiweißdrüse des Frosches Galaktosamin an Stelle des Glukosamins vorhanden ist. Nach den mitgeteilten Erfahrungen scheint es sich bei den Fischschleimen (*Myxine*, *Aal*) um eine Substanz zu handeln, deren Hauptbestandteil ein Nukleoproteid bildet.

Viel zu wenig Aufmerksamkeit hat man bisher den Vorgängen geschenkt, welche sich an den verschiedenen Formen einzelliger Drüsen der Fischhaut *während des Lebens vollziehen*. In dieser Beziehung bildet eine Untersuchung von L. MERK (1886) eine rühmliche Ausnahme. Er fand Forellenembryonen, deren Hautepithel sowohl am Körper, wie insbesondere an der völlig gefäßlosen Umhüllungsmembran der Dotterblase

mit Becherzellen vollgepfropft ist, hierzu sehr geeignet. Die frühesten Entwicklungsstadien derselben stellen rundliche Zellen dar, die von äußerst zahlreichen, hellglänzenden Kügelchen erfüllt sind (Abb. 9a). Später sind es kugelige Gebilde (10—16  $\mu$  Durchmesser), deren dunkler Inhalt bei starker Vergrößerung ein Gerüstwerk oder eine helle und dunkle Fleckung erkennen läßt (Abb. 9b). An dem Inhalt aller Becherzellen sah MERK eine eigentümliche träge Bewegung: „Einzelne Flecken und Körner werden heller und dunkler oder verwandeln ihre Formen.“ LIST hat eine ähnliche Bewegung, die ihm den Eindruck machte, als entfernten die Balken des Gerüsts sich allmählich voneinander und näherten sich

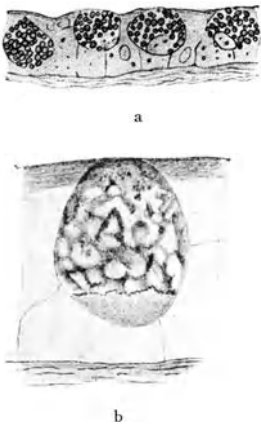


Abb. 9. a Querschnitt durch die Oberhaut der Kopfgegend eines Forellenebryos von 1 em Länge. Härtung in Chromosmiumessigsäure. Entwicklungsformen von Becherzellen. b Becherzelle an einer Falte des Dottersackpräparates im opt. Querschnitt. *Frisch im Wasser.*

wieder, auch an den lebenden Becherzellen des Kloakenepithels der *Plagiostomen* gesehen und auch DRASCH hat solche Beobachtungen an den entsprechenden Elementen der Rachenschleimhaut des Frosches gemacht. Die Theka öffnet sich an der Oberfläche des Epithels mit einem meist spaltförmigen Stoma, aus welchem ein stark lichtbrechender rundlicher „Propf“ nur wenig hervorragte. F. E. SCHULZE (1867), der wohl zuerst lebende Becherzellen genauer beschrieb, gibt an, daß solche halbkugelig vorstehende Pfröpfe allmählich länger werden, sich in einen Tropfen umformen und schließlich nur durch einen dünnen Verbindungsfaden mit dem übrigen Becherzelleninhalt zusammenhängen. Dieser reißt endlich und der abgelöste Ballen „schwebt über der Fläche und entfernt sich langsam von derselben“. Nach MERK ist

die Sekretion nicht immer mit Pfröpfung verbunden, *es können auch Becherzellen ohne Pfröpfe äußerst lebhaft Sekretion zeigen*. Auch an den Pfröpfen sah MERK „eine lebhaft Bewegung der dieselben zusammensetzenden Körnchen und Gerüstbalken, bis plötzlich an einer oder der anderen Stelle ein Stück verschwand und den Eindruck hervorrief, als sei diese Stelle geplatzt. Ebendasselbe ‚Körnchenplatzen‘ sieht man an bereits abgelösten Pfröpfen. Dabei entwindet sich dem Stoma ein neuer Pfropf, der dasselbe Verhalten zeigt. Dann tritt scheinbar Ruhe ein. Der ganze so geartete Sekretionsvorgang hat dabei große Ähnlichkeit mit dem Emporwirbeln des Rauchs aus einem Schlothe . . .“ „Über anderen Stomata aber sieht man kleine rundliche Pfröpfe, die nicht länger werden, sondern plötzlich ein körniges Aussehen bekommen und eine kurze Zeit lebhaft Körnchenbewegung zeigen und platzen. Dann sprudeln aus dem Inneren



der Becherzelle Körnchen an die Oberfläche des Epithels, die gleichfalls verschwinden. Diese Auflösung des Inhaltes greift oft bis tief in die Zelle, um dann gleichfalls wieder plötzlich aufzuhören. Die bei weitem häufigste Art der Sekretion ist aber die *ohne jedwede Pfröpfbildung*. *Es werden Körnchen aus dem Inneren der Becherzelle herausgeschleudert, die rasch verschwinden.*“ Der Auffassung F. E. SCHULZES, daß die Pfröpfbildung als Sekretion und der Pfropf selbst als das Sekret zu deuten sei, tritt MERK entgegen, und hält es auf Grund seiner Untersuchung für sicher, „daß der Schleim eine Flüssigkeit sei, die wohl von den ausgestoßenen, nicht geplatzen und den bloß hervorstehenden Pfröpfen unterschieden werden muß, denn Pfröpfe verhalten sich anders gegen Reagentien als Schleim. Sie sind vorgetretene Inhaltmassen der Becherzelle, aber kein fertiges Sekret“. „Wahrscheinlich wird das schleimige Sekret erst *im Momente der Sekretion* durch einen in den lebenden Zellen statt habenden chemischen Prozeß aus Muttersubstanzen fertig gebildet und es ist keine Tatsache an der lebenden Zelle zu konstatieren, welche für eine *allmähliche* Bildung eines ‚Sekretballens‘ sprechen würde.“ Demgegenüber möchte ich betonen, daß nach meinen Beobachtungen an den schleimabsondernden Zellen der Zungen- und Nickhautdrüsen des Frosches sich mit aller Sicherheit an noch lebenden Zellen das *Auftreten von Flüssigkeits-(Sekret-) Tropfen*, die dann schließlich ausgestoßen werden, nachweisen läßt, deren Verhalten daher hier zunächst erörtert werden möge.

## 2. Amphibien.

Die *Zungendrüsen* bieten den großen Vorteil, daß sie durch Nervenreizung (Glossopharyngeus) oder durch Vergiftung mit Pilocarpin in den tätigen Zustand übergeführt werden können, so daß es möglich wird, alle Stadien der sekretorischen Tätigkeit am frischen Objekt zu studieren. Während die ruhenden Zellen, ähnlich wie die lebend untersuchten Pankreaszellen, eine körnige Innenzone und einen hyalinen Basalteil erkennen lassen, erscheinen die Elemente der (4—6 Stunden) gereizten Drüsen fast körnchenfrei und homogen, so daß die Zellgrenzen kaum sichtbar sind. An vorsichtig isolierten Zellen lassen sich alle Übergangsstadien zwischen den noch mit viel Körnern erfüllten bis zu den körnerlosen Zellen auffinden. In vielen liegen neben den spärlichen Körnern helle vakuolenähnliche Tropfen, die entweder den ganzen Innenteil durchsetzen oder nur an der dem Drüsenlumen zugekehrten vorderen Grenze auftreten, zum Teil wohl auch frei über dieselbe hinausragen. Diese Veränderungen vollziehen sich außerordentlich langsam. Erst bei  $\frac{1}{2}$ —1stündiger Nervenreizung rückt die untere Grenze der Körnchenzone etwas nach oben. Die dem Drüsenlumen nächstliegenden Körnchen erblassen, werden weniger lichtbrechend, so daß sie kleinen Vakuolen gleichen. Ganz entsprechende Erscheinungen zeigen auch die

## a) Nickhautdrüsen.

FrISCHE Nickhaut in 0,6proz. NaCl untersucht, zeigt in den ausgedehnten Drüsen fast immer neben Zellen, deren Plasma ziemlich homogen und durchsichtig erscheint, andere, deren innerer Abschnitt von dunklen, stark lichtbrechenden, rundlichen oder unregelmäßig geformten Körnchen durchsetzt ist. Dabei ragt dieser Abschnitt oft mehr oder weniger weit in das Drüsenlumen hinein, während die hellen Zellen niedriger erscheinen. Wie bei den Zungenschleimdrüsen schwinden auch hier die Körnchen bei der sekretorischen Tätigkeit, sie werden blaß und fließen zu Vakuolen zusammen, deren Inhalt ins Drüsenlumen entleert wird. Es ist bemerkenswert, daß solche Vakuolen nur an frischen Drüsen und besonders an frisch gefangenen Sommerfröschen zu sehen sind. Entsprechend diesem Verlust an stark lichtbrechenden Körnchen beim Übergang in den tätigen Zustand findet man die körnige Innenzone in den Drüsenzellen von sehr wechselnder Ausdehnung, bald nur mit einem schmalen Rand den Innenteil säumend, bald breiter und stellenweise die Zelle bis nahe zur Basis erfüllend. Durch Pilocarpinvergiftung erhält man in den hellen durchsichtigen Nickhäuten Drüsen, deren Epithel- auskleidung durch die dichtgedrängten großen Vakuolen ein gleichsam schaumiges Aussehen erhalten hat.

DRASCH (1889) ließ nach Ausräumung des Bulbus vom Rachen her die Nickhaut über einen durch den Bulbus geführten Glasstab gleiten und konnte so die Drüsen bei erhaltenem Kreislauf tagelang beobachten und durch Reizung der zugehörigen Trigemini- bzw. Sympathikusfasern beeinflussen. Auch er beobachtete das Entstehen und Vergehen von Vakuolen mit aller Deutlichkeit. Es entstehen winzige helle Stellen, als ob plötzlich dunkle Körnchen sich auflösten. Die Vakuolen wachsen, benachbarte verschmelzen zu größeren. DRASCH ist nun freilich der Meinung, daß diese Veränderungen mit der eigentlichen Sekretion nichts zu tun haben und glaubt, gestützt auf das nur seltenere Vorkommen des Körnchenschwundes, daß die Granula nicht als Vorstufen des Sekretes aufzufassen seien, eine Ansicht, die im Hinblick auf das Verhalten der gereizten Zungenschleimdrüsen wohl kaum aufrecht erhalten werden kann. So faßt denn auch METZNER das, was an einzelligen und einfachsten mehrzelligen Schleimdrüsen von sichtbaren, die Sekretion begleitenden Veränderungen bisher bekannt geworden ist, mit folgenden Worten zusammen: „Die sezernierenden Zellen sind mit Körnchen gefüllt, welche bei der Sekretbildung verbraucht werden, meist unter Erscheinungen der Quellung und des darauffolgenden Zusammenfließens zu Tropfen (Vakuolen).“ Auch die Zellen der in Sublimat fixierten Schleimdrüsen in der Haut von *Triton alpestris* und *Salamandra* fand NICOGLU (1893) meist dicht erfüllt mit Körnchen. „Man vermag aber eine Serie von Zellen zusammensetzen, in welcher die Zahl der Granula stetig abnimmt, bis sie ganz verschwinden, so kommt man sukzessive bis auf die typische

Becherzelle. Es finden sich daneben in manchen Drüsensäckchen auch vereinzelte Zellen, welche jene albuminösen Granula offenbar unter einer anderen Form, *in gequollenem und chemisch verändertem Zustand enthalten*. Sie färben sich dann mit BRONDISCHER Lösung nicht, wie sonst, orange, sondern dunkelblaurot und bei Anwendung der HEIDENHAINschen Hämatoxylin-Eisenlackmethode bleiben sie nicht schwarz wie die jüngeren Stadien, sondern entfärben sich, nehmen aber wie fertiges Mucin mit Thionin einen rosa Farbenton an. Man vermag also hier im Inneren der Zellen das Sekret auf drei verschiedenen Stufen der Entwicklung zu unterscheiden: man findet es zuerst unter der Form feiner Granula, dann in Form gequollener Körnchen und schließlich als fertiges Sekret.“ Hiermit stimmen meine Befunde an den Zungendrüsen des Frosches vollkommen überein. Es gibt hier körnchenhaltige Vorstufen von Becherzellen, die sich bei Zusatz von Wasser und Osmiumsäure verschieden verhalten. In den einen Körnchenzellen quollen die Granula so stark auf, daß die Zellen sich in typische Becher verwandelten; in anderen dagegen blieb die Quellung ganz aus. In diesem Falle handelt es sich offenbar um die jüngsten Entwicklungsstadien, in den ersteren dagegen um Übergangsstufen zu Zellen, in welchen das Sekret bereits unter der Form heller vakuolenähnlicher Tröpfchen enthalten ist.

Es steht dies auch in Übereinstimmung mit den Befunden an typischen Schleimdrüsenzellen höherer Wirbeltiere, vor allem den Speicheldrüsen. Hier hat vor allem LANGLEY (1886) gezeigt, daß *Körner* die Hauptmasse des frisch untersuchten Zellinhaltes ausmachen und bei der Bildung des Sekretes (Schleimes) verbraucht werden. An dünnen Gefrierschnitten einer ruhenden Gland. orbitalis oder submaxillaris vom Hund oder der Katze sieht man die Schleimzellen von blaß glänzenden Körnchen erfüllt. Untersucht man frische Drüsen von Tieren, die kurz vorher gefüttert oder deren Drüsennerven gereizt wurden, so findet man in vielen Zellen Granula nur an der inneren Zone, während sie in der Peripherie weniger zahlreich und kleiner sind. In manchen Zellen erkennt man blasse Vakuolen (NOLL [1902]). Auch hier läßt sich mit Sicherheit feststellen, „daß in den zu lebhafterer Sekretion gebrachten Zellen das granulöse Sekretmaterial der Schleimzellen reduziert ist, während das Plasma verdichtet erscheint. Als charakteristisch für länger gereizte Drüsen kommt noch die ausgiebige Vakuolisierung der Zelle hinzu“ (NOLL). Die Größe und Deutlichkeit der Granula in den Zellen der Speicheldrüsen der Säugetiere machen diese auch besonders geeignet für das Studium des mikrochemischen Verhaltens. Ohne allen Zweifel machen die Granula der Schleimzellen eine Art Reifungsprozeß durch, worauf schon die auffallenden Größendifferenzen hindeuten, was aber besonders durch die metachromatische Färbung verschiedener Granula einer und derselben Zelle bewiesen wird (METZNER). Läßt man 0,6proz. NaCl-Lösung zu einem Gefrierschnitt einer Speicheldrüse

fließen, so schwellen die Granula und verschwinden (platzen), während sie in stärkeren (bis 5 vH) Lösungen lange erhalten bleiben. Das gleiche Schwinden der Körnchen tritt ein, wenn man die Drüsen einige Tage aufhebt; man findet diese dann umhüllt von einer glashellen zähen Schleimmasse. Viel schneller schwellen die Granula in Sodalösung von 0,5—2 vH oder in dünner Natronlauge. METZNER fand Osmiumlösungen, bei denen nicht Wasser, sondern Kochsalzlösungen verschiedener Konzentration als Lösungsmittel benutzt werden, am besten geeignet, um die Granula der Schleimdrüsenzellen zu fixieren, worauf sie mit Toluidinblau metachromatisch gefärbt werden können. Alle nicht Schleim oder Schleimvorstufen führenden Zellen und Zellteile erscheinen grün bis grüngelb, die Mucingranula blaugrün bis blau, bzw. dort, wo sie ins Sekret übergehen, blauviolett gefärbt (vgl. die schönen Abbildungen in Nagels Handb. Bd. 2, Taf. III). Man darf also wohl die Substanz der noch nicht voll entwickelten Granula als „Mucigen“ bezeichnen, aus welchem beim Reifungsprozeß allmählich Mucin wird.

#### b) Oberhautdrüsen.

LEYDIG (1853) hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, daß in der Oberhaut der Larven vom Landsalamander eine besondere Art zelliger Elemente vorkommt, welche er „Schleimzellen“ nannte. Sie haben die Form großer Blasen, sind unterhalb der polygonalen Epidermiszellen gelagert und über die ganze Haut zerstreut. Sehr eingehend wurden die LEYDIGSchen Zellen und ihre Entwicklung von DENNERT (1924) untersucht und ich verweise in dieser Beziehung auf das schon im 1. Teil dieser Monographie darüber Gesagte (S. 20). Bei älteren Larven und erwachsenen *Urodelen* fehlen sie vollkommen, ebenso auch bei den Larven der *Anuren*. Nach GEGENBAUR bilden sich schon in der Larvenzeit bei Amphibien „aus in die Lederhaut eingewanderten Epidermiszellen“ Gruppen sekretorischer Elemente (Follikel) als Anlagen der Hautdrüsen. „Sie entbehren zunächst des Ausführungsganges, welcher erst nach der Metamorphose deutlich wird.“ Daraus folgert GEGENBAUR, „daß dem ihre Zellen füllenden Sekret wesentlich die Bedeutung eines *Exkretes* zukommt“. Die Unterscheidung, die hier zwischen *Se-* und *Exkretion* gemacht wird, ist nicht aufrecht zu erhalten, denn es handelt sich bei den Hautdrüsen, ob sie nun ein- oder mehrzellig sind, immer um Abscheidung von Stoffen, die nicht, wie etwa die Harnbestandteile für den Gesamtorganismus zwecklos oder schädlich wären, sondern sie stehen im Dienste der Erhaltung desselben. Auch in der neueren Literatur finden sich noch zahlreiche Erörterungen darüber, ob die Absonderungsprodukte der Hautdrüsen als Sekret oder als Exkret aufzufassen sind und man hat als wesentlich für die Entscheidung den Umstand geltend gemacht, daß in manchen Fällen die Drüsenzellen als solche zugrunde gehen und durch neue wieder ersetzt werden müssen. Man sieht aber leicht, daß dies für

die Deutung nicht maßgebend ist, denn es können sowohl geformte wie ungeformte Sekrete ebensowohl ausgestoßen wie auch durch Zerfall der Zellen frei werden. Bei noch nicht vollständig metamorphosierten Salamanderlarven fand NIERENSTEIN (1908) die Zellhaufen, welche die Drüsenanlagen darstellen, zunächst intraepithelial gelegen und erst mit zunehmendem Umfang gegen das Corium vorragend. Die Hautdrüsen sind also sicher epitheliale Organe und nicht, wie C. PHYSALIX (1900) meinte, mesodermalen Ursprungs.

In der Froschhaut finden sich zahlreiche mehrzellige Drüsen, die wiederholt den Gegenstand anatomischer und physiologischer Unter-

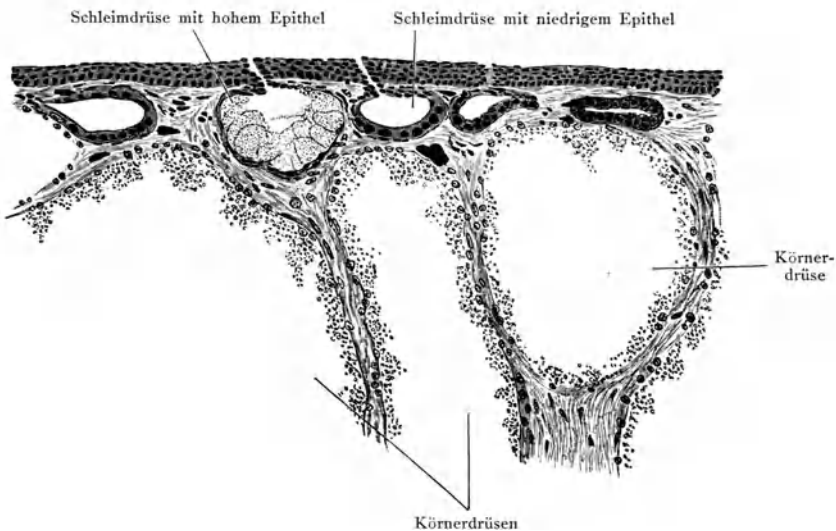


Abb. 10. Partie aus einem Seitenwulst von *Rana esculenta*. Körner- und Schleimdrüsen, letztere mit verschiedenem Verhalten des Epithels. (Aus GAUPT, ECKER UND WIEDERSHEIM.)

suchungen bildeten und in vieler Beziehung großes Interesse bieten. Nach ENGELMANN (1872) hätte man (abgesehen von den eigenartigen Daumendrüsen der Männchen) zwei Arten von Hautdrüsen zu unterscheiden, die sowohl durch den feineren Bau, wie auch durch die Art des Sekretes charakteristisch verschieden sind. Beide gleichen in ihrer Form dickbauchigen, kurzhalsigen Flaschen, die in die Cutis eingesenkt sind (Abb. 10) und deren Wand aus glatten Muskelzellen besteht, die durch innige Aneinanderlagerung eine geschlossene, sackförmige Membran bilden und im allgemeinen meridional verlaufen, so daß ihre Spitzen gegen den oberen und unteren Pol der Drüsen konvergieren.

Die von ENGELMANN als „Schleimdrüsen“ bezeichneten Formen entsprechen in jeder Beziehung den Nickhautdrüsen und liefern, wie diese, ein schleimiges, wasserhelles Sekret. Sie finden sich am ganzen Körper

in sehr großer Zahl, an manchen Stellen so dicht, daß sie sich fast berühren und es kommt ihnen demgemäß der weitaus größte Anteil an der Sekretionsarbeit der Haut zu. ENGELMANN zählte bei *Rana fusca* auf 1 qmm in der Bauchhaut 62—68, in der Haut des Ober- und Unterschenkels an einigen Stellen bis zu 76. Durchschnittlich kommen auf 1 qmm Hautoberfläche 60 Schleimdrüsen, so daß, wenn man die Gesamtoberfläche der von solchen Drüsen besetzten Hautteile zu 50 qcm annimmt, für einen Frosch sich etwa 300 000 Schleimdrüsen ergeben. In viel geringerer Zahl finden sich die von ENGELMANN als „Körnerdrüsen“ bezeichneten Formen, die durchschnittlich viel größer als die Schleimdrüsen und nicht so gleichmäßig über den Körper verteilt sind. Sie liefern ein geformtes Sekret in Gestalt zahlloser, kleiner, stark lichtbrechender Körnchen, welche die Träger eines stark wirkenden Giftes sind, so daß sie besser als *Giftdrüsen* den Schleimdrüsen gegenübergestellt werden können. Am zahlreichsten finden sie sich in den Ohrwülsten, an den Seiten des Rückens (Rückenwülste), sowie an der Rückenfläche der Ober- und Unterschenkel äußerst spärlich auf der Bauchseite des Rumpfes und der Extremitäten (der Nickhaut fehlen sie ganz). Ähnliche Anordnung zeigen auch die Giftdrüsen der *Kröten* und *Salamander*. Besonders starke Anhäufungen finden sich hier unmittelbar hinter den Augen in der Ohrgegend (sogenannte Parotiden). Außerdem sah P. SCHULTZ (1889) beim Salamander regelmäßig eine kleinere Anhäufung am Kieferwinkel. Bei der Kröte sind die einzelnen Drüsen unregelmäßig über die Rückenfläche zerstreut und verleihen der Haut die bekannte warzige Beschaffenheit. BRÜCKE (1921) fand die Analgegend, sowie die Rückenfläche des Ober- und Unterschenkels und die Kopfregion besonders reich an Giftdrüsen, während die Bauchhaut, wie beim Frosch, vollkommen frei von Giftdrüsen ist, die auch in der Flanken-gegend nur spärlich vorkommen. Auch die Haut des Stammes ist in seiner frontalen Hälfte nur schwach besetzt. Beim *Salamander* ist die Verteilung eine regelmäßiger: erstlich in einer Reihe, die längs der Wirbelsäule jederseits bis zur Schwanzspitze herabzieht und außerdem in einer zweiten, parallel an der Seite des Rumpfes von der vorderen bis zur hinteren Extremität. In den Seitenwülsten des Rückens sind beim Frosch (*R. esculenta*) die Körnerdrüsen so mächtig entwickelt, und so dicht aneinandergerückt, daß das Corium zwischen ihnen auf dünne Scheidewände reduziert ist.

Was nun zunächst den feineren Bau der Schleimdrüsen betrifft, so kann man an ihnen einen *Drüsenkörper*, den *Ausführgang* und ein verbindendes Schaltstück unterscheiden. Nach M. HEIDENHAIN u. P. NICOLU (1907) wird die Mündung des Ganges von einer einzigen, trichterförmigen, auf sich selbst zurückgerollten Epidermiszelle („*Trichterzelle*“) ausgekleidet, während JUNIUS (1896) die trichterförmige Bildung aus der Verschmelzung *mehrerer* eingestülpter Zellen des Stratum corneum her-

vorgehen läßt, deren Grenzen nicht mehr sichtbar seien. Das Epithel der Schleimdrüsen besteht, wie dies schon früher bei den Nickhautdrüsen geschildert wurde, aus einer einfachen Lage von Zellen, die je nach dem Funktionszustande ein verschiedenes Aussehen zeigen. Dies gilt einmal bezüglich der Höhe der Zellen und andererseits ist der Gehalt an Körnchen (*Mucigengranula*) ein sehr wechselnder. Das Lumen der Drüsen, dessen Form und Größe in später noch genauer zu betrachtender Weise vom Tätigkeitszustand der Drüse abhängt, ist mit einer farblosen, durchsichtigen, schleimigen Flüssigkeit erfüllt. Über das Verhalten des Epithels der Körnerdrüsen gehen die Angaben stark auseinander. ENGELMANN findet in den Körnerdrüsen der Frösche „große, kegel- oder zylinderförmige Becherzellen; ihre dünne, aber wenigstens an den Seitenwänden deutliche Membran ist nach dem Drüsenlumen zu offen. . . . Den größten Teil des Zellinhaltes bilden rundliche, stark lichtbrechende Körnchen, welche auch das Lumen der Drüse füllen.“ Ähnlich äußert sich auch O. SEEK (1891), während JUNIUS (1896) in den Körnerdrüsen von *R. esculenta* einen kontinuierlichen Zellbelag vermißt. „Die Zellen stehen hier in kleinen Zwischenräumen, einzeln oder in Gruppen von zwei oder mehreren Zellen. Nur zuweilen sieht man ganze Reihen dicht aneinandergedrängter Zellen, doch sind dann wenigstens die einzelnen Reihen durch weite Lücken von den Nachbarreihen getrennt.“ Diese Unvollständigkeit des Zellbelags soll dadurch zustande kommen, daß sich Zellen von der Drüsenwand ablösen und ins Drüsenlumen geraten, wo sie sich völlig im Sekret auflösen. Auch ARNOLD (1905) weist darauf hin, daß die Zellen in den Körnerdrüsen des Frosches sehr wenig scharf begrenzt sind. GAUPP findet in den Drüsen aus den Seitenwülsten von *Rana esculenta* „eine sehr dünne, feingranulierte Plasmaschicht mit zahlreichen Kernen (*Syncytium*) der Muscularis innen aufgelagert, innerhalb deren sich nur stellenweise Zellgrenzen erkennen lassen.“ Einen ähnlichen Bau zeigen nach SEEK auch die Giftdrüsen von *Bufo*. Innen von der Muscularis liegt ein „zusammenhängendes, fein granuliertes Plasmastratum, in welchem Zellgrenzen durchaus nicht mehr nachgewiesen werden können.“ Nach innen wird das ganze Drüsenlumen ausgefüllt von einer Krümelmasse. Während nach JUNIUS die Zellen in den Giftdrüsen von *Bufo cinereus* gegeneinander deutlich abgegrenzt sind. Ihre Form ist in den prall gefüllten Drüsen abgeplattet, in der entleerten zylindrisch; sie sollen bei der Sekretbildung nicht zugrunde gehen. O. WEISS (1899) macht über die Giftdrüsen von *Bufo cinereus* folgende Angaben: Wo die den Ausführungsgang auskleidende Häutungsschicht aufhört, bilden die Epidermiszellen einen dicken Wulst, der sich in ein einschichtiges Epithel, welches die Drüse auskleidet, fortsetzt. Dort, wo die Zellanhäufung sich findet, erweitert sich der Ausführungsgang; es findet sich bereits Sekret in ihm, welches jedoch scharf gegen die auskleidenden Zellen gesondert ist. Erst da, wo das einschichtige Epithel beginnt, sind

Zellen und Sekret nicht mehr scharf voneinander abgrenzbar.“ Die den Drüsenhohlraum füllende Körnermasse setzt sich direkt in das Plasma der Zellen fort. Hingegen erscheinen die letzteren gegeneinander deutlich abgegrenzt.

Die sezernierenden Elemente in den großen Giftdrüsen von *Salamandra* bestehen nach P. SCHULTZ (1889) „aus flachen, bald rundlichen, bald unregelmäßigen, im Verhältnis zu ihrer späteren Entwicklung außerordentlich kleinen Zellen mit großem Kern und trübem Plasma. Das ist der Jugendzustand der Zelle.“ Diese Elemente bilden „keine gleichmäßige, die ganze Innenfläche der Drüse auskleidende Epithellage, vielmehr finden sich dieselben im ruhenden Zustande der Drüse nur hier und da zerstreut.“ Von diesen Zellen „entwickeln sich immer nur einige zu Riesenzellen. Verschwinden sie bei der nächsten Entleerung, so sind schon andere bereit, die nur des Augenblickes harren, daß sie sich zu entwickeln vermögen.“

„Auf der Höhe der Entwicklung stellt die Zelle jene bekannte Riesenzelle dar von zylindrischer Gestalt mit deutlich sichtbarer Membran, die geradezu vollgestopft ist mit Giftkörnern. Sie geht schließlich zugrunde, indem sich an ihrem freien Ende die Membran auflöst und nunmehr der Inhalt sich in den offenen Drüsenraum ergießt“ (P. SCHULTZ). Zu einer wesentlich verschiedenen Auffassung gelangt O. DRASCH (1894). An Schnitten sah er allerdings auch nur „kleine, zerstreut der Wand aufsitzen, kugelige Zellen in der oberen Drüsenhälfte und zwischen ihnen entweder eine fein vakuolisierte Masse oder Kerne, welche anscheinend flachen Zellen angehören. In der unteren Drüsenhälfte finden sich allmählich größer werdende Zellen und am Fundus endlich die dicht stehenden Riesenzellen LEYDIGS. Das ganze Drüsenlumen ist mit erstarrtem Sekret erfüllt.“ Bei der Untersuchung von Flächenpräparaten fand DRASCH jede Drüse von einer mit zahlreichen Kernen durchsetzten Masse, einem Syncytium ausgekleidet, aus welchem kugelige Zellen herausragen. Er glaubte, daß Giftkörner nur in jenem gebildet werden und bezeichnet daher die „Giftzellen“ der Autoren, obschon sie mit Körnchen dicht erfüllt sind, als „Indifferenzzellen“, deren Menge und Verteilung sehr mannigfach ist. Die kleinsten derselben, kugelig und meist einzeln stehend, werden vollständig vom „Syncytium“ eingeschlossen. Je größer die einzeln stehenden Zellen sind, desto mehr ragen sie nach innen empor. Die Darstellung von DRASCH ist nicht ohne Widerspruch geblieben und man wird zugeben müssen, daß die Annahme, die riesigen, mit Körnern dicht erfüllten Zellen, welche die Hauptmasse jeder Giftdrüse bilden, hätten mit der Bildung des spezifischen Sekretes nichts zu tun, von vornherein außerordentlich unwahrscheinlich ist. Auf Grund der sehr eingehenden Untersuchungen von E. NIRENSTEIN (1908) darf mit Bestimmtheit behauptet werden, daß die „Indifferenzzellen“ die typischen sekretorischen Elemente der Giftdrüsen von *Salamandra* darstellen.



Hierüber läßt die Entwicklung der Giftdrüsen keinen Zweifel. In der Haut junger Larven fand NIRENSTEIN, wie schon erwähnt, intraepithelial gelegene, gleichartige Drüsenanlagen, aus welchen sich dann später Schleim- und Giftdrüsen entwickeln. Die Umwandlung beginnt damit, daß eine oder einige wenige Zellen die Beschaffenheit von Schleim- bzw. Giftzellen annehmen. In beiden Fällen treten in dem das Drüsenlumen begrenzenden Zellbezirke acidophile Granula auf. Während diese aber in den Schleimzellen immer sehr klein bleiben und in einem bestimmten Zeitpunkt ihr färberisches Verhalten ändern, indem sie die Eigenschaft gewinnen, sich mit schleimfärbenden Stoffen zu tingieren und später zu

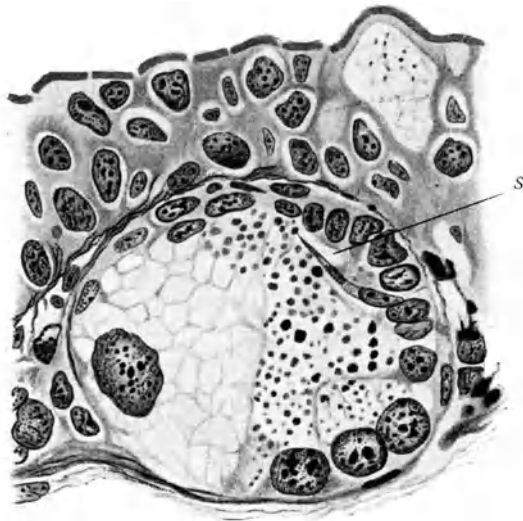


Abb. 11. Weit fortgeschrittene Umwandlung einer aus indifferenten Zellen bestehenden Drüsenanlage in eine Giftdrüse. L. Kal. bichr.-Essigs., Hamatox. Orange. Leitz Obj. 7, Ok. 3. Das Epithelsäckchen (S) reduziert, sein Lumen stark verengt.

Schleim verquellen, wachsen die azidophilen Körnchen der Giftzellen zu sehr bedeutenden Dimensionen heran und *bleiben azidophil*. Auch werden die Zellen selbst sehr groß und verdrängen dabei die angrenzenden indifferenten Zellen, welche nun eine, den riesigen Giftzellen seitlich angelagerte, epitheliale Tasche bilden, die das stark verkleinerte, ehemalige Lumen der Drüsenanlage umschließt (Abb. 11). Eine Vermehrung der Giftzellen erfolgt in dreifach verschiedener Weise, einmal durch sukzessive Umwandlung der Zellen der Epitheltasche, zum Teil aber auch durch Teilung der jungen Giftzellen selbst und endlich von den ektodermalen Muskelementen aus. Während der Entwicklung der Giftzelle nehmen die Sekretkörperchen nicht bloß an Zahl, sondern auch an Größe bedeutend zu und rücken basalwärts vor. Die bereits zu einer gewissen Größe herangewachsenen Zellen lassen in ihrem basalen Abschnitt stets ein

deutliches Fadenwerk erkennen, welches den Kern einschließt, schließlich aber unsichtbar wird, wenn die ganze Zelle von Sekretkörperchen dicht erfüllt wird. Das spätere Verschwinden der Zellgrenzen und das Zusammenfließen der metamorphosierten Zellen zu einer einheitlichen Masse (dem „Sekret“) spricht dafür, daß das intergranuläre Plasma verflüssigt wird. Dabei wandeln sich die Sekretkörperchen (Giftkörner) zu Hohlgebilden um, die das wirksame Sekret einschließen; da sie hierbei ihre Fixierbarkeit verlieren, so werden sie durch die zur Fixation verwendeten Flüssigkeiten zerstört. Die beiden angeführten Momente bewirken eine kolossale Vergrößerung der ganzen Drüse, die sich unter Verstreichen des flachkonischen Drüsenhalses abrundet. Schließlich ist der ganze Hohlraum des Drüsenbläschens von einer einheitlichen, dickflüssigen Substanz erfüllt, in die zahllose Giftkörner eingelagert sind (NIRENSTEIN). Es kann also wohl keinem Zweifel unterworfen sein, *daß in den Giftdrüsen des Salamanders die in den Zellen gebildeten Körner (Giftkörner), welche einem allmählichen Reifungsprozeß unterliegen und als eine, an eine bestimmte chemische Arbeit angepaßte Differenzierung aufzufassen sind, ein geformtes Sekret darstellen, welches unter Zugrundegehen der Zellen ausgestoßen wird.* Das Syncytium von DRASCH ist offenbar nichts anderes als die äußerste, der Muskelwand dicht anliegende, kernführende Schicht der zum „Sekret“ zusammengeflossenen Zellen, der noch vereinzelt, nicht metamorphosierte Elemente anhaften. NIRENSTEIN gibt ausdrücklich an, daß „selbst in den größten Giftdrüsen vereinzelt, nicht metamorphosierte Giftzellen gefunden werden, die durch mehr oder weniger große Abstände voneinander getrennt, der Drüsenwand ansitzen.“

Das Verhalten der völlig entleerten Giftdrüsen hat DRASCH schon ganz richtig geschildert. Der Drüsenbalg ist an der Kuppe ganz wenig eingesunken. Infolge der Zusammenziehung der Drüsenmuskulatur erscheint die Membr. propria und die ihr innen anliegende Muskelhaut in zahlreiche Falten gelegt, so daß die Drüse wie ein zerknittertes kleines Bäuschchen in den Hohlraum des Balges hineinhängt.“ Als sehr auffallend hebt NIRENSTEIN die Ansammlung zahlreicher Leukocyten innerhalb und in der Umgebung der entleerten Giftdrüse hervor, die vereinzelt auch schon in normalen Drüsen vorkommen und zwar in den Drüsenzellen selbst. Auch pigmentierte Elemente vom Typus der pigmentierten Wanderzellen finden sich sowohl in normalen wie in verödeten Drüsen und sind vielleicht mit den „Syncytialzellen“ von DRASCH identisch. Es darf also wohl als sicher gelten, daß — wenigstens insoweit die Verhältnisse beim *Salomander* in Betracht kommen — „jene Auffassung nicht das Richtige trifft, die in den Giftdrüsen dauernd funktionsfähige Organe sieht, die auf bestimmte Reize ihr Sekret entleeren, es sehr bald wieder regenerieren, es wieder entleeren usw. Die mitgeteilten Befunde lehren vielmehr, daß die Giftdrüse ein Organ ist, das die Be-

stimmung hat, nur ein einziges Mal zu funktionieren und dann zugrunde zu gehen oder nach einer einmaligen Entleerung durch lange Zeit funktionsunfähig zu bleiben. Das Wesen der Entwicklung einer Giftdrüse besteht ja darin, daß eine Giftzelle nach der anderen sich in Sekret umwandelt. Je weiter die Entwicklung der Giftdrüse fortschreitet, um so größer wird die Zahl der metamorphosierten Elemente“ (NIRENSTEIN). Allerdings lassen sich neben den Veränderungen degenerativer Natur an den entleerten Giftdrüsen auch noch regenerative Vorgänge beobachten, die von den Muskelzellen der Drüse ausgehen, aus welchen NIRENSTEIN Zellen vom Aussehen epithelialer Elemente entstehen sah. Ob es sich hier um den Ansatz zu einer Regeneration der Drüsenzellen handelt, oder ob die Zellwucherung lediglich den Zweck hat, den Hohlraum des verödeten Drüsenbläschens auszufüllen, vermochte NIRENSTEIN nicht zu entscheiden. Auch der früher erwähnte, eigenartige, durch mehrere Lagen von Zellen bewirkte Verschuß der Drüse (der „Pfropf“) weist darauf hin, „daß sich die Giftdrüse nur ein einziges Mal oder in sehr großen Zwischenräumen entleert. Für periodisch ihr Sekret entleerende Drüsen ist die permanente Durchgängigkeit des Ausführungsganges ein selbstverständliches Erfordernis. Bei der Giftdrüse, die während der ganzen Zeit ihres Bestandes ihr Sekret nur einmal oder einige wenige Male entleert, ist ein die Mündung der Drüse fest abschließender Deckel nicht minder zweckmäßig, vielleicht sogar die vorteilhaftere Einrichtung, wenn man erwägt, daß mit der Zunahme der metamorphosierten Elemente der Druck innerhalb der Drüse immer mehr steigt und schließlich, wie aus der starken Abplattung der noch nicht metamorphosierten Giftzellen hervorgeht, in den völlig ausgebildeten Giftdrüsen sehr beträchtlich wird.

Nach den Untersuchungen von M. HEIDENHAIN (l. c.) und P. NICOGU (l. c.) verhält sich das Epithel in den Giftdrüsen von *Triton* folgendermaßen: „Die das Sekret liefernden Riesenzellen füllen den Drüsenraum ganz aus, so daß bei den alten Giftdrüsen kein Lumen vorhanden ist; auch wurden die Zellgrenzen immer scharf und deutlich gefunden, so daß also die Zellen nicht etwa im Zentrum des Drüsenraumes miteinander verschmelzen. Die Zellen stoßen nicht bloß Teilstücke ihres Leibes als Sekret ab, sondern wandeln sich total in Sekretmasse um. Die Kerne liegen an der Basis der Zellen, an der oft zusammenhängende Plasmastrata sich erhalten, während der ganze übrige Zelleib von kugelförmigen, anscheinend aus einer eiweißartigen Substanz bestehenden Körperchen dicht durchsetzt ist,“ die sich bei Anwendung der Eisenfärbung intensiv schwärzen.

Es lassen sich an solchen Zellen zwei Veränderungen unterscheiden: erstens eine Zersetzung der plasmatischen Substanz und zweitens eine Vergrößerung (eine Art Aufquellung) des spezifischen Sekretmaterials (der „Giftkörner“). Diese letzteren erreichen eine Größe von 5—6  $\mu$ ;

dabei wandeln sie sich meist in bläschenförmige Gebilde um, welche einen dunkleren, scheinbar von einer Membran herrührenden Kontur aufweisen. In den „überreifen“ Drüsen scheint es Regel zu sein, daß nur die dem Ausführungsgang benachbarte Zelle die geschilderten Veränderungen aufweist, während in den weiter nach abwärts, im Drüsenbeutelchen gelegenen Zellen die Quellung der Granula ausbleibt und einfachere Formen des Zerfalles platzgreifen. NICOGLU hält es für möglich, daß sich Tiere finden könnten, bei denen die Mehrzahl der alten Giftdrüsen im Zustand der „Überreife“ (der Sekretretention) befindlich sind, und

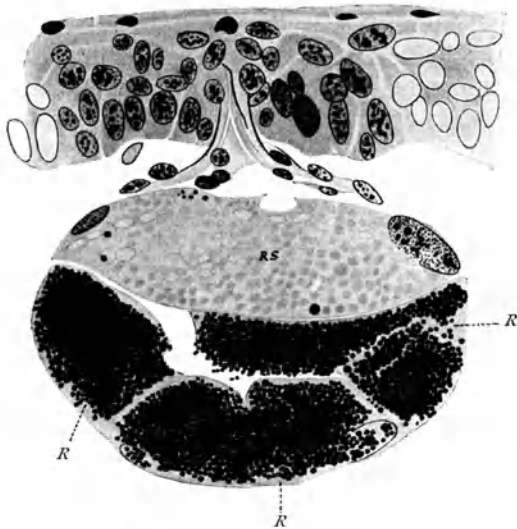


Abb. 12. *Triton cristatus*. Typus einer alten Giftdrüse; Ausführungsgang nur angeschnitten. *R* Riesenzellen; *RS* Riesenzelle abgestorben und in „Sekret“ umgewandelt. Eisenfärbung. Die im Absterben begriffenen Zellen alter Drüsen in der Nähe des Ausführungsganges sind leicht zu erkennen, da die Körner ungefärbt bleiben. Nach NICOGLU.

kleineren und größeren Buckeln“ bestehen, die sich abschnüren und auch dann noch Bewegungen zeigen. Er will auch gesehen haben, „daß große und kleine Riesenzellen wie mit „einem Ruck ihre ‚Fettpartikel‘ (Giftkörner) ganz oder teilweise entleeren.“

Ähnliche Verhältnisse, wie sie NICOGLU beim *Triton* bezüglich der Sekretbildung auffand, beobachtete PAULICKI auch beim *Axolotl*: „In den großen Drüsenzellen findet sich fast regelmäßig die vorderste Zelle von anderem Aussehen als die übrigen. Sie erscheint heller und besitzt nicht das gleichmäßig körnige Aussehen, sondern auf einer wasserhellen Grundfläche sieht man Figuren, die in ihrem Aussehen an Fetttropfen erinnern. Es macht den Eindruck, als ob hier das Plasma in eine fettige Sekretmasse umgewandelt wäre.“

Bei der außerordentlichen Verschiedenheit des Baues, vor allem des

zwar dann, wenn die Tiere über lange Zeit hin nicht in der Lage waren, das von ihnen produzierte giftige Material als Waffe gegenüber einem feindlichen Angriff zu benutzen. Normalerweise scheint aber nur eine Zelle nach der anderen in Sekretmasse umgewandelt und aufgebraucht zu werden. KLEIN gibt an, daß die Giftzellen von *Triton cristatus* „sehr hübsche amöboide Bewegungen“ ausführen, die „in dem Hervorwölben von

Epithels, der voll entwickelten Schleim- und Giftdrüsen in der Haut der Amphibien erscheint es befremdlich, daß mehrfach die *Identität* der beiden Drüsenformen behauptet wurde, obschon es längst bekannt war, daß das Sekret der mit Körnerdrüsen (Giftdrüsen) besetzten Hautpartien aller Amphibien außerordentlich stark toxische Eigenschaften besitzt, eine Tatsache, die um so bemerkenswerter ist, als ja die Zahl derjenigen Wirbeltiere, welche scharfe Gifte produzieren, im ganzen eine geringe ist. Während eine Reihe von Autoren (LEYDIG, CALMELS, JUNIUS) die Ansicht vertreten haben, daß die Amphibienhaut nur eine einzige Art von Drüsen enthält, deren Strukturunterschiede bloß verschiedenen Funktions- und Alterszuständen entsprechen, wären nach einer zweiten Auffassung — und zu dieser bekennt sich die Mehrzahl der Forscher (ENGELMANN, SEEK, P. SCHULTZ, M. HEIDENHAIN und NICOGLU) — Schleim- und Giftdrüsen morphologisch, physiologisch und entwicklungsgeschichtlich vollkommen differente Bildungen, während GAUPP und NIERENSTEIN gewissermaßen eine Mittelstellung einnehmen, indem sie beide Formen „als spezifisch differenzierte Modifikationen eines und desselben Typus“ auffassen. Es kann natürlich nicht bezweifelt werden, daß eine Gift- und eine Schleimzelle zwei völlig voneinander verschiedene Gebilde sind, so daß es von vornherein als höchst unwahrscheinlich gelten muß, daß ein Funktionswechsel platzgreifen könnte, derart, daß etwa eine Schleimzelle zu einer Giftzelle oder umgekehrt werden könnte. Dennoch sind Tatsachen bekannt geworden, welche auf den ersten Blick eine solche Umwandlung als möglich erscheinen lassen. Im Jahre 1893 machten M. HEIDENHAIN und NICOGLU (l. c.) Mitteilung von einer eigentümlichen Art der *Regeneration* der Giftdrüsen von *Tritonen*. Von einigen flachen Zellen, die in der Nähe des Schaltstückes zwischen den Riesenzellen und den glatten Muskeln des oberen Drüsenpoles eingeklemmt liegen (Abb. 13a), entwickelt sich eine neue Drüsenanlage als kleiner kurzer Tubulus, dessen Mündung am Schaltstück liegt, während sein Körper sich zwischen die alten Giftzellen und die Muscularis einschleibt (Abb. 13b). Mit der Ausstoßung des Sekretes der alten Giftdrüsen entfaltet sich dann das bisher unscheinbare Lumen des jungen Drüschens, in dessen Halsteil sich zu oberst kleine Zellen ohne Granula finden. Weiter nach dem Fundus sind die Zellen hochzylindrisch und enthalten grobe Granula, die jungen Giftkörner. Haben die jungen Drüschchen (Abb. 13a) sich vollständig konstituiert, so zeigen sie ein geräumiges Lumen und gleichen nun in allen Stücken den normalen jungen Giftdrüsen, welche sich aus den larvalen „indifferenten“ Anlagen entwickeln. Die Befunde von HEIDENHAIN und NICOGLU, sowie deren Deutung wurden von einer ganzen Reihe von Autoren bestätigt. E. VOLLMER (1893) findet, daß bei *Triton alpestris* mäßig starke, elektrische Reizung die Bildung der HEIDENHAINschen Drüsenanlagen, die er „*Drüsenknospen*“ nennt, beschleunigt. Präparate vom Tage der Reizung zeigen bloß in

einigen wenigen Drüsen „Knospen“, die dann nur aus sieben bis acht jungen Zellen bestehen. Präparate vom 14. Tage zeigen sie dagegen in den meisten Drüsen und die Zahl ihrer neuen Elemente ist vielfach bis auf 20 gestiegen, doch werden sie bei der Weiterentwicklung nur selten

so groß, daß sie die Hälfte des alten Drüsenraumes einnehmen. VOLLMER schließt daraus, daß die Drüsenanlagen einen Ersatz erst nach langer Zeit (etwa 1 Jahr) ermöglichen. Während HEIDENHAIN die Drüsenanlagen aus „jenen unscheinbaren Elementen“ sich entwickeln läßt, „welche sich neben den Riesenzellen in der Nähe des Schaltstückes“

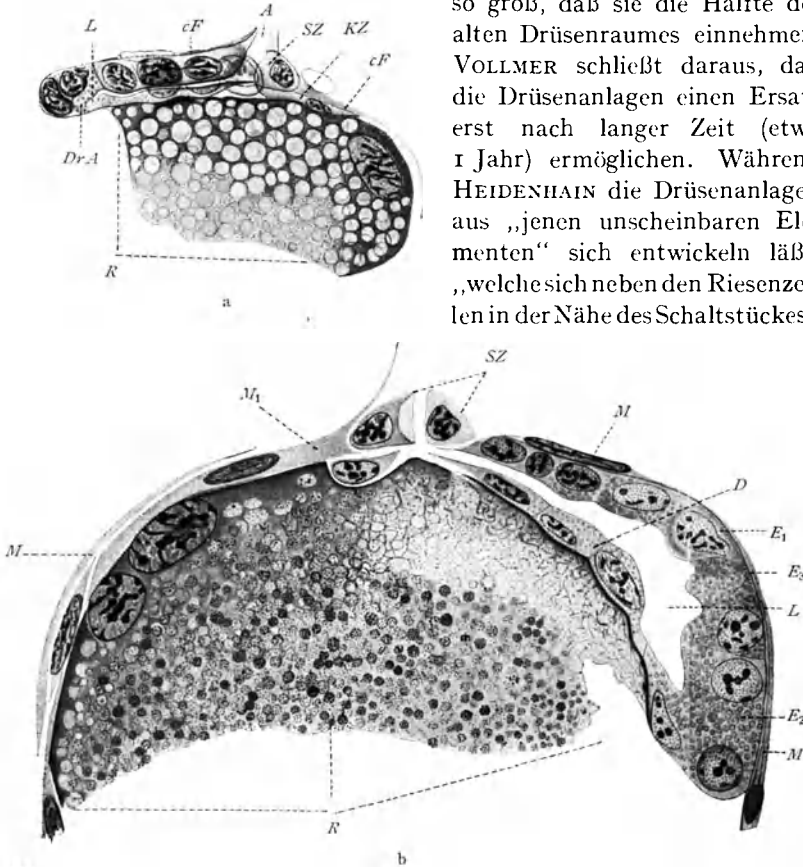


Abb. 13. a *Triton helveticus*. Oberer Teil einer alten Giftdrüse mit beginnender Regeneration. Die junge Drüsenanlage als kleiner Tubulus links oben sichtbar. *A* Ausführung; *SZ* Schaltzelle, *KZ* Keimzelle; *cF* kontraktile Faser; *Dr.A* junge Drüsenanlage; *L* ihr Lumen; *R* abgestorbene Riesenzelle (*R*) links. b *Triton alpestris*. Alte Giftdrüse mit junger Anlage rechts und großer zerfallender Riesenzelle (*R*) links. *M* Membran; *SZ* Schaltzellen; *D* Deckzellen; *E*<sub>1</sub> granulfreie Epithelzelle; *E*<sub>2</sub> und *E*<sub>3</sub> ebensolche mit groben und feinen Granulis; *L* Lumen der Neubildung. (Nach NICOLET.)

vorfinden, soll nach VOLLMER das Zellenmaterial der Drüsenknospe direkt aus dem Rete Malpighi stammen und unter Auseinanderdrängung der Muskelzellen des oberen Drüsenpoles in die alte Drüse hineinwachsen. Er erwähnt, daß innerhalb des alten Drüsenraumes sich meist einige alte Sekretionszellen erhalten, die durch indirekte Teilung einen Ersatz des alten Zellenmaterials schaffen können. L. TALKE (1900) und C. TARCHETTI (1904) schließen sich im wesentlichen der Auffassung von HEIDEN-

HAIN u. NICOGLU an. JUNIUS (l. c.) hat dagegen geltend gemacht, daß sich in den Drüsen der Froshhaut keine Drüsensäckchen (Ersatzdrüsen) vorfinden, doch wird dies durch Befunde von J. ARNOLD (1905) widerlegt, der Drüsensäckchen im Inneren der Giftdrüsen des Frosches nachwies.

Ich komme nun auf eine Beobachtung von HEIDENHAIN u. NICOGLU zu sprechen, welche den Ausgangspunkt der oben erwähnten Lehre bildet, daß ein durchgreifender Gegensatz zwischen Gift- und Schleimdrüsen nicht besteht. Sie fanden bei *Triton cristatus*, daß in den Giftdrüsen statt Giftzellen Schleimzellen regeneriert werden. Neben einer Reihe von Riesenzellen (Giftzellen) liegt innerhalb desselben Drüsenbalges eingeschlossen ein zweites kleineres Drüsenbeutelchen mit eigenem Lumen, dessen sezernierende Elemente Schleimzellen sind (Abbild. 14b). Während bei *T. cristatus* nur in vereinzelt Giftdrüsen an Stelle von Giftzellen Schleimzellen regeneriert werden, scheint dies nach den Beobachtungen von C. O. ESTERLY (1904) bei *Platodon oregonensis*, einem Salamander, bei welchem, ähnlich wie bei *T. cristatus*,

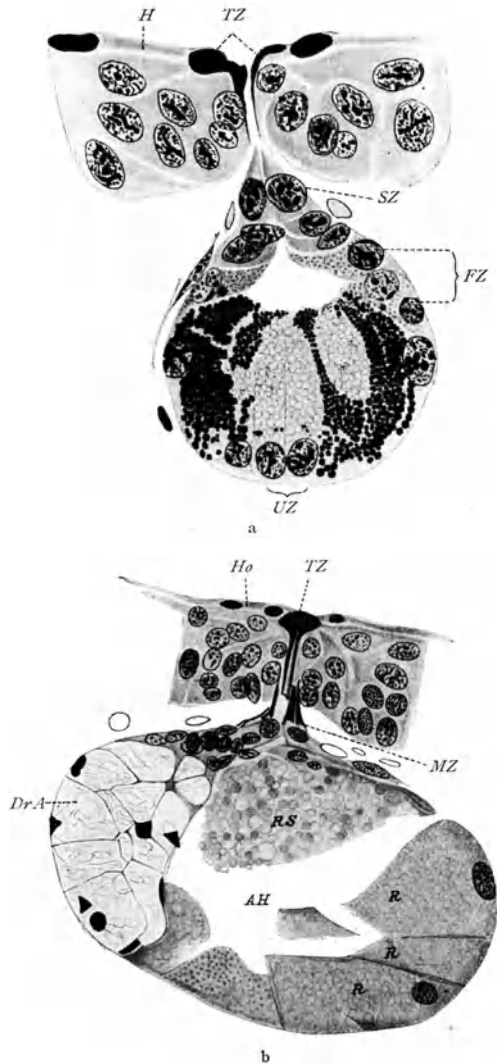


Abb. 14. a Junge Giftdrüse von *Triton alpestris*. H Hornschicht; TZ Trichterzelle; SZ Schaltzellen; FZ feinkörnige Zellen; UZ untergehende Zellen. b *Triton cristatus*. Zwitterdrüse. TZ Trichterzelle; Ho Hornschicht; Dr.A Drüsenanlage mit Schleimzellen; RS Riesenzelle in Sekretmasse umgewandelt. (Nach NICOGLU.)

kleine Schleimdrüsen und sehr große Giftdrüsen (letztere besonders in der Rückenhaut), zahlreich vorkommen, die Regel zu sein. Hier entwickelt sich in jeder Giftdrüse neben den den ganzen Innenraum aus-

füllenden, körnerreichen Giftzellen (Riesenzellen) ein seitlich anliegendes, kleines Drüsensäckchen mit charakteristischen Schleimzellen, welches dann allmählich heranwächst, so daß *Zwitterdrüsen* gefunden werden, die zur Hälfte Schleimzellen, zur anderen Hälfte Giftzellen enthalten. Während die letzteren mit großen Giftkörnern erfüllt sind, die sich mit Eisenhämatoxylin zum Teil schwarz färben, geben die ersteren typische Schleimreaktionen. Nach ESTERLY hätte man nun in den kleinen Schleimdrüsen nur Entwicklungsstadien der großen Giftdrüsen zu erblicken und er glaubt eine *Umwandlung von Schleimzellen in Giftzellen* annehmen zu dürfen. Zur gleichen Auffassung bekennt sich auch NIRENSTEIN (l. c.), der noch einen Schritt weitergeht und behauptet, daß bei *Salam. maculosa* nicht nur die Ersatzdrüsen des erwachsenen Tieres, sondern auch sämtliche larvale Giftdrüsen aus typischen Schleimdrüsen hervorgehen.

Bezüglich der Deutung der entweder Gift- oder Schleimzellen liefernden Epithelsäckchen gehen die Ansichten auseinander. Während HEIDENHAIN und NIRENSTEIN ausdrücklich betonen, daß die Drüsensäckchen in der Regel die Anlage einer jungen Giftdrüse darstellen und demgemäß in der Mehrzahl der Fälle Giftzellen liefern, hätten sie nach NIRENSTEIN mit der Regeneration nichts zu tun, es handle sich nicht um Neuanlagen von Giftdrüsen, sondern in allen Fällen um Keimstätten von Schleimzellen, welche entweder als solche verbleiben und dann entsteht eine Schleimdrüse, oder sich zu Giftzellen umwandeln. NIRENSTEIN stützt sich bei dieser Annahme auch auf die Entwicklung der Giftdrüsen beim erwachsenen *Salamander*. Querschnitte durch die buckelartig vorgewölbten großen Drüsengruppen der seitlichen Rumpfwand lassen erkennen, daß jede aus einigen wenigen, schon mit bloßem Auge sichtbaren, großen, und aus zahlreichen, nur mikroskopisch nachweisbaren, kleinen Giftdrüsen besteht, wie es nach DRASCH auch für die sogenannte „Parotis“ gilt. Das Epithel der kleinen Giftdrüsen („Ersatzdrüsen“ nach DRASCH) besteht aus ein- oder mehrkernigen Giftzellen, welche das Innere des Drüsenbläschens ganz ausfüllen und mit großen azidophilen Körnern dicht erfüllt sind. An einer umschriebenen Stelle bildet das Epithel eine säckchenförmige Ausstülpung, deren Zellbelag *indifferenten* Charakter zeigt. Es finden sich aber unter den kleinen Drüsen auch Zwitterdrüsen, die in der einen Hälfte Giftzellen, in der anderen typische Schleimzellen enthalten. NIRENSTEIN ist nun der Meinung, daß es sich hier um jüngere Entwicklungsstadien von Ersatzdrüsen handelt und läßt das Epithelsäckchen dieser letzteren aus der Schleimzellen führenden Abteilung in der Weise hervorgehen, daß sich die Schleimzellen in Giftzellen umwandeln, wobei sich das Lumen der betreffenden Abteilung der Drüse immer mehr verkleinert, und schließlich jene kleinen, aus indifferenten Zellen bestehenden Epithelsäckchen der Ersatzdrüsen resultieren.



Fassen wir das Tatsächliche aller angeführten Beobachtungen zusammen, so ergibt sich, daß *in der Haut der Amphibien (Tritonen, Salamander, Frösche) dreierlei Arten von Drüsen vorkommen, Schleim-, Körner- (Gift-) und Zwitterdrüsen, welche neben Schleimzellen auch Giftzellen enthalten*. Die Gründe, welche NIRENSTEIN dafür geltend macht, daß die gemischten Drüsen Entwicklungsstadien von Schleimdrüsen zu Giftdrüsen seien, indem in einer ursprünglich reinen Schleimdrüse „eine Zelle nach der anderen zur Giftzelle wird“, scheinen mir nicht zwingend zu sein. Es spricht dagegen einmal der Umstand, daß bei jungen Salamanderlarven Zwitterdrüsen stets fehlen und aus den „indifferenten“ Anlagen immer nur entweder Schleim- oder Giftdrüsen hervorgehen. Es erscheint gezwungen und völlig unbewiesen, daß alle diese Anlagen Schleimdrüsenanlagen sind, „von denen sich ein Teil zu Giftdrüsen, der Rest zu typischen Schleimdrüsen entwickelt.“ NIRENSTEIN will dies phylogenetisch deuten. Er nimmt an, „daß die Schleimdrüsen die phylogenetisch älteren Drüsen der Haut sind, aus denen sich im Laufe der Phylogenese an bestimmten Körperpartien drüsige Organe herausgebildet haben, die infolge ihres stark giftigen Sekretes die Bedeutung eines machtvollen Schutzmittels erlangt haben“ und glaubt, „daß diese phylogenetische Entwicklung der Giftdrüsen aus Schleimdrüsen bei der Entstehung jeder einzelnen Giftdrüse ihre Wiederholung findet. Bei den älteren Larven und beim erwachsenen Tier sind es völlig ausgebildete normale Schleimdrüsen, aus denen die Giftdrüsen hervorgehen; bei den am Beginn der Metamorphose befindlichen Larven dagegen, bei denen die Anlage der Hautdrüsen überhaupt erst beginnt, erscheint das ‚Schleimdrüsenstadium‘ der Giftdrüsenentwicklung so unvollkommen wiederholt, daß seine wahre Natur nur durch den Vergleich der Giftdrüsenentwicklung bei den älteren Tieren zu erkennen ist.“ Mit solchen spekulativen Betrachtungen läßt sich meines Erachtens der Frage nicht beikommen. Ein Funktionswechsel, wie ihn NIRENSTEIN voraussetzt, derart, daß eine und dieselbe Drüsenzelle *beim einzelnen Tier* zu verschiedenen Zeiten Schleim und Giftsekret liefert, erscheint so unwahrscheinlich, daß nur die zwingendsten Gründe sie rechtfertigen könnten. Wenn in einer und derselben Drüse zwei morphologisch verschiedene Zellarten vorkommen, welche verschiedene Sekrete liefern, wie etwa bei den Fundusdrüsen des Säugetiermagens, sehen wir niemals einen Funktionswechsel und jede Zelle bewahrt zeitlebens ihren spezifischen Charakter. Dies gilt zweifellos auch für die Zwitterdrüsen in der Haut einiger Amphibien. Bezüglich der Deutung der von HEIDENHAIN u. NICOGLU beschriebenen Epithelsäckchen halte ich die Auffassung der genannten Autoren, wonach es sich um junge Drüsenanlagen mit zunächst indifferentem Epithel handelt, aus denen sich in der Regel Giftdrüsen, manchmal aber auch Schleimdrüsen entwickeln, für zutreffend. Wenn NIRENSTEIN darauf Gewicht legt, daß in den Zwitterdrüsen „die Zellen der

epithelialen Tasche in demselben Maße an Zahl abnehmen, in dem die Vermehrung der Giftzellen zunimmt,“ so ist zu bedenken, daß entleerte Schleimzellen schwer erkennbar sind, zumal wenn das Säckchen durch die riesig anwachsenden Giftzellen mehr und mehr komprimiert wird. HEIDENHAIN u. NICOGLU haben, wie schon erwähnt, eine Regeneration von Triton cystatus, und zwar nur bei dieser Art gefunden, während bei anderen Spezies (*T. alpestris* und *helveticus*) ausnahmslos Giftzellen neugebildet werden. NIRENSTEIN legt nun dem Umstand große Bedeutung bei, daß nach seinen Beobachtungen bei *T. cristatus* „die innerhalb der Giftdrüsen gelegenen Drüsensäckchen ausnahmslos aus typischen schleimsezernierenden Elementen bestehen. Die Granula, welche sie enthalten, färben sich mit Mucikarmin dunkelkarminrot, und er hält die HEIDENHAINsche Vorstellung von der Regeneration in den Giftdrüsen deswegen für nicht haltbar. Es handelt sich hier offenbar um einen ähnlichen Fall, wie nach ESTERLY bei *Plethodon*, wo neben großen Giftdrüsen kleine Zwitterdrüsen vorhanden sind, deren schleimbildender Anteil, wie NIRENSTEIN selbst zugibt, mit der Neubildung von Giftzellen nichts zu tun hat. Wie hier die Regeneration der Giftzellen erfolgt, bleibt noch zu untersuchen. Reine Schleimdrüsen fehlen nach NICOGLU bei *Triton alpestris*, *helveticus* und *taeniatus* gänzlich und es erscheint schon aus diesem Grunde widersinnig, hier die Entwicklung der Giftdrüsen aus Schleimdrüsen anzunehmen.

### c) Die Brunstveränderungen der Haut der Amphibien.

Es ist lange bekannt, daß bei den *Amphibien* eigentümliche Veränderungen der Haut und namentlich auch gewisser Drüsenbezirke zur Laichzeit auftreten. Es handelt sich dabei, abgesehen von Änderungen der Färbung (namentlich bei Männchen) um Hautschwellungen, Warzenbildungen und auffallende Vergrößerung der Drüsen an bestimmten Stellen der Haut der Extremitäten (*Daumenschwielen und Schenkeldrüsen männlicher Frösche*). P. ZAPP (1923) hat die interessante Tatsache festgestellt, daß das Hautgewicht beim männlichen Grasfrosch (*R. fusca*) jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen ist, und zwar fällt das Maximum zusammen mit der Brunstzeit (im März). Das Minimum liegt im Monat August, also in der Zeit günstiger Ernährungsbedingungen. Schon LEYDIG hatte die geweblichen Veränderungen in der Haut von *R. fusca* ♂ zur Brunstzeit beobachtet und fand Veränderungen im Corium und in der Subcutis. Er nimmt eine reichlichere Füllung der Lymphräume mit Wasser an und infolgedessen eine Veränderung des Strat. compactum in ein „gallertartiges Bindegewebe“. Ähnliche Brunstveränderungen der Haut beschreibt F. ZSCHOKKE vom *Lachs*. Bei der genannten Froschart entwickeln sich ferner zur Brunstzeit beim Weibchen an der Oberseite des Körpers, sowie an den Seiten des Rumpfes eigentümliche Warzen

(„*Brunstwarzen*“, HUBER [1887]), die sich auch in der Aftergegend finden und bindenförmig in der Längsrichtung den Oberschenkel und die Oberseite des Unterschenkels überziehen. An der Bildung derselben ist nicht nur die Cutis, sondern auch die Epidermis beteiligt, an welcher letzterer besonders die pallsadenförmige Anordnung der Basalzellen auffällt. Nach der Eiablage setzt recht schnell ein Verfall der Brunstwarzen ein, indem sich der Coriumanteil, wie auch die Epidermisverdickung zurückbilden. HUBER deutet diese Bildungen bei den Weibchen von *R. fusca* als „Wollustorgane“ und schließt dies aus dem Vorhandensein von Nervelementen (multipolare Ganglienzellen im basalen Teil), aus der Verteilung der Warzen und aus dem Verhalten der Männchen bei der Umklammerung, die bei Fluchtversuchen des Weibchens mit den Hintergliedmaßen die mit Brunstwarzen bedeckten Körperstellen reizen. Nach LEYDIG sollen die Warzen auch dazu dienen, dem Männchen bei der Umklammerung des schlüpfrigen Weibchens das Festhalten zu erleichtern, wofür auch die tatsächlich festzustellende raspelartige Rauigkeit der Haut, die durch die vollentwickelten Brunstwarzen bedingt wird, zu sprechen scheint (ZAPP). Bei den Männchen von *Rana esculenta* hat ZAPP als „*Brunstausschlag*“ Höckerbildungen der Haut beschrieben, an deren Bildung nur die Epidermis Anteil nimmt. Ihre Entwicklung beginnt im Dezember und erreicht ihr Maximum im Mai und Juni. In diesem Stadium überragt die Epidermiswucherung die normale Oberfläche bedeutend. Die Hornschicht ist stark verdickt und zackig ausgeschnitten und wird dann später bei der Rückbildung abgestoßen. „Wie bei *R. fusca* ♂ das ‚Schwappigwerden‘ der Haut durch Veränderungen im Corium als Brunsterscheinung zu deuten ist, so ähnlich erscheint bei *R. esculenta* ♂ der Hautausschlag. In beiden Fällen kann man der Ansicht sein, daß Baustoffe, die bei den Weibchen zur Ausgestaltung von Eierstock und Eileiter notwendig verwertet werden müssen, bei den männlichen Tieren zur Entwicklung von Hautbildungen benutzt werden, die als Überschußbildungen zu deuten sind. Bei den Männchen beider Arten steht also die Hauttätigkeit in Beziehung zum Generationssystem. Doch ist hervorzuheben, daß der Laichausschlag bei *R. esculenta* ♂ lediglich eine Bildung der Epidermis ist und sich insofern von den Brunstwarzen von *R. fusca* ♀ wesentlich unterscheidet“ (ZAPP).

Zu besonders mächtiger Entwicklung gelangen die Brunstwarzen und zugleich auch die Hautdrüsen an den bekannten Daumenschwielen der Männchen beider Froscharten, die als Haft- und Halteapparate bei der Begattung dienen, während welcher ja das Männchen sein Weibchen vom Rücken her fest umklammert hält. Den Weibchen fehlt der betreffende Apparat daher auch völlig. Er stellt also einen typischen sekundären Geschlechtscharakter der Männchen dar. Zur Brunstzeit erscheint der Daumen der letzteren mächtig angeschwollen und von wulstigen Drüsenfeldern bedeckt (Abb. 15, 16a und b), über welchen die ver-

dichte Epidermis hinzieht, auf deren Oberfläche sich zahlreiche Höcker erheben, die dicht nebeneinandergestellt, das Drüsenfeld rauh gekörnelt machen (Abb. 16b). Im Corium liegen mächtig entwickelte Hautdrüsen,



Abb. 15. Hand eines normalen männlichen Frosches von der Volarfläche gesehen.

deren zylindrische Zellen mit Körnchen erfüllt sind (Abb. 17a). Mit dem Herannahen der Brunstzeit im Frühjahr nehmen die Daumenschwielen an Umfang zu und es beginnt in den Zellen der äußeren Epithelhöcker eine massenhafte Ablagerung von dunklem Pigment, welches nachher wieder verschwindet. Bis Ende Juni setzt dann eine rückschreitende Entwicklung der Schwielen ein und erst Ende Juli beginnt das erneute Wachstum und die Regeneration aller Teile. Degeneration der Daumenschwielen kann auch durch Hunger, sowie durch Kastration herbeigeführt werden. Das hohe Drüsenepithel flacht sich dabei immer mehr ab und zerfällt schließlich in rundliche Zellen (Abb. 17b). Dadurch entsteht zwischen dem Epithel und der äußeren Muskelschicht ein leerer Raum, wobei sich eigenartige fädige Fortsätze bilden. Im Endstadium besteht eine völlig degenerierte Drüse aus einem länglichen Schlauch, der mit

rundliche Zellen (Abb. 17b). Dadurch entsteht zwischen dem Epithel und der äußeren Muskelschicht ein leerer Raum, wobei sich eigenartige fädige Fortsätze bilden. Im Endstadium besteht eine völlig degenerierte Drüse aus einem länglichen Schlauch, der mit

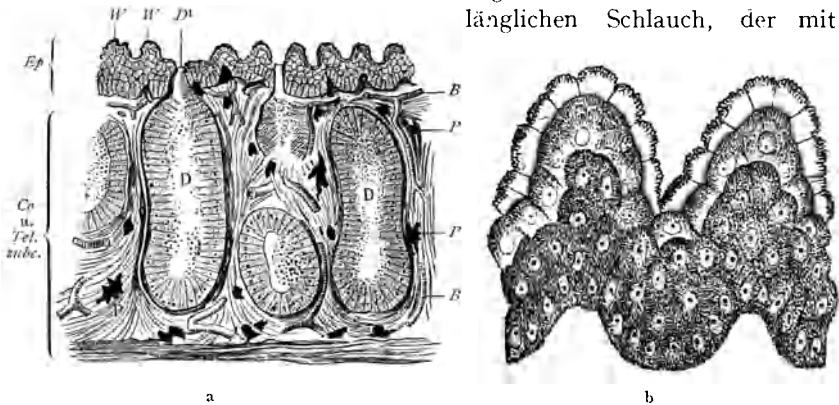


Abb. 16. a Schnitt durch die Daumenschwiele. *Ep* Epidermis mit ihren Warzen (*H'*); *Co* und *Tel. subcut.* Corium-Tela subcutanea; *D* Drüsen; *P* Pigment; *B* Blutgefäße. (Nach WIEDERSHEIM.) b Durchschnitt durch die Epidermis zweier Papillen der Daumenschwiele einer brünstigen *Rana esculenta*. (Nach F. E. SCHLITZE.)

Detritus gefüllt ist (W. HARMS [1909]). Von den Epidermishöckern ist dann nichts mehr zu sehen. M. NUSSBAUM (1909) hat als erster gezeigt, daß doppelseitige Kastration bei männlichen Fröschen immer zu einer fast vollständigen Rückbildung der Daumenschwielen führt, ungefähr in gleicher Weise, wie bei Hungertieren, aber viel schneller.

Abb. 18 zeigt nach MEISENHEIMER die Hand eines im September 1909 kastrierten und im Oktober 1910 getöteten männlichen Grasfrosches, an der der geringe Umfang des Daumens auffallend hervortritt. Er unterscheidet sich kaum von einem weiblichen Individuum. Die Schwiele ist als solche kaum erkennbar und erscheint als zwei leicht getönte, weißliche Felder. Querschnitte zeigen die Epidermis verdünnt und glatt, ohne Höcker. Die Drüsenzellen haben enorm an Höhe eingebüßt und die Körnchen sind fast völlig geschwunden. Zugleich sind die Drüsen auch der Zahl nach sehr reduziert, so daß sie in weiten Abständen voneinander liegen.

Wie die Degeneration, so läßt sich auch die *Regeneration*

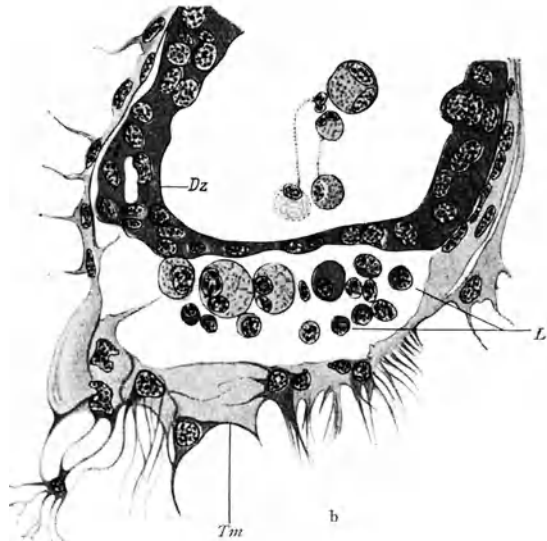
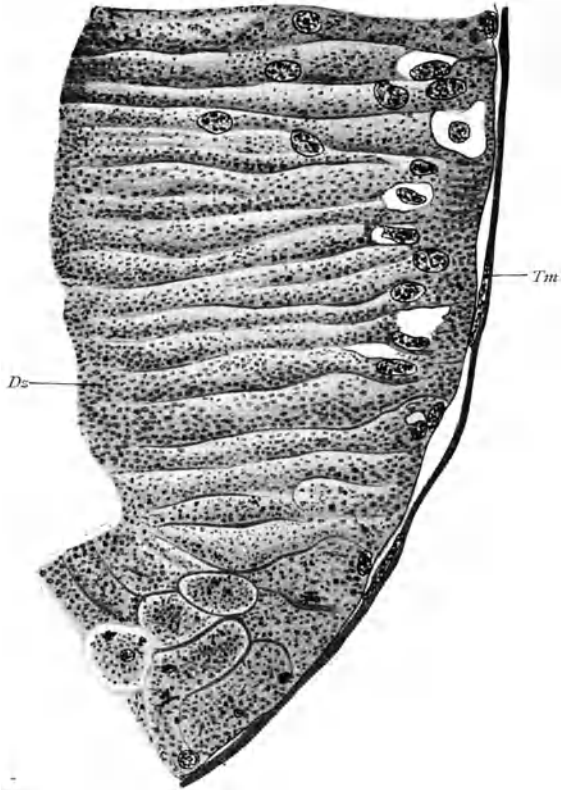


Abb. 17. a Ein Stück aus dem unteren Teil einer Daumendrüse aus dem Juli. *Dz* Drüsenzellen; *Tm* Tunica muscularis. b Degenerierende Drüse; die zerfallenden Epithelzellen liegen sowohl im Lumen der Drüse, wie zwischen der Tunica muscularis und dem Drüsenepithel. *Dz* Drüsenzellen; *Tm* Tunica muscularis; *L* Leukocyten. (Nach HARMS.)

der Drüsen der Daumenschwielen sowohl durch regelmäßige Fütterung stark abgemagelter Tiere, wie durch *Hodentransplantation* bzw. Injektion von Hodenbrei in den dorsalen Lymphsack von Kastraten erzielen. MEISENHEIMER injizierte Fröschen, die im September 1909 doppelseitig kastriert und dann immer gut gefüttert worden waren, im Dezember 1910 in 3—5wöchentlichen Zwischenräumen Hodensubstanz in die subkutanen Lymphräume und alsbald war eine augenfällige Veränderung an den Daumen zu bemerken. Sie nahmen an Umfang zu und ihre Schwielenfelder ließen eine unverkennbare Schwellung feststellen und bildeten auch wieder Epithelhöcker aus.

Viel weniger ausgesprochen sind die Veränderungen, welche das Corium unter dem Einfluß der neu eingefügten Hodensubstanz erfährt.



Abb. 18. Hand eines kastrierten männlichen Frosches von der Volarfläche.

Wohl scheint im allgemeinen die bindegewebige Schicht gegenüber den Kastraten etwas an Umfang zugenommen zu haben und auch die Drüsen zeigen nach Zahl und Größe eine gewisse Zunahme; irgendwelche Änderungen histologischer Natur sind dagegen an diesen kaum festzustellen. Nach W. HARMS (l. c.) ist der erste Vorgang, der sich bei der Regeneration der Daumendrüsen einstellt, der *Wiederaufbau der alten Drüsenreste*. „Selbst bei Drüsen, bei denen kaum noch mehr als der Ausführungsgang vorhanden ist, geht die Regeneration durch indirekte Teilung der alten, noch vorhandenen Drüsenzellen vor sich. Da jedoch die Anzahl der alten Drüsen oft nur  $\frac{1}{4}$  der normalen Zahl beträgt, so

fragt es sich, woher die ganz neuen Ersatzdrüsen kommen.“ Dies geschieht nun in der Weise, daß sich am Körper der regenerierten Restdrüsen durch Ausstülpungen des Drüsenepithels „*Knospen*“ bilden, die sich schließlich abschnüren, nachdem sie oft fast die Größe der Mutterdrüse erreicht haben. Die Vermehrung der Drüsen stellt also hier eine vollständige Neubildung dar, die, unabhängig von dem ursprünglichen embryonalen Keimlager der Epidermis ist. Der Ausführungsgang bildet sich gewöhnlich erst, nachdem die Knospe schon den Zusammenhang mit der Mutterdrüse verloren hat. Der Vorgang spielt sich in der Weise ab, daß die Knospe sich an der der Epidermis zugekehrten Seite immer mehr zuspitzt und schließlich die Oberfläche erreicht.

Schon HARMS (1910) hatte, wiewohl ohne Erfolg, den Versuch gemacht, auch einen eventuellen Einfluß von Ovarialsubstanz auf die Regeneration der Daumenschwielen festzustellen, was später (1912) MEISENHEIMER tatsächlich gelungen ist. *Es unterschieden sich die mit Ovarialsubstanz frisch gefangener Weibchen behandelten Kastraten (männlichen)*

ebensogut von den unberührt gelassenen Kontrollkastraten, wie die mit Hodensubstanz versehenen. „Nach einiger Zeit trat dann allerdings auch gegenüber den letzteren eine Differenz insofern hervor, als die Epithelhöckerbildung fast völlig unterblieb und nur die starke Anschwellung des Daumens, sowie die präzise Umgrenzung der Daumenschwielen auf die veränderten Bedingungen im Inneren des Körpers hinwiesen.“ Die histologische Untersuchung ergab, daß zwei Momente zusammenwirken, um die Schwiele der mit Ovarialschubstanz behandelten Individuen äußerlich schärfer hervortreten zu lassen, einmal die Verstärkung der Epidermis und zweitens eine Vermehrung und Vergrößerung der Drüsen.

MEISENHEIMER hat aus seinen Versuchen den Schluß gezogen, daß auch die weiblichen Keimdrüsen einen der männlichen Brunst dienlichen Stoff produzieren. Die Hormone der Keimdrüsen sollten bei Wirbeltieren nur Stoffe darstellen,

„die zu dem allgemeinen Haushalt des Körpers, zur normalen Entfaltung aller seiner Teile nötig sind, dabei aber naturgemäß ganz besonders solche Organe beeinflussen, die zeitweise in erhöhtem Maße vom Stoffwechsel abhängig sind, die

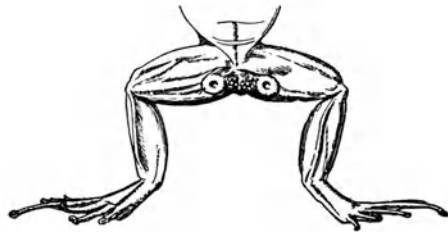


Abb. 19. Hintere Körperhälfte von *Mantidactylus ulcerosus* ♂ von der Ventralseite gesehen.

periodischen Brunstorgane“ (MEISENHEIMER). Wo Unterschiede männlicher und weiblicher Tiere bestehen, würden sie nach dieser Auffassung im wesentlichen darauf beruhen, daß der Stoffwechsel des Männchens im ganzen lebhafter ist und daher bei ihm eine Anzahl Merkmale zur Ausbildung kommen, die dem Weibchen fehlen.

ASCHERSOHN (1840) hat darauf aufmerksam gemacht, daß bei unseren einheimischen Fröschen besonders stark entwickelte Hautdrüsen in Gruppen vereinigt an der Bauchseite der Schenkel in der Nähe des Afters vorkommen und hier als Warzen erscheinen. Den höchsten Grad erreichen diese „Schenkeldrüsen“ bei *Petropedetes* und *Mantidactylus*. Hier finden sich bei den Männchen an der Ventralfläche des Oberschenkels große Drüsenansammlungen, welche bei *P. newtonii* ein ovales Feld bilden (EGGELING [1914]), während ihnen bei *Mantidactylus lugubris* (auch beim Weibchen) jederseits eine hügelartige Vorwölbung entspricht (ähnlich auch bei *M. ulcerosus*), die auf ihrer Kuppe eine dellenartige Vertiefung zeigt. Ein Querschnitt läßt erkennen, daß dem Hügel wesentlich Drüsen zugrunde liegen (Abb. 19), und zwar in zwei Hauptarten, größeren und kleineren. Während die letzteren in größerer Zahl vorhanden sind, beschränkt sich die Zahl der etwa 1 mm im Durchmesser haltenden großen Drüsen auf 10. Die sehr kurzen Ausführgänge konvergieren nach der dellenartigen Vertiefung auf der Spitze des Drüsen-

höckers. Unmittelbar auf dem trennenden spärlichen Bindegewebe liegt eine Schicht meridional angeordneter Epithelmuskelzellen, an welche das sezernierende Epithel, oder richtiger, eine dicke Lage von kernführendem Plasma mit eingelagerten Kernen grenzt. Es handelt sich hier also um ein Syncytium, welches mit dem, das ganze Lumen erfüllenden Sekret in unmittelbarer Berührung steht und eine grobschaumige Struktur zeigt. Das Plasma umschließt zahllose kugelige Hohlräume, zwischen denen die großen chromatinarmen Kerne liegen, die bei der Bildung des Sekretes direkt keine wesentliche Rolle spielen, da Zerfallserscheinungen niemals beobachtet wurden. Gleichwohl nehmen sie lebhaft Anteil an dem Sekretionsprozeß, wie aus ihrer verschiedenen Größe zu ersehen ist. Die Sekretmasse besitzt keine einheitliche Struktur und besteht aus zwei ziemlich scharf voneinander getrennten Bezirken, einem äußeren ringförmigen und einem kleineren zentralen. Die periphere Hauptmasse hat ein dichtes feinkörniges Aussehen, während der zentrale eiförmige Kern heller erscheint und aus ganz locker aneinandergefügt, ziemlich groben Körnchen besteht. Das verschiedene Aussehen der beiden Sekretbezirke beruht, wie v. EGGELING meint, hauptsächlich darauf, „daß zwei im Leben miteinander vermischte Bestandteile der Drüsenabsonderung beim Tode des Tieres sich voneinander gesondert und infolge ihrer physikalisch und chemisch verschiedenen Beschaffenheit unter der Einwirkung des Fixierungsmittels verschiedenartige Niederschläge geliefert haben“. Die oberflächlich gelagerten kleinen Drüsen, deren Epithelzellen deutlich voneinander abgegrenzt sind, hätte man nach EGGELING als *Schleimdrüsen* anzusprechen, während andere, abgesehen von dem Größenunterschied, einen ganz ähnlichen Bau wie die riesigen *Körnerdrüsen* zeigen. Beide hier beobachteten Erscheinungsformen der Körnerdrüsen stimmen nicht ganz mit den bisher vorliegenden Abbildungen und Schilderungen der Anurenhautdrüsen überein. Daraus muß geschlossen werden, daß die Körnerdrüsen an dem in Rede stehenden Hautgebiet von *Mantidactylus* eine eigenartige Ausbildung erfahren haben, deren Ziel jedenfalls die *Produktion eines spezifischen Sekretes* ist, über dessen Beschaffenheit und Bedeutung vorläufig nichts bekannt ist. Aus der verschiedenen Entwicklung bei beiden Geschlechtern darf wohl auf eine *Beziehung zum Geschlechtsleben* geschlossen werden. Welche Rolle aber ihr Sekret bei den geschlechtlichen Vorgängen spielt, ist unbekannt. Man könnte denken, daß sowohl die Drüsen der Daumenschwielen männlicher Frösche, wie auch die Schenkeldrüsen von *Mantidactylus* und *Petropedetes* Stoffe absondern, die dem Männchen das Festhalten auf dem Körper des Weibchens erleichtern oder aber Duftstoffe, die bei der geschlechtlichen Erregung und dem Aufsuchen der beiden Geschlechter von Bedeutung sind, indessen liegen bestimmte Anhaltspunkte in dieser Richtung nicht vor. Für das Festhalten des Weibchens sind zweifellos die Epithelhöcker der Daumenschwielen viel wesentlicher. A. HASE hat auch an die Möglich-



keit einer Verwendung des Sekretes der Schenkeldrüsen im Dienste der Brutpflege gedacht. Es liegen Beobachtungen von R. WIEDERSHEIM und M. HILZHEIMER u. O. v. HEMPEL vor, die zeigen, daß manche Frösche die abgelegten Eier mit einer Schaummasse umgeben, die für die weitere Entwicklung der Brut von größter Bedeutung ist. Möglicherweise könnte in ähnlicher Art das Sekret der Schenkeldrüsen bei *Mantidactylus* und *Petropedetes* verwendet werden.

Funktionell (wenn auch nicht morphologisch) dürften eigentümliche Organbildungen des Integumentes an der Ventralfläche des Oberschenkels bei *Triton viridescens* (und bei manchen *Lacertiliern*), die sogenannten „Schenkelorgane“, den Daumenschwielen und Schenkeldrüsen der

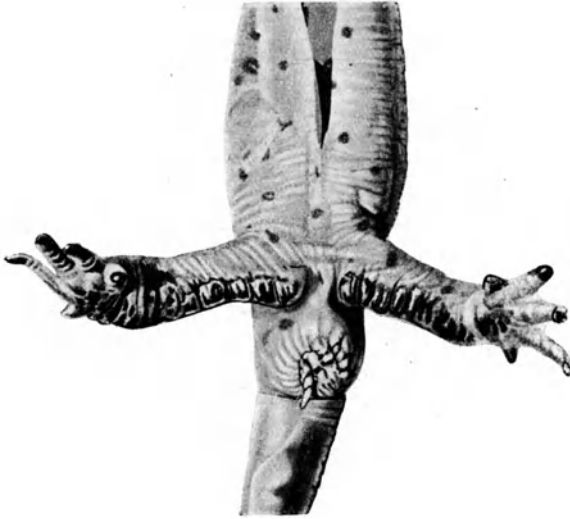
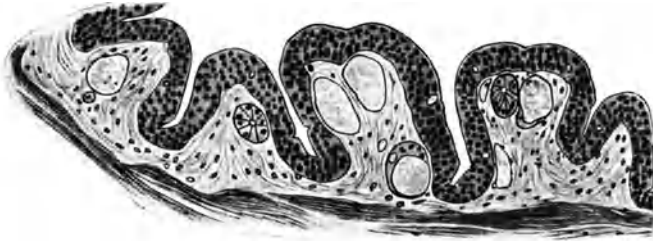


Abb. 20. Ventralfläche des hinteren Rumpfes von *Triton (Dimyctilus) viridescens*.

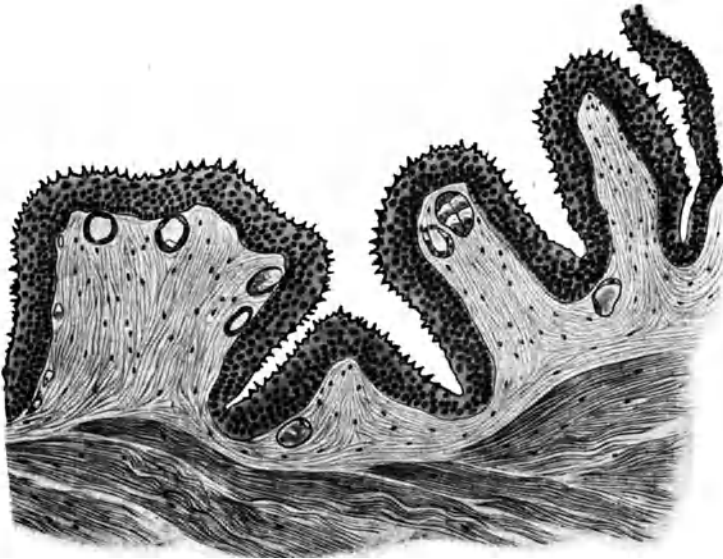
*Anuren* entsprechen. Bei der genannten *Triton*-Art findet sich am Hinterrande des Oberschenkels eine Reihe von queren Falten mit einem festen, homogenen, dunkeln Überzug. Sie erstrecken sich von der Leisten-  
gend bis zum Knie und sind nur beim Männchen während der Brünstzeit gut entwickelt; sie fehlen beim Weibchen (EGGELING) (Abb. 20).

Der außerordentlich auffallende Unterschied des feineren Baues bei brünstigen und nicht brünstigen Männchen tritt an Quer- und Längsschnitten sehr deutlich hervor. Ersterenfalls ist die Epithelschicht, welche die leistenförmigen Vorsprünge des Bindegewebes überzieht, nach oben glatt begrenzt von einer Schicht verhornter flacher Zellen, während bei brünstigen Tieren, abgesehen von der größeren Dicke des ganzen Integumentes an Stelle jener platten Hornschuppen stark vorragende Kegel oder wohl auch hakenförmige, dunkel braunschwarze Hornzacken

entwickelt sind, die je einer Zelle entsprechen (Abb. 21a und b). Besonders bemerkenswert ist die Tatsache, daß die Hautdrüsen (Schleim- und Körnerdrüsen) an der Vergrößerung der Falten nicht den geringsten Anteil haben. Die Funktion der Zacken ist offenbar, wie die der Epithelhöcker an der Oberfläche der Daumenschwielen der Frösche die, dem



a



b

Abb. 21. a Längsschnitt durch die Schenkelfalten eines nicht brünstigen *Triton viridescens*.  
b Längsschnitt durch die Schenkelfalten eines brünstigen Männchens.

Männchen während des Kopulationsaktes das Festhalten auf der glatten Haut des Weibchens zu erleichtern. Möglicherweise wirken die spitzen Vorsprünge der männlichen Hintergliedmaßen auch als Reizorgane für das weibliche Tier. Warum dieser eigenartige Apparat nur bei *Triton viridescens* und nicht bei verwandten Arten sich findet, bleibt zunächst dahingestellt, doch spielt nach v. EGELING vielleicht der Umstand eine

Rolle, daß jene Form durch ihren ausdauernden Aufenthalt im Wasser und ihre besondere Neigung zum Schwimmen ausgezeichnet ist.

d) Die Bewegungserscheinungen und die Innervation der Hautdrüsen.

Der erste, der die Aufmerksamkeit der Physiologen auf die eigentümlichen Bewegungserscheinungen an den Hautdrüsen der Frösche lenkte, war ASCHERSOHN (1840). Er zeigte, daß hier — in der Schwimmhaut — ein zur mikroskopischen Beobachtung lebender Drüsen vortrefflich geeignetes Objekt gegeben ist. „Die Drüsen sind beim lebenden Tier mit einem hohen Grad von Kontraktilität begabt, die sich durch sehr merkliche Veränderungen ihrer Form und Größe zu erkennen gibt. In dem Zustande, der der gewöhnliche zu sein scheint, ist die Gestalt der Drüsen regelmäßig rund oder oval, man findet aber häufig einzelne, die kleiner sind und dabei eine eckig verzogene Form haben. Nicht selten gelingt es wahrzunehmen, daß dieselbe Drüse ihre Gestalt unter den Augen des Beobachters verändert, entweder aus der regelmäßigen in die kontrahierte oder umgekehrt übergeht und sich dabei verkleinert oder vergrößert. Ebenso verändern sich die Öffnungen, indem sie sich erweitern oder schließen.“ Nach ENGELMANN (1872) sind die Schleimdrüsen der Froschhaut während des Lebens beständig in Bewegung begriffen: unablässig ändern sich ihre Form, ihre Dimensionen, Gestalt und Beschaffenheit des Epithels, Größe und Form des Drüsenlumens. Aber die Geschwindigkeit, mit der diese Änderungen vor sich gehen, ist sehr verschieden. Es gibt Zustände und Zeiträume, in welchen es minutenlang fortgesetzt messender Beobachtungen bedarf, um überhaupt Veränderungen an den Drüsen zu konstatieren. Zu anderen Zeiten, unter anderen Bedingungen nimmt eine Drüse innerhalb weniger Sekunden eine so ganz andere Gestalt und ein so völlig verschiedenes Aussehen an, daß man zweifeln könnte, noch dasselbe Organ vor sich zu haben. Dabei ist bemerkenswert, daß weder alle Drüsen der Haut, noch die verschiedener Tiere immer das gleiche Aussehen zeigen. In der Regel sind die meisten Drüsen in ziemlich ausgedehntem Zustand vorhanden. An den Schleimdrüsen der Nickhaut des Frosches sind die wechselnden Dimensionen des Drüsenraumes vor allem von der verschiedenen Größe (Höhe) der auskleidenden Zellen abhängig (Abb. 22). STRICKER u. SPINA (1879) haben den Zustand dieser Drüsen, in welchem der Epithelsaum auf das äußerste verkleinert, der Drüsenraum dagegen maximal vergrößert ist, als den „ringförmigen“ und andererseits die völlige Ausfüllung bis zum Verschwinden des Lumens als „pfropfartigen Zustand“ der Drüsenzellen bezeichnet. Beide sind durch zahlreiche Übergangsstufen („Mittelstadien“ nach DRASCH) verbunden. Es ist nun sehr auffallend, daß alle diese Veränderungen ohne erhebliche Abnahme des Drüsendurchmessers zustande kommen können, denn es beweist dies, daß

es sich nicht etwa nur um passiv, durch Kontraktion der Muskelhaut verursachte Formänderungen der Zellen handelt, sondern daß diese einer weitgehenden *aktiven Volumänderung* fähig sind. Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß die Verkürzung der Muskelemente ohne Einfluß auf die Gestaltung des Zellbelages ist, vielmehr läßt sich zeigen, daß hierin ein zweites Moment für die Erklärung der mannigfachen Formänderungen der Drüsen gegeben ist. Den besten Aufschluß hierüber geben Reizversuche an lebenden Drüsen, wie sie im Anschluß an ASCHERSOHN schon ENGELMANN angestellt hat. Er beobachtete an den Schleimdrüsen der Schwimnhaut schwach curarisierter Frösche namentlich dann, wenn das Lumen klein ist, „daß der innere Kontur des Epithels und damit die Gestalt der Drüsenhöhle sich leise verändert, . . . die engen Spalten zwischen den Epithelwülsten erweitern sich, indem die Konvexitäten

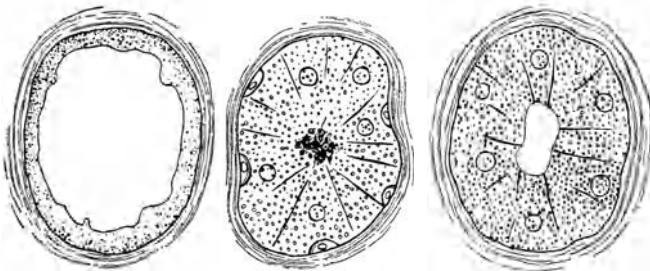


Abb. 22. 3 Schleimdrüsen der Froshhaut in verschiedenen Zuständen.

der Epitheloberfläche sich abflachen und ausgleichen. Zuweilen wird diese leicht fortschreitende Ausdehnung und Abrundung des Lumens vorübergehend durch eine Zusammenziehung unterbrochen, welche entweder allgemein und dann meist kräftig oder nur lokal und dann schwächer zu sein pflegt.“ Am besten lassen sich diese Bewegungen an Drüsen beobachten, die sich in einem „Mittelstadium“ befinden. Aber auch an weit ausgedehnten Drüsen „sieht man oft leichte Erhebungen und Senkungen bald an der, bald an jener Stelle der Epitheloberfläche langsam kommen und verschwinden, ohne daß es dabei zu einer Änderung der Drüsenform und der Weite des Lumens kommt“ (ENGELMANN).

Durchschneidung des N. ischiadicus oder Zerstörung des Rückenmarkes hebt in den meisten Fällen alle auf Verengerung des Drüsenlumens abzielenden „spontanen“ Bewegungen sogleich und dauernd auf und die Drüsen zeigen ausgesprochene *Tendenz zur Erweiterung*. Hieraus schließt ENGELMANN, „daß die Zusammenziehungen der Drüsen, nicht aber ihre Ausdehnung unter normalen Bedingungen von Nerven angeregt wird, und zwar von Fasern, welche mit den vorderen Wurzeln das Rückenmark verlassen.“ Man wird dem durchaus beistimmen können, ohne aber mit ENGELMANN auch die kleinen Oszillationen der Epithel-

konturen als „Folge einer beständigen, periodischen Erregung der motorischen Drüsenerven“ zu deuten. Viel intensivere Bewegungen als bei curarisierten Fröschen „spontan“ aufzutreten pflegen, können künstlich *auf reflektorischem Wege* an den Drüsen hervorgerufen werden, und zwar sowohl von der gesamten Haut, wie auch von inneren Organen. Als wirksam erwiesen sich mechanische, elektrische, chemische und thermische Reizung in günstigen Fällen schon bei erstaunlich geringer Intensität. Durch direkte Reize des durchschnittenen Ischiadicus werden die „gelähmten“, stark erweiterten Drüsen der Schwimnhaut zur Kontraktion gebracht. Im einfachsten Falle — Erregung durch einen einzelnen Induktionsschlag — laufen die Erscheinungen folgendermaßen ab: „Nach einem Stadium latenter Wirkung, das bei schwächster Reizung 5—6 Sekunden dauern kann, beginnt die Zusammenziehung, erreicht innerhalb einer bis einer Reihe von Sekunden ihr Maximum, worauf sich dann die Drüse wieder langsam ausdehnt.“ Tetanisierende Ströme bewirken einen vollständigen Schluß der Drüsenlichtung, der minutenlang andauern kann. Auch die des Nerveneinflusses völlig beraubten Drüsen können durch eine Reihe der verschiedenartigsten Einwirkungen in Kontraktion versetzt werden, und zwar zum Teil durch dieselben Agentien, welche auch die motorischen Drüsenerven in Erregung bringen. Es gibt aber auch spezifische Reize, welche nur bei direkter Applikation auf die Drüsen niemals vom Nerven aus Kontraktion hervorrufen.

ENGELMANN ist sicher im Recht, wenn er die Formänderungen der Drüsen, bei welchen sich infolge der indirekten oder direkten Reizung der äußere Umfang der Muskelschicht und damit das Volum der ganzen Drüse verkleinert auf Kontraktion der meridional angeordneten glatten Muskelzellen bezieht. Bei regelmäßig, annähernd kugelig gestalteten Drüsen verjüngt sich der Umfang mitunter ganz gleichmäßig. Die einzelnen Muskelzellen gewinnen bei der Zusammenziehung sichtlich an Dicke. Ihr optischer Querschnitt wird stark konvex nach innen und diese Konkavitäten füllen dann genau die Konkavitäten der äußeren Epithelfläche aus. Die Wiederausdehnung würde dann im wesentlichen auf die elastischen Kräfte der Drüsenwand zu beziehen sein, welche nach Erschlaffung der Muskeln zur Geltung kommen und die Drüse in den Ruhezustand zurückführen, wobei sich das Drüsenlumen mit Flüssigkeit füllt, die nun entweder von außen durch den Ausführgang eingedrungen (angesaugt) sein könnte oder als „Sekret“ aufzufassen wäre. Die Entleerung der Drüse bei der Kontraktion läßt sich unschwer nachweisen, einmal durch Beobachtung der Schenkelhaut, die, wenn sie vorher trocken war, bei Reizung des Ischiadicus nicht selten sogleich merklich feuchter wird, dann aber auch mit Hilfe des Mikroskopes an den Schwimnhautdrüsen. Bringt man auf diese einen Wassertropfen mit aufgeschwemmten Farbstoffkörnchen (Zinnober), so sieht man bei Reizung des Schenkelnerven, wie „die über und neben der Drüsenmündung schwebenden Farbstoff-

teilchen plötzlich weggeschleudert werden, während zugleich die Drüse zusammenfällt“ (ENGELMANN), doch ist dies nur der Fall, wenn die Kontraktion der Drüse rasch erfolgt. Entsprechende Beobachtungen hat später DRASCH auch an den *Nickhautdrüsen* gemacht (l. c., S. 106). Er belegte eine mit Wasser abgespülte Nickhaut mit einer Schicht fein geriebener Tusche und sah dann, „daß die Drüsen sprudelnden Quellen vergleichbar sind. In dem dunklen Gesichtsfeld werden sofort kleine helle Stellen sichtbar, die sich rasch radienartig erweitern oder schmale lichte Streifen, die immer länger und breiter werden. Tuschekörnchen, welche in diese geraten, werden wie von einem unsichtbaren Strom fortgerissen. Jede Verkleinerung des Drüsenlumens hat zur Folge, daß die Körnchen weit im Unkreis der Mündung des Ausführungsganges auseinander geschleudert werden, ohne jedoch die Mündung bedecken zu können; ein fortwährend aus der Drüse dringender Flüssigkeitsstrom hindert dies und treibt sie von neuem auseinander“ (DRASCH). Dies gilt aber nur von Drüsen in *Mittelstadien*, nicht von solchen in Ring- und Pfropfphasen und man muß daher annehmen, daß jene *ununterbrochen* Sekret liefern, ob sie nun lebhaft Formänderungen zeigen oder nicht. Bei jeder raschen Kontraktion der Muskelhaut „schießt es wie aus einer Spritze hervor, die Tuschekörnchen weit auseinander schleudernd, sistiert ganz, sobald das Pfropfstadium erreicht ist, fängt aber wieder zu strömen an, wenn die Buchten der Membran sich ausgeglichen haben. Der Strom wird etwas schwächer, hört aber nicht auf, wenn das Lumen sich wieder erweitert und steht erst stille, wenn wieder das Ringstadium erreicht ist“. Daß auch bei einzelligen Schleimdrüsen (Becherzellen) unter Umständen ein plötzliches Hervorbrechen des Inhaltes stattfindet, zeigen die schon früher erwähnten Beobachtungen von MERK an Forellenembryonen. Hier handelt es sich aber um rasch verlaufende Quellungsvorgänge. Was nun die Frage betrifft, ob bei der Wiedererweiterung der Hautdrüsen Flüssigkeit von außen angesaugt wird, so glaubt ENGELMANN einen solchen Vorgang ausschließen zu dürfen. Er bedeckte, während die Drüsen vom Nerven aus in tetanischer Kontraktion erhalten wurden, die Oberfläche der Schwimnhaut mit Karminlösung, unterbrach dann die Reizung und untersuchte, ob bei der jetzt schnell eintretenden Ausdehnung der Drüsen gefärbte Flüssigkeit in das Lumen eindringt. *Dies war niemals der Fall*. Dagegen gibt DRASCH (l. c.) an, daß, wenn man die Nickhautdrüsen durch Pinseln in den Pfropfzustand überführt, sich in denselben ein negativer Druck nachweisen läßt. „Ist in diesem Falle der Pinsel mit Tusche getränkt, so erscheint unmittelbar nach der Kontraktion der Drüse der ganze Ausführungsgang bis tief in die Drüse hinein mit schwarzen Körnchen gefüllt. Der negative Druck hält nicht lange an, und unter allen Umständen werden die Körnchen wieder hervorgeschleudert, wenn die Buchten der Membran sich wieder auszugleichen beginnen. Mitunter zeigen auch Mittelstadien solchen negativen Druck, aber nie zur Zeit

ihrer Ausdehnung. Ohne irgendeine weitere Veränderung an den Drüsen zu bemerken, sieht man, daß plötzlich die Körnchen von der Drüse angesaugt werden und das ganze Lumen erfüllen. Ebenso rasch werden sie dann nach einiger Zeit sämtlich wieder aus der Drüse hervorgeschleudert“ (DRASCH).

In der Folge sind nun eine Reihe von Tatsachen bekannt geworden, welche zeigen, daß an den Bewegungserscheinungen der Haut- und Nickhautdrüsen des Frosches nicht nur die Drüsenmuskeln beteiligt sind, sondern daß *dabei auch die auskleidenden sekretorischen Elemente eine ganz wesentliche Rolle spielen*. Schon ENGELMANN gibt an (l. c., S. 530), „daß man beim Anblick einer sich rasch kontrahierenden Drüse oft täuschend den Eindruck erhält, als ob das Epithel plötzlich stark aufzuschwellen beginne und daß in bestimmten Fällen der Verschluss des Lumens in der Hauptsache, wo nicht ganz, durch *Quellung der Epithelzellen* zustande kommt“. Er beobachtete solche „*Pseudokontraktionen*“ unter anderem an den Nickhautdrüsen in den ersten Momenten nach Einwirkung von 0,5proz. NaCl-Lösung; auch bei Reizung in der Gaskammer mit überschüssigem Ammoniak, Äther oder Chloroform ist eine Quellung des Epithelbelags unverkennbar. Sie erhellt in allen Fällen daraus, daß das Gesamtvolum der Drüse bei der Zusammenziehung viel weniger abnimmt, als die Volumverminderung der Drüsenhöhle beträgt. STRICKER und SPINA haben dementsprechende Erscheinungen auch bei direkter Reizung der Nickhautdrüsen mit Induktionsströmen beobachtet. Dabei ändert sich der äußere Kontur des Drüsenkörpers, er bekommt Buchten „gleichsam wie wenn die Drüse mit Bändern eingeschnürt würde“. Hand in Hand mit diesen sicher auf Muskelkontraktionen beruhenden Veränderungen „beginnen aber auch die Drüsenzellen sich zu vergrößern, schieben dabei ihre inneren freien Säume gegen das Innere des Drüsenraumes vor und diese Bewegung dauert so lange, bis das Drüsenlumen vollständig geschwunden ist und die Zellen den pfpfortartigen Zustand erreicht haben“. Daß man es hier nicht, oder wenigstens nicht allein, mit passiven Formänderungen der Zellen zu tun hat, geht daraus hervor, daß bei Reizung mit nur wenigen, eben wirksamen Induktionsschlägen „*die Veränderungen des äußeren Drüsenkonturs oft ausbleiben, nicht aber die Bewegungen der Drüsenzellen*“. Auch an den Schwimmhautdrüsen schwach curarisierter Frösche konnten STRICKER u. SPINA bei Reizung des N. ischiadicus die gleichen Erscheinungen feststellen. DRASCH (l. c.) hat diese Beobachtungen von STRICKER u. SPINA an den Nickhautdrüsen bestätigt und wesentlich erweitert. Es gelang ihm vor allem auch der Nachweis, *daß Muskel- und Drüsenzellen von verschiedenen Nerven versorgt werden*. Knapp am Ganglion Gasseri gibt der mittlere Ast des N. trigeminus einige Ästchen ab, welche sich bis zum hinteren Nickhautwinkel verfolgen lassen und ebenso sendet der vordere Ast Zweigchen zu dem vorderen Nickhaut-

winkel hin. Ferner zweigt vom Ganglion nervi vagi, welches durch zwei Fasern mit dem Sympathikus in Verbindung steht, ein Nerv ab, der mit der Art. cutanea magna am vorderen Rande des Schulterblattes auftaucht, sich in der Haut verbreitet und, wie sich zeigte, zur Nickhaut und deren Drüsen in Beziehung steht. Er soll im folgenden schlechtweg als „Sympathikus“ bezeichnet werden. Es ergab sich nun, daß bei Erregung des Trigemini sich die Muskelhaut der Drüsen kontrahiert, während auf Reizung des Sympathikus die Drüsenzellen größer werden. Schickt man einen Induktionsschlag durch den Trigemini, so zeigen sich infolge der Muskelkontraktion an der Peripherie der Drüse Einbuchtungen, und es stellt sich, falls der Zellbelag hoch, die Drüse also in einem Mittelstadium war, das Pfropfstadium mit spaltförmigem Lumen her. War die Drüse im Ringstadium mit niedrigem Zellbelag, so merkt man am Lumen keine wesentlichen Veränderungen. Nur die Einschnürung der Membran markiert sich deutlich. Reizte DRASCH dagegen den Sympathikus, so sah er sowohl an den Ring- wie an den Mittelstadien eine Verkleinerung des Lumens, der Zellbelag nahm an Höhe zu und wurde trübe. Die Einkerbungen der Drüsenperipherie blieben aus. Messungen ergaben, daß der optische Gesamtquerschnitt der Drüse kleiner, der Zellbelag größer geworden war. Reizt man den Nerven durch mehrere Schläge hintereinander, so geraten die Zellen in „Fließen“ und werden dunkel. Das Lumen wird rasch sehr klein und Augenschein und Messung ergeben eine bedeutende Zunahme des Gesamtquerschnittes der Drüse und des Zellbelages. „Der Trigemini innerviert also die Membran und seine Erregung bewirkt Kontraktion derselben; der Sympathikus innerviert die Drüsenzellen und seine Erregung hat zur Folge, daß das Volum derselben zunimmt.“ Bisher sind solche Bewegungserscheinungen der Zellen nur an den Hautdrüsen der Amphibien (Frosch) beobachtet worden, während sie bei den sonst ganz ähnlich gebauten Schleimdrüsen der Zunge ganz fehlen. Ich habe an diesen niemals irgendwelche Bewegungen der Zellen bei Reizung der Drüsenerven wahrnehmen können. Berücksichtigt man nun, daß, wie früher schon gezeigt wurde, die mit angestrebter Tätigkeit verknüpften morphologischen Veränderungen verschiedener schleimbereitender Zellen, die weitgehendste Übereinstimmung zeigen, so ist wohl das Gemeinsame aller dieser Erscheinungen nicht zu verkennen. Wenn daher STRICKER u. SPINA das Aufschwellen der Zellen in den Nickhautdrüsen als den wesentlichsten Ausdruck der Sekretionstätigkeit ansehen, indem sie dabei Flüssigkeit von der Basalseite her ansaugen und dieselbe dann bei der Verkleinerung nach dem Lumen entleeren, so ist eine solche Auffassung sicher nicht haltbar. Sie wäre es selbst dann nicht, wenn sich an anderen Schleimdrüsen ähnlich rasche Volumschwankungen der Zellen nachweisen ließen. Schon HEIDENHAIN hat in seiner Kritik der STRICKER-SPINAschen Theorie darauf hingewiesen, daß, wenn die Zellen während der Nervenreizung sich vergrößern



und dabei Flüssigkeit aus der Drüse verdrängen und nach Unterbrechung der Reizung sich wieder verkleinern, die Sekretion bei anhaltender Reizung sich auf die erste Zeit derselben beschränken müßte, da ja während der Dauer der Erregung die Zellen vergrößert bleiben. Es müßten mit anderen Worten die schleimliefernden Zellen im Sinne jener Vorstellung sich während der ganzen Reizungsdauer abwechselnd vergrößern und verkleinern, also wie rhythmisch arbeitende Pumpen wirken. In der Tat hatte schon ENGELMANN gefunden, daß die scheinbar spontanen Zusammenziehungen der Hautschleimdrüsen „nicht selten einen periodischen Charakter zeigen, doch ist die Dauer der Perioden (gewöhnlich  $\frac{1}{4}$  bis mehrere Minuten) selten für längere Zeit konstant“. Besonders auffällig macht sich diese Erscheinung an den Drüsen der Schwimmhaut geltend, wenn das Rückenmark nicht bis ans Ende zerstört wurde. „Stundenlang kann man dann die Drüsen in mehr oder minder regelmäßigen Intervallen sich zusammenziehen und gleich darauf wieder ausdehnen sehen. Diese Bewegungen sind durchaus nicht isochron bei allen Drüsen derselben Schwimmhaut, ja nicht einmal an allen Teilen derselben Drüse.“

Nun hat aber, wie schon erwähnt, DRASCH gezeigt, „daß die Nickhautdrüsen in allen Mittelstadien, ob sie lebhaftere Formänderungen zeigen oder nicht, *ununterbrochen* in den Ring- und Pfropfstadien gar nicht sezernieren“. Immerhin läßt sich erkennen, „daß die Menge des Sekretes, beurteilt nach der Geschwindigkeit, mit welcher Tuschekörnchen fortgeschwemmt werden, sich unmittelbar steigert, wenn die Zellen dunkel werden und an Volum zunehmen, so daß Zunahme der Sekretmenge und Vergrößerung der Zellen zeitlich nicht getrennt werden kann und allmählich geringer wird, wenn der Zellbelag an Höhe abnimmt“. Betrachtet man die Sekretion während der Reizung des Sympathikus, so ergibt sich dasselbe; mit der Vergrößerung der Zellen nimmt die Sekretion augenblicklich zu, *hält während der Reizdauer mit derselben Stärke an* und vermindert sich, wenn die Reizung aufhört und die Zellen an Volum abnehmen (DRASCH). Daraus ist aber ersichtlich, „daß weder die Zellen jene saugende Wirkung ausüben können, noch ausschließlich durch ihre Vergrößerung das Sekret aus der Drüse entfernt wird. DRASCH faßt wohl richtig die Vergrößerung der Zellen als einen Quellungsprozeß auf, der dadurch zustande kommt, „daß, sobald die Drüsenzellen zur Tätigkeit angeregt werden, eine *vis a tergo* das zu Sekret zu verarbeitende Material in die Zellen führt“. Auf Quellung bzw. Entquellung scheint auch der von DRASCH hervorgehobene Umstand hinzuweisen, „daß der Brechungsindex des Gesamtepithels (der Nickhautdrüsen) oder einzelner Partien desselben sich an der einen Nickhaut fortwährend, rascher oder langsamer ändert, an anderen fast konstant bleibt, wenigstens durch sehr lange Zeit“. Man stößt z. B. auf Drüsen, an welchen das Epithel als Ganzes betrachtet, „an keiner Stelle einen Unterschied der Licht-

brechung zeigt. So bleibt es einige Zeit, dann beginnt eine Änderung in seinem Aussehen. Entweder wird das ganze Epithel langsam trübe oder so plötzlich, daß man den Eindruck bekommt, als tauche die Linse momentan in einen Wassertropfen, die früher noch erkennbaren Zellgrenzen verwischen sich oder es werden nur kreisförmig begrenzte Zellgruppen dunkler. In diesem Falle beobachtet man häufig, daß, während einzelne Inseln sich wieder aufzuhellen beginnen, in ihrer unmittelbaren Nähe andere Gruppen trübe werden. Umgekehrt kann die Aufhellung des Epithels wieder rasch oder langsam total oder partiell vor sich gehen“ (DRASCH).

Es ist ja selbstverständlich, daß in jeder Drüsenzelle, welche ein flüssiges Sekret liefert, während ihrer Tätigkeit ein von außen nach innen gerichteter Wasserstrom angenommen werden muß, wobei die eingetretene Flüssigkeit wohl zunächst als Quellungswasser im Plasma enthalten sein dürfte. Wenn es demungeachtet in den meisten Fällen nicht zu einer merklichen Volumvergrößerung der betreffenden Zelle kommt, so kann dies daran liegen, daß die Ausscheidung gleichen Schritt mit der Flüssigkeitsaufnahme hält. In der Tat beobachtet man in Fällen extremer Beschleunigung des Sekretionsprozesses auch an Zellen eine starke Volumvergrößerung, die eine solche für gewöhnlich nicht erkennen lassen (Zungendrüsen des Frosches). Es könnte daher wohl sein, daß die initiale, so auffallende Quellung der Haut- und Nickhautdrüsenzellen darauf beruht, daß hier der Zustrom den Abstrom überwiegt. Jedenfalls bedarf die Erscheinung noch einer gründlichen Nachprüfung.

Bei manchen Fröschen (Laubfrosch), welche die Fähigkeit besitzen, sich an glatten Flächen, auch wenn sie senkrecht stehen, festzuhaften, spielen, wie DEWITZ (1883) gezeigt hat, die Schleimdrüsen der Zehenballen die wesentlichste Rolle. Daß der Laubfrosch an den Zehen keine Saugscheiben trägt, sondern sich durch eine Flüssigkeit beim Klettern befestigt, ist zuerst von v. WITICH festgestellt worden. In der hinteren Hälfte des Ballens liegen langgestreckte Schleimdrüsen, die das zur Befestigung dienende Sekret absondern und auf der Sohle ausmünden. Auch bei *R. esculenta* fand DEWITZ die sonst kugeligen Schleimdrüsen in den Zehenspitzen langgestreckt, doch sind sie hier viel kürzer und spärlicher als bei *Hyla*. DEWITZ versuchte diese Drüsen beim Laubfrosch dadurch zu reizen, daß er ein auf einer Glasplatte sitzendes Tier an einem Hinterfuß einige Zeit festhielt und sich abmühen ließ, frei zu kommen. An Schnitten durch die in  $\frac{1}{4}$ proz. Chromsäure gehärteten und mit Pikrokarmine gefärbten Zehenballen ließen sich dann Unterschiede der gereizten und ruhenden Drüsen deutlich erkennen. Die Zellen der letzteren erschienen durchwegs nur sehr schwach gefärbt, während in den gereizten Drüsen tief kirschröte Zellen neben und zwischen solchen liegen, die nur einen schwachen Hauch von Rot zeigen.

Die in manchen Fällen außerordentlich starke Entwicklung der

Muskelhaut der *Giftdrüsen* bei Amphibien läßt erwarten, daß auch diese sehr energischer Kontraktionen fähig sind; man hat sogar angenommen, daß das weiße rahmartige Sekret von geängstigten Salamandern willkürlich ausgespritzt werden kann. Nach PHISALIX u. CONTEJEAN (1891) soll die Sekretion der Giftdrüsen von *Salam. maculosa* unter der Herrschaft der Lobi optici stehen. Man kann sie hervorrufen durch Reizung dieser Zentren, sowie des Bulbus oder des Rückenmarkes. Die Reizung der sekretorischen Nerven gelingt auch bei curarisierten Tieren oder an abgetrennten Extremitäten, ja selbst an isolierten Hautstücken.

DRASCH (1894) hat niemals beobachtet, daß ein Salamander beim Ergreifen sein Gift ausspritzt. „Wenn das Tier sich krümmte, spritzen die Rückendrüsen nur dort, wo die Rückenmuskeln sich kontrahieren. Wird das Krümmen verhindert, so geschieht auch jenes nicht.“ Eine Entleerung der Parotiden sah er auch dann nicht, wenn er mit der Nadel auf dieselben stach oder mit der Pinzette die Haut kneipte. DRASCH glaubt daher, „daß die Entleerung des Sekretes eine unwillkürliche ist und dadurch herbeigeführt wird, daß bloß an den Stellen, an welchen das Tier von seinen Feinden kräftig gepackt, gebissen usw. wird, die Drüsen durch solche mechanische Insulte und durch die Kontraktion der Stammmuskulatur gedrückt werden und dieser Druck vermehrt durch eine plötzliche, energische Drüsenmuskelkontraktion das Sekret aus der Drüse schleudert. Wird eine Drüse ziemlich kräftig gepreßt, so schießt das Gift im Strahl heraus; ein weiterer spontaner Abfluß aus der Drüse ist dann nicht mehr zu beobachten. Hingegen erhält man jetzt Sekret schon bei jedem sanften Druck auf die Drüse: es tritt, wie durch einen Ruck gehoben, tropfenweise, immer dünnflüssiger und durchsichtiger werdend, aus ihr hervor. Die Drüse spritzt nie mehr, selbst dann nicht, wenn sie wieder kräftiger gedrückt wird. Nach etwa  $\frac{1}{2}$  Minute erscheint aber die Drüse erschöpft und man kann aus ihr kein Sekret mehr gewinnen“ (DRASCH).

In den prall gefüllten, durch den oben erwähnten Epithelpfropf verschlossenen Drüsen steht das Sekret offenbar unter einem hohen Druck, der in erster Linie auf die elastisch gedehnten Muskelemente zu beziehen ist und dem der Pfropf das Gleichgewicht hält. Kontrahieren sich nun infolge eines Reizes die Muskeln, so muß der Druck in der Drüse noch steigen und es wird schließlich der Pfropf durchbrochen. Es wird dabei das lamellöse Bindegewebe zwischen der Membrana propria und der kapillarenführenden Membran entfaltet, während diese und der Drüsenbalg nur ganz wenig einsinken. Dabei bilden sich weit in das Drüsenlumen vorspringende Falten der Membr. propria und es hängt dann die Drüse wie ein zerknittertes kleines Bäuschchen in dem entfalteten blättrigen Bindegewebe. Schickt man einen kräftigen Öffnungsschlag durch eine Drüse, so wölbt sich die Haut über derselben kuppenartig und das Gift schießt im Strahle plötzlich hervor. Unmittelbar darauf

fließt kein Sekret mehr ab. Erst ein neuer Schlag bewirkt, daß wieder ein Tropfen hervorquillt, und so auch noch einige weitere Reizungen, bis die Drüse erschöpft ist. Es handelt sich dabei zweifellos um eine partielle, durch eine jedesmalige Muskelkontraktion bewirkte Entleerung der Drüse. Doch hält es DRASCH nicht für ausgeschlossen, ja sogar für wahrscheinlich, daß durch die Summe der Schläge auch eine wirkliche Sekretion stattgefunden hat und zu dem jeweilig noch restierenden Sekretvorrat neues Sekret hinzugekommen ist. Etwas anders gestalten sich die Vorgänge, wenn schwache Induktionsströme in Anwendung kommen. Erst wenn eine Anzahl von Schlägen durch die Drüse geschickt werden, wird Sekret entleert. Und zwar spritzt dasselbe nach einiger Zeit entweder mit einem Male im Bogen hervor oder tritt als zähflüssige weiße Masse ziemlich träge aus der Mündung. Wird letzterenfalls die Beobachtung unter der Lupe vorgenommen, so sieht man nach Abwischen des ersten Tropfens und neuerlichem Anlegen der Elektroden das Sekret anfangs ebenfalls wieder stoßweise aus der Drüse hervortreten. „Bald aber stellt sich ein kontinuierlicher Strom ein, welcher, einer sprudelnden Quelle vergleichbar, aus der Drüse dringt und nur manchmal, wie durch kleine Explosionen, im gleichmäßigen Fließen gestört wird. Dabei wird das hervorsprudelnde Sekret immer dünnflüssiger, endlich nur noch schwach opaleszierend und es endet das Schauspiel nach  $\frac{1}{2}$  Minute oder noch früher damit, daß nach einer Explosion der Strom plötzlich sistiert. Reizt man trotzdem fort, so erscheint in den meisten Fällen in der Mündung ein glasig schleimartiges Pfröpfchen . . .“

„Wenn man den Drüsen, sei es durch mechanische oder elektrische Reizung, Sekret nur bis zu einem gewissen Grade entnimmt und sie dann längere Zeit ruhen läßt, dann produzieren sie wieder Sekret. In Intervallen von mehreren Tagen kann man noch bedeutende Mengen davon gewinnen. Es scheint aber die Produktionskraft über eine gewisse Grenze nicht hinauszugehen“ (DRASCH). Leider hat DRASCH keine näheren Angaben über das mikroskopische Verhalten des gereizten Drüsenepithels und sein schließliches Schicksal gemacht. Er führt nur an, „daß die Drüsen, wenn sie von vornherein vollständig erschöpft werden, zugrunde gehen und veröden; an ihre Stelle treten kompensatorisch „Ersatzdrüsen“. P. SCHULTZ gibt an, daß er „Drüsen schon 16 Stunden nach längerer Reizung ad maximum wieder vollständig mit Giftkörnern gefüllt fand“, was er darauf bezieht, daß „hier nicht eine gleichmäßige Entwicklung des ganzen Epithels stattfindet,“ sondern daß jeweils „nur einzelne Zellen zur gleichzeitigen Entwicklung gelangen und schließlich ‚Riesenzellen‘ mit Giftkörnern darstellen“.

Bei der Durchschneidung des Rückenmarkes der *Kröte* zwischen dem Os occipitale und dem ersten Wirbel beobachtet man mitunter das Auftreten gelblichweißer Sekrettropfen aus den Drüsen der Kopfhaut, besonders auch an den als „Parotiden“ bezeichneten großen Drüsenwülsten.

Ebenso tritt bei Ausbohrung des Rückenmarkes bisweilen Drüsensekretion an verschiedenen Stellen der Haut an der Dorsalseite des Tieres, besonders an den Hinterbeinen auf. Diese Beobachtungen, sowie mehrfach in der Literatur erwähnte Reizversuche sprechen für eine Innervation der Drüsen und BRÜCKE (1921) hat diese dann eingehend studiert. Werden die ventralen Rückenmarkswurzeln bei Kröten mit Induktionsströmen gereizt, so sieht man meist, daß die Drüsen einer bestimmten Hautregion ihr milchiges Sekret entleeren, während an der übrigen Haut nicht die Spur einer Absonderung zu erkennen ist, so daß auf diese Weise die sympathischen Dermatome gut bestimmt werden können. Die Tiere wurden, um eine reflektorische Sekretion zu vermeiden, mit Urethan narkotisiert und am bloßgelegten Rückenmark nach Durchschneidung aller dorsalen Wurzeln die ventralen einzeln ligiert und am zentralen Ende durchschnitten. Es erwiesen sich im allgemeinen ziemlich starke und langdauernde Reizungen nötig. In manchen Fällen begann das Hervorquellen des Sekretes nach wenigen Sekunden, manchmal aber auch erst nach 1 Minute und länger dauernden Reizungen. Während jeder Reizung wurde in ein Schema, welches die Umrise eines Krötenkörpers zeigte, die Lage der einzelnen austretenden Tröpfchen so genau wie möglich eingezeichnet und schließlich die äußersten auf dem Schema gezeichneten Punkte durch Gerade verbunden, so daß ein Feld abgegrenzt wurde, in dem alle beobachteten Tröpfchen lagen. Auf diesem Wege konnten die Verbreitungsbezirke der präganglionären sympathischen Fasern ermittelt werden, die aus den einzelnen spinalen Segmenten stammen, die „sympathischen Dermatome“. Die bei den verschiedenen Versuchstieren gefundenen Felder einer einzelnen Wurzel wurden übereinander in das Schema eingetragen; dabei wurde jedes einzelne Feld gleichmäßig grau getönt, so daß die Tönung schließlich um so dunkler wurde, je mehr Felder sich an der betreffenden Stelle überdecken. Dies gilt besonders von den hinteren Extremitäten, wo sich die Dermatome stellenweise drei- und vierfach decken. Sympathische Fasern für die Haut führen bei der Kröte die Wurzeln II—IX oder X (wenn der Hypoglossus als N. spin. II gezählt wird). Die III. Wurzel versorgt den Kopf und die Vorderextremitäten, die IV. Wurzel die Vorderextremität und die kranialen Partien der Rückenhaut; Wurzel V die Rückenpartie zwischen dem Ansatz der vorderen und hinteren Extremitäten; Wurzel VI die Haut im Bereich der Schenkelbeuge; die VII.—IX. Wurzel versorgen die Haut der Hinterbeine und die Wurzel X die Haut lateral vom kaudalen Ende des Os coccygis. UYENO (1922), der auf LANGLEYS Veranlassung die Versuche BRÜCKES wiederholte, kam zu etwas abweichenden Resultaten. Er fand die jeder Wurzel zugehörigen Hautsegmente zum Teil größer, so daß nach seinen Versuchen jede Stelle der Rückenhaut, nicht wie BRÜCKE angegeben hat, nur von zwei, sondern von drei Wurzeln, die Haut der Hinterextremitäten aber von sechs

Wurzeln (IV—IX) (nach BRÜCKE nur von fünf [VI—X<sub>1</sub>]) versorgt würde. Er bezieht dies auf zu starke Vergiftung mit Urethan und auf die Unterbrechung der Blutzirkulation in BRÜCKES Versuchen. Dies fand BRÜCKE (1923) später bei großen italienischen Kröten bestätigt. Was aber das Vorkommen sekretorischer Fasern auch noch in der X. Wurzel betrifft, welches UYENO für eine Täuschung durch Stromschleifen auf präganglionäre Fasern hielt, die aus höheren Segmenten stammen, so hat BRÜCKE seine Angaben aufrecht erhalten. Bekanntlich wirkt Adrenalin spezifisch erregend auf alle peripheren Enden des Sympathikus und es war daher zu erwarten, daß, wenn es sich wirklich um eine „sympathische Innervation“ der Giftdrüsen der Krötenhaut handelt, Sekretion auch durch subkutane Injektion einer Adrenalinlösung zu erzielen sein müßte. Bei *Fröschen* hatte schon R. EHRMANN (1905) eine starke Steigerung der Hautsekretion durch Injektion von Adrenalinlösungen von 1:1000 beobachtet. WASTL (1921) injizierte *Kröten* Lösungen von Adren. hydrochlor. puriss. 1:1000 in Ringerlösung (1 ccm pro 50 g Tier) direkt in die Blutbahn und fand, daß nach Applikation genügender Dosen fast unmittelbar die Sekretion der Hautdrüsen einsetzt, die sich sehr gut an dem Auftreten der feinen weißen Tröpfchen erkennen läßt. Diese wachsen während 2—4 Minuten an, dann scheint die Sekretion beendet zu sein. Die Wirkung des Adrenalins auf die Drüsen in bezug auf Zahl und Lage der reagierenden Hautstellen und auf die Sekretmenge ist abhängig von der Konzentration und innerhalb enger Grenzen auch von der individuell verschiedenen Empfindlichkeit der Tiere. Auch bei einem und demselben Tier sind die Drüsen verschiedener Hautstellen nicht gleich empfindlich. Lösungen bis zu 1:400 000 bewirken stets zuerst Sekretion an den Hinterbeinen. Der Grenzwert für eine eben noch wirksame Verdünnung ist 1:1 Million. Für Demonstrationszwecke empfiehlt WASTL eine Konzentration von 1:100 000. Nach Injektion einer wirksamen Adrenalinosis unter die Rückenhaut treten meist sehr rasch aus den Drüsen in der unmittelbaren Umgebung der Injektionsstelle Sekrettropfen hervor, während die Fernwirkung erst nach einigen Minuten beginnt und zwar auch wieder am stärksten an der Dorsalseite des Unterschenkels und der Pfoten. Ob es sich bei der beschriebenen Adrenalinwirkung auf die Drüsen der Krötenhaut um einen echten sekretorischen Effekt handelt oder ob nur das bereits vorgebildete Sekret durch Kontraktion der Drüsenmuskeln ausgepreßt wird, bleibt vorläufig unentschieden.

Über die Innervation der Daumenschwielen der Frösche liegt eine kurze Mitteilung von A. NUSSBAUM (1907) vor. Er fand nach Reizung des Ramus cutaneus lateralis antebrachii et manus des N. brachialis mit tetanisierenden Induktionsströmen eine bedeutende Erweiterung der Drüsenausführgänge und Abflachung der Zellen bei einem nicht kopulierten Männchen von *R. fusca* als Zeichen vermehrter Sekretionstätigkeit.

## e) Die Sekrete der Hautdrüsen der Amphibien.

Das Auftreten der Mucigengranula in den Schleimdrüsen und das mikrochemische Verhalten derselben in den verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung wurde schon früher besprochen. Hier soll nur nochmals daran erinnert werden, daß beim ersten Entstehen des geformten Sekretes Schleim- und Giftdrüsen das gleiche Aussehen zeigen, d. h. es kommt in beiden Fällen zur Entwicklung kleiner, dicht gedrängter, azidophiler Körnchen. Während aber diese in den Schleimzellen immer sehr klein bleiben und in einem bestimmten Zeitpunkt ihr färberisches Verhalten ändern, wachsen die Granula der Giftzellen zu sehr bedeutenden Dimensionen heran und bleiben, solange sie als solche am fixierten Objekt nachweisbar sind, azidophil. Auch gegenüber der HEIDENHAINschen Hämatoxylineisenmethode besteht zunächst Übereinstimmung in der Reaktion der Granula beider Drüsenformen, indem sie sich intensiv schwärzen, eine Eigenschaft, die im weiteren Verlauf der Entwicklung der „Giftkörner“ verschwindet. Derartige Körner erscheinen daher im HEIDENHAINschen Präparat hellgrau oder graugelb bzw. in Spiegelfärbung mit schwarzem Zentrum. Der erste Autor, der die Umwandlung der Sekretkörperchen bei ihrer fortschreitenden Entwicklung erkannte und dieselbe, soweit sie durch die Untersuchung des fixierten Objektes festzustellen war, beschrieb, war M. HEIDENHAIN.

Die frische Drüse bzw. das frische Sekret untersuchte beim *Salamander* DRASCH (1892), nachdem schon LEYDIG (1876) bei *Bombinator* und *Bufo vulgaris* ovale, stark lichtbrechende Körperchen im frischen Sekret gefunden und ENGELMANN die Sekretkörner in den Körnerdrüsen der Froschhaut untersucht hatte. Sie bestehen nach ihm „nicht aus Fett, wie man auf Grund einiger mikrochemischer Reaktionen und ihres fettähnlichen Glanzes wegen hier und da angenommen hat, sondern aus einer quellungsfähigen Substanz, die wahrscheinlich außer albuminoiden Körpern einen mit ZALESKYS Samandarin verwandten oder identischen Stoff in größerer Menge enthält“. Im frischen Sekret der Giftdrüsen vom *Salamander* fand DRASCH zweierlei Körner, die sich durch ihr optisches Verhalten unterscheiden. „Die eine Art erscheint fettig glänzend, die andere grau. Die Größe der ersteren wechselt; die grauen Körnchen sind unter sich ziemlich gleich. Jene zeigen nun eine außerordentlich komplizierte Doppelbrechung, während die zweite Art optisch inaktiv ist. Entleert man eine Drüse dadurch, daß man den Ausführgang mit einer Nadel punktiert, so wird das Sekret allmählich dünnflüssiger und schließlich treten einige nur schwach opalisierende Tropfen aus. Damit ist die Drüse erschöpft. Je dünnflüssiger das Sekret wird, desto spärlicher werden die doppelbrechenden Körner. Es tritt aber dann eine neue Art doppelbrechender Elemente im Sekret auf in Form kleiner prismatischer Täfelchen und kreisrunder Scheibchen, die sich im polarisierten Licht genau so verhalten wie ein Kreisschnitt des Elastizitäts-

ellipsoids.“ Durch Zusatz von Säuren (5proz.  $\text{HNO}_3$ , verdünntes  $\text{HCl}$ ) werden die doppelbrechenden Körner aufgelöst und es treten Kristalle von Nadeln und Nadelbüscheln auf, die höchst giftig wirken. Da die doppelbrechenden Körner durch alle Reagentien, welche die optisch inaktiven Körner konservieren, aufgelöst werden, so folgert daraus DRASCH, daß dieselben mit den Körnern der „Giftzellen“ nicht identisch sein können. Dem naheliegenden Einwand, daß „die Giftzellen ihren Inhalt zunächst in das Drüsenlumen entleeren und die Giftkörner bei ihrem längeren Verharren daselbst erst vollständig reifen,“ glaubt DRASCH von vornherein dadurch zu begegnen, daß er auf die Lage der doppelbrechenden Körner im „Syncytium“ als deren „Keimlager“ hinweist. Schließlich gelangt DRASCH zu dem Resultat, daß die Giftzellen der Autoren mit der Bereitung des giftigen Prinzipes unmittelbar nichts zu tun haben. Diese Anschauung darf durch die schon früher erwähnten Untersuchungsergebnisse von NIERENSTEIN wohl als widerlegt gelten. Es kann keinem Zweifel unterworfen sein, daß *die verschiedenen Formen von Sekretkörperchen in den Giftdrüsen von Salamandra nur verschiedenen Entwicklungsstadien entsprechen und daß es tatsächlich nur eine Art von „Giftkörnern“ gibt.*

Entnimmt man den Giftdrüsen ihren milchigen Inhalt und untersucht ihn nach Zusatz einer 0,6proz.  $\text{NaCl}$ -Lösung, so findet man, daß die Masse aus einer dickflüssigen Grundsubstanz und zahllosen, in ihr suspendierten Kugeln besteht. Es lassen sich die zwei Arten von DRASCH ohne weiteres unterscheiden. Die Kügelchen der einen Art sind schwächer lichtbrechend, werden durch 0,6proz.  $\text{NaCl}$ -Lösung, die mit  $\text{HCl}$  schwach angesäuert ist, nicht verändert und lassen sich durch  $\text{HNO}_3$  und andere fixierende Reagentien gut erhalten. Durch saure Farbstoffe werden sie im fixierten Zustand intensiv gefärbt und entsprechen offenbar jenen Körnern, welche das Innere der noch nicht voll entwickelten Giftzellen erfüllen. Die Kügelchen der zweiten Art überwiegen in der Regel an Zahl und stellen ebenfalls homogene, stark lichtbrechende Kugeln dar, sind aber größer und zeigen verschiedenen Reagentien gegenüber ein charakteristisches Verhalten. Bei Zusatz von Wasser quellen sie auf und es hebt sich ein zartes Bläschen ab, innerhalb dessen die stark lichtbrechende Kugel eingeschlossen liegt, die sich rasch verkleinert. Es entsteht zunächst eine Spindel und schließlich ein nadel- oder hantelförmiges Gebilde, woraus dann im Laufe der weiteren Schrumpfung ein an seinen Enden leicht verdicktes Stäbchen hervorgeht. Fixiert man die Sekretkörperchen mit konzentriertem Sublimat und wäscht mit Wasser aus, so verschwindet die stark lichtbrechende Substanz ganz und es entsteht eine Hohlkugel, die von dem äußeren Bläschen scharf geschieden ist. Zusatz von konzentriertem  $\text{H}_2\text{SO}_4$  bewirkt das Aufschießen langer nadel-förmiger Kristalle rings um die einzelnen Kügelchen unter gleichzeitigem Verschwinden der stark lichtbrechenden Substanz. Erwägt man, daß



die Sekretkörperchen nicht homogene Kügelchen darstellen, sondern Gebilde, denen eine „Struktur“ zukommt, an denen man Hüllen und einen besonderen „Inhalt“ unterscheiden kann, erwägt man ferner, daß die Hüllen die allen pflanzlichen und tierischen Protoplasten zukommende Eigenschaft besitzen, ihre Integrität nur unter bestimmten osmotischen Druckverhältnissen zu bewahren, erwägt man schließlich, daß während der Entwicklung der Sekretkörperchen eine stetige Zunahme des in ihnen angesammelten Inhaltes erfolgt, also ein Vorgang, der ohne aktive Beteiligung der Körperchen kaum vorstellbar ist, so muß man wohl jener Auffassung zustimmen, die in ihnen Elementarorgane der Zelle sieht, Differenzierungen des Plasmas, die eine bestimmte chemische Arbeit leisten, wie in so vielen anderen Fällen die „Granula“ sezernierender Elemente (NIRENSTEIN). Mit der Reifung der Sekretkörperchen geht Hand in Hand ein Verschwinden der Zellgrenzen und ein Zusammenfließen der metamorphosierten Zellen zu einer einheitlichen Masse, die dann als „Sekret“ ausgestoßen wird.

Es ist eine längst bekannte Tatsache, daß das Hautdrüsensekret einer Anzahl nackter Amphibien giftige Substanzen enthält und es sind namentlich *Kröten* und *Salamander*, über deren Giftigkeit zum Teil sehr übertriebene Anschauungen herrschen. Aber schon dem Hautsekret der *Frösche* kommt pharmakologische Wirksamkeit zu. Schon P. BERT (1885) gibt an, daß es ihm gelungen sei, zwei Distelfinken durch subkutane Injektion des aus zwölf Fröschen durch Abschaben der Hautdrüsen an der Halsgegend gewonnenen Sekretes unter Respirationsbeschleunigung, Krämpfen und Lähmungserscheinungen zu töten. Das Sekret von zehn Fröschen bewirkte bei einem kleinen Frosch allgemeine Lähmung, Herzstillstand und Tod. FÜHNER (1910) prüfte die Wirkung des Froschhautsekretes auf das isolierte Herz. Es wurden Auszüge aus der Haut der hinteren Körperhälfte verwendet, die mit der Schere in kleine Stücke zerschnitten und dann mit Glassplittern zu einer dicken schaumigen Masse zerrieben wurden. Nach Zusatz von 10 ccm Ringerlösung und  $\frac{1}{2}$ stündigem Stehen wurde filtriert, wobei 7—8 ccm einer trüben, beim Wasserfrosch grauen, beim Grasfrosch graugelben Flüssigkeit erhalten wurden. Der Auszug aus der Haut von *R. fusca* bewirkte am Herzen von *R. esculenta* geringfügige Steigerung der Leistungsfähigkeit, während das eigene Herz des Tieres fast unbeeinflusst blieb. Stärker wirksam erwies sich der unter gleichen Bedingungen hergestellte Auszug aus der Haut des Wasserfrosches. Hier trat am eigenen Herzen rasch diastolischer Stillstand ein, der sich unter Fortdauer der Vorhofspulse bald wieder löste. Im Anschluß an Mitteilungen über ein Pfeilgift berichten W. CASPARI u. A. LOEWY (1912) über einige Versuche mit *Esculentengift*. Alle diese Angaben sind um so zweifelhafter, als nach FÜHNER (l. c.) auch die Blutkörperchen von Fröschen eine ähnliche giftige Wirkung entfalten. Eine eingehende Untersuchung verdanken wir F. FLURY

(1917). Er fand, daß zur Prüfung auf pharmakologische Wirksamkeit das durch elektrische Reizung lebender Frösche erhaltene Hautdrüsensekret am besten geeignet ist. Die Tiere sondern dabei reichlich stark schäumendes Sekret ab, das eine eigentümlich riechende, milchige Flüssigkeit von schwach gelblicher Farbe darstellt. Sie ist ein Gemisch aus dem sauren Inhalt der Giftdrüsen (Körnerdrüsen) und alkalisch reagierendem Schleim. Trocknet man die durch Watte gegossene trübe Flüssigkeit im Vakuum, so erhält man eine gelbliche spröde Masse, die sich in Wasser oder Ringerlösung leicht zu einer trüben, beim Schütteln stark schäumenden Flüssigkeit auflöst. In frischem Zustande steht das Sekret nach seiner Wirkung den stärksten Schlangengiften nahe. *Mit der aus einem großen Wasserfrosch gewonnenen Sekretmenge kann man Dutzende von Kaninchen tödlich vergiften.* Die wirksamen Stoffe zeigen die Eigentümlichkeit, daß sie mit den verschiedensten Zellen, Geweben und Flüssigkeiten des Körpers reagieren und von diesen gebunden werden, und es sind daher auch die Folgeerscheinungen bei Totalvergiftung durch subkutane Injektion weniger sicher als die Beobachtung an isolierten Organen. Das Sekret schmeckt scharf bitter und erzeugt im Schlunde Kratzen. Beim Pulverisieren des trockenen Rückstandes erregt der Staub starke Tränenabsonderung, Niesen, Husten und wohl auch Hals- und Brustschmerzen. Auch bei den Fröschen selbst beobachtet man Reizerscheinungen an den Augen, besonders der Hornhaut. Noch viel auffallender äußert sich die Wirkung nach Einträufelung von Sekretlösungen in den Bindehautsack von größeren Warmblütern. Bei *Kaninchen* löst schon die Applikation geringster Mengen heftige Abwehrbewegungen aus, es erfolgt dauernder Lidschluß, Tränen, Rötung und Schwellung der Conjunctiva. Nach einigen Tagen treten schwere Gewebszerstörungen, Verwachsungen der Bindehaut und Leukoma der Cornea auf. Weniger empfindlich erwiesen sich *Vögel*. Am *isolierten Esculenten- und Temporarienherten* trat regelmäßig systolischer Stillstand ein. Daneben kommt es oft, aber nicht immer, zu Verlangsamung und Verstärkung der Schlagfolge. Mischungen von Hautsekret mit Blut werden allmählich unwirksam. Quergestreifte Skelettmuskeln werden schon durch schwache Sekretlösungen (1: 50 000) schnell gelähmt; stärkere Lösungen bewirken dauernde Verkürzung. Einzelne isolierte Muskelfasern zeigen in Berührung mit den Giftlösungen wurmförmige Krümmung und starke Verkürzung. Bei intravenöser Injektion treten Verlangsamung der Herzstätigkeit und Sinken des Blutdruckes ein, und schließlich erfolgt der Tod unter Lähmung der Respiration. Auch die glatten Muskeln der Gefäße und des Uterus werden stark beeinflusst (Gefäßverengung). Bemerkenswert ist auch die *hämolytische Wirkung* des Esculentensekretes. Am empfindlichsten erwies sich das Blut vom Menschen und vom Hund, am wenigsten empfindlich das von Vögeln und Fröschen.

Chemische Zusammensetzung.

Beim Versuch, die Giftwirkung des Esculentensekretes nach pharmakologischen Grundsätzen zu deuten, ist die Frage nach der *chemischen Zusammensetzung* von besonderer Wichtigkeit. Nach den Untersuchungen von FLURY stellt das Sekret ein Gemisch von zahlreichen, sehr verschiedenen Stoffen dar, unter denen Eiweißkörper vorherrschen. Das durch elektrische Reizung gewonnene Sekret lieferte getrocknet einen Rückstand, der zerrieben ein Pulver von folgender Zusammensetzung ergab:

Gesamt-N . . . . .	12,00 vH
Eiweißkörper . . . . .	78,75 „
Ätherlösliche Stoffe (Fette und Lipide): . . . . .	3,70 „
Cholesterin . . . . .	0,88 „
Alkohollösliche Stoffe . . . . .	20,40 „
Durch Phosphorwolframsäure fällbare Stoffe . . . . .	48,60 „
Leucin . . . . .	7,20 „
Asche . . . . .	5,14 „

Außerdem enthält das Sekret geringe Mengen flüchtiger Substanzen von eigenartigem Geruch. Der Gehalt an im Wasser unlöslichen Substanzen ist im frischen Sekret nicht hoch (Fett, Cholesterin, Epidermisschüppchen), nimmt aber bei längerem Aufbewahren der Trockensubstanz zu. In der Asche wurden Ca, Ka, Na, Cl, H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, H<sub>3</sub>PO<sub>4</sub> und Spuren von Si und Fe nachgewiesen. Eiweißabbauprodukte waren reichlich vorhanden. Im Filtrat vom koagulierbaren Eiweiß waren noch Albuminosen, Peptone und reichlich Aminosäuren vorhanden, ferner Mucin und Nukleoproteide und geringe Mengen freier Purinsubstanzen. Dieser chemische Befund findet in der Sekretbildung durch Zerfall ganzer Zellen seine Erklärung. Als eiweißhaltige Flüssigkeit gibt das Esculentenhautsekret auch die meisten für Eiweiß und diesem nahestehende Verbindungen charakteristischen Farbenreaktionen. Bei Ausführung der BINERT-Probe entsteht rote Färbung. Mit Spuren von Diazobenzolsulfosäure färbt sich das mit Soda versetzte Filtrat tief kirschrot (*Histidin*). Konz. H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> löst das Sekret mit gelber Farbe und starker grüner Fluoreszenz der Lösung. Zugabe von Glyoxylsäure bewirkt tiefblaue Färbung, die beim Verdünnen in Violett umschlägt. Durch Erhitzen mit etwas Rohrzucker und HCl färbt sich das Sekret blaurot (Tryptophanprobe nach COLE). Die Pyrrolreaktion (Purpurfärbung eines mit HCl befeuchteten Fichtenspanes) war stark positiv. *Eine für das Hautsekret der Frösche und anderer Anuren charakteristische Reaktion* entsteht, wenn man eine wässrige, alkalisch gemachte Lösung mit etwas Jodlösung versetzt. Das Gemisch färbt sich prachtvoll violett oder purpurrot. Durch Alkohol entstehen in wässrigen Lösungen von Esculentenhautsekret Fällungen von koaguliertem Eiweiß. Die Filtrate geben noch starke Biurettreaktion. Auch alle sogenannten Alkaloidreagentien (AuCl, PtCl, HgCl, Jodjodkalium, Metaphosphorsäure, Phosphorwolframsäure, Gerbsäure, Pikrin-

säure, Phosphormolybdänsäure) geben Fällungen der wirksamen Substanz, die sich durch Kochen mit Äthyl- oder Methylalkohol wieder leicht aus den Niederschlägen extrahieren läßt. Beim Sättigen einer wässrigen Sekretlösung mit NaCl entsteht ein voluminöser weißer Niederschlag, der sich in Tierversuchen stark wirksam erweist. Kocht man ihn mit Alkohol aus, so geht die wirksame Substanz in Lösung. Nach Verdampfen des Alkohols wurde sie in Wasser gelöst. Die Lösung gab Biuretreaktion und schäumte stark beim Schütteln. Durch Einträufeln der alkoholischen Lösung in Äther wurde die wirksame Substanz wieder ausgeschieden. Die Aussalzung mit NaCl ist unvollständig; das Filtrat von dem Niederschlag ist noch stark wirksam. Zusatz von Ammonsulfat bewirkt noch weitere Fällung wirksamer Substanz. Die Fällung durch dieses Salz ist also vollständiger als die durch NaCl. Das Ergebnis dieser Versuche macht es wahrscheinlich, daß die wirksame Substanz nicht nur an fällbares Eiweiß gebunden ist, sondern daß sich auch noch im Filtrat nicht koagulierbare, eiweißartige Stoffe (Albumosen, Peptone) finden, an die die wirksame Substanz gebunden sein kann. Zur Abscheidung der Eiweißstoffe von Albumosencharakter benutzte FLURY die Methode der Sättigung mit  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  bei  $39^\circ$ . Das Filtrat von der so erhaltenen Fällung enthielt immer noch peptonartige Stoffe, gab rotviolette Biuretreaktion und war ebenfalls noch stark wirksam. Eine Abtrennung von wirksamer *abiureter* Substanz aus dem alkohollöslichen Teil des Froschhautsekretes war nicht zu erzielen. Ebenso wenig gelang dies durch Dialyse wässriger Lösungen. Das Dialysat schäumt beim Schütteln, gibt Eiweißreaktionen und erwies sich noch stark wirksam.

Bei Hydrolyse mit heißen Mineralsäuren oder Alkalien tritt eine Zerlegung des Sekretes unter Verlust seiner Wirksamkeit ein. Trotzdem gelang bei Verarbeitung größerer Mengen (40—50 g) Trockensubstanz in mehreren Fällen die Abtrennung von *N-freien* Verbindungen, die nach allen Beobachtungen in naher Beziehung zu den wirksamen Substanzen stehen. Diese Produkte der Säurehydrolyse waren Gemische von neutralen Verbindungen und Säuren, die beim Lösen in  $\text{H}_2\text{SO}_4$  die für verschiedene Gallensäuren und manche Cholesterinderivate charakteristische Fluoreszenzerscheinungen zeigten. Möglicherweise handelt es sich um *Abbau- oder Oxydationsprodukte des Cholesterins*. Wie in seinem Aussehen und chemischen Verhalten, so steht das Hautsekret von *R. temporaria* auch in seiner pharmakologischen Wirkung dem *Esculenten*-Sekret sehr nahe, nur ist es schwächer wirksam.

Über das *Krötenhautsekret* sind wir durch zahlreiche Untersuchungen sehr genau unterrichtet. Es stellt eine rahmweiße Masse dar und enthält mehr in Wasser unlösliche Stoffe als die meisten anderen Amphibienhautsekrete. Es ist stark eiweißhaltig und gibt daher alle bekannten Eiweißreaktionen. Mit Diazobenzolsulfosäure und Soda entsteht eine

blutrote, mit Jod und Alkali eine purpurrote oder violette Färbung. Die Auffindung großer Mengen von Adrenalin im Sekret von *Bufo agua* legte eine Prüfung auch bei anderen Krötenarten nahe. Nach FLURY nimmt das Hautsekret von *Bufo vulgaris* var. *cinerea* bei Zusatz verdünnter Eisenchloridlösung eine schön smaragdgrüne oder blaugrüne Färbung an. Er hält daher auch in diesem Falle die Anwesenheit von Adrenalin oder einer Vorstufe, die erst beim Stehen an der Luft in dieses übergeht, für wahrscheinlich. J. R. PEREIRA (1926) fand aber bei der physiologischen Prüfung des Giftes von *Bufo marinus* nur geringe oder gar keine Adrenalinwirkung. Dagegen gibt V. NOVARO (1923) an, daß das aus den Ohrdrüsen („Parotiden“) ausgepreßte Sekret 1—3,5 vH Adrenalin enthält.

Die Giftigkeit des Krötenhautsekretes wurde an verschiedenen Tieren einwandfrei festgestellt. VULPIAN (1855/56) experimentierte an Hunden, Meerschweinchen und Fröschen und unterscheidet bei subkutaner Einverleibung vier Perioden der Giftwirkung: 1. ein Stadium der Erregung, 2. eine Periode der Erschlaffung, 3. eine solche der Brechneigung und 4. das Auftreten von Krämpfen und darauf Tod. Bei Eröffnung des Thorax vergifteter Hunde sah VULPIAN sofort nach dem Tode das Herz stillstehen, die Vorhöfe und Hohlvenen stark gefüllt. Bei Meerschweinchen nahm die Zahl der Herzschläge stark ab. An Fröschen tritt systolischer Herzstillstand ein. Kröten fand VULPIAN gegen ihr eigenes Gift sehr widerstandsfähig, wenn nicht immun, was später D. FORNARA bestätigte. Dagegen scheinen Frösche ziemlich empfindlich zu sein. ZAPP (1923) fand drei Exemplare von *R. esculenta*, die sich mit zwei Kröten (*B. variabilis*) zusammen in einem Beutel befanden, nach 2 Stunden fast tot. Doch erholten sie sich wieder nach kurzem Aufenthalt in frischem Wasser. FORNARA gewann Krötenhautsekret in der Weise, daß er die Tiere auf einen Rahmen spannte und sie dann mit Induktionsströmen reizte, während sie mit Wasser oder Alkohol berieselt wurden. Die ablaufende Flüssigkeit wurde eingetrocknet und der Rückstand mit Alkohol behandelt. Später verwendete er auch alkoholische Extrakte aus getrockneten und zerkleinerten Häuten von *Bufo viridis*. Nach dem Abdestillieren des Alkohols wurde der Rückstand abermals mit absolutem Alkohol ausgezogen. Es hinterblieb dann nach dem Verdunsten des Alkohols eine etwas hygroskopische, eigenartig riechende, gelbrote Masse („Phrynin“ FORNARAS). In dem Sekret der Bauch- und Rücken haut von *Bufo vulgaris* und *Bombinator* wies F. PRÖSCHER (1902) ein von ihm als „Phrynolysin“ bezeichnetes hämolytisch wirkendes Gift nach, welches aber nicht isoliert und chemisch untersucht wurde. Nach PIEROTTI (1906) ist das Krötengift in erster Linie ein Herzgift. Bei starker Dosis tritt zunächst Reizung und später Lähmung des Vagusapparates ein, bei schwacher Dosis Verstärkung der Herztätigkeit. Es wurden weiter wechselnde Störungen der Atmung, sowie Reizung des

Magen-Darmkanals (Erbrechen) beobachtet. NOVARO (l. c.) sah bei subkutaner Injektion an Hunden Blutdrucksteigerung und Pulsbeschleunigung, später Absinken des Blutdruckes und Pulsverlangsamung (auch nach Vagusdurchschneidung). Am isolierten Kaninchen- oder Meerschweinchendarm soll noch bei Verdünnungen von 1:200 000 stärkste Kontraktion eintreten, am Froschauge Pupillenerweiterung. An einem Mann, der, wie es in Argentinien üblich ist, wegen Herpes (facialis) mit Auflegen lebender Kröten behandelt worden war, sah NOVARO (1922) eine enorme lokale Entzündung mit Geschwürsbildung, Parese der Beine Nackensteifigkeit und Pupillenerweiterung auftreten. Am nächsten Tage entwickelte sich Opisthotonus, es traten Konvulsionen und heftiges Erbrechen ein und schließlich nach 32 Stunden der Tod. Auch in Versuchen mit Hunden zeigten sich nach Aufbinden von Kröten auf den Bauch schwere Vergiftungserscheinungen. Die Tiere wurden durch elektrische Reizung zur Sekretion angeregt und 2—3 Stunden liegen gelassen. Bei Skarifikation trat der Tod der Hunde nach etwa 1 Stunde unter Pulsverlangsamung, starker Pupillenerweiterung, Speicheln, Erbrechen, Krämpfen und schließlich Lähmung ein. Die tödlichen Gaben betragen:

- für Tauben: 1 mg pro Kilogramm Körpergewicht (intravenös).
- für Kaninchen: 0,5—5 mg pro Kilogramm Körpergewicht (intravenös).
- für Meerschweinchen: 2—5 mg pro Kilogramm Körpergewicht (intravenös).
- für Frösche: subkutane Injektion von 100 mg in 1 Tag.
- Kröten starben nicht bei subkutaner Injektion von 500 mg.

Den ersten Versuch einer *chemischen* Untersuchung des Krötengiftes unternahm auf Veranlassung von MAGENDIE PELLETIER (1817). Er fand in dem Hautsekret eine Säure, eine fettartige Substanz und einen der Gelatine ähnlichen Eiweißkörper. GRATIOLET und CLOËZ hielten die wirksame Substanz für eine organische Base (ein Alkaloid), welche in Alkohol, Äther und mit HCl angesäuertem Wasser sich löst und aus den Lösungen durch Platinchlorid, Quecksilberchlorid oder Ammoniak gefällt wird. Auch CASALI u. FORNARA (1871—1879) nahmen an, daß das wirksame Prinzip eine N-haltige Base sei, für welche sie den Namen „*Bufoidin*“ vorschlugen. CALMELS (1884) hielt die wirksame Substanz des Krötengiftes für *Methyl-Carbylamin*. Das Sekret sollte auch *Isocyanessigsäure* enthalten. Auch bei *Triton cristatus* will CALMELS eine Isocyanverbindung im Hautsekret gefunden haben. Einen wesentlichen Fortschritt brachten erst die Untersuchungen von E. S. FAUST (1898 bis 1906). Ihm gelang es, aus dem Hautsekret der Kröte zwei einander chemisch nahestehende giftige Substanzen zu isolieren, das digitalinartig wirkende „*Bufootalin*“ und das viel schwächere „*Bufofinin*“. Fast gleichzeitig veröffentlichten PHISALIX u. BERTRAND ihre Untersuchungen über denselben Gegenstand. Sie beschreiben die Wirkungen

eines *nicht isolierten* und chemisch nicht charakterisierten Körpers, den sie „*Bufotenin*“ nannten. FAUST konnte sich aber von dem Vorhandensein desselben weder auf pharmakologischem noch auf chemischem Wege überzeugen. FAUST verarbeitete die abgezogenen Häute von mehr als 2000 zur Laichzeit gefangener und mit Chloroform getöteter Kröten (*B. vulgaris*). Dieselben wurden 2—3 Wochen unter 96proz. Alkohol aufbewahrt, der alkoholische Auszug abdestilliert, der braune Rückstand mit Wasser ausgezogen und filtriert. Das Filtrat enthält das Bufotalin, während das Bufonin im Rückstand verbleibt. Zur Darstellung des letzteren wurde der Filtrerrückstand wieder mit Alkohol extrahiert und die alkoholische Lösung durch Destillation eingengt, wobei sich das Bufonin in feinen Nadeln oder derberen Prismen ausscheidet, die bei der Elementaranalyse für die Formel ( $C_{34}H_{54}O_3$ ) gut übereinstimmende Werte ergaben. Das Bufonin ist leicht löslich in Chloroform, Benzol und heißem Alkohol, schwerer löslich in Äther, sehr wenig in kaltem Alkohol und Wasser. Es ist eine neutrale Verbindung, unlöslich in Säuren und Alkalien. Seine Anwesenheit im Krötenhautsekret bedingt (neben Fett) wahrscheinlich das milchartige Aussehen des Sekretes. Löst man ein wenig Bufonin in Chloroform und schichtet darunter konz.  $H_2SO_4$ , so entsteht an der Grenzfläche eine dunkelrote Zone. Beim Durchmischen färbt sich das Chloroform rot und schließlich purpurfarbig. Die  $H_2SO_4$  zeigt grünliche Fluorescenz. In Essigsäure-Anhydrid gelöst und mit konz.  $H_2SO_4$  gemischt, zeigt das Bufonin ein ähnliches Farbenspiel wie das Cholesterin. Das Bufotalin geht bei der Behandlung der Rückstände alkoholischer Auszüge von Krötenhäuten mit Wasser in dieses über und kann nach vorhergehender Reinigung solcher Auszüge mit Bleiessig nach Entfernung des Bleies durch Kaliumquecksilberjodid gefällt werden. Aus diesen Fällungen wird es dann mit Silberoxyd freigemacht und hierauf mit Chloroform ausgeschüttelt und mit Petroläther gefällt. Man erhält so amorphe Analysenpräparate, die die Formel ( $C_{34}H_{46}O_{10}$ ) ergaben. Das Bufotalin ist leicht löslich in Chloroform, Alkohol, Eisessig und Azeton, unlöslich in Petroläther, ziemlich schwer löslich in Benzol und in Wasser. Seine wässrige Lösung ( $2\frac{1}{2}$  pro Mille) reagiert *sauer*. In wässrigen Alkalien ist das Bufotalin leicht löslich und bildet mit diesem Salze, die stark bitter schmecken. Während das *Bufonin* ein cholesterinartiger Körper zu sein scheint, zusammengesetzt aus zwei durch C-Atome verbundenen Gruppen ( $C_{17}H_{26}OH$ ), in welchen die beiden OH-Gruppen frei und durch Cl ersetzbar bleiben, scheint das *Bufotalin* keine solchen im Molekül zu enthalten. FAUST vermutet, daß es sich um ein Oxydationsprodukt des Bufonins handelt. Durch Behandlung des letzteren mit Kaliumbichromat und  $H_2SO_4$  erhielt er einen Körper, der, wenigstens in pharmakologischer Hinsicht mit dem Bufotalin übereinstimmt. H. HANDOVSKY (1920) fand im Krötenhautsekret noch einen basischen Stoff, der bei saurer Reaktion in Chloroform unlöslich ist,

durch Phosphorwolframsäure gefällt wird, das FOLINSche Adrenalin-reagens in sodaalkalischer Lösung intensiv bläut und die Fichtenspanreaktion gibt. Der freien Base entspricht die Formel  $(C_6H_9NO)$  mit dem Molekulargewicht 111. Sie paßt zu einem *N-Methyl-Hydro-pyridin* oder *N-Methyl-Pyrrol*. Der neue Krötengiftbestandteil scheint mit dem „*Bufotamin*“ von PHISALIX und BERTRAND identisch zu sein und HANDOVSKY schlägt daher vor, diesen Namen für das neue Alkaloid zunächst beizubehalten. Die geringe Menge desselben — eine Kröte enthält etwa 20 mg Bufotalin und nur 0,7 mg Bufotenin — bedingt es, daß es für die Gesamtwirkung des Krötengiftes kaum in Betracht kommt.

H. WIELAND (1922) versuchte Beziehungen des Bufotalins, dem er die Formel  $(C_{24}H_{30}O_3)$  zuschreibt, zu den Gallensäuren nachzuweisen. Es hat sich ergeben, daß das aus dem alkoholischen Auszug der Häute unserer einheimischen Kröte dargestellte Bufotalin bereits ein Abbau-produkt des wahren Giftstoffes ist. Dieser — *Bufotoxin* genannt — steckt in dem in Chloroform unlöslichen Anteil des Alkoholauszuges. Ihm kommt die Zusammensetzung  $(C_{40}H_{62}O_{11}N_4)$  zu. Schon beim Kochen mit ganz verdünnter HCl wird aus ihm der Kern des Moleküls als Bufotalin abgespalten. Dabei entsteht Wasser, Essigsäure und das mit Phosphorwolframsäure fällbare *Suberyl-Arginin*  $(HO_2C(CH_2)_6 \cdot CO \cdot NH \cdot C(NH) \cdot NH(CH_2)_3 \cdot CH(NH_2) \cdot COOH)$ . Da Bufotoxin kaum mehr saure Eigenschaften besitzt, wird die Carboxylgruppe der Harnsäure esterartig mit dem Bufotalin verknüpft sein. Bei Einwirkung von konz. HCl auf das im Bufotoxin gebundene Bufotalin entsteht aus diesem Bufotalin, welches durch Hydrierung Bufotalan  $(C_{24}H_{38}O_3)$  liefert, ein Lacton, dessen Oxyssäure mit der *Desoxycholsäure* isomer ist. Das Bufotoxin wird gewonnen, indem der Rückstand der Alkoholauszüge der Krötenhäute mit Petroläther von Fett und Cholesterin, mit Chloroform vom Bufotalin befreit wird. Bei sorgfältigem Arbeiten fehlt dieses aber ganz. Dann wird der in Chloroform unlösliche Rest mit Alkohol bei 40—50° ausgezogen und durch fraktionierte Fällung mit Petroläther gereinigt. Der alkohol-petrolätherischen Lösung läßt sich das Toxin durch Wasser entziehen, aus dem es sich kristallinisch absetzt.

Was die Wirkung des von FAUST dargestellten „Bufotalins“ betrifft, so soll sich dieselbe, abgesehen von einer lokalen Reizung, ausschließlich auf das Herz erstrecken und der Digitaliswirkung entsprechen (Pulsverlangsamung, Verstärkung der Systolen, Herzperistaltik und endlich Stillstand). Sehr auffallend ist der Unterschied in der Wirkung des Bufotalins auf das Frosch- und Krötenherz. Am ausgeschnittenen Froschherzen bewirken Konzentrationen von 1:200 000 Rhythmusstörungen und schließlich diastolischen Stillstand. Typisch für das Vergiftungsbild ist das Auftreten von Perioden, die sich über Stunden ausdehnen können. Am Krötenherzen bewirken Konzentrationen von 1:100 000 noch keine erkennbaren Veränderungen. Erst bei 1:50 000 ist



eine geringe Wirkung festzustellen. Unmittelbar nach Einbringen der Giftlösung nehmen die systolischen Ausschläge um  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$  ab. Dies ist sehr ausgeprägt bei Konzentrationen von 1:10 000. Es tritt dann sehr bald Periodenbildung ein. In der Konzentration von 1:5000 stellt Bufotalin das Krötenherz fast momentan in Diastole still. *Während am Froschherzen die Systolen verstärkt werden und schließlich Stillstand in Mittelstellung oder in Kontraktion erfolgt, ist von dieser tonusfördernden Wirkung des Giftes am Krötenherzen nur bei den höchsten Konzentrationen eine leichte Andeutung zu bemerken.*

H. WIELAND fand bei Speisung des Krötenherzens mit Ringerlösung von verschiedenem Ca-Gehalt, daß das Optimum bei 0,02proz.  $\text{CaCl}_2$  liegt, also in derselben Höhe wie für den Frosch. Während aber Steigerung des Ca-Gehaltes bei diesem Tier eine Vermehrung des Herzmuskeltonus verursacht, tritt beim Krötenherzen eine Verminderung ein. Die paradoxe Reaktion des letzteren gegen Ca gibt nun eine Erklärung für die Unempfindlichkeit der Kröte gegen digitalisartig wirkende Herzgifte. LOEWI (1917) hat gezeigt, daß Strophanthin in Ca-freier Ringerlösung am ausgeschnittenen Froschherzen die typische Kontraktur nicht auslöst und daraus geschlossen, daß dieses Gift in besonderer Weise für Ca empfindlich mache und daß die Vergrößerung der Systole, die Rhythmusänderungen und die systolische Kontraktur nach Strophanthin nichts anderes darstellt, als die Ca-Wirkung am sensibilisierten Herzen. In der Tat hat sich gezeigt, daß eine Steigerung des Ca-Gehaltes der Speiseflüssigkeit sich am Froschherzen in derselben Weise äußert, wie die Vergiftung mit Strophanthin. Unter der Annahme, daß die Gifte der Digitalisgruppe das Herz gegen Ca empfindlicher machen, wird es nun verständlich, daß Bufotalin wie Digitoxin und Strophanthin am Krötenherzen keine toxische Kontraktur hervorbringen, sondern so wirken, wie vermehrter Ca-Gehalt der Speiseflüssigkeit, d. h. die Systole vermindern und das Herz in Diastole stillstellen. Freilich bedarf die gegensätzliche Wirkung des Ca auf Frosch und Krötenherz noch der weiteren Aufklärung.

Die giftige Wirkung des Hautsekretes von *Salamandra mac.* und *atra*, über welche schon im Altertum und im ganzen Mittelalter vielfach phantastisch übertriebene Vorstellungen herrschten (vgl. die Zusammenstellung in der Arbeit von ZALESKY [1866]), steht über jeden Zweifel fest. Die erste experimentelle Prüfung stammt aus dem 18. Jahrhundert und wurde von LAURENTIUS unternommen (Specimen medicum exhibens synopsis reptilium emendatum cum experimentis circa venerea et antidota reptilium austriacorum. Viennae 1768). Seine Angaben gerieten später in Vergessenheit und erst 1851/52 erschienen wieder zwei Arbeiten von GRATIOLET und CLOEZ, in welchen diese Autoren die Giftigkeit des Salamandersekretes für Vögel feststellten und sich bemühten, den wirklichen Stoff zu isolieren. Die erste erfolgreiche chemische Untersuchung

des Hautsekretes von *Salamandra* unternahm unter HOPPE-SEYLER'S Leitung ZALESKY (1866). Es gelang ihm, daraus eine organische Base zu isolieren, deren Wirkung sich mit der des ganzen Sekretes deckte und nannte dieselbe „*Samandarin*“. Im Jahre 1899 hat dann FAUST bei der Verarbeitung eines großen Materials (1000 Feuersalamander) zwei wirksame Basen in Form kristallinischer Sulfate dargestellt, indem aus den zerkleinerten Tieren durch Extraktion des Breies mit schwach essigsaurem Wasser bei Siedehitze, Fällung des Auszuges mit Bleiessig, Entbleiung mit  $H_2SO_4$ , die Basen mit Phosphorwolframsäure gefällt wurden. Die biuretfreien Samandarinlösungen wurden dann mit  $H_2SO_4$  angesäuert und nochmals mit Phosphorwolframsäure gefällt. Der Niederschlag wurde mit Ätzbaryt zerlegt, zur Entfernung des Baryums mit  $H_2SO_4$  versetzt und die neutralisierte Lösung eingedampft. Es hinterbleibt ein in Alkohol löslicher amorpher Rückstand. Aus der mit Äther versetzten alkoholischen Lösung schieden sich nach einigen Tagen feine Kristallnadeln des Samandarinulfates aus, für welches FAUST die Formel  $(C_{26}H_{40}N_2O)_2 + H_2SO_4$  berechnete. Versetzt man die wässrige Lösung mit Soda oder Natronlauge, so erhält man die freie Base als schwach gelbliches Öl. Übergießt man eine geringe Menge des optisch aktiven Samandarinulfates ( $\alpha_D = -53,69^\circ$ ) mit konz. HCl und erhält die Flüssigkeit einige Minuten im Sieden, so färbt sie sich violett und später tiefblau.

Die Wirkungen des Samandarins betreffen das Zentralnervensystem (Steigerung der Reflexerregbarkeit). Im weiteren Verlaufe werden die automatischen Zentren der Med. oblongata (besonders das Atemzentrum) gelähmt. Vorher treten als Folgeerscheinungen der *Erregung* heftige Konvulsionen (bei Fröschen Tetanus), beschleunigte Respiration, Blutdrucksteigerung und Pulsverlangsamung auf. PHISALIX (1890) bestimmte die tödliche Gabe des Chlorhydrates beim Hunde zu 0,0018 g pro Kilogramm Körpergewicht, während FAUST bei subkutaner Injektion des Sulfates schon 0,0007—0,0009 g tödlich fand. Er weist auf die Ähnlichkeit der Erscheinungen mit denen hin, wie sie bei Säugetieren (besonders beim Hunde) bei Lyssa auftreten.

Das zweite ähnliche, nur schwächer wirkende Alkaloid, das „*Samandarin*“, erhielt FAUST in Form eines sehr schwer löslichen, schwefelsauren Salzes, als er, nach Fällung mit Phosphorwolframsäure und der Zersetzung des Niederschlages mittels *Barythydrat*, die mit  $H_2SO_4$  neutralisierte, vom Bariumsulfat abfiltrierte Flüssigkeit stark einengte. Es schied sich das Samandarinulfat aus der heißen, noch die Biuretreaktion gebenden, neutralen Lösung kristallinisch aus. Die Analysen ergaben die Formel  $(C_{20}H_{31}NO)_2 + H_2SO_4$ . Beim Kochen mit konz. HCl verhält sich dieser Körper genau wie Samandarin. Setzt man zu der wässrigen Lösung des Chlorhydrates dieses Alkaloids Goldchlorid hinzu, so fällt die Goldverbindung der Base kristallinisch aus. Die Analyse dieses Golddoppelsalzes bestätigte die obige Formel. Das Samanda-

ridin scheint im Organismus des Salamanders in bedeutend größerer Menge enthalten zu sein, als das Samandarin. Das Studium der Zersetzungsprodukte des Samandaridins ergab, daß es sich um ein Derivat eines hexazyklischen, Stickstoff im Kern enthaltenden Kohlenwasserstoffes handelt. Bei der Untersuchung des Giftes von *Salamandra atra* (Alpensalamander) fand F. NETOLITZKY (1904) eine von ihm „*Samandatrin*“ genannte, in Form ihres Sulfates gut kristallisierende, in Wasser schwer lösliche Base, deren Zusammensetzung vielleicht der Formel ( $C_{21}H_{37}N_2O_3$ ) entspricht und die sich von dem Samandarin und Samandaridin des Feuersalamanders durch ihre Löslichkeit in Äther unterscheiden soll.

### 3. Reptilien.

Im Vergleich zu dem Reichtum an Hautdrüsen bei Amphibien erscheint die außerordentliche Armut des Integumentes der Reptilien sehr auffallend. Genauer untersucht sind eigentlich nur die sogenannten „*Femoralorgane*“ an der Ventralfläche bei manchen *Lacertiliern*, welche den an gleicher Stelle vorkommenden, schon früher besprochenen „*Schenkeldrüsen*“ gewisser *Anuren* und *Urodelen* entsprechen. Es handelt sich um eine von der Leistengegend bis zum Knie sich erstreckende Längsreihe eigenartig modifizierter Schuppen am Hinterrande des Oberschenkels, die bei männlichen Tieren stärker entwickelt sind als bei weiblichen, am stärksten während der Brunstzeit. F. TÖLG (1905) bezeichnete diese Bildungen als „*drüsenartige Epidermoidalorgane*“, „die aus einem mehr oder weniger vertieften Epidermisfollikel mit basalem Keimlager und einer aus diesem hervorgegangenen verhornten Zellmasse bestehen, die in Form einer Warze aus dem Follikel austritt“. Gewöhnlich ist ein solches Organ einer kegelförmigen Schuppe eingelagert. Selten liegt es inmitten einer Gruppe von rosettenförmig angeordneten Schuppen. Von einer eingehenderen Schilderung glaube ich hier absehen zu dürfen, da die Drüsenatur dieser Bildungen nicht unbestritten geblieben ist und verweise diesbezüglich auf die genaue Beschreibung, welche v. EGGE-LING (1914) gegeben hat.

Den Femoralorganen der *Lacertilier* reihen sich die morphologisch und physiologisch ähnlichen *Moschusdrüsen* der Krokodile an. Diese am Unterkieferwinkel gelegenen Drüsen waren schon CUVIER bekannt. Eine genauere Beschreibung lieferte THOMAS BELL im Jahre 1827. RATHKE erwähnt in seiner Entwicklungsgeschichte der Krokodile und auch in der der Schildkröten ganz kurz das Vorkommen dieser „*Kehldrüsen*“. Später hat sich dann A. VOELTZKOW in seiner Biologie und Entwicklung der äußeren Körperform von *Crocodilus madagascarensis* ebenfalls mit der Anatomie dieser Drüsen beschäftigt und auch die erste histologische Untersuchung geliefert. TANDLER (1901) fand die Drüsen bei einem 2 m langen *Alligator lucius* etwa bohngroß und mit einem komplizierten Muskelapparat ausgestattet; ein Teil desselben gelangt an das vordere

Ende des Drüsenkörpers und endet hier, ein zweiter Teil umgreift schlingenförmig die Drüse und endet in einer derselben vorgelagerten Hauteinstülpung, während ein dritter Abschnitt einen zirkulären Verlauf um den Drüsenkörper zeigt. Bei der Kontraktion des ganzen Muskels wird der Drüsenkörper in jene Hautausstülpung hineingeschoben, der Rand derselben wird aber durch die zweite Portion des Muskels gleichzeitig zurückgezogen, wodurch die Drüse ausgestülpt wird und ein gelblicher Sekretpfropf an der Oberfläche erscheint. Die zirkulären Fasern sind dabei imstande, durch ihre Kontraktion das Sekret aus der Drüse auszupressen. Die stark entwickelte Bindegewebshülle (Capsula fibrosa) sendet zahlreiche Septen in den Drüsenkörper, der bei jungen Tieren von großen Zellen mit blasigem Kern erfüllt ist. Gegen das Drüsenzentrum hin verändern sich die Zellen, die nun plasmaärmer werden und eine fettige Substanz enthalten. An verschiedenen Stellen kommt es dann zur vollständigen Auflösung der Zellen und damit zur Sekretion. Erst später konfluieren die einzelnen Sekretionsherde und treten mit der als Ausführgang dienenden Hautduplikatur in Verbindung. Beim erwachsenen *Alligator* konnte TANDLER immer eine deutliche Membrana limitans und eine angrenzende Keimzellschicht nachweisen. In den mehr zentral gelegenen Schichten sieht man wieder das Auftreten von Fetttropfchen und Hand in Hand damit die Entstehung von Interzellularräumen, so daß typische Riff- und Stachelzellen mit Interzellularbrücken und Dermatosomen auftreten. Die Zelloberfläche zeigt demnach Veränderungen, welche dem Verhornungsprozeß entsprechen. Die Kerne persistieren bis fast an die Sekretgrenze und gehen dann zugrunde; auch die verhornten Zellmembranen persistieren im Sekret lange Zeit. In der Sekretionssphäre sieht man anfangs nur im Kern, später in der ganzen Zelle ganz feine punktförmige Gebilde von braunroter Farbe; dieselben nehmen an Zahl zentralwärts zu und sind auch im Sekret nachweisbar. TANDLER hält es für möglich, daß sie die riechende Substanz der Sekretmasse darstellen. Eigentümlich ist an dieser Drüse die Koinzidenz zweier Prozesse, die in so bedeutendem Maße an keinem Organ vergesellschaftet vorkommen, der Verhornung und der Verfettung. Die einzelnen Zellen verhornen an ihrer Peripherie und verfetten in ihrem Zentrum, dabei ist einmal der eine, das andere Mal der zweite Prozeß stärker entwickelt. Die Drüse sezerniert wohl nach dem Typus der Talgdrüsen der Säugetiere, also durch Zugrundegehen der zelligen Elemente, doch ist die Degeneration mit Verhornung verbunden. (Vgl. hierzu noch A. PETIT und F. GEAY.)

#### 4. Vögel und Säugetiere.

Den größten Gegensätzen hinsichtlich der Entwicklung des Integumentes und besonders der Drüsen begegnen wir bei den Vögeln und Säugetieren. Bei jenen ist die Bürzeldrüse (Gland. coccygea) die einzige

Hautdrüse. Sie entspricht funktionell den Talgdrüsen der Säugetiere und liegt über den untersten Schwanzwirblen zu beiden Seiten der Mittellinie im Fettgewebe eingebettet. Die physiologischen Leistungen der Vogelhaut erschöpfen sich sozusagen in der Erzeugung des Federkleides und es steht damit in Zusammenhang, daß, wie schon im ersten Teil besprochen wurde, die Haut selbst im Vergleich zu der der Säugetiere sehr dünn und drüsenfrei erscheint. Dagegen ist die sekretorische Funktion des Integumentes der Säugetiere außerordentlich stark entwickelt und es stellen hier die Hautdrüsen nicht nur morphologisch sehr verschieden gebaute und äußerst wandlungsfähige Organe dar, sondern sie haben auch physiologisch sehr mannigfache Leistungen zu vollführen. So stehen sie im Dienste der Wärmeregulierung und der Exkretion unbrauchbarer oder sogar für den Organismus schädlicher Stoffe, ferner vermitteln sie den Schutz gewisser Hautstellen gegen Austrocknung oder gegen Feuchtigkeit, die Einfettung der Haare, Lidränder und anderer Hautpartien und dienen endlich der Absonderung spezifischer Riechstoffe und der Milch. Diese große physiologische Bedeutung sichern ihnen auch ein praktisches Interesse für den Arzt, da sie infektiösen und anderen Erkrankungen, sowie entwicklungsgeschichtlichen Entartungen unterworfen sind. Eine weitere Bedeutung für die Phylogenie und Rassenkunde des Menschen ist besonders von SCHIEFFERDECKER betont worden.

Um zu einer richtigen Auffassung der Hautdrüsen der Säugetiere zu gelangen, erscheint, wie schon SCHAFFER (1925) betont hat, eine vergleichende Betrachtung unerlässlich. „Wie allgemein bekannt, unterscheiden wir beim Menschen zwei Arten von Hautdrüsen, die gewöhnlich als *Schweiß-* und *Talgdrüsen* bezeichnet werden. Das unbestrittene Vorkommen dieser zwei Drüsenarten reicht noch nicht 100 Jahre zurück. Noch 1826 hat EICHHORN das Vorhandensein von Talgdrüsen geleugnet und die Haarbälge für die Absonderung des Hauttalges verantwortlich gemacht, bis sie E. H. WEBER (1827) überall mit Ausnahme der Planta und Palma als traubenförmige Bälge nachgewiesen hat. Die Schweißdrüsen wurden erst von PURKINJE entdeckt und 1833 durch seinen Schüler WENDT näher bekannt gemacht. Diese zwei Drüsenarten sind beim Menschen so scharf voneinander in Form, Lage, Entwicklung, Bau und Sekretionstypus verschieden, daß man die Unterscheidung ohne weiteres auf die Tierreihe übertragen hat und gewohnt ist, hier schlechtweg jede Hautdrüse, die nicht Talgdrüse ist, als Schweißdrüse zu bezeichnen, ein Vorgang, der zu ganz falschen Vorstellungen führen muß. Man erkannte aber bald, daß nicht alle Schweißdrüsen Schweiß absondern und KÖLLIKER hat schon 1850 darauf aufmerksam gemacht, daß die Achselhöhlendrüsen Fett und eine N-haltige Substanz in großen Mengen liefern, so daß ihr Sekret mehr dem Hauttalg ähnlich ist. Man versuchte daher, an Stelle der physiologisch auf die Art des Sekretes

begründeten Definition eine morphologische zu setzen und bezeichnete die Schweißdrüsen als *Schlauch- oder tubulöse Drüsen* oder wegen der knäueiförmigen Aufwindung der Schläuche wohl auch als *Knäueldrüsen* (*Gland. glomeriformes*). Die *Talgdrüsen* wurden *acinöse* genannt, wobei man unter *Acinus* die einzelnen beerenförmigen Aussackungen der Drüsen verstand. Der Ausdruck wurde von FLEMMING aus guten Gründen durch „*alveolär*“ ersetzt, so daß man die *Talgdrüsen* auch als „*alveoläre*“ bezeichnet. Aber auch diese auf die Form gegründete Unterscheidung erwies sich nicht als ausreichend, denn einerseits gibt es bei manchen Säugetieren (Maulwurf) schlauchförmige *Talgdrüsen*, andererseits einfach sackförmige oder *alveoläre* Schweißdrüsen (Fledermäuse, Beuteltiere u. a.). Also weder die Natur des Sekretes, noch die Form der Hautdrüsen ist maßgebend, wohl aber der feinere Vorgang bei der Sekretion, der ja, worauf HARMS schon 1868 aufmerksam gemacht hat, an die Natur der Drüsenzellen gebunden ist. Daher hat RANVIER (1887) die Schweißdrüsen als *merokrine*, die *Talgdrüsen* als *holokrine* unterschieden, d. h. erstere sondern ihr Sekret so ab, daß die Zellen in ihrem Inneren ein Vorsekret ausarbeiten, das sie dann ausstoßen, ohne selbst zugrunde zu gehen. Dieser Vorgang kann sich an einer und derselben Zelle öfter wiederholen. Die *Talgdrüsen* dagegen bilden ihr Sekret durch Umwandlung (Verfettung) von Zellen, die dabei zugrunde gehen und abgestoßen werden, so daß ein fortdauernder Nachschub von Zellen nötig ist und daß Drüsenepithel notwendig ein geschichtetes sein muß. Die von BRINKMANN (1912) gegen diese Einteilung vorgebrachten Einwände hält SCHAFFER nicht für stichhaltig und die von ihm vorgeschlagene Unterscheidung der Hautdrüsen in solche, welche Muskeln in ihrer Wandung besitzen (*Gland. musculatae*) und solche, die derselben entbehren (*Gland. immusculatae*) ist deshalb nicht brauchbar, weil es zweifellos dem Schweißdrüsentypus zuzurechnende Hautdrüsen gibt, die keine Muskeln besitzen. Von mancher Seite ist auch die Beziehung der *Talgdrüsen* zu den Haaren in den Vordergrund gestellt worden, so daß man sie schlechtweg als *Haarbalgdrüsen* (HENLE [1841]) oder, wie es SCHIEFFERDECKER (1922) tat, als *Haardrüsen* bezeichnete. Nun sind aber schon lange *Talgdrüsen* ohne jede Beziehung zu Haaren bekannt (an der Eichel, der Vorhaut, Warzenhof, Lippenrot, die MEIBOMSchen Drüsen), andererseits hat man eine innige, genetische und in der Regel auch topographische Beziehung gewisser Schweißdrüsen zum Haar erkannt, so daß man diese ebenfalls als *Haardrüsen* bezeichnen müßte (SCHAFFER). Ganz wesentlich wurden unsere Kenntnisse der Hautdrüsen der Säugetiere durch die umfassenden Untersuchungen von SCHIEFFERDECKER (l. c.) gefördert. Er stellte fest, daß die Schweißdrüsen des Menschen in zwei vollkommen verschiedene Arten zu trennen sind. Schon KRAUSE (1844) und ROBIN (1845) haben in der Achselhöhle und letzterer auch in der Leistenbeuge Schweißdrüsen besonderer Art erkannt und KÖLLIKER hat, wie erwähnt,

die Fettabsonderung der ersteren und die besondere Stellung der schlauchförmigen Drüsen im äußeren Gehörgang der sogenannten Ceruminaldrüsen betont und sie von den gewöhnlichen Schweißdrüsen abgetrennt. Analoge Drüsen finden sich beim Menschen auch in der Aftergegend, wo sie von GAY (1871) als *Zirkumanaldrüsen* bezeichnet wurden, dann im Augenlid (*MOLLsche Drüsen*) und an einigen anderen Stellen. SCHIEFFERDECKER hat die Zugehörigkeit aller dieser Drüsen zu einem wohlcharakterisierten Typus erkannt, der durch relative Größe, Windungsart, besonders aber durch den morphologischen Vorgang bei der Sekretion von der beim Menschen über den ganzen Körper verbreiteten kleinen Schweißdrüsenart unterschieden ist. Da für die Einteilung der Hautdrüsen weder das Sekret, noch die Form, noch die epitheliale Muskulatur, sondern nur der morphologische Charakter der Sekretion verwendbar ist, hat SCHIEFFERDECKER jene großen merokrinen Schlauchdrüsen als *apokrine*, die kleinen typischen Schweißdrüsen aber als *ekkrine* bezeichnet. Diese bilden dichte Knäuel; der Ausführgang mündet korkzieherartig gewunden, die Epidermis durchbohrend, stets frei an ihrer Oberfläche. Sie sondern aus ihren unverändert bleibenden Zellen ein wässriges Sekret ab, die Zelle wird hierbei nicht durch Abstoßung eines Zellteiles verkleinert. Die apokrinen Drüsen sind fast stets dickere Schläuche, die auch wenig gewunden, sogar gerade sein können oder ampullenförmig erweiterte Säckchen darstellen. Wenn sie Knäuel bilden, sind diese locker und mit viel Bindegewebe versehen. Der Ausführgang ist stets und oft erheblich enger als der Drüsenteil und mündet in der Regel in einen Haarbalg. Die Zellen werden bei der Sekretion durch Abstoßung eines Teiles ihres Körpers verkleinert. Die große Bedeutung und Sonderstellung dieser apokrinen Drüsen wird aber erst recht deutlich, wenn man ihr Vorkommen und ihre Rolle bei den verschiedenen Säugetiergruppen betrachtet. Da tritt uns zunächst die schon von SCHIEFFERDECKER betonte Tatsache entgegen, daß *die sogenannten Schweißdrüsen der niederen Säugetiere ausschließlich dem apokrinen Typus angehören, während die ekkrinen verhältnismäßig spät, d. h. bei höher entwickelten Säugetieren an ganz beschränkten Stellen, in reichlicher Entwicklung aber erst bei den Primaten auftreten.* Eine zweite, sehr auffallende Erscheinung, welche uns die vergleichende Untersuchung lehrt, ist die Tatsache, daß die Hautdrüsen vielfach eigentümliche Anhäufungen oder Gruppierungen bilden, die als *Hautdrüsenorgane* seit langem bekannt sind. Entweder handelt es sich um scharf begrenzte, unter die Haut reichende, scheinbar einheitliche Organe, die nur einen meist cystenartig erweiterten Ausführgang besitzen oder um dichtere Ansammlungen von Hautdrüsen, die mit vielen Ausführgängen ausmünden. Die Mehrzahl dieser Hautdrüsenorgane besteht aus einer Vergesellschaftung von Schweiß- und Talgdrüsen in sehr wechselndem Mischungsverhältnis. BRINKMANN (1911) hat geglaubt, daß es auch Organe gibt, welche nur aus Schweißdrüsen

bestehen, nicht aber solche, die nur aus Talgdrüsen gebildet werden. Er hat daraus weitgehende Schlüsse auf die Stellung der Schweißdrüsen gezogen, indem er sie als die „*prinzipalen*“ Elemente der Hautdrüsenorgane auffassen zu müssen glaubte. Auch von anderer Seite wurde den Schweißdrüsen eine Art prinzipaler Stellung zugeschrieben. Nach GEGENBAUR und MAURER sollten sie nämlich die ursprünglichen Hautdrüsen, eine von den Anphibien her vererbte Form sein, also ein höheres phylogenetisches Alter besitzen, während die Talgdrüsen Neuerwerbungen der Säugetiere ohne phylogenetische Vorläufer in der Wirbeltierreihe darstellen sollten. MAURER hat sie daher ausschließlich als Hilfsorgane der Haare aufgefaßt, deren Entwicklung stets an die Anlage der letzteren gebunden sei.

Der Auffassung BRINKMANNs ist durch den Nachweis von Drüsenorganen, die nur aus Talgdrüsen bestehen, der Boden entzogen worden. Entgegen der Lehre von GEGENBAUR und MAURER wurde SCHAFFER durch seine Untersuchungen der Hautdrüsenorgane zu der Annahme geführt, daß die Talgdrüsen die phylogenetisch älteren Gebilde sind. Er macht dafür einmal die Tatsache geltend, „daß auch bei niederen Wirbeltieren drüsenartige Bildungen vorkommen, die nicht nur im Bau, sondern auch im Sekretionstypus große Ähnlichkeit mit Talgdrüsen haben. Sie können, wie diese, säckchen- oder alveolenartige Gebilde mit geschichtetem Epithel darstellen, in denen durch Umwandlung und Ausstoßung ganzer Zellen, also nach holokrinem Typus, ein Sekret nach außen befördert wird. Hierher gehören die Schleimsäcke der *Myxinoiden* und vielleicht auch gewisse drüsenartige Bildungen bei manchen Knochenfischen (vgl. H. D. REED), dann die sogenannten Schenkeldrüsen der *Lacertilier*, die zur Zeit der Brunst ganze Zellpfropfe ausstoßen können, die Moschus- und Analdrüsen der Krokodile, die Kloaken- und Stinkdrüsen einiger Schildkröten, die Bürzeldrüse der Vögel, die auch ein fettreiches Sekret absondert“ (SCHAFFER). Alle diese „*polyptychen*“ Drüsen (so nennt SCHAFFER die holokrinen Drüsen mit geschichtetem Epithel im Gegensatz zu den Drüsen mit einschichtigem Epithel vom Typus der Schweißdrüsen, die er als „*monoptychen*“ bezeichnet). Weitere Gründe ergeben sich aus einer vergleichenden Untersuchung der Talgdrüsen bei verschiedenen Säugetieren, zu der wir uns jetzt wenden.

## A. Die Talgdrüsen.

### a) *Topographic.*

Beim Menschen sind alveoläre, holokrine (polyptyche) Drüsen, welche den der Einfettung der Haut dienenden Hauttalg produzieren, über die ganze Körperoberfläche, soweit sie behaart ist, verbreitet. Unabhängig von Haaren finden sie sich in den kleinen Schamlippen, vereinzelt auch am inneren Blatt der Vorhaut und in der Glans penis, in der Haut der Brustwarze und im roten Lippenrande. Die Anlagen der den Haaren



zugeordneten Talgdrüsen entstehen schon sehr früh als seitliche Ausstülpungen der äußeren Wurzelscheide (Abb. 23 und 24) auf der hinteren Seite des Haarbalges. Unter Umständen kann ein ganzer Kranz solcher Drüsen den Haarbalg umgeben; in solchem Falle liegen die verschiedenen Ausmündungen auch an verschiedenen Seiten des Haarbalges. Die Talgdrüsen sind an verschiedenen Hautstellen von wechselnder Größe und Gestalt (BAUER [1894]). Am Kopfhaar sind sie um so kleiner, je mehr Platz das Haar selbst einnimmt. Sie liegen bei gut behaartem Kopf zwischen den Follikeln als längliche Schläuche dem Follikel entlang, zu dem sie gehören. BAUER (l. c.) hat die Form dieser Drüsengruppen mit Hilfe der BORNschen Plattenmodelliermethode festgestellt, desgleichen ihre Beziehungen zum elastischen Gewebe der Cutis und zum *Musc. arrector pili*. Die Drüseneinheiten sind in der Minderzahl flaschenförmig (tuboalveoläre Einheiten), meist aber beerenförmig (alveoläre Einheiten). Sie münden mit kurzen Halsen in den gemeinsamen Ausführgang, der zum Haarfollikel führt. Beim Ausfallen der Haare bleiben die Drüsen erhalten. An den Haargrenzen, wo die Haare auf kurzem Gebiet in die Lanugo der unbehaarten Haut übergehen, werden die Drüsen größer. Am *Gesicht* (Nase) erreichen sie trotz der Kleinheit der Follikel eine außerordentliche Entwicklung. Auch die Drüsen an den *Burthaaren* sind recht groß. Am *Hals* und oben an der *Brust* sind die Talgdrüsen sehr groß und radiär um die Follikel angeordnet. Am *Unterschenkel* fand sie PINKUS da-

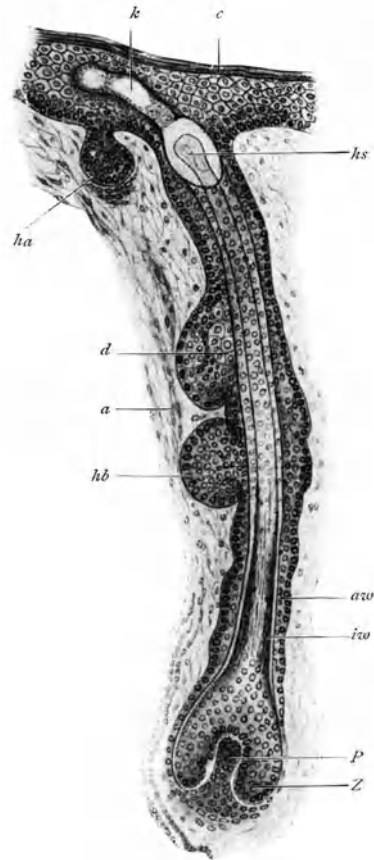


Abb. 23. Haaranlage und Beginn der Papillenbildung (5 monatiger menschlicher Embryo) P Papille; Z Haarzwiebel; iw innere Wurzelscheide; aw äußere Wurzelscheide; hb Haarbeet; a Anlage des *Musc. arrector*; d Anlage einer Talgdrüse; ha junge Haaranlage; hs Haarschaft; c Strat. corneum; k Haarkanal. (Nach SCHAEFFER.)

gegen sehr klein. Außer den regelmäßigen Talgdrüsen an jedem Haar gibt es noch eine Anzahl anderer, die unregelmäßig, einzeln bis zu ganzen Beeten, für das bloße Auge sichtbar vorkommen. Die Stellen dieses Vorkommens sind die haarlosen Schleimhautöffnungen des Körpers: Anus,

Genitalöffnungen, Mund. Hierher sind auch die MEIBOMSchen Drüsen der Augenlider zu rechnen. Außerdem trägt die Mammilla und der Warzen-

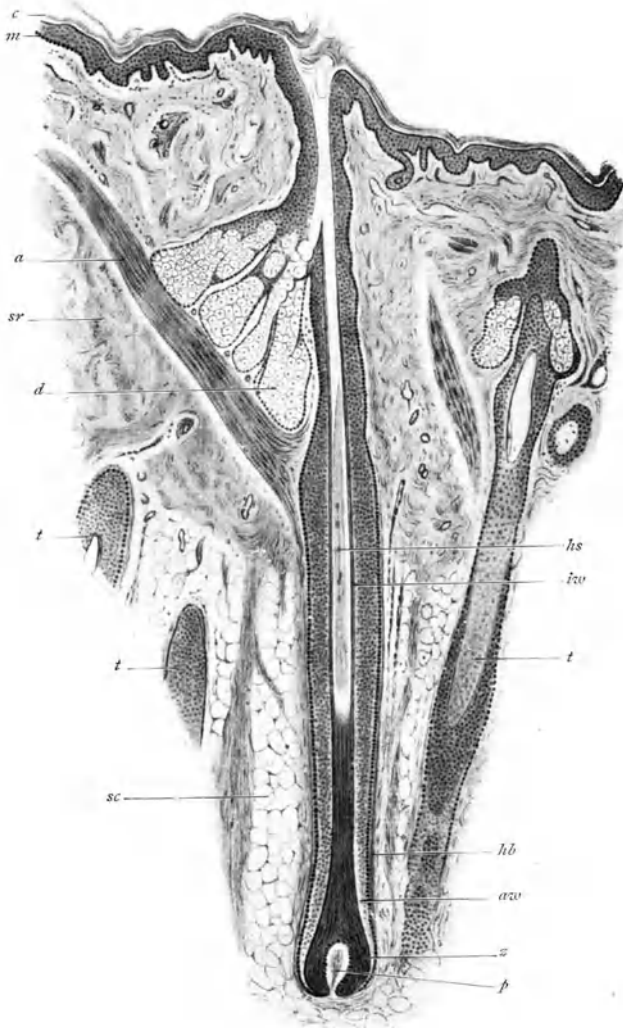


Abb. 24. Haarwurzel eines voll vegetierenden Haares mit *Musc. arrector* (*a*) und Talgdrüse (*d*) im Längsschnitt. *c* Strat. corneum; *m* Strat. Malpighii; *sr* Strat. reticulare; *sc* Strat. subcutaneum; *p* Papille; *s* Haarzwiebel; *aw* äußere; *zw* innere Wurzelscheide; *hs* Haarschaft; *hb* bindegewebiger Haarbalg; *t* tangential angeschnittene Haarwurzel. (Nach SCHAFER.)

hof zuweilen solche Drüsen („freie, d. h. haarlose Talgdrüsen“). Ihre lokalen Übergänge zu Anhängen mehr oder weniger stark ausgebildeter Haare deuten darauf hin, daß sie auch da, wo die Haare fehlen, doch als Reste des Follikelkomplexes aufgefaßt werden müssen (PINKUS). Zu-

weilen ist das Lippenrot der Oberlippe völlig bedeckt mit kleinen, gelblichweißen, rundlichen Knötchen. KÖLLIKER (1862) fand sie unter 50 Fällen 46mal (vgl. auch LIEPMANN [1901]). A. MARGOLIES u. F. WEIDMANN (1921) fanden sie vom Alter von 2 Jahren an, von 16 bis 24 Jahren gut entwickelt, zwischen 30 und 75 bei mehr als  $\frac{3}{4}$  aller Menschen. Die Ausbreitung dieser Oberlippentalgdrüsen kann auf den mittleren Lippenbürcel beschränkt sein und sich mehr oder weniger auf die ganze Lippe ausdehnen. An der Unterlippe sind die freien Talgdrüsen seltener in großer Zahl vorhanden. Bisweilen finden sich solche in Form gelblichweißer Körnchen auch an der *Wangenschleimhaut am Mundwinkel* (v. SCHUMACHER [1924]). Am *Präputium* sind sie selten, bilden aber manchmal comedonenartige Talgzapfen. Zuweilen sieht man hier nur gewundene Schläuche, deren Deutung zweifelhaft bleibt (TYSONSche Drüsen; vgl. E. SAALFELD [1899]). Das Vorhautsekret (*Smegma*) ist im allgemeinen keine Drüsenabsonderung, sondern wird von verfetteten abgestoßenen Oberflächenepithelzellen gebildet. Bei vielen Nagern aber sind hier typische Talgdrüsen entwickelt. Das *Wiesel* (*Putorius nivalis*) besitzt an Stelle solcher apokrine Schlauchdrüsen, welche am vorderen Rande des Präputialsackes, aber nicht in diesen ausmünden, eine Einrichtung, wie sie auch vom *Hunde* und einigen anderen Haussäugetieren bekannt ist. Beim Wiesel ist das ganze innere Vorhautblatt mit tiefen Falten und diese mit reichlichen Aussackungen versehen, so daß an Durchschnitten das täuschende Bild einer zusammengesetzten Talgdrüse entsteht (J. SCHAFFER [1925]) (Abb. 25). Das auskleidende Epithel ist im Gegensatz zu dem gewöhnlichen Verhalten nicht verhornt, sondern ein geschichtetes Pflasterepithel, dessen oberflächliche Zellen abgestoßen und als „Sekret“ nach außen befördert werden. Diese Zellen zeigen alle Stufen der Kerndegeneration, doch fehlen Fetttropfchen ganz. Es handelt sich also hier um eine holokrine Sekretion einer in die Tiefe versenkten, abgeänderten Hautfläche, die durch ihre Lappchenbildung schon unverkennbar eine große Ähnlichkeit mit einer echten Talgdrüse erkennen läßt. Die Art der Absonderung steht vielleicht nur mit der Bildung von Smegma in Beziehung, auf deren Analogie mit der Talgdrüsenfunktion schon KÖLLIKER hingewiesen hat. Auch die Bildung der Vernix caseosa könnte zum Vergleich herangezogen werden. Denkt man sich beim Wiesel die zur Abstoßung gelangenden Zellen verfettet, dann wäre die Analogie mit der Tätigkeit von Talgdrüsen eine vollkommene. SCHAFFER, dem nur im Herbst erlegte Tiere vorlagen, hält es für nicht unwahrscheinlich, daß zur Zeit der Brunst die Zellen wirklich verfetten wie echte Talgdrüsenzellen, so daß dann der Präputialsack den Charakter eines Duftorganes annehmen könnte, um so mehr, als nach LEYDIG beim *Biber*, bei dem an Stelle von Talgdrüsen die ganze Innenfläche der Vorhaut ein Sekret aus fettig degenerierten Zellen, das Castoreum, liefert. Beim Menschen ist auch der After, be-

sonders bei Männern, oft von großen Talgdrüsen („*paraproktische Drüsen*“) umgeben, die in ihren erweiterten Ausführgängen vielfach dicke Talgpfropfe erkennen lassen. Bei Säugetieren wurden als „*Analdrüsen*“ sehr verschiedenartige Drüsenbildungen bezeichnet, welche bilateral symmetrisch zu beiden Seiten des analen Darmentendes gelegen sind und sich meist als hohl oder bläschenförmig erwiesen, weshalb sie auch als

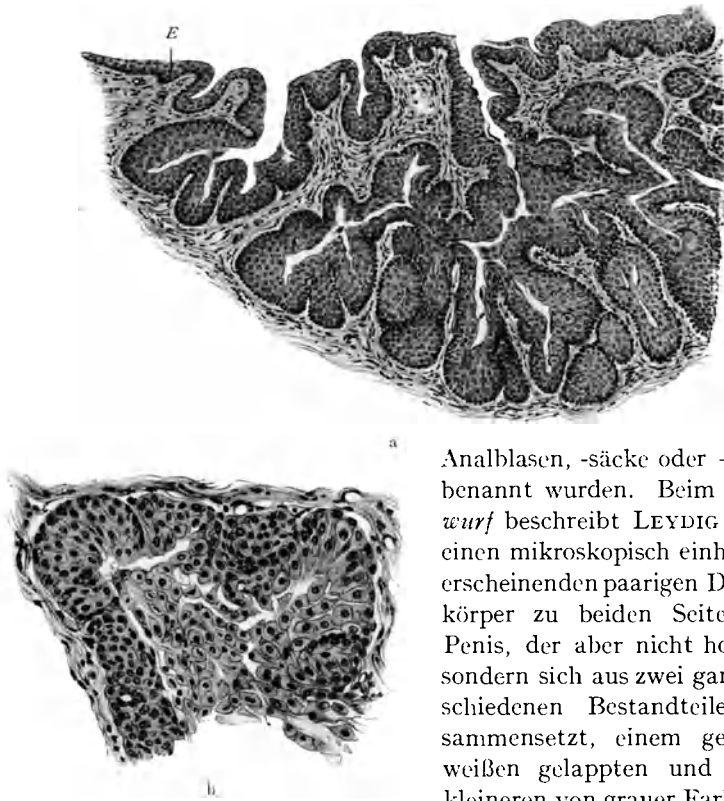


Abb. 25. a Aus einem Längsschnitt durch das innere Vorhautblatt vom Wiesel. *E* das dem Orificium zugewendete Epithel. b Eine alveolenartige Bucht aus dem Querschnitt durch das innere Vorhautblatt eines Wiesels; starke Epithelabschilferung. (Nach SCHAEFER.)

Analblasen, -säcke oder -beutel benannt wurden. Beim *Maulwurf* beschreibt LEYDIG (1850) einen mikroskopisch einheitlich erscheinenden paarigen Drüsenkörper zu beiden Seiten des Penis, der aber nicht hohl ist, sondern sich aus zwei ganz verschiedenen Bestandteilen zusammensetzt, einem gelblich-weißen gelappten und einem kleineren von grauer Farbe, der einen fächerförmigen Bau zeigt und fetthaltige Zellen einschließt. Nach M. RAUTHER (1904) sind die Analdrüsen beim

Maulwurf Talgdrüsen mit Haaren. GROSZ (1905) spricht dem grauen Anteil den Charakter einer Schleimdrüse zu. Bei *Hasen* und *Kaninchen* findet sich zu beiden Seiten des Penis (bzw. der Klitoris) eine haarlose Stelle mit zwei ganz verschiedenen Arten von Drüsen: enorm entwickelte Talgdrüsen und unter diesen andere, die aus verästelten Schläuchen bestehen. Nach LEYDIG stellt jene haarlose Stelle einen weit offenen Analbeutel dar. RAUTHER unterscheidet Präputialdrüsen, Inguinaldrüsen und Anal-

drüsen, die büschelweise in einen erweiterten Haarbalg münden. Die übrigen Drüsen gruppieren sich um das von LEYDIG beschriebene haarlose Feld, welches sich als eine Art Tasche jederseits neben dem Penis einsetzt und von stark verdickter Epidermis bedeckt wird. Die Inguinaldrüse setzt sich zusammen aus einer Drüse von tubulösem Bau, der am oberen Ende die Glandula inguinalis sebacea anliegt, eine mächtig entwickelte Talgdrüse mit Haaren. Jederseits dem Rektum dicht anliegend finden sich dann die Analdrüsen, aus gewundenen, stark verästelten Schlauchdrüsen bestehend (Schweißdrüsen?). Bei *Mus decumanus* fand GROSZ (1905) um den Analteil des Rektums große Talgdrüsenanhäufungen, teils frei, teils an Haare gebunden. Nach RAUTHIER soll *Mus* eine einheitliche bräunliche Analdrüse besitzen, während DISSELHORST (1904) die Analdrüse bei Mäusen aus Talg- und spezifischen Drüsen bestehen läßt, womit tubulöse, den Schweißdrüsen ähnliche gemeint sind. Beim *Meerschweinchen* münden mächtig entwickelte Talgdrüsen, die zum Teil keine Beziehungen zu Haaren erkennen lassen, in eine Tasche zwischen Analöffnung und Präputium ein. Dieser Perinealsack mündet jederseits knapp vor dem Rektum mit einer feinen Öffnung, aus der sich bei Druck schmieriges, stark riechendes Sekret entleeren läßt. Beim *Hunde* befindet sich seitlich von der Aftermündung etwas ventral von der Mittellinie, jederseits ein enges, stecknadelkopfgroßes Loch, das durch einen sehr kurzen Gang in je einen haselnußgroßen rundlichen Blindsack (*Analbeutel*) führt, der sich zwischen Schleim- und Muskelhaut einschiebt und einen Durchmesser von 20—25 mm besitzt. Er stellt eine Einstülpung des Integumentes dar, in deren Wand Drüsen eingelagert sind, welche eine gelbbraunliche, schmierige, unangenehm riechende, sauer reagierende Masse absondern. Um die Afteröffnung findet sich ein fast haarloser, geröteter Hautwulst, in welchem neben großen Talg- und Schweißdrüsen gewaltige azinöse „*Zirkumanaldrüsen*“ vorkommen (SIEDAMGROTZKY [1875]). Außerdem liegen beim Hunde und Schwein am Übergang der Rektal- in die Analschleimhaut traubenförmige Drüsen (G. HERRMANN [1880] und W. ZIMMERMANN [1904]). L. MLADENOWITSCH (1907) unterscheidet neben den Analsäcken 1. die „*eigentlichen Analdrüsen*“ und versteht darunter die von SIEDAMGROTZKY entdeckten Drüsen, die beim Hunde ein fettiges Sekret absondern sollen, 2. die „*Zirkumanaldrüsen*“, 3. in der Wand der Analsäcke gelegene zusammengesetzte tubulöse Drüsen vom Typus der Schweißdrüsen und 4. um die Ausführgänge der Analsäcke angeordnete Talgdrüsen. Dieser Darstellung hat sich auch ELLENBERGER (1911) angeschlossen. J. SCHAFFER (1924) betont noch, daß große apokrine Schweißdrüsen (ZIMMERMANN'S Zirkumanaldrüsen) und typische Haarbalgtalgdrüsen sich auch außerhalb der Analbeutelwand rings um den After finden. Bei *Herpestes* beschreibt DISSELHORST (1904) die Analsäcke als Analdrüsen. Er fand nur Talgdrüsen, „welche aber in ihrer Form von denen der Haut

ganz erheblich abweichen. Bei *Mephitis mephitis* beschreibt BLACKMANN (1911) die um die Analblasen gelegenen und in sie mündenden Stinkdrüsen als verzweigt schlauchförmige Drüsen. Daneben unterscheidet er noch *andere Analdrüsen*, und zwar modifizierte Schweißdrüsen und *echte Zirkumanaldrüsen*, ähnlich denen beim Hunde (stark erweiterte Talgdrüsen, die außen den Analring umgeben). Sie sind größer und stärker verzweigt als typische Talgdrüsen und münden nicht in Haarfollikel, die hier fehlen, sondern frei in Hauteinsenkungen, die von der verhornten Epidermis ausgekleidet werden. (Über die entsprechenden Drüsenbildungen bei primitiven Säugetieren vergleiche die Zusammenstellung bei SCHAFFER, l. c.)

Bei manchen Säugetieren zeigen die paraproktischen Drüsen ganz ähnliche Bauverhältnisse wie die Präputialdrüsen beim Wiesel. So münden bei einigen Beuteltieren (*Halmaturus*, *Didelphys*, *Metachirus*) zwei paarige, eiförmige Drüsenkörper mit einem engen Ausführgang in den Analkanal. Sie zeigen an der Oberfläche eine leichte Lappchenbildung und werden im Inneren von einem geschichteten Pflasterepithel ausgekleidet, dessen Zellen an der dem Lumen zugekehrten Oberfläche massenhaft als „Sekret“ abgestoßen werden. Dabei können sie außen eine Verdichtung erfahren oder, wie bei *Metachirus*, verfetten. Die periphere Lappchenbildung wird durch Einstrahlen hoher bindegewebiger Papillen bedingt, über welchen aber das Epithel eine einheitliche Masse bildet, so daß wir auch hier zweifellos nur einen in die Tiefe versenkten umgeänderten Epithelbezirk vor uns haben, der nichts mit Haaren zu tun hat (SCHAFFER). Hier wäre auch noch die „*Kehldrüse*“ einer ausländischen Fledermaus (*Molossus nasutus*) zu erwähnen, die SCHAFFER untersuchte. Am Querschnitt sieht man eine Rindenzone aus apokrinen Schweißdrüsen, welche einen Kern umgibt, der aber nicht aus Talgdrüsen besteht, sondern aus säckchenförmig eingestülpter, reich gefalteter Epidermis, deren oberflächliche Zellen verfetten und als Sekret abgestoßen werden. Daß auch die voll entwickelte Epidermis noch imstande ist, freie Talgdrüsen *unabhängig von Haaranlagen* zu erzeugen, wurde von RIBBERT (1904) experimentell nachgewiesen. Er kratzte an der Innenfläche des Kaninchenohres in Zwischenräumen von 3—4 Tagen die Epidermis in einem Bezirke von  $\frac{1}{2}$ —1 cm Durchmesser mit dem Messer ab, so daß das blutende Corium bloßlag. Bei der Regeneration des Epithels zeigte sich dann, daß im Laufe der Zeit im Bereiche des abgekratzten Feldes *zahlreiche Talgdrüsen neu entstanden*. Vom Rande desselben wächst das Epithel über die Wundfläche und bildet nach abwärts kleine Zapfen, die sich bei wiederholter Abkratzung (bis zu 20mal) zu Talgdrüsen umformen. Die vorbereitenden Zapfenbildungen entstehen nur in den ersten Anfängen durch ein Tiefenwachstum des Epithels in die oberflächlichen Lücken des Bindegewebes. Die spätere beträchtliche Verlängerung beruht darauf, daß die Zapfen in sich, und zwar dadurch

gedehnt werden, daß ihre Fußpunkte fixiert sind und daß durch Wucherung des Bindegewebes die Epidermis nach oben gedrängt wird. So tritt im Epithel eine wachstumslösende Entspannung ein. Zu den freien, nicht an Haare angeschlossenen Talgdrüsen gehören beim Menschen auch die der *Labia minora* und die *MEIBOMSchen Drüsen* (Lidtalgdrüsen). P. HECHT (1914), der die ersteren neuerdings eingehend untersuchte, konnte die Angaben älterer Autoren (KÖLLIKER [1850], STÖHR [1912], LEBRAM [1914]) im wesentlichen bestätigen. Sie entwickeln sich post-embryonal, und zwar in den ersten Lebensjahren (vom zweiten bis zum sechsten Jahre) und nehmen in der Pubertätszeit an Zahl und Größe zu. Es treten zunächst Epidermiszapfen auf, die anfangs ohne weitere Differenzierung sind, später aber sehr mannigfache Formen darstellen. Die MEIBOMSchen Drüsen verlaufen einander parallel unter der Conjunctiva palpebrae bis zu ihrer Mündung am Lidrand. Im Oberlid sitzen etwa 30, im Unterlid etwas weniger. Sie bestehen aus einem langen epithelialen Gang, in den von allen Seiten die einzelnen gelappten Drüsen einmünden. Bei Tieren zeigen diese Drüsen noch deutliche Beziehungen zu Haarfollikeln (*Igel, Centetes*, vgl. EGGELING [1903]).

Gegen die ausschließliche Bedeutung der Talgdrüsen als Hilfsorgane der Haare spricht auch die von SCHAFFER (1923) aufgedeckte Tatsache, daß die Talgdrüsen in manchen Fällen eine Umwandlung in ganz eigentümliche, bisher unbekannte Drüsenformen erfahren, für welche eine neue Bezeichnung eingeführt werden mußte. Hierher gehören gewisse *Zirkumanaldrüsen des Hundes und der Katze*, die *Violdrüse des Fuchses*, die *Brunstdrüse der Gemse* und wahrscheinlich auch noch andere *Duftorgane*. Es handelt sich dabei um Drüsen vom äußeren Habitus der Talgdrüsen, die aber *nicht nach holokrinem, sondern nach merokrinem Typus* sezernieren. Die Zellen verfetten nicht, sondern ergießen in ein zwischenzelliges Sekretörchensystem ein *seröses Sekret*, etwa wie die Galle in den Gallenkapillaren abgeschieden wird, weshalb SCHAFFER (1923) diese Drüsen als solche von „*hepatoidem Typus*“ bezeichnet hat. Dieses Sekret kann nichts mit der Einfettung von Haaren zu tun haben, sondern ist wahrscheinlich Träger eines Duftstoffes. Diese Drüsen lassen sich nicht mehr in die von SCHIEFFERDECKER aufgestellte Einteilung der Hautdrüsen unterbringen. Wir müssen außer dem Sekretionsmodus noch einen anderen Faktor berücksichtigen und das ist die Anordnung der Drüsenzellen im sezernierenden Abschnitt. Bisher hatte sich der ekkrine und apokrine Drüsentypus mit der einschichtigen Anordnung der Drüsenzellen, wie sie sich z. B. in den Schweißdrüsen findet, der holokrine mit einer Schichtung des Epithels, wie sie die Talgdrüsen zeigen, gedeckt. Nunmehr hat SCHIAFFER Drüsen mit geschichtetem Epithel, die nach merokrinem Typus sezernieren, nachweisen können. Er teilt daher die Drüsen in *monoptyche* und *polyptyche*, zu welchen auch die Leber gerechnet werden kann. Erstere können ekkrin oder apokrin,

letztere holo- oder merokrin sezernieren. Sogar mero-holokriner Typus scheint in gewissen Fällen vorzuliegen. Es wird auf diese Drüsenformen später noch bei Besprechung der Schweißdrüsen zurück zu kommen sein.

Was nun *die typischen Talgdrüsen der behaarten Haut der Säugetiere* betrifft, so zeigen dieselben bei verschiedenen Arten eine sehr verschiedene Entwicklung. Im allgemeinen gilt auch hier die Regel, daß ihre Größe im umgekehrten Verhältnis zur Stärke des zugehörigen Haares steht. Die Richtigkeit dieses Satzes ist mehrfach bestritten worden. So soll nach HOFMANN „sehr dichter Haarwuchs das Verschwinden der Talgdrüsen bedingen“. Mit Recht bemerkt aber ELLENBERGER (1906), daß jene Regel doch im allgemeinen für das einzelne Individuum zu Recht besteht. Während der Regel nach die Drüsen ein Anhängsel des Haarbalges darstellen, wird im extremen Falle bei feinsten Flaumhaaren dieser ein Anhängsel der Drüsen. Nach HESSE hat dann das kleine, scheinbar in den Drüsenausführgang eingepflanzte Haar denselben durch seine passiven Bewegungen offen zu halten und die Ansammlung des Sekretes zu verhindern. Bald von einfacherem (*Schwein, Wiederkäuer, Katze*), bald von komplizierterem Bau (*Hund, Pferd*) gehören die Haarbalgdrüsen durchweg dem zusammengesetzten Drüsentypus an. Ihre Zahl ist bei verschiedenen Tieren im großen und ganzen von der Zahl der Haarbälge abhängig. Bei den Huftieren besitzt jedes Haar seinen besonderen Balg, dem immer eine wechselnde Zahl von Talgdrüsen zugehört, so daß die Gesamtsumme der Drüsen größer ist, als die der Haare. Bei den Fleischfressern dagegen vereinigen sich mehrere (3—5) nebeneinanderstehende Haarbälge zu einer Gruppe, die eine gemeinsame Mündung besitzt. Es gehört dann zu einem Haarbalgkomplex ein Talgdrüsenkomplex, wodurch die Zahl der Drüsen annähernd mit der Zahl der Haare übereinstimmt. Die Sinnshaarbälge besitzen stets einen Kranz von Talgdrüsen. Die rudimentärsten Haarbalgdrüsen finden sich beim Schwein, die größten beim Pferd und Hund.

Da das Sekret der Talgdrüsen die Aufgabe hat, die Epidermis und das Haar einzufetten und sie gegen die Einwirkung der Feuchtigkeit widerstandsfähiger zu machen und da diese Funktion bei den zeitweise im Wasser lebenden Säugetieren naturgemäß von besonderer Bedeutung ist, so ließe sich erwarten, daß die Talgdrüsen in solchen Fällen auch besonders stark entwickelt sind. Es scheinen aber Untersuchungen in dieser Richtung bis jetzt nicht vorzuliegen, wenigstens habe ich darüber keine Angaben gefunden. Die Form der Talgdrüsen ist nach BONNET abhängig von der Dichtigkeit des Haarwuchses, der Dicke und den Spannungsverhältnissen der Haut. Je dichter das Haarkleid, um so länger, aber auch schmaler sind die Drüsen, in um so spitzerem Winkel münden sie in den Haarbalg; je weiter der Haarbestand, um so rundlicher wird der Drüsenkörper und in um so stumpferem Winkel erfolgt die Mündung des Ausführganges. Besonders stark sind die Haarbalgdrüsen



in den Grenzgebieten entwickelt, in welchen die drüsenhaltige Haut in drüsenlose übergeht (Nase von Hund und Katze). Am Nasenspiegel selbst fehlen sie ganz. Beim *Pferd* finden sich an den feinen, oft sehr steil gestellten Haaren der Lippen große mehrlappige Talgdrüsen, während sie an den Nasenflügelhaaren rundlich sind und an den Stirnhaaren je zwei gegenständige langgezogene Beutel mit oder ohne seitliche Einbuchtungen darstellen (ähnlich auch bei den Mähnenhaaren). Durch besondere Größe zeichnen sich die rundlichen Talgdrüsen der dünngesäten feinen Haare des Euters aus, ebenso auch die der sehr zarten Haare der ventralen Schweiffläche. Der Drüsenreichtum der *Rinderhaut* steht dem der Pferdehaut kaum nach. Die einzelnen Drüsenkörper sind mehr gestielt, doch finden sich auch dem Balg dicht anliegende kugelige oder nierenförmige Talgdrüsen. Am vorderen Ende des Nasenrückens sind sie groß und zusammengesetzt, mit kolbig ausgezogenen Alveolen, welche die starken Haarwurzeln allseitig umlagern, während sie an Rücken, Lende, Kruppe und Seitenbrustwand klein und oft nierenförmig sind. Von besonderer Bedeutung sind die den „Wollschweiß“ absondernden Hautdrüsen beim *Schaf*, bei welchem der Glanz der Wolle nach NATHUSIUS lediglich durch das fettige Sekret der Talg- und Schweißdrüsen bedingt wird, welches bis 60 vH des Schurgewichtes beträgt. Doch spielen die Schweißdrüsen dabei wohl die Hauptrolle, denn die Talgdrüsen sind nur wenig entwickelt. Die Wollhaare besitzen meist nur zwei kleine, rundliche, ungelappte Talgdrüsen, die mit weitem Gang in den Balg münden. An stärkeren Haaren finden sich dagegen umfangreiche zusammengesetzte Drüsen. Besser als beim *Schaf* sind die Talgdrüsen bei der *Ziege* ausgebildet. Eigentümliche Talgdrüsen mit langen verzweigten Ausführgängen liegen zwischen den Barthaarwurzeln am Kehlgang des Bockes. Auch die Zwischenklauenhaut besitzt große Talgdrüsen. Beim *Schwein* sind sie ganz rudimentär und fehlen manchmal ganz (englisches Schwein). Gut entwickelte Talgdrüsen finden sich bei den rauhhaarigen *Hunderassen*; sie stellen oft keulenförmige gewundene Alveoli dar, die durch einen gemeinsamen Gang in den Balg eines Bündels münden. Oft (Dachshund) weicht ihre Form von den Talgdrüsen anderer Haustiere nicht wesentlich ab, meist sind zwei Drüsenmündungen in jedem Stambalg nachweisbar. Die bestentwickelten Talgdrüsen entstehen an den Lippen, an der Dorsalseite des Rumpfes und an der Unterbrust. Bei der *Katze* sind die Talgdrüsen im allgemeinen klein, an der Brust und am Bauche einfach halbkugelig; am Rücken und an der seitlichen Brustwand münden zwei- bis dreilappige Drüsen in einen Stammhaarbalg. Große Talgdrüsen finden sich am Oberkiefer, am Präputium und an der Schwanzwurzel dorsal. Von ganz kollossaler Entwicklung sind sie am Kinnwinkel.

## b) Bürzeldrüse der Vögel.

Sehr eigenartigen Verhältnissen begegnen wir bei den *Vögeln*. Wie schon erwähnt, ist die Haut des Vogels im allgemeinen drüsenlos. Um so bemerkenswerter ist die mächtige Entwicklung eines Talgdrüsenkomplexes, der als *Bürzeldrüse* (*Glandula uropygii*) bekannt ist und die Hauptfunktion der Talgdrüsen wohl am klarsten erkennen läßt. Es handelt sich hier um ein über den letzten Kreuzbeinwirbeln zwischen den Spulen der Steuerfedern gelegenes Drüsenorgan vom Typus einer zusammengesetzten Talgdrüse, dessen fettiges Sekret der Vogel mit dem Schnabel ausdrückt und damit seine Kontur- und besonders die Schwungfedern einsalbt zum Schutz gegen Wasser und feuchte Luft. Dementsprechend ist die Drüse bei Schwimmvögeln am stärksten ausgebildet

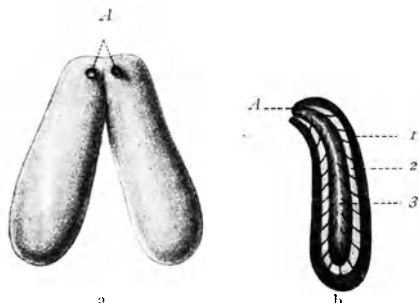


Abb. 26. a Bürzeldrüse der Ente in natürl. Größe. A Ausführgang. b Schematischer Längsschnitt median durch eine Drüse. Die feinen schwarzen Linien stellen den Verlauf der Tubuli dar. (Nach M. STERN.)

und fehlt hauptsächlich solchen Formen, welche ausschließlich Landtiere sind, Steppen und tropische Inseln bewohnen und wenig oder gar nicht fliegen. Die Entwicklung der Drüse bzw. jeder Drüsenhälfte wird durch eine Einsenkung der Haut eingeleitet und bildet daher eine Tasche, von deren Wand Drüsen-schläuche hervorsprossen, die den eigentlichen sekretorischen Apparat bilden (Koss-

MANN [1871], PILLIET [1889], ORLANDI [1902], LUNGHETTI [1906]). Jede Drüsenhälfte hat die Form eines rundlichen oder ovalen Körpers, bei Hühnern von Erbsen-, bei Gänsen von Haselnußgröße, welcher gegen die dorsal gelegene Mündung spitz ausläuft (Abb. 26a). Der Ausführgang liegt innerhalb eines zitzenförmigen Kegels, der oft 1 cm und höher über das Hautniveau zwischen den Federn frei hervorragt. Jede Hälfte ist ein Konglomerat von zahlreichen, schlauchartigen Drüsen. Eine bindegewebige Hülle umgibt die ganze Drüse; ihr sitzen die Tubuli blind auf, welche sich dorsokaudal zunächst zu einer mehr oder weniger deutlichen Sekrethöhle sammeln, die dann ihrerseits das Sekret durch den eigentlichen Ausführgang an die Körperoberfläche gelangen läßt. Dieser Abflußkanal liegt innerhalb der Bürzelzitze. Die Länge der Schläuche variiert innerhalb derselben Drüse, da das Sammelbecken nicht zentral, sondern mehr dorsal liegt. Die Schlauchwand enthält keine Muskelzellen und auch den bindegewebigen Scheidewänden (Septa) der Tubuli fehlen solche ganz.

Da auch den typischen Talgdrüsen der Säugetiere und des Menschen Muskeln in der Wand fehlen, so kann auch hier von einer *aktiven* Ent-

leerung des Sekretes keine Rede sein. Nach K. BAUER (1894) spielt aber diesfalls der *M. arrector pili* eine wichtige Rolle. Es ist bekannt, daß „das feine elastische Netz unter der Epidermis sich direkt auf die Talgdrüsen fortsetzt und daß der *M. arrector* nicht nur mit den oberflächlichsten Cutislagen und dem subepithelialen Netze durch elastische Sehnen verknüpft ist, sondern daß auch feine elastische Fasern, welche während seines Verlaufes von ihm abgehen, in die elastischen Drüsenkörbe einstrahlen. Bei seiner Kontraktion wird der in einer bestimmten Richtung einseitig erfolgende Zug durch das subepitheliale Netz verallgemeinert und so die Epidermis vor Zerrungen geschützt, während gleichzeitig eine gleichmäßige Kompression auf die Drüsenalveolen erfolgt“, wobei die Entleerung vielleicht auch durch Neubildung von Sekret und Kompression der Drüse zwischen Muskel und Haarbalg gefördert wird. „Ähnliche Verhältnisse sind (beim Menschen) anscheinend auch bei der Nasenhaut gegeben, wo quergestreifte, senkrecht aufsteigende Fasern des *M. nasalis* die Stelle der glatten Muskulatur vertreten. Im Augenlid sind elastische Fasern in großer Menge vorhanden; namentlich bemerkenswert ist die elastische Platte am freien Lidrande und das Netz, welches direkt aus ihr aufsteigt und sich um die MILBOMSche Drüse legt. Der Tarsus ist von feinsten elastischen Fasern in verschiedenen Richtungen reichlichst durchzogen; sämtliche Fasersysteme, das der Haut, der Muskeln, der zentralen Bindegewebsschicht, des Tarsus und des subkonjunktivalen Gewebes stehen miteinander in Zusammenhang. Der *Musculus Riolani* komprimiert die spindelige Auftreibung des Ausführungsganges der Drüse von allen Seiten und bewirkt so die Sekretentleerung“ (BAUER).

Die Sorgfalt, mit welcher Vögel das Sekret der Bürzeldrüse mittels des Schnabels über die Deck- und Schwungfedern verteilen, ließ erwarten, daß nach operativer Entfernung der Drüse sich mehr oder weniger deutliche Störungen geltend machen würden. Die ersten Versuche in dieser Richtung hat KOSSMANN (1871) gemacht. Sie blieben (bei *Tauben*) erfolglos und auch an *Hühnern* lieferten Exstirpationsversuche von P. BERT, GOUBAUX u. PHILIPPEAUX (1872) nur zweifelhafte Ergebnisse. Auch LUNGHETTI (1906/07) und PARIS (1913) hatten keinen Erfolg. Dagegen beobachtete neuerdings (1928) HSIANG-CHUAN HOU sowohl bei *Tauben*, wie auch bei *Hühnern* und *Enten* sehr auffallende Veränderungen des Gefieders nach Exstirpation der Bürzeldrüse. Die Tiere erkrankten nach einigen Wochen und verloren an Gewicht, das Federkleid verfärbte sich und die einzelnen Deckfedern verloren ihre Glätte und Geschlossenheit, hier und da entstanden durch Ausfallen nackte Stellen (Abb. 27). *Enten* vermochten dann, auch wenn sie nur kurze Zeit (10 Minuten) in kaltem (10° C) Wasser schwammen, die Körpertemperatur nicht mehr wie normale aufrecht zu erhalten. Bei mikroskopischer Untersuchung zeigten sich die normalerweise zwischen den Federstrahlen (*Radii*) reichlich vor-

handenen Tropfen des öligen Sekretes der Bürzeldrüse auffallend vermindert (Abb. 28). So erklärt sich die leichtere Benetzbarkeit des Federkleides der operierten Tiere.

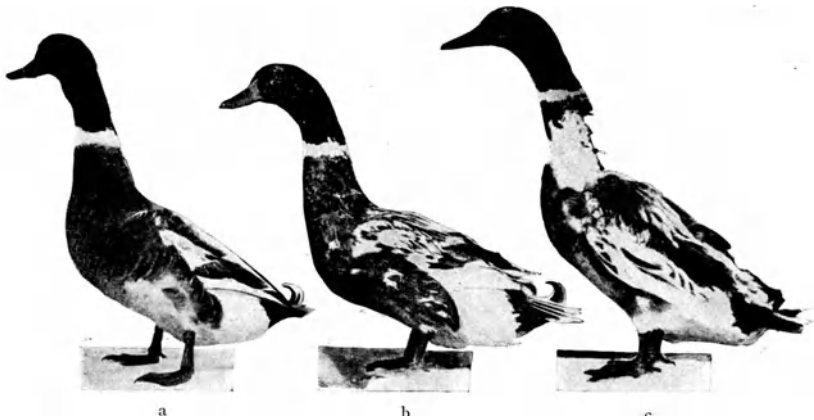


Abb. 27 a c. Veränderungen des Gefieders einer Ente nach Exstirpation der Bürzeldrüsen. a normal; b 1 $\frac{1}{2}$  Monate; c 4 $\frac{1}{2}$  Monate nach der Operation.

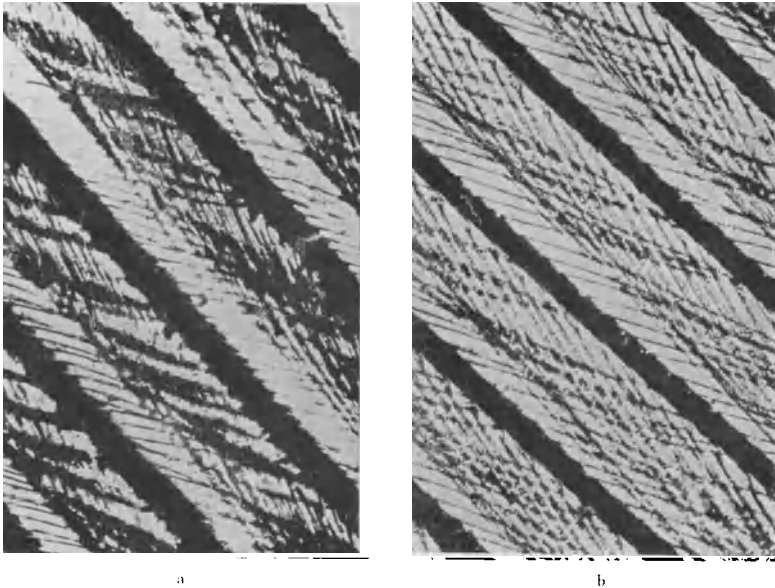


Abb. 28. a Teil einer normal eingefetteten Entenfeder. Man sieht zwischen den Radien reichlich Fett eingelagert. b Teil einer solchen Feder 2 Monate nach Exstirpation der Bürzeldrüsen.

c) *Die Bildung des Sekretes.*

Wie schon erwähnt, besteht das Sekret der nach holokrinem Typus sezernierenden Talgdrüsen aus abgestoßenen, verfetteten Zellen, wobei

aber ausdrücklich zu betonen ist, daß es sich hier nicht um einen einfachen fettigen Zerfall wie bei der pathologischen fettigen Degeneration (VIRCHOWS fettige Metamorphose) handelt, sondern um eine physiologische „Sekretion“, einen Zustand höchster lebendiger Funktion der Zellen vergleichbar mit der Fettabsonderung mancher Schweißdrüsen und vor allem der Milchdrüse, wenn auch morphologisch von diesen Vorgängen völlig verschieden. Freilich verliert die Talgdrüsenzelle bald nach ihrer Ausbildung ihr Leben, aber nicht mehr und nicht schneller, als es alle anderen Zellen der Epidermis, vielleicht mit Ausnahme der Zellen der äußeren Wurzelscheide tun. Mit Rücksicht auf die Umwandlung befindet sich die Epidermiszelle des Haares und seiner Scheiden, sowie die Zelle der Oberflächenepidermis in ganz derselben Lage, nur daß die physiologisch nekrobiotischen Zustände der Funktion entsprechend in jedem dieser Gewebe anders und scheinbar viel komplizierter ablaufen, mit Fibrillenbildung, Kerato- und Trichohyalinbildung, völliger Verhornung neben einer gewissen Ausbildung fettähnlicher Substanzen (Cholesterin, Fettsäureverbindungen). Demgegenüber macht die einfache Fettbildung in der Talgdrüsenzelle den Eindruck eines einfacheren Vorganges. Freilich ist das scheinbar einfache anatomische Bild kein Beweis für die Einfachheit der Umsetzungen, die hier vorgehen (PINKUS).



Abb. 29. Stück einer Talgdrüse von einem Kopfhaar. Drüsenzellen mit den Räumen für die Fetttropfen. Entwicklung dieser Zellen aus den Zellen der epithelialen Umkleidung.

Der Bau eines Drüsenalveolus ist leicht zu übersehen. Eine mehrfache Lage von polyedrischen Zellen kleidet ihn aus, im Inneren einen Raum freilassend, der das Sekret enthält. Die äußerste Zellage besteht aus niedrigen Zellen, welche in lebhafter Teilung begriffen sind (Abb. 29). Weiter nach Innen folgen Zellen, die einen deutlich wabigen Bau des Plasmas erkennen lassen, in den Lücken liegen Körnchen, die mehr oder weniger Fettreaktion zeigen. Die Talgzellen enthalten schwer darstellbare Zentralkörperchen (N. MELCZER [1923]). Je weiter nach Innen, desto dünnwandiger wird das plasmatische Netzwerk, um so größer die stark lichtbrechenden Tröpfchen. Gegen den Ausführgang sieht man dann nur noch Zelltrümmer mit plattgedrückten Kernen; zuletzt schwinden auch diese und im Ausführgang findet man nur eine bröcklig schmierige Masse, welche bei den Haadrüsen in den Hohlraum des Haarbalges geschoben und mit den abgelösten Zellen der inneren Wurzelscheide, sowie den Hornzellen des Haartrichters nach außen befördert wird. An größeren Drüsenkonglomeraten, wie z. B. der Klitorisdrüse der Maus (Abb. 30) lassen sich diese Vorgänge gut übersehen. Oft findet man,

namentlich im Gesicht, am After und Genitale beim Menschen die erweiterten Follikel von weichen gelblichen Massen ausgefüllt, die sich durch die enge Follikelmündung wurstförmig herausdrücken lassen. Bei stärkerer (pathologischer) Retention des Sekretes stellt dann die Ausfüllung des Follikeltrichters einen sogenannten *Commedo* dar, der oft eine dunkle Kuppe hat. In den Talgmassen, sowohl der normalen Drüsen, wie in den Commedonen, liegen auch abgestoßene kurze Lanugohärchen.



Abb. 30. Präputialdrüse der Maus. Auflösung der Zellen zum „Sekret“ (Osmium-Kal. bich.om.).  
m Mitose. (Nach PINCUS.)

Das weitaus günstigste Objekt für das Studium der Sekretionsvorgänge in Talgdrüsen ist die *Bürzeldrüse der Vögel*. Hier hat sich gezeigt, daß die schon erwähnten Granula in den Drüsenzellen die fettbildenden bzw. fettabsondernden Organe darstellen und es ließ sich auch nachweisen, daß *Nahrungsfett in das Sekret übergeht*. Die allgemeinen anatomischen Verhältnisse wurden bereits besprochen. Hier ist nur einiges über den feineren Bau der Tubuli nachzutragen. An Quer- oder Längsschnitten der Drüse lassen sich schon makroskopisch drei durch das verschiedene Verhalten der Zellen charakterisierte Zonen unterscheiden (Abb. 31a). Die äußere Zone (I) zeigt Zellen von gleichem Bau wie in den Talg-

drüsen der Säugetierhaut, mit zahlreichen Mitosen. Sie enthalten in den Plasmawaben stark lichtbrechende, mit alkalischem Scharlachrot sich stark färbende Granula, die von der Peripherie aus gegen die Mitte um das drei- bis vierfache an Größe zunehmen (Abb. 31b). PLATO (1871) nannte sie „lipophore Körnchen“ und nahm an, daß sie präformiert seien und daß an ihnen die Fettreaktionen zuerst auftreten, also daß sie gewissermaßen das Fett tragen. M. STERN (1905), welche die Untersuchungen PLATOS weiterführte, hält sie dagegen für bereits fertige „Sekrettröpfchen“. Färbt man Gefrierschnitte der Drüse mit einem Gemisch von Osmiumsäure und Scharlachrot, so findet man in den äußersten Zellreihen noch eine zweite Art Körnchen mit Osmiumreaktion, die besonders dicht neben dem Kern liegen. Diese „lipoiden Körnchen“ (STERN) werden nach dem Lumen des Tubulus zu spärlicher (vgl. Abb. 9, Taf. XVIII aus STERN, l. c.). Sie sind nicht so leicht löslich in Alkohol

wie die Sekrettröpfchen. Im Inneren der Zone I liegt etwas Sekret, das teils rot, teils schwarz gefärbt ist. In der zweiten Zone finden sich reichlicher zerfallende Zellen und eine größere Sekretmasse im Inneren. An Alkoholpräparaten erkennt man, daß die Zellen weit plasmareicher sind als in Zone I. Statt der hier vorhandenen zarten Maschen (Waben) finden sich dort dichtere, breitere Maschen mit Sekrettröpfchen, die zum Teil widerstandsfähig gegen Alkohol sind und sich mit Hämatoxylin färben, sonst aber zeigen sie (an Gefrierschnitten) Scharlachreaktion, wie die der Zone I. In Scharlachosmium färben sie sich schwarz *in toto* oder nur an der

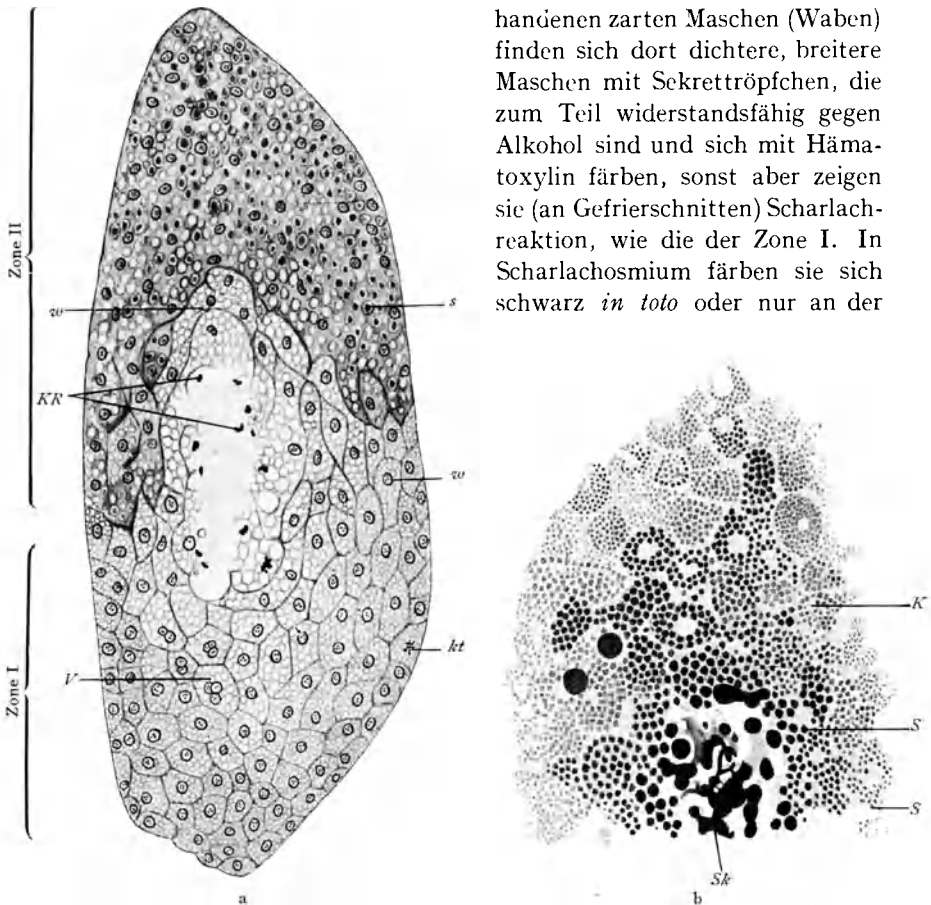


Abb. 31. Bürzeldrüse der Ente (nach M. STERN). a Schräg geschnittener Tubulus aus der Übergangsstelle von Zone I zu Zone II. *kt* Kernteilung; *w* wabiges Plasma; *s* Sekrettröpfchen; *K* Kerntrümmer. b Halber, schräg getroffener Tubulus (Zone I), Scharlachfärbung (im Original Körner und Sekret rot). Olinmersion. *K* ungefärbter Kern; *S* Sekrettröpfchen von außen nach innen wachsend; *Sk* Sekret. (Aus Nagels Handb. d. Physiologie.)

Peripherie (Ringkörner), wie sie ALTMANN auch in anderen Talgdrüsen fand. In Zone III, die dem Ausführung zunächst liegt, zerfallen die Zellen immer schneller, das Sekret wird reichlicher. Während die „lipoiden Körnchen“ nur charakteristisch für die erste Zone, die „Sekrettröpfchen“ für die Zone I und II sind, findet man in allen drei Zonen im Sekret und im intertubulären Bindegewebe allerfeinste *Fett-*

*körnchen*, die innerhalb der Zellen stets im Plasmanetz liegen. In Zone I und II besteht das Sekret bei Osmiumscharlachfärbung aus einer schwarz-braunen körnigen Masse, der nur ganz wenige rote Bestandteile beigemischt sind. Je mehr sich aber ein Tubulus dem zentralen Drüsenraum nähert, desto heller wird das Sekret; es macht alle Farbenübergänge von Schwarz über Rotbraun bis Rot durch und weist in Zone III eine einheitliche Rotfärbung auf.

Fragen wir uns nun nach den Beziehungen dieser histologischen Befunde zum Sekret, so kommt vor allem die *chemische Zusammensetzung* desselben in Betracht. Der erste, welcher das *Sekret der Bürzeldrüse* chemisch untersuchte, war D. DE JONGE (1879). Von einer Gans erhielt er etwa 2,4 g. Als sicher nachgewiesene organische Bestandteile gibt er folgende an: Kasein, Albumin, Nuklein, Lezithin, Fette mit niederen und höheren Fettsäuren und Cetylalkohol. Im Ätherextrakt der Drüse waren in 1000 Teilen enthalten:

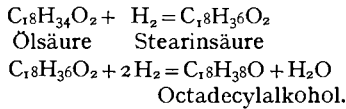
Cetylalkohol . . . . .	74,23
Ölsäure . . . . .	56,48
Niedere Fettsäuren . . . . .	3,73
Lezithin . . . . .	2,33

Es würden also 40 bzw. 41 vH vom Ätherextrakt auf Cetylalkohol kommen und wenn man annimmt, daß dieser esterartig an Fettsäuren gebunden ist, so könnten an echtem Fett nur 10—13 vH im Bürzeldrüsensekret enthalten sein. Dieses wäre daher in seinen Hauptbestandteilen kein Fett und ließe sich gar nicht auf eine Linie stellen mit Fett, das in irgendwelchen anderen Zellen durch fettige Degeneration entstanden wäre. Bei der Nachprüfung der Untersuchungen DE JONGES fand RÖHMANN (1904) im Sekret 60 vH ätherlösliche und 14 vH in Chloroform lösliche, in Äther unlösliche Stoffe. Diese letzteren machen also einen sehr erheblichen Teil der trockenen Sekretmasse aus. Der Ätherextrakt bildet ein gelbes neutrales Öl mit der Säurezahl 0,73—34 (Jodzahl 15,5—26,5; Verseifungszahl 136—175). Die niedrige Verseifungszahl weist daraufhin, daß der Ätherextrakt, wenn er Fette enthält, jedenfalls noch aus anderen Estern besteht, deren Alkohol ein höheres Molekulargewicht als das Glycerin besitzt. Dieser wäre nach DE JONGE eben *Cetylalkohol* ( $C_{16}H_{34}O$ ). Nach RÖHMANN handelt es sich aber nicht um diesen, sondern um den sehr nahestehenden *Oktadecylalkohol* ( $C_{18}H_{38}O$ ), der 40—45 vH des Drüsenextraktes ausmacht. Von Säuren finden sich überwiegend solche, welche bei gewöhnlicher Temperatur ölig sind, (*Ölsäure*), wenn auch noch kleine Mengen niederer Fettsäuren (wahrscheinlich *Laurin-* und *Myristinsäure*) vorhanden sind. Die Glycerinbestimmung im Extrakt ergab 2,4—5,1 vH, das ist nur etwa  $\frac{1}{4}$  des im Unterhautgewebe der Gans enthaltenen Glycerins (11,7 vH).

Es hat sich herausgestellt, daß *die Menge des Oktadecylalkohols ausreicht, um alle nicht an Glycerin gebundenen Fettsäuren zu binden, so daß*



der größere Teil des Bürzeldrüsenextraktes nicht aus Fett, sondern aus den Estern des Oktadecylalkohols besteht. Nach HSIANG-CH'UAN HOU (l. c.) enthält das Sekret auch *Cholesterin*. Zwischen dem Sekret und dem Ex- trakt der Drüse bestehen quantitative Unterschiede. Die Menge des Oktadecylalkohols ist im ersteren größer wie im letzteren, dagegen ist die Menge des Fettes im Sekret geringer. Hierin erblickt RÖHMANN den Beweis dafür, daß *Fett das Material ist, aus welchem sich Oktadecylester bilden*, indem es wahrscheinlich durch fermentative Spaltung in Fett- säuren und Glycerin zerfällt. Von ersteren gehen Ölsäure und Stearin- säure durch Reduktion in Oktadecylalkohol über:



Die Bildung der oben erwähnten niederen, optisch aktiven Fett- säuren aus den höheren wäre als ein oxydativer Abbau unter gleich- zeitiger Synthese aufzufassen; diese führt zur Entstehung tertiärer und quaternärer Bindung von C-Atomen, der das Säuregemisch seine optische Aktivität verdankt. Eine weitere Synthese ist dann die Bildung der Ester aus dem Oktadecylalkohol und den Fettsäuren. Wenn demnach die Hauptmasse des Bürzeldrüsensekretes aus Stoffen besteht, die aus Fett entstehen können, aber so sehr sie äußerlich dem Fett gleichen, doch nicht Fette, d. h. Triglyceride der Fettsäuren sind, so muß man fragen, *ob das Fett als Material für das zu bildende Sekret der Drüse zugeführt oder ob es in der Drüse selbst gebildet wird*. Um diese Frage zu entscheiden, wurden Gänse in geeigneten Ställen so gehalten, daß sie mit dem Schnabel nicht zu der Drüse gelangen konnten und erhielten nach einigen Hungertagen fettfreies Futter (extrahierten Gerstenschrot) in unzureichender Menge. War eine entsprechende Gewichtsabnahme eingetreten, so erhielten die Gänse die gleiche Nahrung, aber unter Zusatz einer gewissen Menge desjenigen Fettes, dessen Übergang in das Sekret der Drüse ge- prüft werden sollte. Nach überreichlicher Fütterung (Stopfen) wurden dann die Tiere getötet und sowohl das ausgedrückte Sekret, wie die Drüsensubstanz selbst und das sonstige Fettgewebe chemisch unter- sucht. Am besten geeignet erwies sich das *Sesamöl*, welches mit HCl und Furfural eine intensive Rotfärbung gibt. Es ließ sich so ganz unzwei- deutig der *Übergang von Nahrungsfett in die Bürzeldrüse* beweisen. Die Bildung des Sekretes aus dem zugeführten Fett geht nur sehr langsam vor sich. Es dauert 10—18 Tage bis das in der Drüse gebildete Sekret im oberen Teil des Ausführanges erscheint. Auf Grund des Nachweises, daß Nahrungsfett in das Sekret übergeht, nimmt nun STERN (l. c.) an, daß die Fetttropfchen mit dem Blutstrom in die Drüse gelangen. Ein Teil derselben geht unverändert in das Sekret über, die Hauptmenge aber wird umgewandelt derart, daß sich zuerst die „*lipoiden Körnchen*“

und aus ihnen „*Sekrettröpfchen*“ bilden. Letztere entsprechen nach ihren Löslichkeitsverhältnissen dem chemischen Verhalten der Oktadecylester. In Gefrierschnitten bleiben sie erhalten, sie sind unlöslich in Wasser. Dagegen lösen sie sich, wie die echten Fette, in Alkohol, Äther, Chloroform, Xylol usw. Sie lassen sich nicht osmieren. Es ist daraus zu schließen, daß sie aus Palmitin- und Stearinsäure-Estern des Oktadecylalkohols bestehen und daß in ihnen die entsprechenden Ester der Ölsäure fehlen oder doch zurücktreten. Jene sind nicht osmierbar, die letzteren müßten sich mit Osmium schwärzen, da ja nach ALTMANN das Osmium nicht ein Reagens auf Fette im allgemeinen, sondern nur auf freie Ölsäure und auf Olein ist. Die „lipoiden Körnchen“, die sich noch osmieren lassen, bilden wohl eine Zwischenstufe in dem Prozesse der Umwandlung des Nahrungsfettes in die Ester des Oktadecylalkohols. Ihre Färbbarkeit mit Safranin zeigt, daß sie zum Teil noch aus Eiweißsubstanzen bestehen. STERN schreibt also diesen Plasmagebildern ähnliche Eigenschaften zu, wie sie von KREHL, ALTMANN und METZNER bei der Fettaufnahme bzw. den Fettumsetzungen an Plasmagranulis beobachtet wurden. Auffallend ist, daß lipoide, mit Osmium sich schwärzende Körnchen in um so größerer Menge auftreten, je mehr man einen Tubulus nach dem Ausführungsgang verfolgt. Auch das Sekret in den Tubulis und im Ausführungsgang gibt Osmiumreaktion. Es macht sich also Schwärzung mehr in den zentralen und nicht in den peripheren Teilen der Drüse geltend. Man müßte aber eigentlich erwarten, daß da, wo das Fett in die Drüse eintritt — nämlich in der Peripherie — die Osmiumfärbung am stärksten ist. RÖHMANN gibt folgende Erklärung: „Das Fett gelangt von außen her auf noch näher festzustellendem Wege gleicherweise zu allen Zellen der Drüse, um hier in die eigentlichen Stoffe des Sekretes umgewandelt zu werden. Diese Umwandlung geschieht aber in den verschiedenen Zellen nicht mit gleicher Geschwindigkeit, sie erfolgt schneller in den jungen, nach der äußeren Grenze eines Tubulus hin gelegenen, langsamer in den älteren, nach dem Ausführungsgang hin gelegenen Zellen. Diese gehen allmählich zugrunde, noch bevor alles Fett in die Oktadecylester umgewandelt worden ist.“

Man darf wohl annehmen, daß in ähnlicher Weise auch der Hauttalg des Menschen und der Säugetiere entsteht, wiewohl seine Zusammensetzung nicht die gleiche und auch bei verschiedenen Arten wieder verschieden zu sein scheint. Da es fast unmöglich ist, größere, zur Analyse ausreichende Mengen Talgdrüsensekret zu gewinnen, so hat man zunächst das Augemnerk auf den Inhalt großer *Haut-* bzw. *Ovarialdermoidcysten* und die *Vernix caseosa* gerichtet, obschon es sich hier um komplizierte Gemische von Stoffen handelt, die nicht allein den Talgdrüsen entstammen. Bezüglich der Vernix caseosa darf ich wohl auf die Arbeit von L. v. ZUMBUSCH (1909) verweisen. Das Fett aus Dermoidcysten wurde 1880 von SOTNITSCHESKY und 1895 von V. LIEBLEIN, 1897 von

R. v. ZEYNEK untersucht. Der erstgenannte Beobachter hat auf die nahen Beziehungen dieses Fettes zum Hauttalg hingewiesen. Als charakteristische Bestandteile des Dermoidcystenfettes fand er neben wenig typischem Fett etwas Cholesterin und einen kristallinen, in Alkohol und Äther leicht löslichen Körper vom Schmelzpunkt  $63^{\circ}$  mit  $80 \text{ vH C}$  und  $13,5 \text{ vH H}$ , den später RÖHMANN als „*Dermocerin*“ bezeichnete. Außerdem erhielt er noch eine ölige Substanz mit großem Jodbindungsvermögen (RÖHMANN'S „*Dermoolein*“). LINSER (1904), der ein Extrakt von großen Mengen gesammelter Dermoidcysten analysierte, erhielt aus dem nicht verseifbaren Anteil einen kristallinen Körper, der leicht löslich in Alkohol, Petroläther, Benzol, Toluol, Amylalkohol u. a., schwer löslich in kaltem Azeton war. Dieser „*Azetonkörper*“ gab keine Cholestolreaktion, enthielt im Mittel  $79,4 \text{ vH C}$  und  $13,9 \text{ vH H}$  und ließ sich nicht azetylieren (es fehlte die OH-Gruppe). Nach den Elementaranalysen zu urteilen, hatten SOTNITSCHESKY und v. ZEYNEK wohl denselben Körper (RÖHMANN'S „*Dermocerin*“) in den Händen, der neben jenem Öl den Hauptbestandteil des Cysteninhaltes bildet, aber sicher nicht, wie jene ersten Beobachter annahmen, Cetylalkohol ist.

Ein zum Studium des Sekretes der Talgdrüsen sehr geeignetes Material ist das „*Wollfett*“ (*Wollschweiß*), ein Gemenge von Talg- und Schweißdrüsensekret aus der Schafwolle. Nachdem F. HARTMANN (1868) im Wollfett Cholesterinester entdeckt und E. SCHULZE (1873/74) diese Tatsache bestätigt hatte, hat O. LIEBREICH (1890) angegeben, daß „die Fette der Haut“, besonders auch die des Menschen „*Cholesterinfette*“ seien. Er wies darauf hin, daß die Vernix caseosa neben einer in Azetessigsäure und Äthylazetessigsäureäther löslichen Substanz, die die Cholestolreaktion gab, noch einen in den genannten Lösungsmitteln schwer löslichen Anteil enthält, der die gleiche Reaktion zeigte und wie er annahm, aus Cholesterinestern der Fettsäuren besteht. Dieser Schluß ist aber nicht bindend, weil das Wollfett ein Gemisch von Produkten der Hautdrüsen und der Haut selbst (Epidermis) darstellt. Der positive Ausfall der erwähnten Reaktion beweist nur das Vorhandensein von freiem Cholesterin, welches, wie LINSER zeigte, auch in den Keratinsgebilden der Haut enthalten ist, er beweist aber nicht, daß der Hauttalg ein Cholesterinfett darstellt. Bemerkenswert ist auch, daß das Wollfett sehr wechselnde Mengen von Cholesterin enthält.

E. SCHULZE fand bis zu  $80 \text{ vH}$ , L. DARMSTÄDTER u. J. LIFSCHÜTZ (1895—1898) andererseits nur wenige Prozente. Daneben aber glaubten letztere andere für das Wollfett charakteristische Produkte, wie *Carnaubasäure*, *Ceryl-* und *Carnaubylalkohol* — also Stoffe, die in den Wacharten vorkommen — und zwei *Oxyfettsäuren* (*Lanocerinsäure* ( $\text{C}_{30}\text{H}_{60}\text{O}_4$ ) und *Lanopalmitinsäure* ( $\text{C}_{16}\text{H}_{32}\text{O}_3$ )) gefunden zu haben. Palmitin- und Stearinsäure sollen fehlen. Eine Nachprüfung dieser Angaben, welche K. SIEBERT auf Veranlassung RÖHMANN'S (1916) vornahm, lieferte in-

sofern eine Bestätigung, als das Wollwachs (Lanocerin), d. h. *der festere Anteil des Wollfettes*, der sich durch Behandlung mit Alkohol, Azeton usw. von einem öligen Anteil, der die Hauptmasse bildet, abtrennen läßt, *aus Estern besteht, die als Alkohol Cholesterin enthalten*, neben einem Gemisch von Alkoholen der Fettreihe (Cerylalkohol). Das Vorhandensein von Carnaubylalkohol hält RÖHMANN nicht für sicher nachgewiesen. Als Fettsäuren finden sich *Cerotin-, Stearin- und Palmitinsäure*. Die weiche- ren Anteile des Wollfettes enthalten neben *freiem Cholesterin* ein bisher nicht näher untersuchtes Alkoholgemisch von öligen Charakter und als Säuren anscheinend Stearin-Palmitinsäure, eine optisch aktive Säure (Oxy- stearinsäure?) und „Harzsäuren“. Eine „Lanocerinssäure“ hat RÖH- MANN nicht gefunden. Ebenso wie den Carnaubylalkohol betrachtet er auch die „*Carnaubasäure*“ als ein Gemisch von Cerotinsäure mit C-är- mern Fetten. Unter allen Umständen wird man, glaube ich, daran fest- halten müssen, daß Cholesterine, teils in Form von Estern, teils frei in Wollfett enthalten sind, wofür ja auch die schon im vierten Teil dieser Monographie mitgeteilten Erfahrungen über den Einfluß dieses Stoffes auf das Wachstum der Haare unzweideutig sprechen.

Was nun das *Sekret der menschlichen Talgdrüsen* betrifft, so lassen unsere Kenntnisse über dessen chemische Zusammensetzung noch viel zu wünschen übrig, was sich aus den Schwierigkeiten der Gewinnung größerer Mengen leicht erklärt. KRUKENBERG und ihm folgend LEN- BUSCHER (1899), legten Stückchen Filtrierpapier auf die zu prüfende Hautstelle; dieselben wurden mit Gummipapier überdeckt und mit Heft- pflasterstreifen fest gegen die Haut angedrückt. LENBUSCHER ließ solche Papiere stunden-, tage- ja wochenlang liegen und bestimmte dann den Fettgehalt durch Extraktion im SOXHLETSchen Apparat. Da diese Me- thode nur die Untersuchung kleiner Hautflächen gestattet, so ist eine Berechnung der Gesamtfettabscheidung naturgemäß mit großen Fehlern behaftet. Zuverlässiger ist in dieser Beziehung das von LINSER (1904) angewendete Abwaschen größerer Partien der Körperoberfläche mit einem Gazebausch, der mit Petroläther durchtränkt ist und dann ex- trahiert wurde. G. ROSENFELD (1906) ließ Versuchspersonen Tag und Nacht dieselbe Wollunterjacke und Wollunterhosen tragen und extra- hierte diese Kleidungsstücke später mit Chloroform zur Gewinnung der abgeschiedenen Fettsubstanzen. Einer originellen Methode bediente sich ARNOZAN (1892). Bekanntlich geraten Kampferstückchen auf Wasser geworfen in lebhafte Rotation; jede Spur von Fett aber, in das Wasser gebracht, hindert die Bewegung. Diese Reaktion ist so prompt, daß die Rotation sofort aufhört, wenn man die Spitze einer Nadel, mit welcher man durch das Kopfhaar gefahren ist, in das Wasser taucht. ARNOZAN brachte nun Kampferstückchen in ein Glas Wasser und rieb mit einem Glasstabe eine Hautstelle. War der Stab mit Fett in Berührung gekom- men, so hörte sofort die Bewegung auf, anderenfalls nicht. Aus der In-

tensität der Abschwächung wurde dann nicht nur auf das Vorhandensein fettiger Stoffe, sondern auch auf die abgesonderten Mengen geschlossen.

Es bedarf keiner Erörterung, daß alle diese Methoden nur Notbehelfe sind, um trotz der geringen Sekretmengen doch experimentelle Daten liefern zu können. Dazu kommt noch, daß ja die fettartigen Stoffe an der Hautoberfläche nicht allein den Talgdrüsen entstammen. KRUKENBERG schätzte die Gesamtmenge des Fettverlustes auf 40,8 g pro Tag, LENBUSCHER auf 15 g. LINSER konnte bei drei Erwachsenen durch tägliches Abreiben der Haut vom Schlüsselbein bis zum Nabel und von der Schultergräte bis zum Kreuzbein innerhalb 3 Wochen bei dem Einen mit einer entfetteten Körperoberfläche von etwa 0,8 qm 1,5 g Ätherextrakt gewinnen, bei den beiden Anderen von etwa 1 qm entfetteter Fläche 2,4 bzw. 2,7 g Ätherextrakt, also viel geringere Mengen. Die Menge des abgesonderten Hauttalges variiert stark je nach dem Alter. LENBUSCHER und LINSER geben übereinstimmend an, daß sie mit der Pubertät bedeutend ansteigt, um im Greisenalter wieder zu fallen. Zwischen den Geschlechtern sind wesentliche Differenzen nicht vorhanden. Von sonstigen Unterschieden erwähnt LENBUSCHER, daß brünette Individuen mehr abzusondern scheinen als blonde. Leute, welche trotz reichlicher Ernährung wenig Fett ansetzen, zeigen sehr vermehrte Hauttalgabsonderung; bei korpulenten Individuen liegen die Zahlen eher unter dem Durchschnitt. Dies würde im Sinne der oben geschilderten Bedingungen der Sekretbildung liegen. Die einzelnen Körperpartien liefern sehr verschiedene Mengen Sekret. In 4 qcm Filtrierpapier waren nach einer Woche enthalten: von der Stirne 0,12 g, vom Rücken 0,035 g, von der Brust 0,022 g, vom Oberarm 0,015 g, vom Bauch 0,01 g Hauttalg (LENBUSCHER). Von allen Hautpartien liefert nach ARNOZAN der Nasenrücken am meisten Sekret, was bei der starken Entwicklung der dort befindlichen Drüsengruppen verständlich ist.

Die *chemische Charakterisierung des Hauttalges* läßt eigentlich noch alles zu wünschen übrig. Der Ätherextrakt zeigte in den Versuchen von LINSER gelbe bis braune Farbe. (Auch die zuerst entleerte Sekretmasse der Bürzeldrüse ist braun und fester, die späteren heller und weicher.) Der Schmelzpunkt liegt bei 33—36°; die Säurezahl ist nach demselben Autor 3,4—7,3 (beim Sekret der Bürzeldrüse 0,73—3,4); Verseifungszahl 117,3—130,5 (beim Bürzeldrüsensekret 136—175); Jodzahl des Gesamtextraktes 54—57 (Bürzeldrüse 15,5—26,5). Nach der Verseifung wurde eine Menge von ätherlöslichen Substanzen erhalten, die etwa 40—45 vH des Gesamtätherextraktes betrug. Sie bestanden zum großen Teil aus einem in Alkohol, Äther und Chloroform leicht löslichen, in Essigäther und Azeton unlöslichen Körper (RÖHMANN'S „Azetontkörper“ aus Dermoidcysten). Cholesterin fand sich nur in geringer Menge (etwa 1 vH), was um so auffälliger ist, als das Sekret der MEIBOM'Schen Drüsen daran sehr reich ist; nach PES (1897) würde sogar die Hauptmasse des-

selben aus Cholesterin bestehen. Aus dem Verhalten gegen Osmium, sowie einigen anderen mikrochemischen Reagentien schließt er auch auf das Vorhandensein von verseiften Fetten bzw. Fettsäuren. Die Verseifung soll durch die alkalische Tränenflüssigkeit verursacht sein. BUSCHKE (1905) versuchte durch Physostigmin die MEIBOMschen Drüsen beim Kaninchen zu vermehrter Sekretion anzuregen. Es entleerte sich dann aus dem Konjunktivalsack eine milchige Flüssigkeit (Emulsion), die angeblich erst in Berührung mit der Tränenflüssigkeit entsteht. Wie bei der Bürzeldrüse soll auch hier Nahrungsfett in das Sekret übergehen. BUSCHKE fand, daß bei Verfütterung von nicht eintrocknenden, festen Fetten das Sekret der MEIBOMschen Drüsen seine Konsistenz ändert und nach Verabreichung von Sesamöl die charakteristische Reaktion desselben gibt.

Da der Hauttalg, wie man ihn mittels der geschilderten Methoden gewinnt, stets Bestandteile der Epidermis enthält, so erhebt sich die Frage, ob dem Lanolin ähnliche Fette in den Epidermiszellen vorgebildet vorkommen oder nicht. RANVIER (1884) glaubte in dem von ihm zuerst beschriebenen „*Eleidin*“ (vgl. Teil I) das „Fett“ der Epidermis isoliert zu haben und LIEBREICH (1887) nahm an, daß die Eleidintropfen ein Gemenge von Eiweiß und Cholesterinfett seien und schrieb ihnen eine wichtige Bedeutung für die normale Hauttätigkeit zu. Vor allem sollte derartige Cholesterinfett auch ein wesentlicher Bestandteil des fettigen Überzuges der Haut sein. Dieser Meinung gab STICKER (1887) dahin Ausdruck: „*Eleidin* ist ein Gemenge von Eiweiß und Cholesterinfett. Dieses *Eleidin* ist das eigentlich geschmeidig erhaltende Fett der Haut und der Haare.“ Indessen hat sich herausgestellt, daß das *Eleidin* (Keratohyalin) überhaupt kein Fett ist (vgl. Teil I, S. 65f.) und es erscheint mir überhaupt fraglich, ob man das Recht hat, von „*Zellfetten der Haut*“ (abgesehen von den Drüsenzellen) zu sprechen. Dabei ist allerdings zu bemerken, daß es einige Hautbezirke mit wenig oder gar nicht verhornten geschichtetem Epithel gibt, dessen Zellen verfetten und reichlich als talgartiges „Sekret“ abgestoßen werden (*Smegma, Castoreum*). Auch die Vernix caseosa des menschlichen Neugeborenen besteht im wesentlichen aus verfetteten Epidermiszellen, ebenso der Inhalt der Dermoidcysten. Nach UNNA u. GOLODETZ sollen sich „*Zellstoffe*“ und „*Sekretfette*“ auch chemisch dadurch unterscheiden, daß die ersteren einen hohen, die letzteren einen niederen Cholesteringehalt aufweisen, eine Ansicht, der sich auch LINSER anschloß. Die ätherlöslichen Stoffe des Horngewebes sollen bei der Verseifung im wesentlichen Cholesterin und seine Ester liefern, während das Talgdrüsensekret nur wenig Cholesterin, dagegen andere C- und H-reiche Stoffe enthält. Auf den ersten Blick scheinen die vorliegenden Analysen sehr zugunsten einer solchen Auffassung zu sprechen. Vergleicht man beispielsweise das Comedonenfett (Talgdrüsensekret) mit dem Fett der Hornschicht oder der Vernix caseosa in bezug

auf den Cholesteringehalt, so ergeben sich außerordentlich auffallende Differenzen: So enthält der unverseifbare Anteil des Commedonenfettes 9,16 vH, der des Oberhautfettes 50 vH, der der Vernix caseosa 45 vH Cholesterin. Gleichwohl scheint mir aber die Frage, ob normale verhornte Epidermiszellen *autochthon* entstandenes „Zellfett“ enthalten, nicht entschieden zu sein.

## B. Schweißdrüsen.

### a) *Topographie.*

Es war schon früher davon die Rede, daß beim Menschen die monotypischen, durch eine einzige sezernierende Zellage charakterisierten, Schweißdrüsen zwei deutlich verschiedene Arten erkennen lassen (SCHIEFFERDECKER). Die kleinen, von SCHIEFFERDECKER als „*ekkrine*“ bezeichneten Knäueldrüsen finden sich über den ganzen Körper verbreitet und bilden an den haarlosen Handflächen und Fußsohlen die einzige hier vorhandene Hautdrüsenform. Der Ausführungsgang durchsetzt die Epidermis und knäuel sich gemeinsam mit dem drüsigen Endstück in der Cutis auf. Beide Abschnitte, der ausführende und der sezernierende, sind fast gleich dick. An und für sich haben die kleinen Schweißdrüsen keine Beziehungen zu den Haarbalgen, eine rein topographische Beziehung kann aber zustande kommen und kommt oft zustande dadurch, daß die Haaranlagen mehr oder weniger schräg in die Haut hineinwachsen. In solchem Falle kann die fast senkrecht in die Haut hineinwachsende Drüsenanlage auf die „obere“, nach PINKUS „vordere“ Seite des Haarbalges stoßen. Im erwachsenen Zustande sieht man dann den Knäuel einer Schweißdrüse auf der genannten Seite dem Haarbalg mehr oder weniger dicht anliegen, während der Ausführungsgang sich von dem Haarbalg abwendend, fast senkrecht zur Hautoberfläche hinzieht. PINKUS (1927) hat mit Recht darauf hingewiesen, daß die in den Lehrbüchern der Histologie gegebenen Darstellungen des Baues und der Anordnung der menschlichen Schweißdrüsen allzu sehr schematisiert sind und dem wirklichen Verhalten nur wenig entsprechen. Im folgenden gebe ich im wesentlichen einen Auszug aus seiner Darstellung im Handbuch der Haut- und Geschlechtskrankheiten 1, 1.

Die Schweißdrüsen der allgemeinen Hautoberfläche sind viel zahlreicher als die Haarfollikel, von denen jeder von 6—10 Drüsen umgeben ist. Ihre Knäuel bilden im Corium eine fast einheitliche Schicht (Abb. 32). Bei der Untersuchung von Schnittserien ergeben sich erstaunliche Durcheinanderwirrungen des Schlauches jeder Drüse, aber nie Durchdringung einer Drüse durch eine andere. Jeder Knäuel besteht fast zur Hälfte aus Ausführungsgang, zur Hälfte aus Drüenschlauch, beide dicht und schwerer entwirrbar durcheinanderliegend als die Kanäle der Niere. Seitliche Ausläufer konnte PINKUS nicht feststellen. Es stellt also die Schweißdrüse nur einen einfachen, viel gewundenen

langen Schlauch dar, in welchem an einer einzigen Stelle der Ausführung in den absondernden Teil übergeht. Beide Abschnitte sind mikroskopisch streng unterscheidbar. Der Ausführung ist von elastischen Fasern dicht umgeben (Abb. 33). und von einer zweischichtigen Zelllage ausgekleidet, deren Elemente epithelialen Charakter zeigen. Die Zellen des sezernierenden Abschnittes sind groß, so hoch wie breit, mit großem rundem Kern und deutlichem Zentralkörperchen ausgestattet. Zwischen ihnen sind Sekrettröhrchen ausgespart, nach dem Lumen zu bilden die 6—8 Zellen des Schlauchquerschnittes einen glatten Kreis, plastisch also eine zylindrische Röhre. Nach außen lagern sich den Drüsenzellen flache schmale Zellen mit länglichen Kernen an, sie ziehen

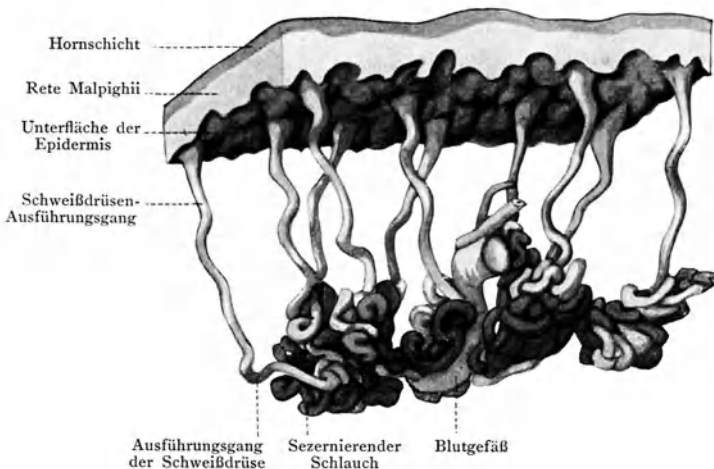


Abb. 32. 10 Schweißdrüsen vom Fußrücken. Plattenrekonstruktion. Die als Ausführung mikroskopisch erkennbaren Schlauchstücke sind hell, die als sezernierende Drüsen-schläuche erkennbaren dunkel dargestellt.

wie ein dünner längsgestreifter Überzug aus parallelen Elementen längs oder sehr schräg den Schläuchen entlang und werden als epitheliale Muskeln aufgefaßt. Eine dünne hyaline Scheide und ein reusenartiges Netzwerk feiner Bindegewebsfasern begrenzt den Drüsen-schlauch nach außen. In schönster Ausbildung finden sich die ekkrinen Schweißdrüsen in der haarlosen Haut der Planta und Palma. Sie münden hier auf den regelmäßigen erhabenen Leisten der Epidermis, von denen schon im ersten Teil die Rede war (S. 90f.). Eine ausgezeichnete Darstellung der Leistensysteme an Hand und Fuß hat PRINKE (l. c. S. 33ff.) gegeben, auf die ich hier verweise.

Während beim Menschen die kleinen ekkrinen Schweißdrüsen in außerordentlich großer Zahl über den ganzen Körper verbreitet sind (nach KRAUSE finden sich in 2,5 qcm Stirnhaut 1258, Brusthaut 1136, Armhaut 1100, Beinhaut 550), finden sie sich bei Säugetieren nur spär-



lich entwickelt, und zwar an besonderen Stellen der Haut, die entweder haarlos sind oder nur Sinushaare besitzen oder endlich in Hautdrüsenorganen. Die Planta pedis und Palma manus sind bei den *anthropoiden Affen* wie beim Menschen reichlich mit ekkrinen Schweißdrüsen versehen. Wie weit die sonstige Haut sich mehr menschenähnlich (ekkriner Drüsentypus) oder mehr tierähnlich (apokriner Typus) verhält, scheint nicht genauer untersucht zu sein. Die vorliegenden Angaben lassen sich nicht verwerten, da vor SCHIEFFERDECKERS Untersuchungen der Unter-

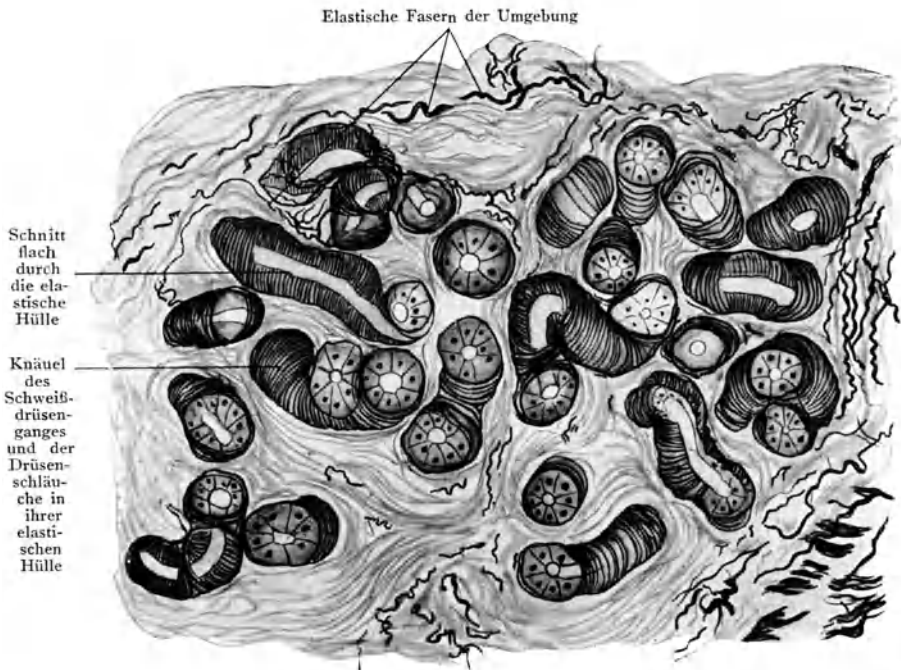


Abb. 33. Schweißdrüsenknäuel-Elastikafärbung.

schied zwischen „apokrinen“ und „ekkrinen“ Drüsen nicht bekannt war, als „freie“ (haarlose) aber beide auftreten können. Bei drei untersuchten *Ostaffen* (*Cynocephalus mormon*, *Cercopithecus callitrichus* und *C. sabaenus*) fand SCHIEFFERDECKER nicht nur in Hohlhand und Fußsohle, sondern auch an ausgedehnten behaarten Hautgebenden des Körpers neben *a*-Drüsen (apokrine) auch *e*-Drüsen (ekkrine). Durch dieses Verhalten der Drüsen unterscheiden sich diese Affen scharf von den übrigen Säugtieren, bei welchen, soweit bekannt, ekkrine Drüsen der behaarten Haut ganz fehlen. *Das Zurücktreten der a-Drüsen und das mehr und mehr sich verstärkende Hervortreten der e-Drüsen ist ein wesentliches Kennzeichen des Primatenstammes. Die Primaten werden mehr und mehr zu e-Drüsentieren*

gegenüber den sonstigen *a*-Drüsentieren und an der Spitze steht auch in dieser Hinsicht der Mensch (SCHIEFFERDECKER). In der massigen Subcutis der Zehen- und Sohlenballen des Hundes und der Katze finden sich knäueiförmige *e*-Drüsen eingelagert, deren Ausführungsgänge sich durch die dicke Epidermis als gewundene Kanäle fortsetzen. Diese Drüsen sind deshalb von besonderer Bedeutung, weil an ihnen zuerst die Innervationsverhältnisse experimentell untersucht wurden (vgl. LUCHSINGER). Beim Schwein münden in blindsackförmige Hauteinstülpungen an der medialen Fläche der Karpalgelenke („Karpaldrüsen“) zahlreiche zusammengesetzte Knäueldrüsen (*e*-Drüsen), die auch für die Rüsselscheibe charakteristisch sind. *e*-Drüsen bilden endlich auch einen Bestandteil vieler Hautdrüsenorgane, in denen sie mit *a*-Drüsen vergesellschaftet vorkommen. Gerade hier, namentlich im Axillarorgan des Menschen waren schon seit langem große und kleine Schweißdrüsen aufgefallen und man hat die ersteren als eine Eigentümlichkeit dieses Organes angesehen und ihre Verschiedenheit von den kleinen Schlauchdrüsen dieser Gegend in ihrer Form, in ihrer Lage im Gewebe, den Zusammenhang mit den Haarfollikeln richtig beschrieben. Ihre prinzipiell verschiedene Bedeutung ist aber bis zu SCHIEFFERDECKERS Arbeiten unbekannt geblieben. Die ältere Auffassung, daß sich die großen Schweißdrüsen der Achselhöhle vor der Pubertätsentwicklung aus den kleinen Drüsen durch Vergrößerung und Erweiterung der Schläuche herausbilden, ist als unrichtig erkannt. Beim Menschen bilden die apokrinen Drüsen der Achselhöhle ein dickes Polster, welches tiefer liegt als die ebenfalls eine bestimmte Schicht einnehmenden ekkrinen Drüsen. Es ist bei der Frau stärker entwickelt und entsteht früher als beim Manne. Bei diesem entstehen die *a*-Drüsen in der Pubertätsperiode, beim Mädchen können sie schon im 9. Jahre ausgebildet sein, also lange, bevor die großen Haare der Achselhöhle hervorkommen. Die Anzahl der *a*-Drüsen ist recht verschieden, schwankt aber nur innerhalb bestimmter Grenzen. Das Drüsenpolster in der menschlichen Achselhöhle ist individuell sehr verschieden groß, wie ja auch die Achselhöhlenbehaarung individuell außerordentlich verschieden ist. Die Haare stehen selten in Gruppen von drei großen Haaren, *mikroskopisch* aber findet man die für den Menschen als Grundform der Haaranordnung geltende Dreihaargruppe oft auch hier sehr deutlich. Zu jedem Haar gehört eine *a*-Drüse. Nun kann von den drei Haaren eines oder es können zwei fehlen. Es kann jedes Haar eine Drüse haben oder es kann ein einziges übrig gebliebenes Haar eine oder mehr, bis zu drei Drüsen in sich aufnehmen. Auch kann die ganze Dreihaargruppe nur eine einzige *a*-Drüse besitzen (PINKUS). Das Polster der *a*-Drüsen kommt ebenso wie beim Menschen auch beim *Gorilla* und *Schimpanzen* vor, während *Orang* und niedere Affen sie nicht als ein zusammenhängendes Organ besitzen (BRINKMANN [1909], J. KLAAR [1924]). Die *a*-Drüsen des Menschen lassen durchwegs Beziehungen zum Geschlechtsleben erkennen. Dies

gilt nicht nur von den als Duftorgane fungierenden Achseldrüsen, sondern auch von denen der *Pubesgegend*; die Größe der *a*-Drüsen am Mons veneris ist so beträchtlich, daß man auch hier von einem Drüsenpolster sprechen könnte. In der dünnen und beim erwachsenen Manne sehr ausgedehnten *Skrotalhaut* liegen die Follikel alle in weiten, ziemlich regelmäßigen Abständen voneinander, so daß ein zusammenhängendes Organ nicht entsteht. Um den *Anus* herum aber bilden die drüsenführenden Follikel einen breiten Ring, der ziemlich gut abgegrenzt ist. Die *a*-Drüsen der *Mamillargegend* stehen in genetischem Zusammenhang mit der Milchdrüse und es wird später noch von ihnen zu sprechen sein.

Wenn die Haarfollikel anfangen, aus der Epidermis sich herauszudifferenzieren, entstehen um die Mammaanlage herum dieselben Gebilde wie am Genitale und in der Achsel. Im weiteren Verlaufe ändern die Schweißdrüsen aber ihre Form und schließen sich mehr dem Typus der Brustdrüse an.

Sehr bemerkenswert ist die Tatsache, daß in allen den genannten Lokalisationsgebieten der *a*-Drüsen beim Menschen sich glatte Muskelfasern im Corium und in der Subcutis finden, die im allgemeinen ziemlich parallel der Hautoberfläche in mehreren Schichten übereinander verlaufen. In der Haut der äußeren Geschlechtsorgane verbreitet sich die Muskulatur über einen großen Bezirk. Als Mittelpunkt desselben kann man das Skrotum bzw. die Labia majora ansehen. Von hier aus setzt sich die glatte Muskulatur nach hinten auf den Damm, nach vorn auf die Unterseite des Penis und auf den Mons pubis fort („*Muscularis sexualis*“ SCHIEFFERDECKERS). Eine ganz ähnliche Muskelausbreitung findet sich auch bei beiden Geschlechtern in der Brustwarze und im Warzenhof und scheint an dieser Stelle bis auf die Monotremen zurückzugehen („*Muscularis mamillae et areolae*“). Endlich fand SCHIEFFERDECKER solche Muskeln beim Menschen mitunter auch in der Achselhöhle. An der Mamilla und im Warzenhof sind die Muskelbündel viel dicker als die der Tunica dartos des Skrotums. Sie bilden ein dichtes Geflecht, welches als dicke Lage nahe unter dem Epithel in dem Bindegewebspolster liegt, durch das die Drüsen nach oben ziehen. Bei der Kontraktion bewirken diese Muskeln die Runzelung des Warzenhofes und die Erektion der Brustwarze.

Wie SCHIEFFERDECKER gefunden hat, verhalten sich bezüglich der Ausbreitung der apokrinen Drüsen die verschiedenen Menschenrassen keineswegs gleichartig. Beim deutschen Manne ist ihr Vorkommen auf Achselhöhle und Warzenhof beschränkt, sie fehlen am Skrotum und am Mons pubis; beim deutschen Weibe dagegen finden sie sich außerdem noch an den Labia majora, am Mons pubis und am unteren Teil der Bauchhaut (unterhalb des Nabels). *Die a-Drüsen besitzen also beim deutschen Weibe eine wesentlich größere Ausbreitung als beim Manne.* Bei *Chinesen* fanden sich *a*-Drüsen in der Achselhöhle, am Mons pubis, und

zwar in recht großer Menge, dann in allmählich immer mehr abnehmender Menge über den ganzen Bauch hin und noch in der Brusthaut, also im wesentlichen über die ganze vordere Rumpffläche verbreitet. Beim Kamerunneger wurden sie in der Achselhöhle, am Mons pubis, und zwar wieder in großer Zahl nachgewiesen, ferner auf dem unteren und mittleren Teil der Bauchhaut, während sie am oberen Teil des Bauches und auf der Brust fehlen. Von einem *Australier* konnte SCHIEFFERDECKER nur die Haut der Parotidengegend untersuchen und fand auch hier *a*-Drüsen in mäßiger Menge, während solche an dieser Stelle bei den Deutschen, dem Chinesen und dem Kamerunneger fehlten. Wenn bei dem Australier die *a*-Drüsen sogar noch in der Parotidengegend auftreten, wo sie bei den anderen bisher untersuchten Menschen fehlen, bei den Affen aber vorkommen, dann darf man wohl annehmen, daß sie bei ihm auf der ganzen vorderen Rumpffläche bis zum Kopf herauf vorhanden sind, wenngleich dies noch einer Feststellung bedarf. Sollte sich diese Annahme bestätigen, so würden wir nach dem Grade der Ausbreitung der *a*-Drüsen in abnehmender Reihe die folgende Stufenleiter erhalten: sonstige Säugetiere, Affen, Australier, Chinesen, Kamerunneger, deutsches Weib, deutscher Mann. Hieraus würde man zunächst schließen können, daß das ausgedehntere Vorkommen der *a*-Drüsen auf eine tiefere Stufe der Entwicklung hindeuten würde. Ferner deutet die Verschiedenheit zwischen dem deutschen Mann und Weib auf einen Geschlechtsunterschied hin, derart, daß das weibliche Geschlecht durch eine weit stärkere Ausbildung der *a*-Drüsen sich gegenüber dem Manne auszeichnen würde. In der Tat sprechen auch sonstige Angaben in der Literatur dafür, daß bei dem weiblichen Geschlechte die *a*-Drüsen und vielleicht auch die *e*-Drüsen eine stärkere Entwicklung besitzen und von dem Geschlechtsleben stark beeinflußt werden. Sollte sich ein solches Verhalten auch bei den niederen Säugern nachweisen lassen, so würde auch die Ausbildung der Milchdrüse besser zu verstehen sein. Sollte der Australier wirklich *a*-Drüsen in weiter Ausdehnung besitzen, so würde man für ihn eine tiefere Stellung annehmen müssen. Die etwas vermehrten *a*-Drüsen bei den Chinesen und Kamerunnegern zwingen aber wohl noch nicht direkt dazu, diesen Rassen eine tiefere Stellung anzuweisen, sondern könnten auch vielleicht nur der Ausdruck von besonderen Eigentümlichkeiten des Körperbaues und des Stoffwechsels oder vielleicht auch des Geschlechtslebens sein (SCHIEFFERDECKER).

Ein durchgreifender Unterschied zwischen den *a*- und *e*-Drüsen ist dadurch gegeben, daß *sich die ersteren stets aus Haarfollikeln entwickeln*. An den Hautstellen, wo sie im erwachsenen Zustande vorkommen, entsteht an der Unterseite des Follikels (d. h. an der Seite, die mit der Hautoberfläche einen stumpfen Winkel bildet) über der Talgdrüsenanlage ein Epithelknopf, der sich schnell zu einem leicht geschlängelten, langen Schlauch auswächst. Der Komplex: Haarfollikel,

Wulst, Talgdrüse und Schweißdrüse („*Haarbezirk*“, PINKUS), bleibt an gewissen Stellen des menschlichen Körpers das ganze Leben hindurch bestehen. Er ist die einfache Grundlage, welche die mit allen Anhängen ausgestatteten Tierhaarfollikel bildet, zu der je nach der Tierart bei der Pelzbildung noch viele Beihaare hinzukommen. Die Grundlage, wie wir sie in menschlicher Haut sehen, ist in der gesamten Säugetierreihe stets dieselbe. Man könnte sagen, daß der Mensch das Schema am klarsten bewahrt, wenn es nicht bei den Affen, zwar nicht klarer, aber ausgebreiteter als beim Menschen vorkäme (PINKUS). Während sich die apokrine Drüse beim Menschen stets nach oben, also distalwärts von der „Haardrüse“ (Talgdrüse), anlegt, scheint bei manchen *Hundearten* das umgekehrte Verhalten stattzufinden, soweit man aus den Literaturangaben über Befunde an erwachsenen Hunden schließen kann; vielleicht auch beim *Kalbe*. Von den Bestandteilen eines „*Haarkomplexes*“ brauchen nicht immer alle zur völligen Ausbildung zu gelangen, ja es können sogar noch im erwachsenen Zustande fertig ausgebildete Teile unter besonderen physiologischen Verhältnissen, wenigstens vorübergehend, wieder zugrunde gehen. So können zuerst angelegte *a*-Drüsen während der weiteren embryonalen Entwicklung verschwinden oder umgekehrt zu mächtiger Ausbildung gelangen, während die dazu gehörigen und zunächst angelegten Haare zugrunde gehen (z. B. bei den „*Mammarydrüsen*“); so können vollständig entwickelte Haare der apokrinen Warzenhofdrüsen („*MONTGOMERYsche Drüsen*“) bei Frauen zur Zeit der Geburt ausfallen und sich später, nach Absetzen des Kindes von der Brust, wieder neu bilden; so können nach Zugrundegehen der angelegten *a*-Drüsen oder auch bei Nichtanlage dieser die Haare und Talgdrüsen sich allein weiterentwickeln. Hier ist auch die Rückbildung der weiblichen Achselhöhlendrüsen im Greisenalter zu erwähnen. Gehen die Haare im Lauf der Entwicklung zugrunde, so können ihre Haarbälge von den übrig gebliebenen mehr oder weniger stark entwickelten *a*-Drüsen mit als Ausführgänge benutzt werden, als Ende derselben. Es ist dies ja auch durchaus verständlich, da, wie schon gesagt, das distale Ende des Haarbalges direkt zu den Drüsen gehört. Da nach dem Ausfallen der Haare die Talgdrüsen übrig bleiben und sich weiter entwickeln können, so können diese dann scheinbar den Ausführgängen der *a*-Drüsen ansitzen (*Schnabeldrüsen von Ornithorhynchus*).

Was nun den *histologischen Bau der a-Drüsen* betrifft, so zeigen sie viel mannigfachere Formen als die *e*-Drüsen. Im einfachsten Falle ampullenförmig oder einen kurzen, weiten, geraden Schlauch darstellend, bilden sie andernfalls sehr umfangreiche Knäuel, welcher sich dann stets durch starke Entwicklung des zwischen den Schlauchwindungen gelegenen Bindegewebes auszeichnet. Im Prinzip besitzen die *a*-Drüsen und die *e*-Drüsen einen in bezug auf das Epithel zweischichtigen Bau, wobei im Bereiche des Drüsenkörpers die äußere Epithelschicht sich in

glatte Muskelzellen umzuwandeln pflegt, während sie im Bereiche des Ausführerganges als eine äußere Epithelschicht erhalten bleibt. Die äußere Epithelschicht kann aber auch sowohl am Drüsenkörper, wie am Ausführergang, mehr oder weniger schwinden, so daß man unter Umständen Drüsen findet, die in großen Teilen, so z. B. im ganzen Drüsenkörper, nur einen einschichtigen Bau aufweisen oder wenigstens nur hin und wieder noch eine Zelle der äußeren Schicht erkennen lassen. Aus diesem Grunde ist die von BRINKMANN vorgeschlagene Einteilung der Hautdrüsen in „muskulöse“ und „nichtmuskulöse“ (Schweiß- und Talgdrüsen) praktisch nicht durchführbar. Bei den *a*-Drüsen umzieht die epitheliale Muskulatur die Schläuche schräg kreuzend den ganzen sezernierenden Abschnitt der Drüse in flachen spiraligen Zügen. Die Muskulatur ist bei diesen Drüsen meist sehr viel deutlicher zu erkennen als bei den meisten *e*-Drüsen. Auf dem Querschnitt eines Knäuels bildet sie eine nach innen gezähnte, schwer färbbare, äußere Schicht. Die Zähne werden entweder durch Schrägstellung der Muskelzellen oder durch deren Gestaltung (flach nach außen, gekielt nach innen) hervorgerufen. Die sezernierende Schicht besteht aus großen, schwach färbbaren Drüsenzellen. Die Schläuche der *a*-Drüsen erscheinen durch diese beiden Eigentümlichkeiten, Größe der Knäuel mit großen Drüsenzellen und geringe Farbstoffaufnahme der letzteren, heller als die dünnen Schläuche der *e*-Drüsen. Ein weiterer Unterschied der Schläuche dieser beiden Drüsenarten ist der, daß die Zellen der *e*-Drüsen annähernd überall die gleiche Höhe haben, während die Höhe der apokrinen Zellen stark wechselt. Die *e*-Drüsen sondern im wesentlichen eine wässrige Flüssigkeit ab, ohne daß dabei die Zellen geschädigt werden oder ihre Gestalt wesentlich ändern. Bei den *a*-Drüsen dagegen zeigen die Zellen sehr wesentliche Veränderungen: *es findet sich ein vollständiger Kreis von Sekretionsstadien*; das niedrige Zylinderepithel wächst heran, die oberen Enden der einzelnen Zellen wachsen getrennt voneinander papillenförmig in das Innere des Lumens weiter vor und bilden dann Kuppeln, die in ihrer Form mehr oder weniger verschieden sein können. Diese werden dann entweder von dem austretenden Zellinhalt (Teilen des Zellabschnittes zwischen Kern und Lumen) durchbrochen oder werden im ganzen abgestoßen („De-kapitationsvorgang“ von R. HEIDENHAIN) und mischen sich dem flüssigen Sekret des Schlauches bei; der Rest der Zellen bleibt als niedrige Auskleidung des Schlauches zurück. Darauf beginnt das Höhenwachstum und die Kuppelbildung der Zellen von neuem. In jedem Falle findet also ein Austritt statt von Zellplasma und von in ihm gebildeten geformten Elementen von verschiedener chemischer Beschaffenheit.

Sehr bemerkenswert ist, daß in den Schläuchen der apokrinen Drüsen gleichzeitig verschiedene Sekretionsstadien neben- und hintereinander sichtbar sein können, so daß z. B. ein weiter, von flachem Epithel ausgekleideter Schlauchabschnitt ganz unvermittelt in einen mit hoch-

prismatischen sezernierenden Zellen übergehen kann. Neben den Bildern einer typischen Kuppelsekretion kann man aber an den Zellen auch solche sehen, bei denen eine Art kutikularer Saum einer einfachen Knötchenreihe am oberen Zellende aufsitzt. Auch Kristalloide von eigentümlicher Form sind in manchen dieser Zellen beobachtet worden. Weiters sind diese Zellen sehr empfindlich, lösen sich postmortal sehr bald voneinander und ihrer Unterlage ab (VEIL [1911]). Durch stärkere Kontraktion der stets gut entwickelten Muskelschichte in der Wand der Drüsen kann das Epithel zu falten- und zottenartigen Erhebungen zusammengedrängt und können die einzelnen Zellen so übereinander geschoben werden, daß der Anschein eines geschichteten Epithels entsteht. HOLMGREN (1922) hat aus dem verschiedenen Aussehen der Zellen in verschiedenen Abschnitten desselben Schlauches auf zwei ganz verschiedene Abschnitte in den großen Achseldrüsen geschlossen, von denen der eine eine sekretorische, der andere nur eine filtratorische Funktion haben sollte. Diese Drüsen sollen auch zur holokrinen Sekretion neigen und ganze Zellen abstoßen. Nach J. SCHAFFER (1926) kommen solche Bilder aber nur an nicht lebenswarm und schlecht fixierten Objekten vor. Auch für die apokrinen Teile der Analdrüse vom Maulwurf ist eine solche holokrine Sekretion behauptet worden (DISSELHORST), doch konnte HAMPERL nachweisen, daß die überlebend fixierte Drüse niemals Abstoßung der Zellen zeigt, eine solche aber schon wenige Stunden nach dem Tode reichlich auftritt. Was die Meinung von HOLMGREN betrifft, daß die großen Achseldrüsen eigene Abschnitte für die Absonderung des wässrigen Schweißes haben sollen, so ist sie, wie SCHAFFER bemerkt, schon deshalb unwahrscheinlich, weil ja die Achselhöhle reich genug an ekkrinen Schweißdrüsen ist, welche diese wässrige Sekretion besorgen.

*b) Die Sekrete und die Sekretion der Schweißdrüsen.*

Wenn von Physiologie der Schweißsekretion die Rede ist, so handelt es sich zur Zeit fast ausschließlich um die kleinen ekkrinen Schweißdrüsen der menschlichen Haut, während die apokrinen Drüsen der behaarten Säugetierhaut bisher nur wenig Beachtung gefunden haben. Es hat dies einmal darin seinen Grund, daß man die Funktion dieser Drüsen mit der der menschlichen *e*-Drüsen ohne weiteres identifizierte, dann aber auch in den großen Schwierigkeiten, welche der Gewinnung und dem Studium des Sekretes sich entgegenstellen. Zwar gibt es Tiere, deren ganze Haut, ähnlich wie beim Menschen, unter Umständen reichlich „Schweiß“ liefert (*Pferd*), aber in der Mehrzahl der Fälle ist die Wasserabsonderung seitens der Haut der Säugetiere so geringfügig, daß sie sich der Beobachtung entzieht, obschon sich anatomisch an die Haare gebundene *a*-Drüsen immer nachweisen lassen. Bei *Affen* schwitzen, wie schon früher erwähnt, *Vola manus* und *Planta pedis* (mit *e*-Drüsen ausgestattet) sehr stark, der Nasenrücken weniger. *Katzen* schwitzen in

sichtbarer Weise nur an den unbehaarten Sohlenflächen, und zwar nach LUCHSINGER erst nach der 2. Woche; bei *Hunden* schwitzen die gleichen Stellen, aber sehr viel weniger als bei *Katzen*, ebenso beim *Igel*. An *Kaninchen*, *Ratten*, *Mäusen* hat man Schweißabsonderung in sichtbarer Form überhaupt noch nicht beobachtet. Dagegen ist es vom Hunde bekannt, daß unter besonderen Verhältnissen starker Schweißerguß am ganzen Körper (also aus den *a*-Drüsen) stattfinden kann. GOLTZ u. EWALD (1896) erwähnen in ihrer bekannten Arbeit „Der Hund mit verkürztem Rückenmark“, daß die Versuchstiere nach Durchschneidung des Halsmarkes in den Wärmekästen, in denen sie anfangs gehalten werden mußten, sehr bald ein von Schweiß nasses Haarkleid bekamen. Dabei war keineswegs eine Überhitzung der Tiere vorhanden, denn es war weder Tachypnoe, noch Tachykardie, noch abnorme Gefäßerweiterung am Kopfe zu bemerken. Ich habe bei einer Dachshündin, wenn sie recht warm zugedeckt war, Feuchtwerden der fast haarlosen Bauchhaut bemerkt.

**Physikalische und chemische Eigenschaften des Sekretes der Schweißdrüsen.** Die Schwierigkeiten, welche sich der Gewinnung ausreichender Mengen des Sekretes der Schweißdrüsen entgegenstellen, sind sehr groß und es beziehen sich daher die bisherigen Angaben über die chemische Zusammensetzung fast ausschließlich auf den *Menschen*, dessen ekkrine Drüsen solchen Untersuchungen noch am ehesten zugänglich sind. Aber auch hier ist eine völlige Sonderung des Schweißes von dem Sekret der Talgdrüsen und abgestoßener Epidermisschüppchen praktisch kaum zu erreichen. Schützt man sich dagegen nach Möglichkeit durch Hervorrufung profuser Schweißabsonderung (Heißluft- bzw. Lichtbäder, Einwirkung von Pilocarpin), so daß die gewonnenen großen Schweißmengen durch die fremden Beimengungen relativ wenig verändert sind, so kann der Einwand erhoben werden, daß das erhaltene Produkt infolge der abnormen Absonderungsgeschwindigkeit vom normalen Verhalten abweicht. Immerhin liefert der bei starkem Schwitzen (in Wassersäcken usw.) gewonnene Schweiß in bezug auf Reaktion und Zusammensetzung verlässlichere Angaben, als der durch Abwischen mäßig schwitzender Hautstellen erhaltene. Der durch Filtrieren von beigemengten Epidermisprodukten und Fetttropfchen befreite Schweiß stellt eine farblose, klare, salzig schmeckende Flüssigkeit dar vom spezifischen Gewicht 1001—1010 von meist saurer Reaktion. Die Lehre vom „sauren Schweiß“ galt lange Zeit unbestritten, hat sich aber in der Folge als irrtümlich herausgestellt. Untersucht man das Sekret ekkriner Schweißdrüsen unter möglichst normalen Bedingungen, so ergibt sich stets alkalische Reaktion. Die günstigsten Verhältnisse bieten die Drüsen der Katzenpfoten und die der Rüsselscheibe des Schweines. Wie wir später sehen werden, lassen sich diese Drüsen durch Reizung der zugehörigen Nerven oder durch Pilocarpininjektion zu starker Tätigkeit an-



regen und man findet dann die austretenden Tröpfchen stets alkalisch (LUCHSINGER [1877]). Aber auch der Schweiß von der behaarten Haut bei Säugetieren, die reichlich schwitzen (*Pferd*), reagiert alkalisch. Nach METZNERs Angaben in NAGELs Handbuch soll überhaupt der Schweiß aller Pflanzenfresser eine alkalische Reaktion besitzen. Nach H. KORRISCH (1926) schwankt die H-Ionenkonzentration des Pferdeschweißes nur innerhalb enger Grenzen. Doch ergibt die Bestimmung des Wasserstoffexponenten bei gut genährten und gut gepflegten, an schwere Arbeit gewöhnten Renn- und Traberpferden etwas höhere Durchschnittswerte als bei den gewöhnlichen Gebrauchspferden. Er beträgt bei ersteren  $p_H = 8,527$  und  $8,564$  gegenüber  $8,377$  bei den letzteren. Beim Menschen liegen die Verhältnisse insofern ungünstiger, als hier auf dem weitaus größten Teil der Haut neben den Schweißdrüsen auch Talgdrüsen vorhanden sind, deren Sekret sich naturgemäß dem Schweiße beimischt und da es immer freie Fettsäuren enthält, die alkalische Reaktion verdeckt. Führt man mit Streifen blauen Lackmuspapieres über die Haut der Stirne, Nase, Brust, Arm usw., so findet man stets, auch bei fehlender Schweißsekretion, die Papierchen fettig und gleichzeitig stark gerötet. Wird aber die Haut gründlichst gereinigt (Waschen mit Seife, Äther, Alkohol, destilliertem Wasser) und dann durch heiße Bäder oder Pilocarpininjektion starkes Schwitzen hervorgerufen, so findet man die Tröpfchen schon im Beginn der Sekretion von deutlich alkalischer Beschaffenheit (LUCHSINGER u. TRÜMPY [1878]). Dieselben Autoren fanden auch den Schweiß der in ulnaren Handballen nach gründlicher Reinigung der Haut und einer Einstichinjektion von Pilocarpinlösung ergossen wurde, stark alkalisch, was ich bestätigen kann. Es darf aber nicht unerwähnt bleiben, daß auch gegenteilige Angaben vorliegen. So ist KITTEINER (1911) für saure Reaktion des menschlichen Schweißes eingetreten, die später (1922) auch G. A. TALBERT für normal hielt. Er untersuchte den Schweiß, welcher nach gründlicher Reinigung der Haut entweder durch Arbeit (Radfahren in einem Raum bei  $25-30^\circ\text{C}$ ) oder durch Hitze (Schwitzkammer von  $40^\circ\text{C}$ ) abgedunstet wurde und fand ihn stets sauer ( $p_H$  im Mittel  $5,5$ ). Die Azidität war immer größer im Schweiß, der von bedeckten Körperstellen gewonnen war. Da der  $\text{CO}_2$ -Gehalt des Schweißes sehr gering ist, glaubt TALBERT diesen Unterschied auf einen Gehalt des Schweißes an flüchtigen Fettsäuren zurückführen zu sollen, die sich an bedeckten Körperstellen schwerer verflüchtigen. SHARLIT u. SCHEER (1923) dagegen bezogen die Azidität des Schweißes auf die Salze, die beträchtliche Pufferwirkung zeigten. Mit den Befunden TALBERTs stehen die Angaben von E. HEUSS in Widerspruch, der fand, daß bei profuser Schweißsekretion, wie sie durch Pilocarpin oder Schwitzbäder angeregt wird, die Reaktion neutral oder alkalisch wird, während sie zunächst, gewissermaßen im Ruhezustand, sauer ist. ARLOING (1896) untersuchte den Schweiß in verschiedenen

Stadien des Schwitzbades. In den ersten Minuten fand er die Reaktion sauer, dann wurde sie neutral und schließlich (nach 8—10 Minuten) alkalisch. CAMERER (1901) erhielt bei Schwitzprozeduren im Lichtbad, Heißluftbad, Dampfbad bei Prüfung größerer Mengen von Schweiß, die zum Teil durch Abwischen mit Watte, andernteils durch Auffangen in untergestellte Schalen gewonnen waren, zweimal saure und zweimal alkalische Reaktion. Diese wechselnden Befunde scheinen darauf hinzuweisen, daß die jeweilige Reaktion des Schweißes von einem variablen Faktor abhängt, der nach Umständen mehr oder weniger zur Geltung kommt. Wenn man nun in Betracht zieht, daß die Säuren des Schweißes Fettsäuren sind, neben denen Neutralfette und Cholesterin vorkommen — unfiltrierter Schweiß ist trübe und opaleszent — so ist die Annahme nicht unwahrscheinlich, das Sekret der ekkrinen Schweißdrüsen reagiere normalerweise durchwegs alkalisch und werde nur durch Beimengung von Hauttalg sauer. Eine solche wird ohne Zweifel gerade bei profusum Schwitzen infolge hoher Temperaturen günstige Bedingungen finden, da die Wärme lebhaftere Hautdurchblutung bewirkt und dadurch, sowie durch Flüssigmachen des Sekretes die Hauttalgabscheidung begünstigt. Daß die ekkrinen Schweißdrüsen des Menschen selbst, nicht wie MEISSNER u. UNNA (1909) meinten, Fett absondern, geht daraus hervor, daß bei profuser Schweißabsonderung der Ätherextrakt minimal wird. LINSER (1904) hat aus 15 Liter Schweiß, der von verschiedenen Personen im Schwitzbad-Gummisack gesammelt wurde, 1,8 g Ätherextrakt, also etwa 0,01 vH gewonnen. Er fand für diesen die Werte: Säurezahl 6,3, Verseifungszahl 130, Jodzahl 57, Werte, die sehr gut mit denen des Hauttalges (3,4—7,9; 117—140; 54—57) übereinstimmen. Der nächstliegende Schluß ist, daß es sich um *Talgdrüsensekret* handelt, das dem Schweiß beigemengt ist. Da eine Trennung des Sekretes der Schweißdrüsen von dem der Talgdrüsen, sowie von Stoffen, die aus dem Hautepithel stammen, praktisch kaum möglich ist, stützt sich UNNA auf den angeblichen histologischen Nachweis von Fett in den Zellen der Schweißdrüsen, das er durch Osmierung nachgewiesen haben will. Es ist aber, wie schon F. N. SCHULZ in seinem Referat in Oppenheimers Handb. d. Biochemie 5. 1924, betont hat, hervorzuheben, daß die Osmiummethode gar nicht auf das eigentliche Neutralfett hinweist, sondern auf Dinge, die mit unter den Begriff Lipoidsubstanzen fallen. Der Gehalt an festen Stoffen ist im menschlichen Schweiß sehr gering (Wasser im Mittel 982 vT). Die Konzentration und damit das *spezifische Gewicht* lassen sich für normale Absonderung kaum feststellen und man darf auf quantitative Angaben nicht allzu viel Wert legen. Sie schwanken zwischen 1005 und 1010. Das Gleiche gilt natürlich auch für die sehr wechselnd gefundene *Gefrierpunktserniedrigung*, die im allgemeinen sowohl den Schwankungen der Dichtigkeit, wie auch dem Kochsalzgehalt folgt, dem der Hauptanteil an der Gefrierpunktserniedrigung zukommt. ARDIN-DELTEIL (1900) er-

hielt Werte für  $\Delta$ , die je nach dem Individuum von  $-0,08^{\circ}$  bis  $-0,46^{\circ}$  C schwankten (Mittel für  $\Delta -0,237^{\circ}$  C). Die Dichte schwankte zwischen 1001 und 1006, der Kochsalzgehalt zwischen 0,08 und 0,58 in 100 ccm Schweiß. Höhere Werte fanden BRIEGER u. DISSELHORST (1903), und zwar im Maximum  $\Delta = -1,002^{\circ}$  C mit 1,35 vH NaCl. Nach CRAMER (1890) scheidet dasselbe Individuum bei der gleichen Schwitzprozedur auch die gleiche Kochsalzmenge aus; je lebhafter die Sekretion ist, um so geringer wird der prozentuale Gehalt an Kochsalz. Auch bei Erkrankungen mit profuser Schweißabsonderung wurden zum Teil außerordentlich geringe Kochsalzmengen gefunden. Nicht nur der Schweiß bei profuser Sekretion, sondern auch der insensible Schweiß ist sehr kochsalzarm. SCHWENKENBECHER und SPITA (1907) berechnen die Wasserabgabe durch die Haut, die im wesentlichen durch die Schweißdrüsen und nur zum verschwindenden Bruchteil durch die Wasserverdunstung aus den Epidermiszellen erfolgt, auf etwa 500—600 g in 24 Stunden. Bei einem mittleren Kochsalzwert von 0,33 g ergibt das für den „insensiblen Schweiß“ ein NaCl-Gehalt von 0,06 vH. Neben Kochsalz sind im Schweiß nach J. TEREG (1890) noch vorhanden: *Chlorkalium* in kleinen Mengen (z. B. 0,0024 vH gegenüber 0,223 vH NaCl), *phosphorsaure Alkalien* (Spuren bis zu 0,13 vH), *Sulfate* (0,1—0,3 vH), *Spuren phosphorsaurer Erden* und *Eisenoxyd*. Unter besonderen Umständen kann Eisen in beträchtlicheren Mengen abgeschieden werden, so insbesondere bei akuter Bleivergiftung (LAVRAND [1886]), aber auch bei anderen Kachexien, die mit Verarmung an Hämoglobin einhergehen. Schon FAVRE fand, daß das Mengenverhältnis der Mineralstoffe im Schweiß ein anderes als im Harn sei, A. KAST (1887) bestimmte dasselbe nach folgenden Zahlenverhältnissen:

Im Schweiß . . . Chlor 1, Phosphate 0,0015, Sulfate 0,009  
 Im Harn . . . . Chlor 1, Phosphate 0,1320, Sulfate 0,397

Unter den *organischen Bestandteilen* beanspruchen die N-haltigen, und vor allem der *Harnstoff*, ein besonderes Interesse. Daß dieser im Schweiß vorhanden ist, ist eine altbekannte Tatsache. FAVRE fand 0,0044 vH, FUNKE dagegen wesentlich beträchtlichere Mengen (0,155 vH). Bei täglichen Schweißmengen von 500—600 g würde also der Schweiß Harnstoffmengen nach außen befördern können, die bei Stoffwechselversuchen nicht zu vernachlässigen sind. HARNACK (1893) fand, daß etwa die Hälfte der organischen Substanz des Schweißes aus Harnstoff besteht. ARGUTINSKI (1890) hat Schweiß im Dampfbad gesammelt und den Gesamt-N, wie den Harnstoff und das präformierte  $\text{NH}_3$  bestimmt. In einem gegebenen Fall enthielten 225 ccm Schweiß 0,110 vH N (Harnstoff-N = 0,075 vH), Harnstoff 0,161 vH und präformierter  $\text{NH}_3$  0,0042 vH. Auch unter normaleren Bedingungen wurden beträchtliche N-Mengen gefunden. (Auskochen der N-frei gewaschenen Kleidung nach längeren Märschen. In zwei Versuchen wurden 375,5 und

219,3 mg N durch die Haut abgegeben.) CRAMER (1890) fand für den Trockenrückstand des Schweißes in einem Fall (Baumwollhemd): Asche 39,72, NaCl 27,63, Harnstoff 8,59 vH. Unter allen Umständen wird man „bei allen jenen Fällen, in welchen die Einwirkung hoher Temperaturen oder Arbeitsleistung nicht ausgeschlossen ist, namentlich aber bei Leuten mit mäßigem oder starkem Fettpolster, den Schweiß als ständige Quelle des N-Verlustes ansehen müssen, ebensogut, wie man betont, daß auch die N-Ausscheidung im Kote bei Stoffwechseluntersuchungen zur Untersuchung herangezogen werden müsse.“ Auch ZUNTZ *und seine Schüler* (1906) haben die N-Ausscheidung durch den Schweiß eingehend berücksichtigt. Die Mengen schwankten zwischen 0,14 und 0,588 g pro Liter Schweiß. Der prozentische N-Gehalt ist größer, wenn die stündliche Schweißmenge geringer ist. Die innerhalb 24 Stunden ausgeschiedenen N-Mengen bewegten sich zwischen 0,2 und 0,53 g. Der prozentuale Anteil an der Gesamt-N-Ausscheidung kann namentlich in kürzeren Versuchsperioden sehr hohe Werte erreichen; in einem Falle steigt der Anteil der Haut an der N-Ausscheidung sogar auf 13,5 vH, so daß ZUNTZ „alle Stoffwechselversuche im Sommer und bei körperlicher Arbeit geradezu als wertlos“ bezeichnet, „wenn sie nicht diesem Faktor Rechnung tragen“. Auch *Harnsäure* soll im menschlichen Schweiß vorkommen (TICHBORNE [1888]).

Ferner wurde von LEUBE u. von T. GAUBE (1892) Eiweiß bis zu 0,0452 vH im menschlichen Schweiß gefunden. Ob es allerdings im Sekret der ekkrinen Drüsen selbst vorkommt, scheint zweifelhaft.

Während die *ekkrinen* Schweißdrüsen überall, wo sie vorkommen, ein wässriges, dem menschlichen Schweiß ähnliches Sekret liefern und daher nicht nur morphologisch, sondern auch funktionell eine einheitliche Gruppe bilden, zeigen die *apokrinen* Drüsen hinsichtlich der Beschaffenheit des von ihnen gelieferten Sekretes große Verschiedenheiten und viele von ihnen kann man im physiologischen Sinne gar nicht als Schweißdrüsen bezeichnen. Aber auch dann, wenn sie ein dem „ekkrinen Schweiß“ ähnliches Sekret produzieren, weicht dessen Zusammensetzung doch erheblich von jenem ab. Es sei hier an den „Wollschweiß“ der Schafe erinnert, in welchem A. BUISINE (1886) eine große Anzahl organischer Säuren fand, wobei es dahingestellt sein mag, ob diese dem Sekret der Talgdrüsen oder dem Schweiß im engeren Sinne des Wortes angehören. Der Wasserextrakt, von dessen Bestandteilen es wahrscheinlich ist, daß sie den Schweißdrüsen entstammen, enthielt Essigsäure, Propionsäure, Benzoesäure, Milchsäure, Caprinsäure und Äpfelsäure. Bemerkenswert ist auch der *Eiweißgehalt des Pferdeschweißes* (A. LECLERC [1888]). Der weiße Schaum, der sich auf der Haut schwitzender Pferde ansammelt und sich im Wasser langsam zu einer opaleszenten, schwer filtrierenden Flüssigkeit löst, enthält stets fällbares und in der Hitze koagulierendes Albumin. Ein bei der Arbeit schwitzendes Pferd schied täglich 4,2 bis

10,3 g Albumin aus. Die bei schwitzenden Pferden auf dem Fell sich ablagernden Häutchen bestehen aus Albumin.

H. RITTER (1926) hat an 20 Rennpferden Untersuchungen angestellt und fand einen Eiweißgehalt von 1,95—3,47 vH, im Durchschnitt 2,75 vH, wobei zu bemerken ist, daß die im Oktober bei einer höheren Außentemperatur erhobenen Befunde größere Eiweißwerte lieferten, als jene Untersuchungen, die erst im November bei niedriger Temperatur durchgeführt wurden. Die gefundenen Werte sind erheblich größer als die, welche von LECLERC angegeben wurden und überschreiten auch die Angaben von F. SMITH (1889) über den Eiweißgehalt des Schweißes von in schlechter Kondition befindlichen Pferden, bei denen der Eiweißgehalt nur mit etwa 1,7 vH angegeben wurde. Der Harnstoffgehalt wurde im Schweiß von sieben Pferden bestimmt und im Durchschnitt mit 0,14 vH festgestellt.

Über die Verteilung der Schweißdrüsen beim Pferde vergleiche man die Angaben von ELLENBERGER im Handb. d. vergl. mikroskop. Anat. d. Haustiere 1, 161f. 1906. Daß die ekkrinen Schweißdrüsen des Menschen im Dienste der Wärmeregulierung stehen, steht fest und man wird nicht bezweifeln können, daß auch den apokrinen Drüsen des Pferdes die gleiche Bedeutung zukommt.

Um so auffallender ist es daher, daß die Fähigkeit zu schwitzen den meisten anderen Säugetieren entweder ganz abgeht oder doch nur sehr wenig entwickelt ist. So tritt beim Hunde, der für gewöhnlich auch bei starker Bewegung nicht sichtbar schwitzt, leicht Überhitzung ein, der das Tier dann bekanntlich durch beschleunigte Atmung bei heraushängender Zunge zu begegnen sucht. Soweit mir bekannt geworden ist, liegen Untersuchungen über die Wärmeregulierung verschiedener Säugetiere, besonders solcher, bei denen Schweißdrüsen ganz fehlen oder nur rudimentär entwickelt sind, bisher nicht vor. Ebenso wenig wissen wir Näheres über die Beschaffenheit und Zusammensetzung des Sekretes der  $\alpha$ -Drüsen der behaarten Säugetierhaut in allen den Fällen, wo eine reichlichere Wasserabsonderung fehlt. Vielleicht sind es fettige Stoffe, welche jene Drüsen in Konkurrenz mit den Talgdrüsen bereiten. Wissen wir doch, daß auch beim Menschen apokrine Drüsen des äußeren Gehörganges ein salbenartiges Fett, das „Ohrenschmalz“, liefern, welches mit Schweiß nicht die geringste Ähnlichkeit mehr hat. Nach BERZELIUS (1840) besteht dasselbe aus 1 Teil Albuminaten und 2 Teilen Fett. PETREQUIN (1869) wies darin Öl- und Stearinsäure, reichlich Kaliseifen und Cholesterin nach. Beim Menschen und Rind sollen Kaliseifen, beim Hunde Kalkseifen, beim Pferd Magnesiumseifen vorherrschen. LAMOIS u. MAERTZ (1898) fanden im Ohrenschmalz 2,99 vH freie Fettsäuren, 8,16 vH Fett, 7,06 vH Cholesterin, 16,1 vH lösliche Seifen, 16,29 vH Eiweiß und 3,74 vH Lezithin. Das braune Pigment des Sekretes ist in Alkohol leicht, in Äther schwer löslich. LINSER (1904) untersuchte das

Ohrenschmalz von etwa 50 Menschen. Der Ätherextrakt war braun-gelb, Schmelzpunkt 36—38° C, Säurezahl 1,2, Verseifungszahl 128, Jodzähl 50,3. Die Menge der Fettsäuren war etwa doppelt so groß als die der nicht verseifbaren Substanzen. Cholesterin war nur in sehr geringer Menge vorhanden. Eine modifizierte, verästelte Übergangsform zwischen azinösen und tubulösen Hautdrüsen findet sich im Nasenspiegel und der Unterlippe der Wiederkäuer als *Flotzmaul- oder Muffeldrüsen*. Nach KORMANN (1906) handelt es sich um echte seröse Drüsen, welche eine seröse Flüssigkeit absondern, die jene Hautstellen weich und feucht zu erhalten hat. Die Schweißdrüsen in der Haut des *Flußpferdes* sind nach M. WEBER (1880) und S. v. SCHUMACHER (1916) in Schleimdrüsen umgewandelt worden, deren Sekret für den Schutz der Haut von ähnlicher Bedeutung sein dürfte, wie die Schleimabsonderung an der Oberhaut vieler Fische. Besonders bemerkt sei, daß die Drüsen in der Ohrmuschel, welche meist über Wasser gehalten wird, typische Schweißdrüsen geblieben sind.

**Duftstoffe.** Eine sehr bedeutungsvolle Funktion vieler apokriner Drüsen ist die *Bereitung von Duftstoffen*, „die die Spur des Tieres kenntlich machen und dabei infolge der Abhängigkeit der Drüsen vom Nervensystem und dem Stoffwechsel zugleich mehr oder weniger seinen Seelenzustand andeuten oder in sexueller Hinsicht als Unterscheidungsmerkmale und dadurch zugleich als Reize wirken und so auch geeignet sind, den geschlechtlichen Erregungszustand eines Tieres auf ein anderes zu übertragen. Hierdurch werden sie dann für die Zeugung und Fortpflanzung von der größten Bedeutung“ (SCHIEFFERDECKER [1917]). Solche Duftwirkungen können entweder von den „Drüsen einer größeren Hautfläche“ ausgehen oder von besonderen, verschieden gestalteten, häufig in Anschwellungen, Buchten oder Höhlungen liegenden „Hautdrüsenorganen“, an welchen, wie schon früher erwähnt wurde, alle drei Hautdrüsenarten beteiligt sein können, doch sind es wohl hauptsächlich die apokrinen Drüsen, welche die spezifischen Duftstoffe liefern. Diese haben für die Tiere natürlich nur dann Wert, wenn sie von anderen Tieren wahrgenommen werden können. Daher finden wir bei vielen Säugetieren eine außerordentlich starke Entwicklung des Geruchsorganes. Dieses Sinnesorgan „für die Nähe“ wird zu einem Sinnesorgan für sehr weite Entfernungen, reicht weiter als Auge und Ohr, wenn es die von einem Tier hinterlassenen Spuren wahrnehmen kann, die wieder sehr dauerhaft werden können durch das von den Talgdrüsen und zum Teil auch von den *a*-Drüsen selbst gelieferte Fett, mit dem sich die Duftstoffe zu verbinden scheinen. Der Geruchssinn des Menschen ist nur mäßig stark entwickelt, der Mensch ist „mikrosmatisch“. Immerhin genügt er, um in vielen Fällen die von den Hautdrüsen erzeugten Duftstoffe wahrzunehmen, so daß diese ihre Wirkung entfalten können. SCHIEFFERDECKER (l. c.) hält es für möglich, daß die Aufrechterhaltung des Menschen mit ein Grund ist für die Verminderung der Schärfe seines

Geruchssinnes, da der Mensch infolge derselben nicht mehr in der Lage war, Spuren am Erdboden usw. durch den Geruch wahrzunehmen und so verfolgen zu können. Er ist mehr befähigt, Gerüche, die von den oberen Teilen des Körpers, allenfalls noch von den Geschlechtsorganen ausgehen, wahrzunehmen. Es kommt hier vor allem das *Achselhöhlensekret* in Betracht, welches ohne Zweifel auch stark sexuell erregend wirkt und die Erzeugung des „Geschlechtsgeruches“ mitbedingt. Bei diesem sind sicher die apokrinen Drüsen der ganzen „Regio sexualis“ und auch die des Achselhöhlenorganes beteiligt. Vielleicht ist diese Erzeugung eines Geschlechtsgeruches in verschiedenen hohem Grade auch der Grund, warum die *a*-Drüsen in der Achselhöhle, wie es scheint bei allen Rassen und in der sonstigen Regio sexualis bei verschiedenen Rassen, in mehr oder weniger großer Menge erhalten geblieben sind. Die Drüsen des Menschen, welche solche Duftstoffe liefern, sind, wie schon erwähnt, in erster Linie die *a*-Drüsen; ob auch die ekkrinen Drüsen flüchtige Duftstoffe abgeben, darf man wohl bezweifeln und es erscheint mir wahrscheinlicher, daß der übrigens sehr schwache Geruch des Schweißes von Hautpartien, denen *a*-Drüsen fehlen, auf Beimengungen von flüchtigen Fettsäuren beruht, die durch Zersetzung des Hauttalges entstehen. Wir können beim Menschen und dementsprechend wohl auch bei jedem Säugetier unterscheiden: „*Individualgerüche*“, „*Geschlechtsgerüche*“, „*Rassengerüche*“. Wahrscheinlich wird es auch „*Stammesgerüche*“ („*Volksgerüche*“) geben, wenn eben Stämme und Völker scharf voneinander getrennt sind. SCHIEFFERDECKER hält es für möglich, daß der „Geschlechtsgeruch“ des Menschen nicht nur bei den verschiedenen Menschenrassen derselbe ist, sondern auch dem der sonstigen Säugetiere in gewissem Grade oder ganz entspricht, daß es also einen allgemeinen „Säugetier-Geschlechtsgeruch“ gibt. Jeder Mensch hat seinen eigenen Körperbau, Stoffwechsel usw., kurz, seine eigene „Konstitution“. Dieser Individualität entspricht sein „Individualgeruch“. Gruppen von Menschen kann man nach der Eigentümlichkeit ihres Baues zusammenfassen, die eine bestimmte Konstitution im gebräuchlichen Sinne dieses Wortes haben. Es ist durchaus möglich, daß diese Gruppen spezifische „Konstitutionsgerüche“ besitzen, gerade so, wie es Rassengerüche gibt. Der Geruch jedes Menschen würde sich demzufolge zusammensetzen aus einer Anzahl verschiedener Gerüche, die sich miteinander zu einem Ganzen vermischen. Es ist, wie das CORRENS (1916) schon hervorgehoben hat, nicht nötig, zur Erklärung der Individualgerüche „Individualstoffe“ anzunehmen, sondern es genügt die Annahme einer in außerordentlich viele Kombinationen möglichen Mischung von Stoffen, die sehr wohl von den verschiedenen Hautdrüsen geliefert werden können. SCHIEFFERDECKER hat gezeigt, daß die Hautdrüsen bei demselben Menschen an verschiedenen Körperstellen verschieden sein können und ferner, daß sie deutliche Verschiedenheiten aufweisen bei verschiedenen Rassen.

L. LÖHNER (1924) hat neuerdings versucht, die Individualgerüche des Menschen und ihre Verschiedenheiten genauer festzustellen. Den an jüngeren Männern zwischen 20 und 40 Jahren angestellten Versuchen lag der Gedanke zugrunde, die individuellen Riechstoffe auf Stofflappen zu übertragen und diese Probeobjekte der Geruchsprüfung und -vergleiche zu unterziehen. Zu diesem Zwecke wurden sorgfältig gereinigte, quadratische Flanell- oder Leinentücher von 25 cm Seitenlänge mehrfach gefaltet an der ausgewählten Körperstelle, z. B. der Achselhöhle, mit Bändern befestigt und dort durch eine bestimmte Zeit, zur Ausschließung von Umsetzungsgerüchen, nicht über 15 Minuten belassen. Die gelegentlich angestrebte Steigerung der Transpiration wurde durch Sonnenbestrahlung (Sonnenbad) oder Muskelarbeit (Hantelstemmen) erreicht. Bei der Durchführung zeigte sich, daß die menschliche Riechschärfe zur Perzeption des Individualgeruches, des individuellen Ferngeruches, bei mehr als 1 m Abstand, wie er für die Luftwitterung makroskopischer Tiere in Betracht kommt, nicht ausreicht. Wie die Verhältnisse gegenüber Fremdrassen liegen, wurde bisher nicht geprüft. Bei Entfernungen von weniger als 1 m Abstand erhielten die meisten Untersucher mehr oder minder deutliche Geruchseindrücke, die aber nicht mehr als Individualgerüche im obigen Sinne, sondern als *Gerüche einer bestimmten Körperregion einer bestimmten Person* anzusehen sind. Das wichtigste Ergebnis dieser Versuche ist die Feststellung, daß *verschiedene Körperstellen eines und desselben Individuums qualitativ und quantitativ verschiedene Gerüche produzieren und daß demgemäß der sogenannte Individualgeruch als Mischgeruch aufzufassen ist, an dessen Bildung verschiedene „Regionalgerüche“ beteiligt sind*. Von diesen letzteren lassen sich zwei gut unterscheidbare Gruppen aufstellen, einerseits die der *unbehaarten*, andererseits die der *behaarten* Körperstellen (Region des behaarten Kopfes, der Axillar- und der Pubesregion). Alle un- und spärlich behaarten Hautbezirke des Stammes und der Extremitäten zeigen das eine gemeinsame, daß die von ihnen erzeugten Regionalgerüche an Intensität, sowie auch an qualitativer Verschiedenheit denen der behaarten Teile nachstehen. Vergleichende Versuche mit einer größeren Zahl verschiedener Regionalgeruchs-Probepappen mehrerer Personen führten zu dem Ergebnis, daß, sobald eine deutliche Geruchsempfindung überhaupt ausgelöst wurde, in der Regel die Regional-, nicht aber die Personenzugehörigkeit erkannt wurde; d. h. es konnte eine Sonderung der Lappen nach Regionalgerüchen, nicht aber der einer bestimmten Person zugehörigen Regionallappen erreicht werden. Diese Feststellungen sprechen deutlich für eine funktionell etwas verschiedene Betätigung der betreffenden Hautbezirke und für eine abweichende Zusammensetzung der betreffenden Hautsekrete. Besondere Aufmerksamkeit wurde ferner auf den Vergleich eines und desselben Regionalgeruches (meist Axillargeruches) verschiedener Individuen verwendet. Bei



diesen Versuchen zeigte sich, daß hier viel geringergradige Differenzen vorliegen, als sie etwa zwischen den verschiedenen Regionalgerüchen eines und desselben Individuums bestehen. Es lassen sich also zwar die verschiedenen Regionalgerüche des Einzelindividuums gut voneinander unterscheiden, es wird aber vom Menschen — scheinbar im Gegensatz zum Hunde — offenkundig keine ihnen alle gemeinsame, für das Individuum bezeichnende Komponente (Individualindex) deutlich herausgefühlt. *Der individuelle Unterschied eines und desselben Regionalgeruches zweier verschiedener Individuen erscheint uns meist qualitativ geringer als der regionale Unterschied zweier verschiedener Regionalgerüche eines und desselben Individuums.* Versuche mit Polizeihunden sprechen dafür, daß diese Tiere in den verschiedenen Regionalgerüchen eines menschlichen Individuums einen gemeinsamen Individualindex zu erkennen vermögen.

Es dürfte kaum zu bezweifeln sein, daß an der Bereitung von Duftstoffen nicht nur die apokrinen Hautdrüsen, sondern auch die Talgdrüsen beteiligt sind. Jedenfalls verdankt der Schweiß der unbehaarten (bzw. sehr schwach behaarten) Hautpartien des menschlichen Körpers seinen (schwachen) Geruch ausschließlich der Beimengung flüchtiger Substanzen des Hauttalges zu dem Sekret der ekkrinen Drüsen.

LÖHNER ist in Übereinstimmung mit METZNER der Meinung, „daß die überwiegende Menge der Riechstoffe aus den *Talgdrüsen* stammt, wenn auch die Geruchsaktivierung zum Teil durch die Vermischung mit dem Sekret der Schweißdrüsen zustande kommt“. Gegen diese Auffassung scheint mir zu sprechen, daß beim Menschen die intensivsten Regionalgerüche (Achselhöhlen) durchaus an das Vorhandensein von *a*-Drüsen gebunden sind. Was die chemische Natur der Riechstoffe betrifft, so deutet schon der Charakter der betreffenden Hautgerüche darauf hin, daß freie Fettsäuren dabei die wesentlichste Rolle spielen. Sie werden meist der Gruppe der ZWAARDEMAKERSchen Kaprylgerüche zugerechnet und es zeichnet sich insbesondere der Axillarregionalgeruch durch eine scharfe stechende Fettsäurenuance aus, während in der Pubesregion die typischen Kaprylgerüche auftreten. Die allbekanntesten unangenehmen Gerüche der Hand- und Fußschweiße, wie sie unter gewöhnlichen Bedingungen zur Beobachtung gelangen, welche von Hautpartien herkommen, die von Talgdrüsen ganz frei sind, sind zweifellos Zersetzungsgerüche, an deren Zustandekommen abgestoßene Epidermisteile beteiligt sind. Von freien Fettsäuren wurden bisher im gemischten Hautsekret nachgewiesen: Ameisen-, Essig-, Propion-, Butter-, Valerian-, Capron-, Caprin-, Capryl-, Palmitin- und Stearinsäure. Das Ergebnis der chemischen Untersuchung macht es nicht sehr wahrscheinlich, daß der Hauttalg als solcher freie Fettsäuren in nennenswerter Menge enthält. Es spricht vielmehr alles, so z. B. die Zunahme charakteristischen ranzigen Fettsäuregeruches bei länger dauernder Sekretstagnation dafür, daß die Fettsäuren erst durch sekundäre Vorgänge

im gemischten Hautsekrete (Ranzigwerden) in Freiheit gesetzt werden. Die Bildungsweise des Hauttalges bringt es mit sich, daß die in einer kürzeren Zeitperiode ausscheidbare Menge eine bestimmte Grenze nicht überschreiten kann. Ganz anders verhalten sich die ekkrinen Schweißdrüsen, die unter gewissen Bedingungen kontinuierlich große Mengen Sekret hervorzubringen vermögen. Wenn profuses Schwitzen, etwa als Folge von Temperatursteigerung, auftritt, enthalten die ersten Partien gewisse Mengen von aus dem Hauttalg stammenden Substanzen. Bei längerer Dauer des Schwitzens nehmen diese Beimengungen allmählich ab und damit verringert sich auch der Aziditätsgrad des Schweißes. Es wäre aber keineswegs richtig, anzunehmen, daß dann die verfügbaren Talgmengen von der Körperoberfläche eben schon verschwunden sind. Der in einer Kapillarschicht Haut und Haare überziehende Talg mischt sich als fettige Substanz naturgemäß nicht mit einer wässrigen Flüssigkeit. Beim ersten Schweißausbruch werden vereinzelte Talgpartikel mechanisch mitgerissen und auch vorhandene Zersetzungsprodukte, wie etwa Fettsäuren vom Schweiß aufgenommen werden, die große Masse des Talges bleibt aber trotz profusen Schwitzens als adhätierender Überzug der Epidermis an Ort und Stelle. Das nach stärkerem Schwitzen infolge der Verdunstung als Rückstand zurückbleibende, konzentrierte, gemischte Sekret begünstigt außerordentlich sekundäre Umsetzungen und Zersetzungsprozesse. In der Tat macht sich der unangenehmste Schweißgeruch nicht während starker Transpiration, sondern erst einige Zeit nachher bemerkbar. Wir sehen die Haut von Spuren eines klebrigen, sauer reagierenden Sekretes überzogen, das sich aus Rückständen des Schweißes, aus Hauttalg, aufgelockerten Epidermisschüppchen und Staubpartikeln zusammensetzt. Es ist naheliegend, daß ein derartiges Sekret bei Stagnation und gleichzeitiger Epithelmazeration einen außerordentlich günstigen Nährboden für Bakterienentwicklung darstellen muß, besonders dort, wo Hautfalten eine höhere Temperatur ermöglichen. Unter dem Einfluß der Bakterienlebenstätigkeit finden Umsetzungen in dem stagnierenden Sekret statt, die zur Bildung charakteristischer Riechstoffe führen. So soll der penetrante Geruch des Fußschweißes durch das *Bact. graveoleus* und den *Bacillus saprogenes* bedingt sein (LÖHNER).

Die vorstehenden Auseinandersetzungen machen es sehr wahrscheinlich, das beim Menschen das wirklich reine Sekret der *ekkrinen* Schweißdrüsen an sich geruchlos ist. Wesentlich anders scheinen mir die Dinge zu liegen an Stellen, wo *apokrine* Drüsen entwickelt sind, deren Sekret isoliert freilich nicht untersucht werden kann. Für die Annahme, daß diese Drüsen an und für sich ein mehr oder weniger stark und in verschiedenen Regionen verschieden riechendes Sekret produzieren, scheint mir aber vor allem der Umstand zu sprechen, daß speziell der Achselhöhlengeruch auch nach sorgfältigster Reinigung der betreffenden Haut-

partie nicht fehlt. In den Hautdrüsenorganen sowohl der Tiere wie des Menschen können die verschiedenen Hautdrüsen in ganz verschiedener Mischung mitwirken, so z. B. beim Menschen in der Achselhöhle hauptsächlich *a*-Drüsen und *e*-Drüsen und in geringerem Maße auch „Haardrüsen“; so im äußeren Gehörgang *a*-Drüsen (Ohrenschmalzdrüsen) und „Haardrüsen“ (Talgrüden), so in den Carpaldrüsen des Schweißes der Hauptsache nach *e*-Drüsen, daneben auch *a*-Drüsen.

### c) Innervation der Schweißdrüsen.

Im Gegensatz zu den Talgrüden wird die Sekretion des Schweißes von Nerven beherrscht. Schon 1875 beobachtete GOLTZ bei Reizung des peripheren Stumpfes des längere Zeit vorher durchschnittenen Ischiadicus neben starker Hyperämie (Vasodilatatorenwirkung) das Austreten großer Schweißtropfen an den Pfotenballen junger Kätzchen, sowie auch am Hunde. OSTROUMOW (1876) zeigte, daß Reizung des Bauchsympathikus die gleiche Wirkung hat, daß Ligatur der Aorta den Erfolg nicht hindert, während Atropin ihn völlig aufhebt. LUCHSINGER und KENDALL, durch deren Arbeiten die Pfotenballen von Kätzchen das klassische Objekt für das Studium der Innervation der ekkrinen Schweißdrüsen geworden sind, fanden noch 20 Minuten nach Amputation eines Beines Ischiadicusreizung wirksam. In besonderen Versuchen konnte LUCHSINGER mit vorsichtig abgestuften Reizen ein viele Stunden dauerndes Schwitzen unterhalten und damit dem Einwande begegnen, daß es sich bei den auf Nervenreizung erscheinenden Schweißperlen um ein bloßes Auspressen schon vorher gebildeten Sekretes durch die Drüsenmuskulatur handle. Zugleich hatten die genannten Forscher auch durch Reizung des Plexus brachial. die Schweißnerven für die vorderen Extremitäten bei Katze und Hund nachgewiesen und den Verlauf der Nerven im sympathischen System bestätigt, indem sie auf Reizung des Brustsympathikus dicht unterhalb des Ganglion stellatum Schweißsekretion an der Vorderpfote erhielten und auf Reizung des Halssympathikus beim Pferde und beim Schweine — von LUCHSINGER wurde die Rüsselscheibe desselben als ein sehr geeignetes Objekt erkannt — eine solche am Kopfe. In beiden Fällen war es der *N. infraorbitalis* (Trigeminus, 1. Ast), der sowohl für die Wange des Pferdes wie für die Rüsselscheibe des Schweines die Fasern führt und dieselben vom Plexus cavernosus (Sympathikusgeflecht) erhält. NAWROCKI und LUCHSINGER, sowie VULPIAN stellten dann weiterhin fest, daß diese Nerven den Grenzstrang des Sympathikus nur als peripheren Weg benutzen und daß *ihr Ursprung im Rückenmark* liegt. Denn als LUCHSINGER einer Katze das Lendenmark in der Höhe des letzten Brustwirbels durchschnitt, auch das distale Stück des Markes extirpierte, trat auf Hitze sowohl, als auch auf Dyspnoe, starkes Schwitzen an den Ballen der Hinterpfoten auf. Über die Wurzelhöhe dieses Ursprunges erzielten die genannten Forscher keine Einigung.

LUCHSINGER erklärte die drei unteren Thorakal- und die vier oberen Lendenwurzeln als Quellen der Schweißnerven des Bauchstranges. Ebenso war die Frage, *ob neben den sympathischen Bahnen noch direkte, mit den Wurzelfasern für die Skelettmuskulatur direkt in die Nervenplexus über tretende Bahnen existieren, nicht entschieden*. Überaus sorgfältige Versuche von LANGLEY (1891—1895) haben ergeben, daß bei Katzen die größte Zahl der sudoriparen Fasern im ersten und zweiten Lumbarnerven verlaufen, daß der 13. Dorsalnerv etwas weniger enthält, am wenigsten aber der 12. Dorsal- und der 3. Lumbalnerv. Im übrigen gibt es bei Katzen eine große Variabilität der anatomischen Verhältnisse, worauf in der Hauptsache die abweichenden Angaben früherer Autoren beruhen. Was die *Abgabeorte* der Fasern an die Nervenplexus betrifft, so ergab sich folgendes: Durchschneidet man den Grenzstrang oberhalb des 6. Lumbalganglions, so erhält man von keiner Stelle desselben oberhalb der Schnittstelle mehr auf Reizung eine Schweißabsonderung am Hinterbein; ebensowenig, wenn man sie unterhalb des 2. Sakralganglions durchschneidet und den distalen Stumpf des Grenzstranges reizt. Die grauen Rami communicantes (Rami viscerales) des 6. und 7. lumbaren, sowie des 1. und 2. sakralen Ganglions liefern also die sekretorischen Fasern für die Schweißdrüsen der Hinterpfote in die entsprechenden Spinalnerven. In Übereinstimmung mit NAWROCKI fand LANGLEY, daß keine direkten sekretorischen Wurzelfasern in den Ischiadikus eintreten, denn niemals gab die direkte Reizung einer der unteren Lumbal- oder irgendeiner der Sakralwurzeln Schweißsekretion; *alle* Schweißdrüsen-Nervenfasern passieren den Sympathikus. Für die vordere Extremität treten nach LANGLEY die Schweißdrüsenfasern durch die 4. bis 9. Dorsalwurzel aus; alle Fasern haben Zellrelais im Ganglion stellatum des Grenzstranges und sonst nirgends. Direkte sekretorische Wurzelfasern existieren auch hier nicht.

Es ist bekannt, daß beim Pferd Durchschneidung des Halssympathikus Schweißsekretion auf der betreffenden Seite zur Folge hat. DUPUY, welcher diese Tatsache 1816 zuerst beobachtete, bezog dies darauf, daß die Tätigkeit der Drüsen eine Funktion des Kapillardruckes und damit vermehrter Transsudation sei. Wenn wir nun auch wissen, daß die Schweißdrüsen als echte Drüsen in ihrer Tätigkeit von Nerven abhängig sind, so sind daneben Durchblutung und Hauttemperatur keineswegs von unbedeutendem Einfluß und es liegt nahe anzunehmen, daß das vermehrte Schwitzen im gegebenen Falle die Folge der Abtrennung der im Halssympathikus zum Kopfe aufsteigenden Vasokonstriktoren ist.

In der Peripherie schließen sich die schweißabsondernden Nervenfasern augenscheinlich den sensiblen Nerven an. Die territorialen Begrenzungen bei ausgebildeter, zentraler (spinaler bzw. bulbärer) Sensibilitätsstörung decken sich oft für sensible und sudorale Anomalien, wofür auch die experimentellen Resultate von SHERRINGTON u. LANGLEY sprechen.

H. DIEDEN (1918) konstatierte, daß bei Kranken, die eine rein motorische Lähmung aufwiesen, keine Schweißanomalie festzustellen war. Dagegen konnte bei organisch bedingten Sensibilitätsstörungen, also bei durchtrennten Nerven im Bereiche der unempfindlichen Hautbezirke weder durch Pilokarpin, noch durch Tee, noch im Heißluftkasten, Schweiß erzielt werden. Auch im Gesicht verlaufen die Schweißfasern mit dem sensiblen Nerven, dem Trigeminus. Bei Facialislähmung — auch bei schweren Fällen — sah DIEDEN niemals ein Versiegen der Schweißsekretion auf der betroffenen Seite. Von den Pupillen, den Speicheldrüsen, vom Herzen, Magen-Darmkanal, den Genitalien und von der Blase wissen wir nun, daß sie nicht nur vom Grenzstrang des Sympathikus, sondern auch von dem kranial- oder sakralautonomen Nervensystem (Parasympathikus) innerviert werden, und zwar *antagonistisch*. Für die Schweißdrüsen ist bisher eine solche doppelte und gegensätzliche Innervation noch nicht festgestellt. Man hat immer nur von schweiß-erregenden, nie von schweißhemmenden Nervenbahnen gesprochen und doch spricht vieles auch hier für die Annahme sekretorischer und hemmender Drüsenfasern. Da den Schweißdrüsen die wichtige Aufgabe zukommt, die Körperwärme unter den verschiedensten äußeren und inneren Bedingungen zu regulieren, so muß die Innervation der Schweißdrüsen auch sehr fein abstufbar sein. Von solchen Überlegungen geleitet, stellte DIEDEN Versuche an, die von Erfahrungen ausgingen, die man an den Gefäßnerven machte. Nach Durchschneidung der peripheren Nerven sterben in diesen zuerst die Vasokonstriktoren und erst später die Vasodilatatoren ab (GOLTZ). Einer Katze wurde der Ischiadikus durchschnitten und so lange gewartet, bis keine Schweißsekretion mehr durch Reizung des peripheren Nervenstückes zu erzielen war, bis also die sekretorischen Fasern ihre Erregbarkeit verloren hatten. Wurde dem Tier nun Pilokarpin eingespritzt, welches bekanntlich auf die Schweißdrüsen *direkt* erregend wirkt, so setzte an dieser Pfote die Schweißsekretion aus, sobald das periphere Stück des vor einigen Tagen durchschnittenen Ischiadikus gereizt wurde. Dies würde also für das Vorhandensein hemmender Drüsenfasern sprechen. Übrigens hatten schon VULPIAN und OTT behauptet, daß neben den sekretorischen, allein im Sympathikus verlaufenden Nervenfasern Antagonisten (freno-sudorale Fasern) direkt mit den vorderen Wurzeln zu den Extremitätenplexus hinzutreten. OTT stützte seine Ansicht auf die von ihm beobachtete Tatsache, daß eine durch Pilokarpininjektion hervorgerufene Schweißabsonderung auch schon durch Reizung des *frisch durchschnittenen* Ischiadikus gehemmt wird, eine Angabe, die offenbar DIEDEN entgangen war und mit seiner Auffassung in Widerspruch steht. Auch bestehen Unstimmigkeiten hinsichtlich der Angaben über Durchschneidung und Reizung des Hals-sympathikus. Während Durchschneidung des Grenzstranges beim Pferde immer starkes Schwitzen zur Folge hat, gibt DIEDEN an, daß beim Men-

schen umgekehrt *Reizung* des Halssympathikus zu Schweißsekretion im Gesichte führt. Klinische Erfahrungen haben es seit langem nahegelegt, anzunehmen, daß die Schweißsekretion unter zerebralem Einfluß stehe, doch sind experimentelle Beweise zunächst nicht beigebracht worden. TIGERSTEDT (1902) hielt es für sehr wahrscheinlich, daß sich im Kopfmarke ein allgemeines Schweißzentrum befinde; J. MUNK nahm an, daß „von der Gehirnrinde Schweißfasern ausgehen, die sich in der Medulla oblongata vereinigen und durch das Rückenmark nach unten ziehen“, und auch ADAMKIEWICZ (1878) vertrat dieselbe Anschauung auf Grund klinischer Beobachtungen, ohne bestimmte Gehirngebiete näher anzugeben. Die Versuche, auf dem Wege des Tierexperimentes eine genaue Lokalisation der zerebralen Schweißzentren zu erhalten, waren zunächst erfolglos. VULPIAN (1873) erwähnt zwar, daß er durch Rindenreizung bei der Katze schwache Schweißsekretion hervorgerufen habe und FRANÇOIS FRANCK (1887) sah bei Katzen, die durch Rindenreizung epileptisch geworden waren, eine geringe Schweißabsonderung an den Pfoten. Erst die Arbeit von GRIBOJEDOW (1902), die unter Leitung von BECHTEREW ausgeführt wurde, hat gezeigt, daß bei der Katze von dem vorderen Anteil des Gyrus antecruciatius aus die Pfoten zur Schweißsekretion angeregt werden können. Manchmal hielt das Schwitzen noch einige Zeit nach dem Aussetzen der Reizung an. Einige Katzen schwitzten bei der Rindenreizung überhaupt nicht. Nach Unterminierung der schweißsekretorischen Region blieb die Reizung erfolglos. Es war damit der Ursprung sekretorischer Fasern für die Schweißdrüsen aus einem bestimmten Bezirke der Hirnrinde sicher nachgewiesen. Über den weiteren Verlauf derselben sagten die Versuche nichts aus. MUNK hatte aber schon festgestellt, daß bei elektrischer Reizung der Medulla oblongata alle vier Extremitäten, der Kopf und der Rumpf gleichzeitig schwitzen. Er bezeichnete auch die Medulla als *Durchgangsstation für sämtliche Schweißnerven*. Auch F. WINKLER (1908) fand, daß (bei der Katze) von der ganzen Rautengrube aus durch elektrische Reizung Schweißsekretion an allen vier Pfoten auszulösen ist; der Erfolg bleibt erhalten, wenn die freigelegten Hirnschenkel quer durchschnitten werden, fehlt aber nach Durchschneidung des Rückenmarkes in der Höhe des 2. Halswirbels. Um den Verlauf der Schweißfasern auf ihrem Wege von der Gehirnrinde aus zu verfolgen, reizte WINKLER dieselbe an verschiedenen Stellen. Es ergab sich (am nicht narkotisierten und curarierten) Tier, daß keinerlei Punkt der rückwärts von der motorischen Region gelegenen Hirnrinde mit der Schweißsekretion in Beziehung steht. Die Reizung der motorischen Region selbst aber, besonders die des Gyrus antecruciatius veranlaßte in der Regel mäßige Schweißabsonderung. Diese Stelle entspricht der BECHTEREW-GRIBOJEDOWSchen Zone. Es ist aber sehr auffallend, daß die von hier auszulösende Schweißsekretion viel geringer ist, als die bei der Reizung der Medulla auftretende Ab-

sonderung. WINKLER nahm daher an, daß jene Zone nicht dem wirklichen Zentrum der Schweißsekretion entspricht und versuchte, in der Abtastung der Gehirnoberfläche weiterzugehen. Je weiter er nach unten gegen die Basis der Hirnrinde kam, desto konstanter wurden die Versuchsergebnisse und endlich gelang es ihm, eine Stelle an der *Hirnbasis* zu finden, von der aus Schweißsekretion regelmäßig und reichlich angeregt werden konnte. Die Stelle liegt bei der Katze im medialen Teil der Basis des Frontallappens.

Es wurden schichtweise Frontalschnitte durch das Gehirn gelegt und dabei festgestellt, daß diejenige Stelle der Basis, von welcher die Schweißsekretion durch die schwächsten Ströme ausgelöst werden kann, vor dem Chiasma liegt. Auf dem Frontalschnitt erkennt man, daß diese basale Stelle einem Querschnitt angehört, auf welchem der Kopf des Streifenhügels, der vordere Schenkel der inneren Kapsel und die Substantia perforata anterior zu sehen sind. Jede Hemisphäre des Gehirnes scheint *beide* Körperhälften zu versorgen und in der Regel bewirkt die basale Reizung Schwitzen an allen vier Pfoten. Das Ergebnis der zahlreichen Versuche WINKLERS läßt sich dahin zusammenfassen, daß vom Frontalhirn aus, und zwar von dessen medialem, basalem Teile Schweißbahnen ihren Ursprung nehmen, die sich bis in die Gegend der Regio subthalamica verfolgen lassen und ihre weitere Beziehung zur Medulla durch die Pedunculi gewinnen.

Was schließlich das reflektorische Schwitzen betrifft, so hatte seinerzeit ADAMKIEWICZ den *Satz von der bilateral symmetrischen Funktion der Schweißsekretion* aufgestellt. Doch fand WINKLER unter 40 Versuchstieren nur drei, bei welchen sich der Satz bewährte. Bei fünf Tieren war die elektrische Reizung eines unversehrten Ischiadikus oder eines unversehrten Plexus brachialis von Schweißsekretion nur an der betreffenden Pfote gefolgt. Bei zwei Tieren erfolgte die Sekretion hemilateral, indem bei Reizung des linken Ischiadikus die beiden linken Pfoten und umgekehrt schwitzten. Bei zwei Tieren rief die Reizung des rechten Ischiadikus neben dem Schwitzen an der rechten Hinterpfote auch Schwitzen an beiden Vorderpfoten hervor, während die linke Hinterpfote trocken blieb. Bei allen übrigen Tieren war die Reizung eines Ischiadikus oder eines Brachialis von Schweißsekretion *an allen vier Pfoten* gefolgt. Es ergibt sich daraus, daß das Schwitzen nicht, wie ADAMKIEWICZ meinte, eine bilateral symmetrische Funktion ist, sondern daß es sich um Reflexvorgänge handelt, die auf alle Schweißbahnen übergreifen können, aber bei dem einen oder anderen Versuchstier nicht vollkommen zur Erscheinung kommen.

#### Literatur.

- ADAMKIEWICZ, E.: Die Sekretion des Schweißes. Berlin 1878.  
ALCHIERI, A.: Transpiration cutanée et travail musculaire. Arch. ital.de biol.  
74. 1924.

- ANDRY, CH.: Über eine Veränderung der Lippen- und Mundschleimhaut, bestehend in der Entwicklung atrophischer Talgdrüsen. Monatsschr. f. prakt. Dermatol. **29**. 1899.
- ARDIN-DELTEIL, P.: Kryoskopie des Schweißes des gesunden Menschen. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **131**. 1900.
- ARGUTINSKI, P.: Versuche über die N-Abscheidung durch den Schweiß bei gesteigerter Absonderung. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **46**. 1890.
- ARLOING, S. (1): Reaktion des menschlichen Schweißes. Lyon méd. 1896. Nr. 50.
- (2): Die Giftigkeit des Schweißes. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **48**. 1896; **49**. 1897.
- ARNOLD, J.: Über Bau und Sekretion der Drüsen der Froschhaut. Arch. f. mikroskop. Anat. **65**. 1905.
- ARNOZAN, E.: Über den Fettbestand an der Hautoberfläche. Ann. de dermatol. et de syphiligr. 1892.
- ASCHERSOHN, E.: Die Hautdrüsen der Frösche. Müllers Arch. 1840.
- AUCEL, P.: Etude du developpement des glandes de la peau des Batraciens et en particulier de la *Salam. terrestre*. Arch. de biol. **18**. 1902.
- BAB, H.: Die Talgdrüsen und ihre Sekretion. Anat.-physiol. Studie. Monatsh. f. prakt. Dermatol. **41**. 1905. Festgabe für SENATOR.
- BACKMUND, K.: Entwicklung der Haare und Schweißdrüsen der Katze. Anat. Hefte, Abt. 1. **26**. 1904.
- BAUER, K.: Beiträge zur Kenntnis der Talgdrüsen der menschlichen Haut. Schwalbes morphol. Arb. **3**. 1894.
- BECCARI, NELLO: Sulla sviluppo delle ghiandole sudoripare e sebacee nella pecora. Arch. ital. di anat. e di embriol. **8**. Firenze 1909.
- BECHTEREW, W. v.: Der Einfluß der Hirnrinde auf die Tränen-, Schweiß- und Harnabsonderung. Arch. f. Anat. u. Physiol. Phys. Abt. 1905.
- BECKER, J.: Über Haut- und Schweißdrüsen bei Föten und Neugeborenen. Zeitschr. f. Kinderheilk. **8**. 1909.
- BERRY, E.: Über die Abhängigkeit des N- und Cl-Gehaltes des Schweißes von der Diät. Biochem. Zeitschr. **72**. 1915.
- BERT, P.: Venin cutanée de la grenouille. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Sér. 8. **2**. 1885.
- BIEDERMANN, W.: Zur Histologie und Physiologie der Schleimhautsekretion. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. III. **94**. 1886.
- BIRK, W.: Hauttalg und Ernährung der Kinder. Monatsh. f. Kinderheilk. **8**. 1909.
- BLOMFIELD, J. E.: The thread-cells and Epidermis of *Myxine*. Quart. Journ. of Microscop. Science **22**, N. S., Nr. 88. 1882.
- BOGDAN, A.: Die Kryoskopie des menschlichen Schweißes. Journ. de physiol. et de pathol. gén. **6**. 1905.
- BOTTARD, L. A. (1): Memoire sur l'appareil à venin usw. (Goldfische). Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **41**. 1889.
- (2): Les poissons venimeux. These de Paris, Nr. 206. 1889.
- BOULANGER, G. A.: The poisonous secretion of Batrachians. Nat. Science **1**. 1892.
- BRESCA, GIOVANNI: Experimentelle Untersuchungen über die sekundären Sexualcharaktere der Tritonen. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **29**. 1910.
- BRIEGER, L. u. DISSELHORST, C.: Untersuchungen über die menschlichen Schweißdrüsen. I. Zur Kryoskopie des Schweißes. II. Schwitzen bei verschiedenen Schwitzprozeduren. Dtsch. med. Wochenschr. 1903.



- BRINKMANN, A. (1): Die Hautdrüsen der Säugetiere (Bau und Sekretion].  
Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. 20. 1912.
- (2): Über Hautdrüsenorgane, die bei den Viverriden an den Geschlechts-  
apparat geknüpft sind. Mindeskrift for J. STEENSTRUP. Kopenhagen  
1914.
- (3): Nachlese zu mehreren Hautdrüsenuntersuchungen. Bergens Mus.  
Aarbok 1923/24.
- (4): Über das Vorkommen von Hautdrüsenorganen bei anthropomor-  
phen Affen. Anat. Anz. 34. 1909.
- BRÜCKE, E. TH. (1): Über die sympathische Innervation der Krötenhaut.  
Zeitschr. f. Biol. 74. 1921.
- (2): Nachprüfung der sympathischen Innervation der Krötenhaut.  
Ebenda 79. 1923.
- BUBNOFF, A.: Zur Kenntnis der knäueiförmigen Hautdrüsen der Katze und  
ihrer Veränderungen während der Tätigkeit. Arch. f. mikroskop. Anat. 20.  
1882.
- BUISINE, A. (1): Über die chemische Zusammensetzung des Wollschweißes  
vom Schaf. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 103.  
1886.
- BUISINE, A. u. P. BUISINE (2): Äpfelsäure im Schweiß der Herbivoren. Ebenda  
106. 1889.
- BURCKHARD, A.: Anatomische Untersuchungen über Talg- und Schweiß-  
drüsen, besonders jener, die sich an den Nymphen befinden. Basel 1835.
- BUSCHKE, A. u. A. FRÄNKEL: Über die Funktion der Talgdrüsen und deren  
Beziehung zum Fettstoffwechsel. Berlin. klin. Wochenschr. 12. 1905;  
Dermatol. Monatsh. 41. 1905.
- CALMELS, G. (1): Etude histol. des glandes à venin du crapaud. Arch. de  
physiol. 15. 1883.
- (2): Evolution de l'épithélium des glandes à venin du crapaud. Cpt. rend.  
hebdom. des séances de l'acad. des sciences 95, Nr. 24. 1882.
- (3): Etudes histol. des glandes à venin du crapaud. Arch. de physiol.  
norm. et pathol. 3. 1883.
- (4): Sur le venin des Batraciens. Cpt. rend. hebdom. des séances de  
l'acad. des sciences 98. 1884.
- CAMERER, B.: Über die chemische Zusammensetzung des Schweißes. Zeitschr  
f. Biol. 41. 1901.
- CAPARELLI, A.: Recherches sur le venin du *Triton crist.* Arch. ital. de biol.  
4. 1883.
- CAROL, W. L.: Über den Lipoidgehalt der Haut. Dermatol. Wochenschr. 63.  
1916.
- CAROSSINI, G.: Sullo sviluppo delle ghiandole cutanee dello seroto nell' uomo.  
Monitore zool. ital. 22. 1911.
- CAVAZZANI, C.: L'ichthyotoxine chez le *Petromyzon marinus.* Arch. ital. de  
biol. 18. 1893.
- CHODAKOWSKY, L.: Anatomische Untersuchungen über die Hautdrüsen  
einiger Säugetiere. Inaug.-Diss. Dorpat 1871.
- COHNHEIM, O. u. KREGLINGER: Zur Physiologie des Wassers und Kochsalzes.  
Zeitschr. f. physikal. Chem. 63. 1909 u. 78. 1912.
- O'CONNOR, J. M.: The influence of temper. on the secretion of sweat. Journ.  
of Physiol. 49. 1915.
- COSSMANN, R.: Über die Talgdrüsen der Vögel. Zeitschr. f. wiss. Zool. 21.  
1871.
- CRAMER, ED.: Über die Beziehung der Kleidung zur Hauttätigkeit. Arch.  
f. Hyg. 10. 1890.

- DÄTZ, E.: Die Haut von *Ichthyophis glutinosa*. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 52. 1923.
- DARMSTÄDTER, A. u. LIFSCHÜTZ: Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des Wolfsfettes. I—V. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges. 28. 1895; 29. 1896 u. 31. 1898.
- DELBANCO, E. (1): Über die Entwicklung von Talgdrüsen in der Schleimhaut des Mundes. Monatsh. f. prakt. Dermatol. 29. 1899.  
 — (2): Zur Anatomie des Präputiums. Ebenda 39. 1904.  
 — (3): Über das gehäufte Auftreten freier Talgdrüsen an den kleinen Labien. Ebenda 49. 1905.
- DEWITZ, H.: Über das verschiedene Aussehen der gereizten und ruhenden Drüsen in den Zehenballen des Laubfrosches. Biol. Zentralbl. 3. 1883/84.
- DIEDEN, H. (1): Die Innervation der Schweißdrüsen (Katze). Dtsch. med. Wochenschr. 44. 1918.  
 — (2): Klinische und experimentelle Studien über die Innervation der Schweißdrüsen. Dtsch. Arch. f. klin. Med. 1917.
- DIEM, F.: Beiträge zur Entwicklung der Schweißdrüsen an der behaarten Haut der Säugetiere. Anat. Hefte, Abt. I. 34. 1907.
- DISELHORST, E.: Ausführapparat und Anhangsdrüsen der männlichen Geschlechtsorgane. Oppels Lehrb. d. vergl. mikroskop. Anat. 4. 1904.
- DRASCH, O. (1): Beobachtungen an lebenden Drüsen mit und ohne Reizung der Nerven derselben. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt. 1889.  
 — (2): Über den Bau der Giftdrüsen des gefleckten Salamanders. Ebenda, Anat. Abt. 1894.
- DUTARTE, A.: Recherches sur l'action du venin de la *Salam. terrestre*. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 108, Nr. 13. 1889.
- ECKHARD, C.: Über den Bau der Hautdrüsen der Kröten und die Abhängigkeit der Entleerung ihres Sekretes vom zentralen Nervensystem. Müllers Arch. 1849.
- EGGELING, H. v. (1): Über die Schläfendrüse des Elefanten. Biol. Zentralbl. 21. 1901.  
 — (2): Die Schenkeldrüsen der Anuren. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. 18. 1914.  
 — (3): Die Femoralorgane bei Amphibien und Reptilien. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 24. 1914.  
 — (4): Zur Phylogenie der sogenannten Schenkelporen. Ebenda 24. 1914.  
 — (5): Über die Drüsen des Warzenhofes beim Menschen. Ebenda 39. 1904.  
 — (6): Über die Hautdrüsen der Monotremen. Verhandl. d. anat. Ges., 14. Vers. Pavia 1900.  
 — (7): Über die Stellung der Milchdrüse zu den übrigen Hautdrüsen. I u. II. Semons zool. Forschungsreisen 4. 1899.
- EHRMANN, R.: Über die Wirkung des Adrenalins auf die Hautdrüsen des Frosches. Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. 53. 1905.
- ENGELMANN, TH. W. (1): Die Hautdrüsen des Frosches. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 5. 1872.  
 — (2): Über das Vorkommen und die Innervation von kontraktilen Drüsenzellen in der Froschhaut. Ebenda 4. 1871.
- ELLENBERGER, W.: Handb. d. vergl. mikroskop. Anat. der Haussäugetiere 1. 1906.
- ESTERLY, C. O.: The structure and regen. of the poison glands of *Plethodon oregonensis*. University of California Publications. Zoology 1, Nr. 7. 1904.
- FAUST, E. S. (1): Beiträge zur Kenntnis des Samandarins. Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. 41. 1898.

- FAUST, E. S. (2): Beiträge zur Kenntnis der Salamanderalkaloide. Ebenda 43. 1899.
- (3): Über Bufonin und Bufotalin, die wirksamen Bestandteile des Krötenhautdrüsensekretes. Ebenda 47. 1902.
- (4): Die tierischen Gifte. „Die Wissenschaft“, Sammlung naturwiss. Monographien, H. 9. 1906.
- FICALBI, E.: Struttura del tegmento dei Petromyzonti. Arch. ital. die anat. e di embriol. 13 u. 14. 1915/16.
- FLURY, F.: Über das Hautsekret der Frösche. Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. 81. 1917.
- FOETTINGER, A. F.: Rech. sur la structure de l'épiderme des *Cyclostomes*. Bull. de l'acad. Roy. de Belgique, Ser. 2. 61. 1876.
- FORNARA, D.: Studii sperimentali sopra l'azione dell' Upus Antiar e del veleno del rospo etc. Genova 1872. — Il veleno del rospo e la bufidina etc. Rivista clinica di Bologna 1873, S. 297. — Sur les effets physiologiques du venin de crapaud. Journ. de Therapeut. 4, 929 (1877).
- FRANÇOIS-FRANCK: Leçons sur les fonctions motrices du cerveau. Paris 1887.
- FREUND, E.: Zur Physiologie der Schweißsekretion. Wien. klin. Wochenschr. 33. 1920.
- FÜHNER, H.: Über die angebliche Immunität von Kröten ihrem eigenen Gifte gegenüber. Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. 63. 1910.
- GAUBE, T.: Mém. Soc. Biol. 1891, S. 115.
- GAUPP, E.: Anatomie des Frosches. Braunschweig 1904.
- GAY, A.: Die Zirkumanaldrüsen des Menschen. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturwiss. Kl. II. 61. 1871.
- GOLODETZ, L.: Die Hautfette. Chem. Rev.: Fett- u. Harzindustrie 16. 1909.
- GOLTZ, F. u. EWALD, J. R.: Der Hund mit verkürztem Rückenmark. Pflügers Arch. 63, 362 (1896).
- GRASSOW, F.: Beiträge zur Kenntnis des Wolfsfettes. Biochem. Zeitschr. 148. 1924.
- GRATIOLET, J. et CLOËZ (1): Note sur les propriétés venimeuses de l'humeur lactescente, que sécrètent les pustules cutanées de la *Salam. terrestre* et du crapaud. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 32. 1851.
- — (2): Nouvelles observations sur le venin contenu dans les pustules cutan. de Batraciens. Ebenda 34. 1852.
- GRIBOJEDOW, E.: Über die kortikalen Schweißzentren. Psychiatr. Rundschau (Obozrienie psychiatrie) 1902.
- GROSZ, J. (1): Beiträge zur Anatomie der akzessorischen Geschlechtsdrüsen der Insektivoren und Nager. Arch. f. mikroskop. Anat. 66. 1905.
- (2): Über den Perinealsack von *Cavia cobaya* und seine Drüsen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 78. 1905.
- HAMMARSTEN, O.: Studien über Mucin und mucinähnliche Stoffe. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 36. 1885.
- HANDOWSKY, H.: Ein Alkaloid im Gifte von *Bufo vulg.* Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. 86. 1920.
- HARMS, W. (1): Über De- und Regeneration der Daumenschwielen und Drüsen von *Rana fusca*. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 128. 1909.
- (2): Hoden und Ovarialinjektionen bei *R. fusca*-Kastraten. Ebenda 133. 1910.
- HARNACK, E.: Über die Zusammensetzung des menschlichen Schweißes. Fortschr. d. Med. 11. 1893.
- HARTMANN, F.: Über den Fettschweiß der Schafwolle. Inaug.-Diss. Göttingen 1868.

- HECHT, P.: Ein Beitrag zur Kenntnis der Talgdrüsen der Labia minora. Anat. Anz. 47. 1914.
- HEIDENHAIN, M. (1): Die Hautdrüsen der Amphibien. Sitzungsber. d. Würzburger physik.-med. Ges. 1893.
- (2): Plasma und Zelle. I. 1907, S. 364. Jena: G. Fischer.
- HENSCHKE, A.: Über die Drüsen und glatten Muskeln der Haut von *Rana tempor.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 7. 1856.
- HEUSER, O.: Über die Giftfestigkeit der Kröten. Arch. internat. de pharmacodyn. et de thérapie 10. 1902.
- HEUSS, E. (1): Die Reaktion des Schweißes bei gesunden Menschen. Monatsschr. f. prakt. Dermatol. 14.
- (2): Über postembryonale Entwicklung von Talgdrüsen in der Mundschleimhaut des Menschen. Monatsh. f. prakt. Dermatol. 31. 1900.
- HEYNOLD, H.: Über die Knäueldrüsen des Menschen. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. 61.
- HOFFMANN, R.: Über Talg- und Schweißdrüsen. Inaug.-Diss. Tübingen 1898.
- HOLMGREN, E.: Die Achselrüsen des Menschen. Anat. Anz. 55. 1922.
- HOMMA, H.: Über positive Eisenbefunde in den Epithelien der apokrinen Schweißdrüsen menschlicher Axillarhaut. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis 19.
- HOYER, J.: Über den Nachweis des Mucins in den Geweben mittels Färbung. Arch. f. mikroskop. Anat. 36. 1890.
- HSIANG-CH'UAN-HOU: Studies on the glandula uropygialis of birds. Chinese Journ. of Physiol. 11, Nr. 4. 1928.
- HUBER, O.: Über Brunstwarzen bei *R. fusca*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 45. 1887.
- JESS, P.: Vergleichende anatomische Untersuchungen über die Haut der Haussäugetiere. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. 13. 1896.
- JIRESOVA, M.: Über die Entwicklung der Hautdrüsen und ihrer Sekrete bei Amphibien. Anat. Anz. 51. 1918/19.
- JOHNSON, S.: Über die Seitendrüse der *Soriciden*. Ebenda 46. 1914.
- JONGE, D. DE: Über das Sekret der Talgdrüsen der Vögel und sein Verhältnis zu den fetthaltigen Hautsekreten der Säugetiere, besonders der Milch. Zeitschr. f. physiol. Chem. 2, 156, 287 u. 3, 225. 1879.
- JOSEPH, M.: Über Schweiß- und Talgsekretion. Arch. f. Physiol. 1891.
- JUNIUS, P.: Über die Hautdrüsen des Frosches. Arch. f. mikroskop. Anat. 47. 1898.
- JÜRGENSEN, E.: Mikrobeobachtungen der Schweißsekretion der Haut des Menschen unter Kontrastfärbung. I u. II. Dtsch. Arch. f. klin. Med. 144. 1924.
- KAST, A.: Über aromatische Fäulnisprodukte im menschlichen Schweiß. Ztschr. physiol. Chem. 11, 501 (1887).
- KAUN, S.: Die Histologie der Fischhaut von biologischen Gesichtspunkten aus betrachtet. Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. B: Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikroskop. Anat. 4. 1927.
- KEETON, R. W.: The peripheral water loss in rabbits as a factor in heat-regulation. Americ. Journ. of Physiol. 69. 1924.
- KEITH, A. u. SHILLITOE, A.: Glandulae praeputiales oder odoriferae beim Menschen. Monatsh. f. prakt. Dermatol. 39. 1904.
- KITTSTEINER, C. (1): Weitere Beiträge zur Physiologie der Schweißdrüsen und des Schweißes. Arch. f. Hyg. 78. 1913.
- (2): Cl- und N-Gehalt des Schweißes. Dtsch. med. Wochenschr. 42. 1916.
- KLAAR, J.: Über die axillaren Knäueldrüsen der Affen. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 72. 1924.

- KOBERT, E.: Giftabsonderung der Kröten. Sitzungsber. d. naturforsch. Ges. Dorpat 9. 1889.
- KÖLLIKER, A.: Über den Inhalt der Schleimsäcke der Myxinoiden und der Epidermis der Neunaugen. Würzburger naturwiss. Zeitschr. 1. 1860.
- KOLOSSOW, A. (1): Zur Anatomie und Physiologie der Drüsenzellen. Anat. Anz. 21. 1902.
- (2): Eine Untersuchungsmethode der Drüsenzellen. Arch. f. mikroskop. Anat. 52. 1898.
- KORKISCH, H.: Die H-Ionenkonzentration im Pferdeschweiß. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 213. 1926.
- KORMANN, B.: Über die Modifikationen der Haut und die subkutanen Drüsen der Mund- und Nasenöffnungen der Haussäugetiere. Anat. Anz. 28. 1906.
- KORNFELD, W.: Über die Entwicklung der Hautdrüsenmuskulatur bei Amphibien. Anat. Anz. 55. 1922.
- KOSSEL, A.: Über Schleim und schleimbildende Stoffe. Dtsch. med. Wochenschr. 1891.
- KOSSMANN, R.: Über die Talgdrüsen der Vögel. Zeitschr. f. wiss. Zool. 21. 1871.
- KUZNITZKY, E.: Experimentelle und klinische Beiträge zur Hauttalgsekretion. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis 114. 1913.
- KWANJIRO-KODAMA: Beiträge zur Pharmakologie von „Seuso“. I—III. Actae scholae med. univ. imp. Kioto 3 u. 4. 1920—1922.
- LAMOIS, E. u. MAERTZ: Chemische Analyse des Ohrenschmalzes. Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1898, Nr. 1.
- LANGLEY: Further observations on the secretory and vasomotor fibres of foot of the cat. Journ. of Physiol. 17. 1894.
- LAVRAND: Mém. Soc. Biol. 1886, S. 9.
- LEBRAM, E.: Über die Drüsen der Labia minora. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. 6. 1914.
- LECLERC, A.: Über Albumin im Schweiß des Pferdes. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 107. 1888.
- LENBUSCHER, A.: Über die Fettabscheidung des menschlichen Körpers. Verhandl. d. Kongr. f. inn. Med. 1899.
- LENGERKEN, H. v.: Die Kolbenzellen von *Anguilla* und *Petromyzon*. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin 1913.
- LEYDIG, F. (1): Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikroskop. Anat. 12. 1876.
- (2): Zum Integument niederer Wirbeltiere abermals. Biol. Zentralbl. 12. 1892.
- (3): Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie 1852.
- (4): Lehrbuch der Histologie 1857.
- (5): Über die Haut einiger Süßwasserfische. Zeitschr. f. wiss. Zool. 3. 1850.
- (6): Das Integument brünstiger Fische und Amphibien. Biol. Zentralbl. 12. 1892.
- (7): Zur Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane und Analdrüsen der Säugetiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. 2. 1850.
- LIEBLEIN, V.: Chemische Untersuchung einer Dermoidcyste. Ztschr. physiol. Chem. 21, 285 (1895).
- LIEBREICH, O. (1): Über das Lanolin. Berlin. klin. Wochenschr. 1885, Nr. 47.
- (2): Über die biologische Bedeutung der *Vernix caseosa*. Verhandl. d. dermatol. Ges. 4. 1894.

- LIEBREICH, O. (3): Über die biologische Funktion der als Lanolin bezeichneten Cholesterinester. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 106. 1887.
- (4): Über die Cholesterinfette und das Lanolin. Berlin. klin. Wochenschr. 1885, Nr. 17.
- (5): Über Lanolin und den Nachweis der Cholesterinfette beim Menschen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 1890 u. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. 121. 1890.
- LIEPMANN, P.: Über Vorkommen von Talgdrüsen im Lippenrot der Menschen. Dermatol. Zeitschr. 8. 1901.
- LIFSCHÜTZ, J. (1): Beiträge zur Kenntnis des Wollfettes. VIII. Veränderlichkeit des Wollfettes. Zeitschr. f. physiol. Chem. 141. 1924.
- (2): Eine Farbenreaktion auf Cholesterin. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges. 41. 1908.
- LIST, J. H. (1): Über einzellige-Drüsen (Becherzellen) in der Oberhaut von *Torpedo marmorata*. Zool. Anz. 8. 1889.
- (2): Studien an Epithelien. Arch. f. mikroskop. Anat. 25.
- (3): Untersuchungen über den feineren Bau schleimsezernierender Drüsenzellen nebst Bemerkungen über den Sekretionsprozeß. Anat. Anz. 4. 1889.
- LINSER, P.: Über den Hauttalg. Dtsch. Arch. f. klin. Med. 80. 1904.
- LOEB, J.: Zur Theorie des Galvanotropismus. III. Über die polare Erregung der Hautdrüsen von *Amblystoma* durch den konstanten Strom. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 65. 1896.
- LOESCHKE, H.: Über zyklische Vorgänge in den Drüsen des Achselhöhlenorganes und ihre Abhängigkeit vom Sexualzyklus des Weibes. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. 1925.
- LOEWY, A. u. W. WEICHELBAUM: Zur Physiologie und Pathologie des Wasserwechsels. Ebenda 206. 1911.
- LÖHNER, L.: Über menschliche Individual- und Regionalgerüche. Pflügers Arch. 202, 25 (1924).
- LOMBARDO, G.: Fettsekretion der Knäueldrüsen. Giorn. ital. d. malatt. vener. e d. pelle 1906.
- LUCHSINGER, B.: Die Schweißabsonderung. HERMANN'S Hdb. d. Physiol. 5<sup>1</sup>, 421.
- LUCHSINGER, B. u. B. TRÜMPY: Besitzt normaler menschlicher Schweiß saure Reaktion? Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 18. 1878.
- LÜNEBURG, E.: Beiträge zur Entwicklung und Histologie der Knäueldrüsen in der Achselhöhle des Menschen. Inaug.-Diss. Rostock 1902.
- MAIRET, A. u. ARDIN: Giftigkeit des Schweißes. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 52. 1901.
- MAKI, SUSUMA: Untersuchungen über das Hautsekret von *Triton taeniatus*. Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. 104. 1924.
- MARGOLIES, A. u. F. WEIDMANN: Statistical and histolog. studies of Fordyce-disease. Arch. of Dermatol. a. Syphilol. 3. 1921.
- MARKS, P.: Untersuchungen über die Entwicklung der Haut, besonders der Haare und Drüsen. Inaug.-Diss. Berlin 1895.
- MAURER, F.: Die Epidermis. Leipzig: Engelmann 1895.
- MAVROJANNIS, A.: Über die toxischen Eigenschaften des Schweißes. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 49. 1897.
- MEISENHEIMER, J.: Experimentelle Studien zur Soma und Geschlechtsdifferenzierung. II. Über den Zusammenhang zwischen Geschlechtsdrüsen und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei Fröschen. Festschr. f. SPENGLER, Gießen, zum 60. Geburtstag. 3. 1912.

- MELCZER, N. (1): Untersuchungen über die Ausscheidung der harnsauren Salze durch die Schweißdrüsen. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis **150**. 1926.
- (2): Über eigentümliche, die harnsauren Salze absorbierenden Gebilde in den menschlichen Schweißdrüsenzellen. Dermatol. Wochenschr. **81**, Nr. 50. 1927.
- (3): Über den Zentralkörper der menschlichen Schweißdrüsenzellen. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis **146**. 1923.
- (4): Über das Mikrozentrum der menschlichen Schweißdrüsenzellen. Dermatol. Zeitschr. **40**. 1924.
- MERK, L.: Über Schleimabsonderung an der Oberhaut von Forellenembryonen. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. III. **93**. 1886.
- METZNER, R.: Die histologischen Veränderungen der Drüsen bei ihrer Tätigkeit. NAGELS Handb. d. Physiol. **2**, 900. 1907.
- MEYNS, R.: Über Froschhodentransplantation. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **132**. 1910.
- MLADENOWITSCH, L.: Vergleichende anatomische Untersuchungen über die Regio analis und das Rektum der Haussäugetiere. Inaug.-Diss. Leipzig 1907.
- MONTUORI, A.: Beziehungen zwischen osmotischem Druck und Schweißabsonderung. Arch. di fisiol. **9**. 1911.
- MOOG, O. (1): Die Bedeutung des Zustandes der Haut für die unmerkliche Hautwasserabgabe. Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. **42**. 1924.
- MOOG, O. u. BUCHHEISTER: Über die Schweißsekretion des Menschen. Mikrobeobachtungen unter Kontrastfärbung. Münch. med. Wochenschr. 1926, Nr. 22.
- MÜLLER, J. u. H. REINBACH: Untersuchungen über das Hautsekret der Fische. I. Die Chemie des Aalschleimes. Zeitschr. f. physikal. Chem. **92**. 1914.
- NETOLITZKY, F.: Untersuchungen über den giftigen Bestandteil des Alpensalamanders. Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. **51**. 1904.
- NICOGLU, P.: Über die Hautdrüsen der Amphibien. Zeitschr. f. wiss. Zool. **56**. 1893.
- NIRENSTEIN, F.: Über Ursprung und Entwicklung der Giftdrüsen von *Salam. macul.* Arch. f. mikroskop. Anat. **72**. 1908.
- NORDQUIST, H.: Zur Kenntnis der Kolbenzellen der Schleie. Zool. Anz. **33**. 1908.
- NOVARO, V. (1): Action pharmacodynamique du venin de crapaud. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **88**, Nr. 5. 1923.
- (2): Action toxique du venin de crapaud pour l'homme et les animaux. Ebenda **87**. 1922.
- NUSBAUM, J. u. W. KULCZYCKI: Zur Kenntnis der Drüsenzellen in der Epidermis der Knochenfische. Bull. Akad. Krakawie 1905.
- NUSSBAUM, M. (1): Hoden und Brunstorgane von *Rana fusca*. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **126**, 519. 1909.
- (2): Über die Tätigkeit der Drüsen. Arch. f. mikroskop. Anat. **21**. 1882.
- (3): Über die Beziehungen der Keimdrüsen zu den sekundären Geschlechtsmerkmalen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **129**. 1909.
- (4): Über die Abhängigkeit der Sekretion der Drüsen in der Daumenschwiele von *Rana fusca* vom Ramus cutan. antibrachii et manus lateralis. Anat. Anz. **30**. 1907.
- OXNER, M.: Über die Kolbenzellen in der Epidermis der Fische, ihre Form, Verteilung, Entstehung und Bedeutung. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. **40**. 1905.

- PARRISIUS, W.: Beobachtungen der Schweißdrüsenausführgänge mit dem Kapillarmikroskop. Münch. med. Wochenschr. **68**. 1921.
- PAULICKI, A.: Über die Haut des Axolotl. Arch. f. mikroskop. Anat. **24**. 1885.
- PAULSEN, E. (1): Färbung der Schleimdrüsen und Becherzellen. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie **2**. 1885.
- (2): Bemerkungen über den Bau und das Sekret von Schleimdrüsen. Arch. f. mikroskop. Anat. **28**. 1889.
- PAWLOWSKY, E. (1): Ein Beitrag zur Kenntnis der Haut-(Gift-)drüsen einiger Fische. Anat. Anz. **34**, Nr. 13 u. 14 und Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. **31**. 1911 u. **38**. 1915.
- (2): Über den Bau der Giftdrüsen von *Plotosus* und anderen Fischen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. **31** u. **38**.
- PEREIRA, J. R.: Über die physiologische Wirkung des Krötengiftes. III. Mem. do Inst. da Bulantan 1926 (portugiesisch).
- PES, E.: Untersuchung des Sekretes der Talgdrüsen der Lider. Malays Jahresber. **27**. 1907.
- PESERICO, E. e G. STELLA: Ricerche sul meccanismo nervoso della secrezione sudorale. Arch. di fisiol. **21**. 1923.
- PETIT, A. u. GEAY, F.: Sur la glande cloacale du Caïman. Bull. Mus. Hist. nat. Paris **20**, 112 (1905).
- PETREQUIN, J. E.: Über Cerumen. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **68** u. **69**. 1869.
- PHISALIX, C. (1): Origine et developp. des glandes a venin de la *Salam. terr.* Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 1900.
- (2): Travail secretoire du noyau dans les glandes granuleuses de la *Salam. terrestre*. Ebenda 1900.
- (3): Origine des glandes venimenses de la *Salam. terrestre*. Arch. de zool. exp. et gén., Ser. 4, **1**.
- (4): Nouvelles experiences sur le venin de la *Salam. terrestre*. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **109**. 1889.
- PHISALIX, C. u. BERTRAND: Toxicité comparée du sang etc. Cpt. rend. soc. biol. Paris **45**, 477 (1893). — Sur les princips actifs du venin etc. Ibid. **54**, 932 (1902) u. Cpt. rend. de l'acad. **135**, 46 (1902). — Recherches sur la toxicité du sang etc. Arch. physiol. norm. et path. (5) **5**, 511 (1893).
- PHISALIX, C. u. CONTEJEAN: Glandes à venin de la *Salam. terrestre*. Mem. de la soc. de biol. **119**. 1891 und Bull. de la soc. Philomat. Paris (8), **3**. 1891.
- PHISALIX, C. u. LANGLOIS: Action physiol. du venin de la *Salam. terrestre*. Ebenda **109**. 1889.
- PHISALIX, C. u. PICOT: Rech. embryol., histol. et physiol. sur les glandes à venin de la *Salam. terrestre*. These de doctorat en medicine Paris 1900.
- PIEROTTI, G.: Rech. exper. sur le venin de crapaud etc. Pisa 1906. — Arch. ital. Biol. **46**, 97 (1906).
- PINKUS, F. (1): Anatomie der Haut in: Handb. d. Haut- u. Geschlechtskrankh. **1**, **1**. Berlin 1927.
- (2): Zur Kenntnis der menschlichen Schweißdrüsen. Dermatol. Zeitschr. **47**. 1926.
- (3): Die Steißdrüse des Meerschweinchens. Ebenda **17**. 1910.
- PLANNER, H.: Beiträge zur Frage der Neubildungsmöglichkeit der Hautdrüsen. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis **146**. 1923.
- PLAUT, R. u. E. WILBRAND: Zur Physiologie des Schwitzens. Zeitschr. f. Biol. **74**. 1922.
- PLATO, E.: Untersuchungen über Fettsekretion der Haut. Verhandl. d. dermatol. Ges. Breslau 1901.



- PRÖSCHER, F.: Zur Kenntnis des Krötengiftes. Hofmeisters Beitr. 1. 1902.
- PUGLIESE, A.: Zusammensetzung des durch Wärme und Arbeit erzeugten Pferdeschweißes. Biochem. Zeitschr. 39. 1912.
- RAUTHER, M. (1): Bemerkungen über den Genitalapparat und die Analdrüsen der Chiropteren. Anat. Anz. 23. 1903.
- (2): Über den Genitalapparat einiger Nager und Insektivoren, besonders der Genitaldrüsen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 38. 1904.
- REED, H. D.: The morphology of the dermal glands in nematognathous fishes. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. 24, 227. 1924.
- REID, E. and WAYMOUTH (1): Mucin granules of Myxine. Journ. of Physiol. 14. 1893.
- (2): Chemical Note on the secretion of Myxine. Ebenda 15. 1894.
- RETZIUS, A.: Ytterligare bidrag till Anat. of *Myxine*. K. Videnskaps Akad. Handlingar 1824.
- RETZIUS, G.: Über den Bau der Haut von *Myxine glutinosa*. Biol. Unters., N. F. 12, Nr. 7. 1905.
- RIBBERT, A.: Über Neubildung von Talgdrüsen. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen 18. 1904.
- RITTER, H.: Über den Eiweiß-Harnstoffgehalt des Pferdeschweißes. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 213. 1926.
- ROGER, J.: Über den Schweißdrüsenapparat am Karpalgelenk des Schweines. Bull. de la soc. central de med. veterin.
- RÖHMANN, F. (1): Über das Sekret der Bürzeldrüse. Hofmeisters Beiträge 5. 1904.
- (2): Beiträge zur Kenntnis der Bestandteile des Wollfettes. Biochem. Zeitschr. 77. 1916.
- ROSENFELD, G.: Ztrbl. f. innere Medizin 1906 Nr. 40.
- RUPPEL, W.: Über die *Vernix caseosa*. Zeitschr. f. physikal. Chem. 21. 1895.
- SAALFELD, E.: Über die TYSONSchen Drüsen. Arch. f. mikroskop. Anat. 53. 1899.
- SCHAFFER, J. (1): Zur Kenntnis der Hautdrüsen bei den Säugetieren und bei *Myxine*. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 76. 1925.
- (2): Über die Hautdrüsen. Wien. klin. Wochenschr. 1926, Nr. 1.
- (3): Über die Seitendrüsen von *Microtus terrestris*. Wien. akad. Anz. 1921, Nr. 13.
- (4): Drüsen von einem bisher unbekanntem (hepatoiden) Typus beim Hund. Ebenda 1923, Nr. 7/8.
- (5): Neue Drüsentypen. Verhandl. d. dtsh. anat. Ges., 32. Vers., Heidelberg 1923 und Anat. Anz. 57, Erg.-H.
- (6): Zur Einteilung der Hautdrüsen. Anat. Anz. 57. 1924.
- (7): Über Anal- und Zirkumanaldrüsen. I. Zeitschr. f. wiss. Zool. 122. 1924.
- SCHUNERT, A., KLEIN, W. u. M. STEUBER: Exkretorische Funktion der Haut. Biochem. Zeitschr. 133. 1922.
- SCHICK, F.: Über die Brunstfeige (Brunstdrüse) der Gemse. Zeitschr. f. wiss. Zool. 104. 1913.
- SCHIEFFERDECKER, P. (1): Die Hautdrüsen des Menschen und der Säugetiere, ihre biologische und rassenanatomische Bedeutung, sowie die Muscularis sexualis. Biol. Zentralbl. 37. 1917.
- (2): Dasselbe in: „Zoologica“ 27. 1922, H. 72.
- (3): Über morphologische Sekretionserscheinungen in den ekkrinen Hautdrüsen des Menschen. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis 132. 1921.

- SCHILF, E. u. W. S. FELDBERG: Beiträge zur Hautdrüseninnervation des Frosches. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **200**. 1923.
- SCHNEIDER, K. C.: Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena: G. Fischer 1902.
- SCHREINER, K. E.: Zur Kenntnis der Zellgranula. Untersuchungen über den feineren Bau der Haut von *Myxine*. Arch. f. mikroskop. Anat. **89**. 1917.
- SCHRÖDER, B.: Über den Schleim und seine biologische Bedeutung. Biol. Zentralbl. **23**. 1903.
- SCHUBERG, A.: Über Bau und Funktion der Haftlappen des Laubfrosches. Arb. a. d. zool.-zootom. Inst. Würzburg **10**.
- SCHULTZ, P.: Über die Giftdrüsen der Kröten und Salamander. Arch. f. mikroskop. Anat. **34**. 1889.
- SCHULTZE, M.: Die kolbenförmigen Gebilde in der Haut von *Petromyzon* und ihr Verhalten im polarisierten Licht. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861.
- SCHULZ, F. N. u. DITHORN: Galaktosamin, ein neuer Amidozucker als Spaltprodukt des Glykoproteids der Eiweißdrüse des Frosches. Zeitschr. f. physikal. Chem. **29**. 1900 u. **32**. 1901.
- SCHULZE, E.: Über einen Bestandteil des Wollfettes. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges. **31**. 1898.
- SCHULZE, F. E.: Epithel- und Drüsenzellen. Arch. f. mikroskop. Anat. **3**. 1867.
- SCHULZE, O.: Über Sekretionserscheinungen in Epidermiszellen. Verhandl. d. med.-physikal. Ges. Würzburg 1906.
- SCHUMACHER, S. v. (1): Der Bau der Wangen, verglichen mit dem der Lippen. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. **73**. 1924.
- (2): Der Bürzeldocht (Bürzeldrüse). Anat. Anz. **52**. 1919.
- SCHWENKENBECHER, J. (1): Die insensible Schweißabsonderung. Klin. Wochenschr. **4**, Nr. 5. 1925.
- (2): Über die Ausscheidung des Wassers durch die Haut von Gesunden und Kranken. Dtsch. Arch. f. klin. Med. **79**. 1903.
- SCHWENKENBECHER, J. u. SPITTA: Über die Ausscheidung von Kochsalz und N durch die Haut. Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol. **56**. 1907.
- SEEK, O.: Über die Hautdrüsen einiger Amphibien. Inaug.-Diss. Dorpat 1891.
- SHARLIT, H. u. M. SCHEER: The *H*-jon-Conc. of the surface of the skin. Arch. of Dermatol. a. Syphilol. **7**. 1923.
- SIEBERT, C.: Zusammensetzung und Entstehung der fetten Hautsekrete. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis **82**. 1906.
- SIEDAMGROTZKY, A.: Über die am After einiger Haustiere vorkommenden Drüsen. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk. **1**. 1875.
- SMITH, F. (1): Notiz über die Zusammensetzung des Pferdeschweißes. Journ. of Physiol. **11**. 1890.
- (2): Notiz über die Natur des Hautsekretes beim Pferde und seines Pigmentes. Ebenda **15**. 1895.
- (3): The chemical composition of the sweat of the horse. Veterin. Journ. and Ann. of compar. Pathol. London 1889.
- SOTNITSCHESKY, E.: Chemische Untersuchung einer Dermoidcyste. Zeitschr. f. physikal. Chem. **4**. 1880.
- SPERANSKAJA-STEPANOWA, E. N.: Zur Physiologie der Hautdrüsen des Frosches. I. Sekretorische und hemmende Nerven. II. Die Rolle des peripheren sympathischen Neurons bei der Sekretion. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **209**. 1927.

- SPRINZ, O.: Die Entwicklung der Zirkumanaldrüsen des Menschen. *Dermatol. Wochenschr.* **64**. 1917.
- STEINER, K.: Über die Entwicklung der großen Schweißdrüsen beim Menschen. *Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.* **78**. 1926.
- STENGEL, R.: Über Talgdrüsen in der Mundschleimhaut des Menschen. *Anat. Anz.* **54**. 1921.
- STERN, M.: Histologische Beiträge zur Sekretion der Bürzeldrüse. *Arch. f. mikroskop. Anat.* **66**. 1905.
- STRICKER, S. u. A. SPINA: Untersuchungen über die mechanischen Leistungen der acinösen Drüsen. *Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturwiss. Kl. III.* **80**. 1879.
- SZILY, A. v.: Über Haarbildung in den MEIBOMschen Drüsen. *Klin. Monatsbl. f. Augenheilk.* **70**. 1923.
- TACHAN, H.: Über den Übergang von Arzneimitteln in den Schweiß. *Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmakol.* **64**. 1911.
- TALKE, L. (1): Über die großen Drüsen der Achselhöhlenhaut des Menschen. *Arch. f. mikroskop. Anat.* **61**. 1903.
- (2): Beiträge zur Kenntnis von der Regeneration der Hautdrüsen der Amphibien. *Inaug.-Diss. Kiel* 1900.
- TALBERT, G. A. (1): The ash of human sweat produced by heat and work. *Americ. Journ. of Physiol.* **63**. 1923.
- (2): Variat. in the ash of the sweat. *Ebenda* **59**. 1922.
- (3): Further studies on the hydrogen-ion-Conc. of human sweat. *Ebenda* **61**. 1922.
- TANDLER: Über die Moschusdrüse bei *Alligator lucius*. *Ztbl. f. Physiol.* **15**, 219 (1901).
- TARCHETTI, C.: Beiträge zum Studium der Hautdrüsen bei *Triton cristat.* *Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allg. Pathol.* **35**. 1904.
- TEMPEL, M.: Die Drüsen in der Zwischenklauenhaut der Paarzeher. *Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk.* **23**. 1927.
- TEREG, J.: Der Schweiß in Ellenbergers vergl. *Physiol. d. Haustiere* **1**. 1890.
- TICHBORNE, C.: Über Harnsäureausscheidung durch den Schweiß. *Lancet* 1887.
- TÖLG, F.: Beiträge zur Kenntnis drüsenartiger Epidermoidalorgane der Eidechsen. *Arb. d. zool. Inst. Wien* **15**. 1905.
- TSCHLANOFF, F.: Beiträge zur Kenntnis der Knäueldrüsenkörnchen. *Arch. f. Dermatol. u. Syphilis* **49**. 1899.
- UNNA, P. G. (1): Über die Fettfunktion der Knäueldrüsen und die Durchsetzung der Haut. *Dtsch. Medizinal-Zeitg.* 1898, Nr. 43.
- (2): Über Lanolin der menschlichen Haut. *Monatsh. f. prakt. Dermatol.* **45**. 1907.
- UNNA, P. G. u. L. GOLODETZ: Die Hautfette. *Biochem. Zeitschr.* **20**. 1909.
- UYENO, K.: The sympath. innervation of the skin of the toad. *Journ. of Physiol.* **56**. 1922.
- VEIL, W.: Gibt es anatomische Veränderungen der Schweißdrüsen bei inneren Krankheiten? *Dtsch. Arch. f. klin. Med.* **103**. 1911.
- VOLLMER, E.: Ein Beitrag zur Lehre von der Regeneration der Hautdrüsen der Amphibien. *Arch. f. mikroskop. Anat.* **42**. 1893.
- VULPIAN, A. (1): Sur le venin du crapaud commune. *Cpt. rend. des séances de la soc. de biol.* **6**. 1854 u. **7**. 1855.
- (2): Etude physiol. des venins du crapaud, du triton et de la *Salam. terr.* *Mem. de la soc. biol.* 1856.
- (3): Alkalische Reaktion des Schweißes der Pfoten beim Hunde. *Ebenda* 1856.

- WALTER, A.: Über die Hautdrüsen mit Lipoidsekretion bei Nagern. Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allg. Pathol. 73. 1924.
- WASTL, H.: Über die Wirkung des Adrenalins auf die Drüsen der Krötenhaut. Z. f. Biol. 74. 1921.
- WEBER, M.: Über neue Hautdrüsen bei Säugetieren. Arch. f. mikroskop. Anat. 31. 1888.
- WEISS, O.: Über die Hautdrüsen von *Bufo cinereus*. Ebenda 53. 1899.
- WELLENBERG, J.: Anatomische Untersuchungen über die Karpal- und Mentalorgane der Sniden. Anat. Anz. 37. 1910.
- WIEDERSHEIM, R.: Brutpflege bei niederen Wirbeltieren. Biol. Zentralbl. 20.
- WIELAND, H. u. R. ALLER: Über den Giftstoff der Kröte. Ber. d. Dtsch. Chem. Ges., Jahrg. 55, Nr. 6. 1922 und Sitzungsber. d. bayer. Akad. 1920.
- WILBRAND, E.: Schweißabsonderung und Blutzusammensetzung. Biochem. Zeitschr. 118. 1921.
- WIMPFHEIMER, C.: Zur Entwicklung der Schweißdrüsen der behaarten Haut. Anat. Hefte, Abt. 1, 34. 1907.
- WINKLER, F.: Die zerebrale Beeinflussung der Schweißsekretion. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 125. 1908.
- ZALESKY: Über das Samandarin, das Gift der *Salamandra maculata*. HOPPE-SEYLER, Med.-chem. Unters. Berlin 1866, S. 84.
- ZEYNEK, R. v.: Über das Fett der Dermoidcysten. Ztschr. physiol. Chem. 23, 40 (1897).
- ZUMBUSCH, L. v.: Analyse der Vernix caseosa. Ztschr. f. physiol. Chem. 59, 506 (1909).
- ZUNTZ, LOEWY, MÜLLER u. CASPARI: Höhenklima und Bergwanderungen. Berlin 1906.

# Die pflanzliche Transpiration<sup>1</sup>.

Von **A. SEYBOLD**, Köln a. Rh.

Zweiter Teil.

Mit 40 Abbildungen.

## Inhaltsübersicht.

	Seite
Vorbemerkung . . . . .	559
I. Die Physiologie der Transpiration . . . . .	561
1. Einleitung . . . . .	561
2. Die osmotische Zustandsgleichung. . . . .	562
3. Die Abhängigkeit der Transpirationssysteme vom Wassergehalt . . . . .	575
4. Die Abhängigkeit der Transpirationssysteme von der Temperatur . . . . .	593
5. Die Abhängigkeit der Transpirationssysteme vom Licht . . . . .	599
6. Die Abhängigkeit der Transpirationssysteme vom Wind. . . . .	616
7. Das Welken der Transpirationssysteme . . . . .	617
8. Die Abhängigkeit der Transpirationssysteme von chemischen Agenzien . . . . .	637
9. Die Korrelationen der Transpiration mit anderen physiologi- schen Prozessen . . . . .	646
10. Die Transpiration und die Guttation . . . . .	653
II. Die Ökologie der Transpiration . . . . .	656
1. Einleitung . . . . .	656
2. Die Bezugseinheiten der Transpiration . . . . .	659
3. Die Transpiration der Hygromorphen . . . . .	675
4. Die Transpiration der Xeromorphen . . . . .	680
5. Die Transpiration der Sukkulenten . . . . .	694
6. Die Transpiration der Halophyten . . . . .	697
7. Die Transpiration der Mangrove . . . . .	700
8. Die Transpiration der Solfataren . . . . .	702
9. Die Transpiration der Mesophyten (Kulturpflanzen) . . . . .	703
10. Die Transpiration der Epiphyten und Parasiten . . . . .	704
11. Die Transpiration von Sonnen- und Schattenblättern . . . . .	706
12. Der Vergleich der Transpiration verschiedener Pflanzengesell- schaften . . . . .	710
Literatur . . . . .	712

## Vorbemerkung.

Im I. Teil der monographischen Darstellung der pflanzlichen Transpiration (Ergebn. d. Biol., Bd. 5, S. 29—165) ist die physikalische Komponente des Wasserdampfaustausches und die anatomische Ausbildung der Transpirationssysteme behandelt worden. Außerdem wurde die Energetik und die autonomen Faktoren der Transpiration dargestellt.

<sup>1</sup> Fortsetzung der Arbeit in Band V.

Diese vier Abschnitte befaßten sich mit der physikalischen Seite der Transpiration. Die Transpiration als physiologisches Regulationsphänomen pflanzlicher Systeme blieb bisher außer acht. Die Veränderlichkeit der Transpiration ist nur vom Standpunkt der Verdunstung, nicht aber von dem der Wasserbilanz der Zellen aus betrachtet worden.

Daß für die Analyse eine Scheidung der Transpiration in eine physikalische und eine physiologische Komponente sich zweckmäßig erweist, wird nunmehr kaum mehr von der Hand zu weisen sein, da die Erörterungen früherer Zeiten für und wider Mechanismus und Vitalismus gegenstandslos geworden sind. Die Vorgänge des Massen- und Energieaustausches der lebenden Zelle lassen sich nur physikalisch-chemisch definieren und selbst eine östliche Physiologie, die sich in die Pflanze „einfühlt“, wird darüber nicht hinauskommen, es sei denn, daß physikalische Begriffe und dichterische Bilder identifiziert werden. Was man von der Zubereitung des Homunkulus auch halten mag, der Massen- und Energieaustausch läßt sich nur mit den Prinzipien der exakten Wissenschaften feststellen! Dies geht schon allein daraus hervor, daß sämtliche Methoden der Transpirationsbestimmung physikalisch sind (siehe Kapitel 5, Teil I, 1929).

In der Definition von SACHS: „Durch die in der Pflanze tätigen Kräfte wird ein gewisses Quantum Wasser in den Blättern disponibel gemacht zur Verdunstung, diese selbst wird dann allerdings nach Maßgabe der Trockenheit und der Wärme der Luft bewerkstelligt“, ist klar ausgesprochen, welche Aufgabe der physikalischen und physiologischen Komponente der Transpiration zufallen. Haben wir im I. Teil die Grundlagen der Verdunstung, einschließlich der physikalischen Eigenschaften der Verdunstungssysteme dargetan, so umfaßt die physiologische Komponente die Fragen, wie die Blätter das Verdunstungswasser „disponibel“ machen. Mit anderen Worten ist *die Abhängigkeit der Transpirationssysteme von inneren und äußeren Faktoren darzustellen, d. h. die Zustandsänderungen der Systeme zu analysieren*. Darunter verstehen wir nur die Änderungen im engeren Sinne, die mehr oder weniger vollkommen reversibel sind und grenzen sie von den Änderungen der anatomisch-morphologischen Differenzierungen der Systeme ab. Wir behandelten diese Fragen zum Teil bereits im I. Teil (siehe S. 138) und wollen uns hier auf gestaltphysiologische Probleme nicht weiter einlassen, da sie sehr wenig geklärt sind<sup>1</sup>.

Den Massen- und Energiewechsel der lebenden Zelle, soweit er bei der Transpiration in Betracht kommt, darzustellen ist nunmehr unsere

<sup>1</sup> Ursprünglich lag es in meiner Absicht, diese Probleme weiter zu behandeln. Bei umfassenden Studien zeigte sich jedoch, daß wenig zuverlässige Angaben vorliegen und spekulative Erörterungen zu weit führten, zumal sie ohne Kenntnis anderer physiologischer Fragen nicht diskutiert werden können.

Aufgabe. Wenn wir somit hier wie ganz allgemein von der *Physiologie* der Transpiration (oder von der Physiologie überhaupt) reden, so ist damit die Analyse des Massen- und Energieaustausches der *lebenden* Zelle oder mehr oder weniger differenzierter Zellverbände gemeint, wobei die Zustandsänderungen dieser untersucht werden. Auf keinen Fall versteckt sich hinter dieser Definition eine mit Philosophismen behaftete Zellphysiologie.

Läßt sich die Physik der Transpiration unter ganz bestimmten, klar definierbaren Gesichtspunkten einheitlich darstellen und die anatomische Ausbildung der Transpirationssysteme vergleichend übersichtlich beschreiben, so ist heute eine einheitliche Zusammenfassung der „Physiologie der Transpiration“ sehr schwer. Wenn versucht wird, die physiologische Komponente der pflanzlichen Transpiration darzustellen, so wird das Kaleidoskop von Tatsachen und Hypothesen zugleich die Schwierigkeit des Unternehmens und die Notwendigkeit weiterer exakter Untersuchungen verdeutlichen. Die Ergebnisse der Erforschung der physiologischen Komponente bedürfen jedoch einer zusammenfassenden Übersicht, wenn diese auch nur mit den Brücken von Hypothesen ermöglicht wird. Um die Ergebnisse der Transpirationsphysiologie zusammenzufassen, war es notwendig, von *einem physiologischen Grundphänomen*, von dem Wasseraustausch der lebenden Zellen, die ein osmotisches System darstellt, auszugehen. Eine große Zahl anderer Erscheinungen wie Quellung, Kapillarität, Adhäsion, Membranpotentiale, Viskosität kommen außerdem hinzu, die alle mehr oder weniger direkt oder indirekt mit dem Wasseraustausch verknüpft sind. Da das Transpirationswasser aus dem Getriebe der lebenden Zelle stammt und in weitestem Maße von ihr zum Verdunsten „disponibel“ gemacht wird (SACHS), müssen wir den Wasseraustausch der Zelle und der Gewebe kennen lernen.

Die Ökologie der Transpiration soll hier nur unter dem Gesichtswinkel von „Physik“ und „Physiologie“ der Transpiration dargestellt werden, hauptsächlich deshalb, um auf den unfruchtbaren Streit von kausaler und finaler Ökologie nicht eingehen zu müssen, den man übrigens kaum als ein „Ergebnis der Forschung“ wird ansehen können. Da fast jede ökologische Arbeit die Teleologie, jede auf ihre Art, beherbergt, bleiben alle „Erklärungen“ und „Meinungen“ außer acht, und wir begnügen uns mit den Tatsachen, insofern sie zuverlässig sind.

## I. Die Physiologie der Transpiration.

### 1. Einleitung.

Die Physiologie der Transpiration pflanzlicher Systeme gründet sich vornehmlich auf die Wasserbilanz der lebenden Zellen und wenn gesondert von der Physiologie der Spaltöffnungsbewegung gesprochen

wird, so bleibt dabei meist außer acht, daß es sich dabei nur um die Wasserbilanz von Zellen handelt, die im Blattsystem eine charakteristische anatomisch-histologische Differenzierung gegenüber den gewöhnlichen Epidermiszellen aufweisen und sich von den Mesophyllzellen physiologisch auch nicht wesentlich unterscheiden. Äußeren Faktoren gegenüber verhalten sie sich in vielen Fällen nicht anders. Unterschiede, beispielsweise im Kohlehydratbau und -umbau berechtigen vielleicht zu der Auffassung, daß die Plastiden der Schließzellen „structurally, physiologically and genetically“ (SAYRE 1923) von denen der Mesophyllzellen verschieden sind, es ist jedoch keineswegs eine bewiesene Tatsache, daß so durchgreifende Unterschiede vorhanden sind. Wie diese Frage auch entschieden werden mag, so wird eine Gleichsetzung der Schließzellen mit den anderen Blattzellen für die Analyse von heuristischem Wert sein.

Die photische Reaktion der Schließzellen setzt bestimmte anatomische Differenzierung des Stomataapparates voraus. Daß andere Zellen des Blattsystems, beispielsweise die chlorophyllführenden Parenchyme, sich dem Licht gegenüber nicht indifferent verhalten, zeigt die Phototaxis der in ihnen gelagerten Chloroplasten. Die ontogenetische, anatomische Epidermidifferenzierung zeigt, daß die Schließzellen „Epidermiszellen“ sind. Wenn man nun den Schließzellen der Spaltöffnungen vom physiologischen Standpunkte der Wasserbilanz der Zelle keine gesonderte Stellung einräumt, so ist damit weder die charakteristische, anatomisch-histologische Ausbildung, noch die besondere Leistung des Spaltöffnungsapparates in Abrede gestellt, vielmehr nur der Versuch gemacht, die Grundlagen der Physiologie der Transpiration von einem zentralen Punkte aus aufzurollen.

Die als notwendig erkannte, scharfe Scheidung der Transpiration in eine stomatare und kutikuläre, bleibt bei dieser Einstellung sowohl für die Physik als die Physiologie der Transpiration zu Recht bestehen.

## 2. Die osmotische Zustandsgleichung.

Die Physiologie des Spaltöffnungsapparates sei zunächst außer acht gelassen und später nur als spezieller Fall der Wasserbilanz lebender Zellen behandelt.

Es kann hier nicht unsere Aufgabe sein, die gesamten Ergebnisse der physikalischen Chemie der Zelle darzutun, was bei kritischer Darstellung einem Einzelnen bei der Fülle der Untersuchungen auch ganz unmöglich ist. Außerdem müssen die Einzelfragen, die indirekt mit dem Problem der Transpiration in Zusammenhang stehen, ausscheiden. Es liegen eine Reihe von Zusammenfassungen der Fragen vor, die wir hier gelegentlich streifen müssen, so daß ohne Wiederholungen auf diese verwiesen werden kann. Die Anfangsgründe der Zellanatomie und Zellphysiologie und ihre physikalisch-chemischen Grundlagen, die in allen Lehr- und Handbüchern behandelt sind, müssen wir hier voraussetzen.



Die im folgenden entwickelte osmotische Zustandsgleichung, um deren Aufstellung sich eine Reihe von Forschern bemühten (PFEFFER, DE VRIES, VAN'T HOFF, RENNER, URSPRUNG u. BLUM, FITTING, HÖFLER u. a.) gilt für alle lebenden Zellen eines Transpirationssystems, wie es beispielshalber in Abb. 27 des I. Teiles dargestellt ist. Voraussetzung zur Ableitung der Gleichung ist ein semipermeabler Protoplasmawandbelag, der kurz Protoplasmaschlauch genannt wird, und eine ihn ausfüllende Zellflüssigkeit, der Zellsaft. Die Unterscheidung in Protoplasma, Zellwand und Zellvakuole, die eben den Zellsaft enthält, ist geläufig. Zunächst nebensächlich sind im Protoplasma liegende Chloroplasten, ebenso Einschlüsse in der Vakuole (Kristalle). Sind in dem Zellsaft Salze, Zucker und andere osmotisch wirksame Substanzen gelöst, und befindet sich die Zelle selbst entweder isoliert oder in einem Gewebeverband mit anderen in reinem Wasser oder in einer wässrigen Lösung, so setzt durch Diffusion des Wassers ein Konzentrationsausgleich der durch das semipermeable Protoplasma getrennten Lösungen ein, der entweder vollkommen oder nur bis zu einem gewissen Grade ermöglicht ist. Die Zahl der im Zellsaft gelösten Moleküle nehmen wir konstant an; veränderlich ist nur die Konzentration des Zellsaftes, da die Wand vermöge der vorausgesetzten Eigenschaft für Wassermoleküle durchlässig, für Salzmoleküle (Zucker) aber undurchlässig, also semipermeabel sein muß, wie das auf Grund zahlreicher Versuche für das Protoplasma zutrifft. Daß die Zahl der Moleküle sich ändern kann werden wir später zu erörtern haben.

Für den Wasseraustausch spielt es bei qualitativen Betrachtungen keine Rolle, ob eine isolierte Zelle ringsum oder nur einseitig von Lösungen bekannter Konzentration umgeben ist, oder ob eine Zelle im Gewebeverband einseitig oder allseitig an benachbarte Zellen angrenzt, von denen sie Wasser beziehen, oder an die sie Wasser abgeben kann. Bei quantitativen Messungen ist natürlich außer dem Konzentrationspotential zweier Lösungen (Zellsäfte) auch der dem Wasseraustauschstrom zur Verfügung stehende Querschnitt zu beachten.

Die Entwicklung der osmotischen Zustandsgleichung, die als Grundlage der physiologischen Komponente der Transpiration dient, kann also darüber hinwegsehen, ob der angenommene Konzentrationsausgleich durch Wasseraustausch zwischen dem Zellsaft von verschiedenen Zellvakuolen oder zwischen dem Zellsaft einer Zelle und einer Lösung, mit welcher wir den osmotischen Zustand einer Zelle analysieren wollen, besteht.

Bei der Ableitung der Gleichung gehen wir vom Zustand der „Plasmolyse“ aus. Dieses Phänomen ist jener Zellzustand, wo durch osmotisch wirksame Lösungen der Protoplasmaschlauch sich von der Wand abhebt. Diese Untersuchungen der typischen Plasmolyse (siehe unten) gehen auf die grundlegenden Arbeiten von v. NÄGELI (1855), DE VRIES (1877)

und vor allem von PFEFFER (1877) zurück. Erreicht wird die Plasmolyse dadurch, daß eine osmotisch wirksame Lösung einen höheren osmotischen Wert (Mol pro Liter) hat als der Zellsaft, daß also auf die Volumeneinheit bei der Außenlösung mehr Salzmoleküle kommen als beim Zellsaft. Hier kann gleich die Erscheinung der osmotischen Wirksamkeit dissoziierter Lösungen Erwähnung finden. Auf Grund empirischer Befunde wurde von PFEFFER und VAN'T HOFF festgestellt, daß mit Zuckerlösungen äquimolekulare Salzlösungen einen „höheren osmotischen Wert“ haben als der Zahl ihrer Moleküle entspricht. Die in den verdünnten Salzlösungen befindlichen Ionen dissoziierter Moleküle „zählen“ hinsichtlich ihrer osmotischen Wirksamkeit wie Moleküle, so daß experimentell ein Koeffizient ermittelt wird, der die Stärke der Dissoziation angibt und ein Korrektionsfaktor für „äquimolekulare Salzlösungen“ sein kann (FITTING 1917). Auf dieses Verhalten werden wir später zurückkommen.

Durch Austritt von Wasser aus der Zellvakuole bei Plasmolysierung wird das Volumen des Protoplasmaschlauches verkleinert, was sich eben in der Ablösung des Protoplasten von der entspannten Zellwand (siehe S. 566) äußert, was bis zu einer Abkugelung führen kann. Siehe Abb. 1, Zellzustand IV.

Da wir hier den typischen Fall der osmotischen Zustandsgleichung behandeln, seien die Forderungen, daß Plasmolyse eintreten kann, erfüllt (siehe WALTER 1923). Wir nehmen also eine Zelle an, wo die Masse des quellbaren, kolloidalen Protoplasten gegenüber der Zellvakuole gering ist, wo die Zellmembran nicht einknittert und wo der Protoplasmaschlauch durch die Ionen bzw. Moleküle des Plasmolytikums keine irreversiblen Veränderungen erleidet. Auf die Quellungserscheinungen kommen wir später zurück (siehe S. 577 ff.). In einer Lösungsreihe mit fallenden Konzentrationsunterschieden ist der Konzentrationsgrad, der eben noch eine Loslösung des Protoplasten von der Wand bedingt, besonders wichtig, da er in erster Annäherung den osmotischen Wert des Zellsaftes bei *Grenzplasmolyse* angibt. Die Genauigkeit dieses Grenzwertes hängt von der Größe der Differenzierungsstufen der Lösungsreihe einerseits und von spezifischen Eigenschaften des Untersuchungsobjektes andererseits ab. In Abb. 1 ist die Erscheinung der Grenzplasmolyse mit dem Zustand III angegeben. Tragen wir nunmehr gleich den ermittelten osmotischen Wert (in Mol zu messen) bei Grenzplasmolyse in einem Koordinatensystem auf der Ordinate ab, indem wir den dazugehörenden Abszissenwert gleich 0 wählen und stellen das Volumen der Zelle in diesem Zustand fest, so können wir, sobald die Zelle Wasser aufnimmt, eine Volumzunahme feststellen. Die durch Wasseraufnahme bedingte Volumzunahme wird als Turgor-dehnung bezeichnet und ihre Größe wird in bestimmten Einheiten (beliebige Wahl linearer oder zweidimensionaler Raummasse) der Abszisse zugeordnet. Bei Grenzplasmolyse ist die Turgordehnung gleich 0. Legen

wir nun die Zelle aus der plasmolysierenden Lösung in destilliertes Wasser, so wird nach bestimmbarer Zeit die Zelle maximal turgeszent werden, wobei die Zelle ihre größte Ausdehnung erreicht und die Zellwand mit ausdehnt. Siehe Abb. 1, Zustand I. Dem Grade der Turgordehnung entspricht ein osmotischer Wert, der niedriger liegt als der Wert bei Grenzplasmolyse, da die Definition des osmotischen Wertes die Zahl der osmotisch wirksamen Moleküle pro Volumeinheit Wasser angibt. Die Zahl der Moleküle soll konstant sein (siehe oben). Wird nun außer diesen beiden Zustandsgrößen, der zunehmenden Turgordehnung und dem veränderten osmotischen Wert, dessen absolute Höhe nach unserer bisher durchgeführten Analyse wir nur bei Grenzplasmolyse angeben können, noch die Stärke der Wasseraufnahme beachtet, so kann man bei völliger Turgeszenz der Zelle erkennen, daß keine weitere Wasseraufnahme erfolgt. Die Stärke der Wasseraufnahme, die man heute allgemein als Saugkraft bezeichnet, physikalisch genommen aber richtiger als Saugdruck (Kraft pro Flächeneinheit) definiert ist<sup>1</sup>, ist bei Grenzplasmolyse gleich dem Atmosphärenäquivalent des osmotischen Wertes. Der Saugdruck verwirklicht sich, wenn die plasmolysierte Zelle in destilliertes Wasser gelegt wird, durch Wasseraufnahme, die dem osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse entspricht. Im Zustand der völligen Wassersättigung der Zelle ist demnach der Saugdruck gleich 0.

Die osmotischen Zustandsänderungen der Zelle sind in Anlehnung an HÖFLER (1920) in Abb. 2 graphisch dargestellt. Die graphische

<sup>1</sup> Da sich physikalisch gegen die Verwendung des Ausdruckes Saugdruck nichts einwenden läßt, scheint mir dieser besser als der Terminus Saugkraft. In der englisch geschriebenen Literatur wird meist von „suction pressure“ gesprochen, nur gelegentlich wird auch der Ausdruck „suction force“ angetroffen. — Ebenso wird es gut sein, wenn künftig der dem osmotischen Wert äquivalente Druck als osmotischer Druck und nicht der Wand- bzw. der Turgordruck als solcher bezeichnet wird. Schon allein hinsichtlich der Tatsache, daß in den Tabellen die „osmotischen Werte“ „osmotischen Drucken“ äquivalent angegeben werden, und der osmotischen Zustandsgleichung die Gasgleichung  $p \cdot v = k$  zugrunde liegt, ist es nicht angebracht, den Wanddruck und osmotischen Druck synonym zu gebrauchen. Außerdem spricht gegen dieses Synonym die Formulierung der Quellungsdrucke. Da mit fortschreitender Entquellung der Quellungsdruck steigt, und in dem Zellsystem ein Gleichgewichtszustand zwischen dem Dampfdruck des Protoplasmas und dem des Zellsaftes besteht (PFEFFER 1892, RENNER 1915, WALTER 1923), so wächst mit steigender Konzentration des Zellsaftes auch der osmotische Druck. — Da außerdem der negative Kohäsionsdruck in dem Gefäßsystem mit der Saugung der Blattzellen ein Gleichgewicht anstrebt, ist die Druckdefinition für die Saugung zweckmäßiger. (RENNERS Formel:  $S = O - W = I - H$ .) — Mit diesem Hinweis soll keineswegs gegen die bestehende Nomenklatur eine Fehde begonnen sein, vielmehr möchte ich nur eine Klärung der Begriffe herbeiführen. Wenig berechtigt erscheint es mir, eingebürgerte Begriffe weiterhin zu benutzen, wenn sie vom physikalischen Standpunkt aus nicht ganz einwandfrei sind.

Darstellung der osmotischen Zustandsgleichung nach HÖFLER erweist sich bei der Analyse der physiologischen Komponente der Transpiration sehr brauchbar, wie wir noch in folgenden sehen werden.

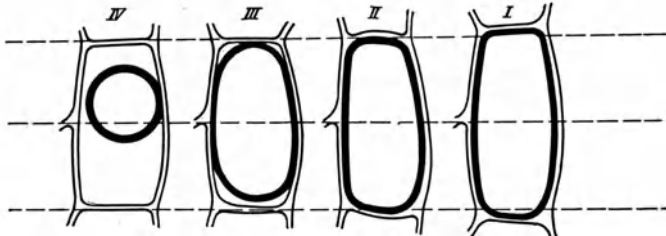


Abb. 1. Halbschematische Darstellung der Zellzustände I–IV bei wechselndem Wassergehalt. Der Protoplasmaschlauch ist schwarz gezeichnet. Vgl. Abb. 2. Nach DE VRIES (1877).

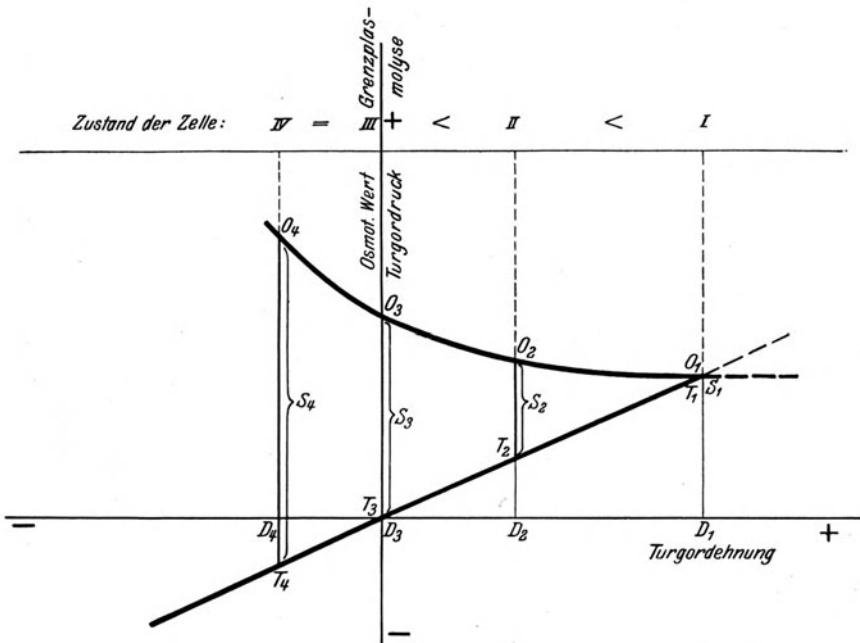


Abb. 2. Graphische Darstellung der osmotischen Zustandsgleichung für die Zellzustände I–IV der Abb. 1. Zustand I: völlige Turgeszenz, Zustand II: mäßiger Turgeszenzverlust, Zustand III: Grenzplasmolyse, Zustand IV: starke Plasmolyse. —  $D_1$ – $D_4$ : Grade der Turgordehnung,  $O_1$ – $O_4$ : Osmotische Werte (Atmosphärenäquivalente der osmot. Werte),  $T_1$ – $T_4$ : Turgordruck bzw. Wanddruck,  $S_1$ – $S_4$ : Saugdrücke. Nach HÖFLER (1920).

Da nun zwischen osmotischem Wert und dem Saugdruck des Zellsystems keine Proportionalität besteht, ergibt sich, daß der von dem Zellsaft auf die Wand ausgeübte Druck dem Saugdruck entgegenwirkt. Im Zustand der völligen Wassersättigung ist der Turgordruck oder Wanddruck gleich dem Druck des osmotischen Wertes, während im

plasmolysierten Zustand der Turgordruck gleich 0 ist. Wird die Zelle sehr stark plasmolysiert (Abb. 1, IV), so nimmt der Turgordruck negative Werte an, da der Protoplast nunmehr von der Zellwand völlig zurückweicht, s. Abb. 1 u. 2. Die Turgordehnung wird ebenfalls negativ, da die Dehnung bei Grenzplasmolyse gleich 0 ist. Der Saugdruck der stark plasmolysierten Zelle ist gegenüber dem Zustand bei Grenzplasmolyse gewachsen. Als ausgezeichnete Zustände der Zelle können die völlige Plasmolyse (Zustand IV), die Grenzplasmolyse (Zustand III) und die völlige Turgeszenz gelten (Zustand I). Bezeichnen wir das Atmosphärenäquivalent des osmotischen Wertes mit  $O$ , den Turgordruck mit  $T$  und den Saugdruck mit  $S$ , so in allen drei Fällen die Gleichung:

$$S = O - T \quad (1)^1$$

befriedigt. Für den Zustand I ist  $S = 0$ , somit  $O = T$ , für Zustand III ist  $T = 0$ , somit  $S = O$ . Diese Gleichung gilt jedoch nicht nur für die Fälle der Plasmolyse und der völligen Turgeszenz, sondern auch für alle Zwischenstufen. Es läßt sich auf Grund der Gasgleichung  $p \cdot v = k$  der osmotische Wert bzw. sein Atmosphärenäquivalent zu jedem mikroskopisch meßbaren Zellvolumen berechnen, so daß mittels der Gleichung (1) für jeden Zellzustand (z. B. Zellzustand II) sich auch der Saugdruck angeben läßt, wenn die Größe des Turgordruckes festgestellt ist. Da zwischen Turgordruck, Turgordehnung und osmotischem Wert in erster Annäherung eine direkte Proportionalität besteht, kann man hinsichtlich der Tatsache, daß in völlig wassergesättigtem Zustand das Atmosphärenäquivalent des osmotischen Druckes gleich dem Turgordruck ist, schreiben:

$$\begin{aligned} (\text{osmot. Druck}) &= \text{Turgordruck bei voller Turgeszenz} \\ &= \frac{\text{Turgordruck im Zustand } x}{\text{Turgordehnung max.}} \\ &= \frac{\text{Turgordruck im Zustand } x}{\text{Turgordehnung im Zustand } x} \end{aligned}$$

Die Turgordehnung vom plasmolysierten Zustand bis zum Zellvolumen in natürlichem Zustand und in völlig turgeszenten, läßt sich mikroskopisch ermitteln. Mittels dieser von URSPRUNG u. BLUM u. a. ausgearbeiteten Methode lassen sich die vier osmotischen Zustandsgrößen einzelner Zellen feststellen, in gegebenem Fall mutatis mutandis auch die von Gewebestreifen. Hier interessiert nur die theoretische Seite.

Die osmotische Zustandsgleichung ist für die physiologische Komponente der Transpiration so grundlegend wie für die Wasserleitung (siehe BACHMANN, *Ergebn. d. Biol.*, Bd. 1) und für das Problem der

<sup>1</sup> Die Formulierung der Gleichung

Saugkraft = Osmotischer Wert — Wanddruck

kann ohne weiteres nicht verständlich erscheinen.

Wasseraufnahme. Es ist hier nicht unsere Aufgabe, das vielverzweigte Problem des osmotischen Verhaltens der Zelle weiterhin unter ganz allgemeinen Gesichtspunkten zu besprechen, vielmehr ist nur darzustellen, in welchem Maße sich die physiologische Komponente auf Grund der osmotischen Zustandsgleichung analysieren läßt. Daß wir bei der Darstellung das Hauptgewicht auf die „Wasserabgabe“ der Transpirationssysteme legen, also mehr auf das *Soll* der Wasserbilanz, ist durch die Abgrenzung des Problems gegeben.

Der Aufstellung der osmotischen Zustandsgleichung legten wir eine Einzelzelle zugrunde, wir konnten aber durch Interpolation mit der Zellgröße im natürlichen Zustand den Saugdruck, den Turgordruck und den osmotischen Wert im natürlichen Zustand bestimmen, so daß prinzipiell keine Schwierigkeiten bestehen, das osmotische Verhalten der Zellen innerhalb eines Gewebeverbandes zu ermitteln.

Haben die Zellen eines Gewebeverbandes alle denselben Saugdruck, so besteht zwischen den Zellen ein dynamisches Gleichgewicht bzw. das Gewebe befindet sich in einem stationären Zustand. Dabei spielt die Höhe des Saugdruckes keine Rolle; ob die Zellen plasmolysiert, mehr oder weniger oder völlig turgeszent sind, ändert an dieser Tatsache nichts. Von einer Bewegung eines Wasserstromes ist in diesem Zustand des dynamischen Gleichgewichts nicht zu sprechen, da im Wasseraustausch keine bevorzugte Richtung auftritt und die Zahl der Wassermoleküle in jeder Zelle eine konstante bleibt. Erhöht sich beispielshalber der Saugdruck der um die innere Atemhöhle einer Spaltöffnung liegenden Parenchymzellen, indem sie an diese Wasserdampf abgeben, so werden diese Zellen den benachbarten, von der Atemhöhle weiter abliegenden, nunmehr Wasser entziehen, da die Wasserdampf abgebenden Zellen höhere Saugdrucke haben. Ganz allgemein kann man sagen, daß die *Richtung* des Wasserstromes durch osmometrische Systeme, wie sie lebende Zellen darstellen, entgegengesetzt dem Saugdruckpotential ist. Die Geschwindigkeit des Wasserstromes hängt vom Potential der Saugdrucke ab, und bei der quantitativen Berechnung des Wasserstromes ist außer dem Stromquerschnitt noch der Widerstand von Protoplast und Zellmembran in Rechnung zu setzen. Der Wasserstrom verläuft unabhängig von der Verteilung der osmotischen Werte und das Potential des Stromes wird durch die Saugdruckdifferenz dargestellt, nicht durch die der osmotischen Werte. Auf Grund der osmotischen Zustandsgleichung ist *dieses* Verhalten ebenso verständlich wie dieses, daß Zellen mit geringerem osmotischem Wert einen höheren Saugdruck haben können als Zellen mit hohem osmotischem Wert. Mit der Höhe des osmotischen Wertes kann also in keiner Weise etwas zuverlässiges über den Wasseraustausch der Zellen ausgesagt werden.

Auf die vielen Einzelfragen der Wasserbewegung, der Wurzelaktivität, des Blutungsdruckes usw. einzugehen, ist hier nicht der Ort, hier inter-

essiert nur das Problem, in welchem Maße die Transpiration in den Wasseraustausch der lebenden Transpirationssysteme eingreift, wie er in der osmotischen Zustandsgleichung zum Ausdruck kommt, oder umgekehrt gesehen, in welcher Weise die Transpiration von dem Wasserzustand der lebenden Zelle abhängig ist.

Die an die innere Atemhöhle der Stomata angrenzenden Zellen sollen an diesen Raum gemäß einer Dampfdruckdifferenz: Zellen/Atemhöhle, Wasserdampf abgeben. Dieser Wasserdampfaustausch ist der Ursprung der Stomatärtranspiration. Die Epidermiszellen geben gemäß dem Dampfdruckpotential: Epidermissystem/Luft Wasserdampf an die Atmosphäre ab, was als Kutikulärtranspiration zu bezeichnen ist<sup>1</sup>.

Zellen, die freie, nicht an Zellwände anstoßende Wände haben, besitzen eine ausgezeichnete Lage gegenüber anderen Zellen im Blattsystem. Diese freien Zellwände können als transpirierende Oberfläche gelten, auch in den Fällen, wo in sehr verzweigten Interzellularen Wasserdampfaustausch stattfindet.

Tritt aus einer Zelle, einerlei ob sie Epidermiszelle oder Palissadenzelle ist, infolge eines Dampfdruckpotentials Wasserdampf aus, so muß der turgeszente Zustand der Zelle erniedrigt werden. Dadurch tritt aber in der Zelle ein Saugdruck ein, und wenn die übrigen Mesophyllzellen wassergesättigt sind, wird ihnen von den transpirierenden Zellen Wasser entzogen werden. Wie der Transpirationsstrom auf diese Weise den kohärenten Saftstrom der Pflanze von der Wurzel zur Spitze erhält, ist von DIXON (I, 1909), RENNER (I, 1915), BENECKE (I, 1923) und BACHMANN (I, 1926) ausführlich dargetan.

Wird die aus dem Blattsystem verdunstende Menge Wasser dauernd ersetzt, so verharrt das Blatt in einem Zustand konstanter Wassersättigung, der aber leicht verändert werden kann, wie wir später sehen werden. Zunächst fassen wir eine andere Frage ins Auge, die am nächsten liegt und viel diskutiert wurde.

Die physikalische Erfahrung lehrt, daß Lösungen einen geringeren Dampfdruck entwickeln als das reine Lösungsmittel. Es lag also nahe, den osmotisch wirksamen Zellsaft auch hinsichtlich der Dampfdruckerniedrigung Blattsystem/Luft heranzuziehen, und es fehlte nicht an teleologischen Ausdeutungen, noch ehe über die Größenordnung der Dampfdruckerniedrigung Messungen und Berechnungen angestellt wurden.

Es ist zweifelsohne richtig, daß der Zellsaft den Dampfdruck erniedrigt, aber wie der osmotische Wert *nicht* über die Richtung und Stärke des Wasserstromes innerhalb eines Gewebverbandes entscheidet, so entscheidet er ebenso wenig über die Transpirationserniedrigung.

<sup>1</sup> Bei vielen Fragen der physikalischen Komponente konnten wir ohne Nachteil der Kürze halber von dem Blattsystem schlechthin sprechen, ohne dabei die hier erörterten Gesichtspunkte außer acht zu lassen.

Wie es gemäß der osmotischen Zustandsgleichung bei der Saugung auf den Turgeszenzgrad der Zellen ankommt, so ist auch der Turgeszenzgrad allein dafür maßgebend, ob der Zellsaft wirksam den Dampfdruck erniedrigen kann.

Erst wenn die Turgeszenz völlig aufgehoben ist, tritt die Dampfdruckerniedrigung gemäß der Höhe des osmotischen Druckes in Erscheinung. Jede maximal turgeszente Zelle besitzt den Dampfdruck des Wassers. Nach NERNST ist die Dampfdruckdifferenz einer osmotischen Lösung

$$\ln \frac{p}{p_1} = \frac{P \cdot M}{1000 \cdot s \cdot R \cdot T} \text{ oder in erster Annäherung: } p - p_1 = \frac{P \cdot M \cdot p}{1000 \cdot s \cdot R \cdot T},$$

$p$  ist der Sättigungsdruck des Wassers,  $p_1$  bedeutet den Dampfdruck der Lösung.  $P$  ist das Atmosphärenäquivalent der osmotischen Lösung,  $M$  ist das Molekulargewicht des Lösungsmittels (Wasser = 18),  $s$  das spezifische Gewicht desselben (1),  $R = 0,0821$  (Gaskonstante).  $T$  ist die absolute Temperatur. RENNER (I, 1915), dem wir den Hinweis auf diese Verhältnisse verdanken, errechnet, daß bei 100 Atm. Druck der osmotischen Lösung im welken (plasmolysierten) Zustand der Dampfdruck um 7,2 vH erniedrigt ist.

RENNER konnte außerdem noch aufzeigen, daß je nach der Stärke der Verdunstungsbedingungen die prozentuale Erniedrigung der Verdunstung verschieden groß ist. Setzen wir nach RENNER die relative Feuchtigkeit  $F$ , so verhält sich die Transpiration der welken zu den voll turgeszenten Blättern wie

$$(93 - F) : (100 - F).$$

Die Temperatur ändert die Werte nur ganz gering.

In der folgenden Tabelle 1 ist für die Temperatur von 20° bei entsprechenden relativen Luftfeuchtigkeiten die Erniedrigung der Transpiration in Prozenten angegeben. Wir fügen hier noch zweckmäßig die Psychrometerdifferenzen absolut und relativ hinzu, da sie uns ein gutes Maß für die Verdunstungsgeschwindigkeit sind (siehe I. Teil, S. 68).

Tabelle 1 (nach RENNER I, 1915). Temperatur 20°.

Relative Luftfeuchtigkeit in vH. . . . .	0	30	40	50	60	70	80	90	93
Psychrometerdifferenz in °C . . . . .	14	9	7,6	6,1	4,8	3,5	2,3	1,1	0,8
Rel. Psychrometerdiffer. (Transp. turgesz. Blätter) Erniedrigung auf	17,5	11,2	9,5	7,5	6,0	4,4	2,9	1,3	1
(Transp. welker Blätter) Erniedrigung in vH . .	16,2	10,1	8,4	6,5	4,9	3,3	1,98	0,4	0,01
	7	10	11,7	14	17,5	23,3	35	70	100

Das Ergebnis der Berechnung zeigt, daß bei hoher Luftfeuchtigkeit die prozentuale Verminderung der Transpiration beim Welken recht



beträchtlich ist, während bei geringer Luftfeuchtigkeit eine Transpirationsverminderung beim Welken um etwa 10 vH einsetzt. „Eine ansehnliche Herabsetzung der Transpiration wäre für Pflanzen gerade in trockener Atmosphäre wünschenswert, und da scheint die Wirkung konzentrierter Zellsäfte nicht sehr ausgiebig“ (RENNER I, 1915). Wer teleologisch veranlagt ist, wird dieses Ergebnis nicht gern in seine Betrachtungen mit aufnehmen!

Daß die Zellsaftkonzentration für das Welkungsphänomen nicht von großer Bedeutung ist, kann man kaum von der Hand weisen; die physikalischen Grundlagen dieses verbreiteten physiologischen Prozesses müssen daher anderer Art sein (siehe S. 617).

Bei unseren bisherigen Ausführungen betrachteten wir das Zellprotoplasma als semipermeable Membran, die lediglich als Widerstand im Wasseraustausch so wirkt, daß sie für Wassermoleküle durchlässig, für Salze oder deren Ionen aber undurchlässig ist. Auf die Frage, ob die Semipermeabilität sich auf die Oberflächenschichten des Protoplasmas beschränkt, oder für die gesamte Plasmamasse in Betracht kommt, kann hier nicht eingegangen werden (vgl. LEPESCHKIN [1910]). Für die Zustandsgrößen der Osmose und Quellung des Zellsystems, ist diese Frage nur von untergeordneter Bedeutung.

Im folgenden wird auf die Permeabilitätstheorien (Ultrafilter-, Adsorptions- und Lipoidtheorie) nicht eingegangen, da der zur Verfügung stehende Raum eine Analyse dieser Probleme nicht zuläßt. Vorderhand ist es für die physiologische Komponente der Transpiration von geringerer Bedeutung, welche der Theorien am brauchbarsten ist, auch wenn sich die Frage der Widerstände des Wasserdampfaustausches auf das Permeabilitätsproblem zuspitzt. Wenn an verschiedenen Stellen die Permeabilität gestreift wird, so kann den auftauchenden Problemen nicht weiter nachgegangen werden.

Daß der Protoplast, der kolloidalen Charakter trägt, sich nun selbst aktiv an der Wasserbewegung von Zelle zu Zelle oder Zelle und Außenmedium beteiligt, darf nicht außer acht gelassen werden, vor allem, wenn die Zellen plasmareich oder gar vakuolelos sind, was für meristematische Zellen zutrifft. Den Quellungenerscheinungen des bikolloiden Protoplasmas in der Turgorregulation der Zellen haben eine Reihe von Untersuchern seit PFEFFER (1897) ihre Aufmerksamkeit geschenkt. Zahlreiche Beschreibungen von Einzelfällen, welche zum Teil mit vakuolelosen Systemen (Algen) ausgeführt wurden, deuteten darauf hin, daß der Quellung in vielen Fällen eine größere Bedeutung bei der Turgorvariation zukommt, als man schlechthin auf Grund der Untersuchungen mit protoplasmaarmen Zellen (z. B. *Rhodo discolor*) angenommen hatte. WALTER (1923) untersuchte nicht nur die Quellung von vakuolefreien Meeresalgen und von Agar-Agarsystemen (siehe S. 639) sondern fügte allgemein gültig die Funktion der Quellung in

die osmotische Zustandsgleichung der Zelle ein; RENNER (I, 1915) diskutierte vorher schon die theoretischen Grundlagen. Da Protoplasma und Zellsaft in allen Zuständen in einem Gleichgewicht des Wassergehaltes stehen (einer bestimmten Zellsaftkonzentration entspricht ein gewisser Quellungsgrad), so ist der auf der Zellmembran ruhende Turgordruck der Zelle gleich dem von dem Zellsaft ausgeübten Druck und gleich dem Quellungsdruck des Protoplasmas. Es ist unrichtig, den Turgordruck der Zelle als Summe von: Turgordruck des Zellsaftes + Quellungsdruck des Protoplasmas anzugeben. Auf der Zellwand ruht somit der Druck, den der Zellsaft entwickelt, und der, der als Quellungsdruck des Protoplasmas sich äußert. Der Größe nach sind beide Drucke einander gleich. Bei gleicher relativer Dampfspannung ist der Quellungsdruck gleich dem vom Zellsaft ausgeübten Turgordruck. Es ist somit klar, daß die Termini Turgordruck des Zellsaftes, Quellungsdruck und Wanddruck, hinsichtlich ihrer physikalischen Größenordnung gleich sind; wenn man will, kann man den Turgordruck des Zellsaftes auch als osmotischen Druck bezeichnen, was jedoch hinsichtlich der Gasgleichung nicht besonders günstig ist (siehe S. 565).

Ist nun die ebenfalls kolloidale Zellmembran (Zellwand) auch verschieden stark imbibitionsfähig für Wasser, so müssen wir der Zellwand im Wasseraustausch ebenfalls große Aufmerksamkeit zuwenden. Solange die Zellmembran in allen Schichten völlig wassergesättigt ist, werden wir nicht annehmen können, daß sie dem Wasseraustausch einen Widerstand entgegensetzt. Sind aber bestimmte Teile der Membran entquollen, so wird der Wasseraustausch nicht so stark erfolgen können wie im völlig wassergesättigten Zustand. Wenn eine Zelle transpiriert und das verdunstete Wasser nicht ersetzt werden kann, so werden die äußeren Schichten eine Entquellung erfahren, die mit den Vorstellungen des „Aneinanderrückens der Mizellen“ sich in einer Volumverminderung ausdrückt. In völlig turgeszenten Zellen kann infolge des Wanddrucks eine gewisse Entquellung der Membran bedingt sein, die bei Turgeszenzverlust aufgehoben wird.

Wie verhalten sich nun die einzelnen Systeme einer Zelle, Vakuole, Protoplasma und Membran, bei Wasserverlust, wenn dieser nicht völlig ersetzt wird? Ob der Wasserverlust durch Transpiration in die Luft oder die Interzellularräume erfolgt, oder ob er auf der Saugung einer Nachbarzelle beruht, ändert an den prinzipiellen Verhältnissen nichts.

Wir fassen die Zelle bei Transpiration ins Auge und gemäß der Abb. 3 sind die Ausmaße der einzelnen Systeme in bestimmten Abzissenwerten angegeben.  $ab$  sei der halbe Vakuolendurchmesser,  $bc$  die Dicke des Protoplasmas,  $cd$  die Dicke der Membran (von einer Differenzierung in eine Kutikula und Membran sei hier abgesehen); in  $e$  wird der Dampfdruck der Luft bestimmt,  $de$  ist der Abstand von der Außenseite der Membran. Wir betrachten die Verdunstung in un-

bewegter Luft; erfolgt die Verdunstung im Winde, so ist  $e$  an  $d$  heranzurücken. Diese Frage interessierte im I. Teil (siehe SEYBOLD I, 1929, Abb. 2, S. 6ff.) und kann hier unbeachtet bleiben, da sich für den vorliegenden Fall keine wesentlichen Verschiedenheiten ergeben. RENNER (I, 1915) hat die vorliegende Frage erfolgreich erörtert, wir fügen seiner Darstellung hier nur eine schematische Darstellung und eine formelmäßige Definition der Diffusionswiderstände hinzu.

Ist die Zelle vollkommen mit Wasser gesättigt, einschließlich der Membran (von dem Spezialfall, daß die Membran durch den Wanddruck so stark entquollen wird, daß sie die maximale Dampfsättigung verliert [siehe oben], sehen wir hier ab), so erfolgt die Transpiration proportional dem Sättigungsdefizit bezogen auf die Temperatur des

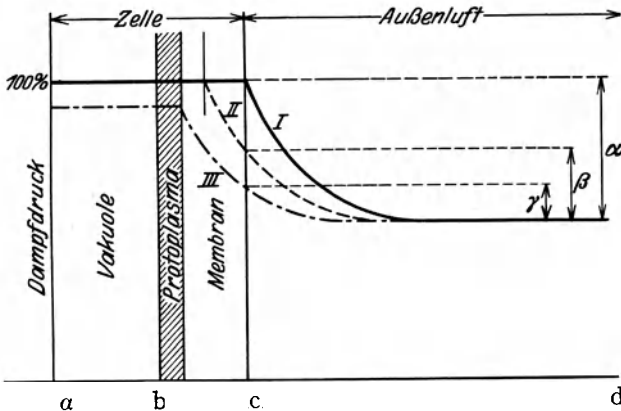


Abb. 3. Graphisch-schematische Darstellung der Dampfdruckpotentiale: Zellsystem/Außenluft. Die Erklärung ist im Text gegeben.

Zellsystems (siehe Teil I, S. 68ff.). Das Potential ist  $\alpha$ . Der Dampfdruckabfall verläuft gemäß der Kurve I. Verliert nun die Membran Wasser (von Volumvariation dieser, des Protoplasmas und der Vakuole sei hier abgesehen) und wird dieses vom Zellinnern in demselben Maße nicht ergänzt, so tritt bei einem bestimmten Wassergehalt der Membran in den äußeren Membranschichten eine Dampfdruckerniedrigung ein. Der maximale Dampfdruck ist nur noch in den tieferliegenden Schichten vorhanden. Innerhalb der Membran haben wir nunmehr ein Dampfdruckpotential und von der Schicht maximalen Dampfdruckes aus gerechnet, verläuft nun der Dampfdruckabfall gemäß der Kurve II. Das Potential: Membran/Luft ist von dieser Schicht aus gerechnet wie im vorhergehenden Zustand  $\alpha$ , von der Oberfläche der Membran aus gerechnet  $\beta$ , wobei  $\beta < \alpha$  ist. Betrachtet man nun den neuen Zustand von der Membranoberfläche aus, so ist durch die Erniedrigung des Dampfdruckpotentials von  $\alpha$  auf  $\beta$  die Transpiration proportional geringer. Bezieht man jedoch die geringere Transpiration auf das

Dampfdruckpotential: Maximalgesättigte Membranschicht/Luft, so werden die entquollenen Schichten als Diffusionswiderstand erscheinen.

Setzen wir den Diffusionsstrom  $i$  proportional dem Dampfdruckpotential  $e$ , so ist im ersten Fall

$$i = e.$$

Wird nun das Dampfdruckpotential auf  $e_1$  erniedrigt ( $\beta$ ), gemessen in bezug auf die äußerste Membranschicht, so ist

$$i_1 < i.$$

Setzen wir jedoch das Dampfdruckpotential in diesem Fall ein, welches zwischen der maximalgesättigten, tieferliegenden Schicht besteht als  $e_{(\alpha)}$ , so kann  $i_1$  nur dadurch erhalten werden, daß wir

$$i_1 = \frac{e}{w}$$

setzen, also den Diffusionswiderstand der Membran nicht = 1 wählen, wie bisher. Die äußeren, entquollenen Membranschichten wirken als erhöhter Diffusionswiderstand.

Geht nun der Wasserverlust so weit, daß völliger Turgorverlust eintritt, so wird der maximale Druck nicht nur an die innerste Membranschicht verlagert, vielmehr sinkt jetzt der maximale Dampfdruck in dem Zellsaft auf den dem osmotischen Wert entsprechenden Druck (siehe S. 570). Protoplasma und innerste Membranschicht nehmen ebenfalls diesen Dampfdruck an. Innerhalb der Membran bleibt ein Dampfdruckgefälle vorhanden. In der Gleichung

$$i = \frac{e}{w}$$

dürfen wir nunmehr nicht mehr das maximale Dampfdruckgefälle einsetzen, sondern das zwischen der osmotischen Zellsaftlösung und der Luft bestehende. Solange die Erniedrigung unbedeutend ist, kann bei Nichtbeachtung dieser Veränderung der Fehler nicht groß sein. Der Diffusionsstrom  $i$  wird jedoch zu hoch berechnet, wenn  $e$  eine beträchtliche Erniedrigung erfahren muß.

Eine fortschreitende Entquellung der Membran führt zu Vergrößerung der Diffusionswiderstände, wodurch  $i$  eine Verkleinerung erfährt. Das Dampfdruckpotential: Äußerste Membranschicht/Luft hat sich von  $\beta$  auf  $\gamma$  erniedrigt.

Solange nun empirische Untersuchungen über die Variabilität der Diffusionswiderstände ausstehen, kann über die Größenordnung der Widerstandsregulierung bei der Transpiration nichts ausgesagt werden. RENNER (I, 1910) und LIVINGSTON (1911) erkannten die große Bedeutung der Entquellung der Zellmembran im Wasseraustausch. Für das Problem der Transpirationsregulierung ist dieses Problem ebenso wichtig, wie für das Phänomen der Welkung (siehe S. 617). Soviel ist jedoch

sichergestellt, daß der Zellsaft infolge seiner Konzentration die Transpiration nicht wesentlich herabsetzen kann, vielmehr die Membran in weitgehendstem Maße regulierend in den Wasseraustausch eingreift. Diese Vorgänge werden wir im folgenden genauer kennen lernen (siehe S. 576 ff.).

Wir werden später auch noch sehen, daß die Widerstandsgleichung eine Anwendung auf die Gesamttranspiration erfahren kann (siehe S. 671), wo sie zuverlässige Dienste zu quantitativen Messungen leistet.

Hier sei noch darauf hingewiesen, daß wir die Variabilität der Membranimbition als Widerstand auffassen, also das maximale Dampfdruckpotential zwischen Zelle und Außenluft annehmen. Die Potentialerniedrigung an der Außenseite der Membran interessiert vom Standpunkt des Wasseraustausches der Zelle weniger. Die Membranquellung und -entquellung betrachten wir als Diffusionswiderstand wie die anatomisch-differenzierten Wachs- und Haarbeläge. Dazu berechtigt in weitgehendstem Maße die Struktur der Kolloide (siehe S. 579 ff.).

Daß eine  $\pm$  entquollene Membran einen Quellungswert (analog dem osmotischen Wert) hat und somit Wasser aufsaugen kann, ist natürlich eine Voraussetzung für die Wasseraufnahme in die Zelle (siehe S. 563).

An der Wasserbewegung von Zelle zu Zelle bzw. Außenmedium sind außer der Osmose auch noch andere Energien beteiligt. Da über die Diffusionswiderstände durch pflanzliche Membranen (Protoplasmaschlauch) noch keine zuverlässigen Messungen vorliegen, ist es unmöglich anzugeben, in welchem Maße andere Energien den Wasserdampfaustausch (einschließlich Ionenaustausch) unterstützen. Die Quellungserscheinungen haben wir bereits kurz gestreift (siehe LLOYD 1911, 1915, MAC DOUGAL 1916, FREE 1918, WALTER 1923, ULEHLAT 1926). Elektrische Membranpotentiale können für die Wasserbewegung ebenso in Betracht kommen wie Adhäsion und Viskosität. Die kapillaren Erscheinungen können unter Umständen eine recht beträchtliche Rolle spielen. Diese Erscheinungen stehen mit der Transpiration wenigstens indirekt in Zusammenhang ebenso wie die kohärente Wasserbewegung in den pflanzlichen Gefäßen. Auf diese Fragen kann hier nicht eingegangen werden, sie bleiben gesonderten Darstellungen vorbehalten, insofern solche nicht schon vorliegen.

### 3. Die Abhängigkeit der Transpirationssysteme vom Wassergehalt.

Wenn wir nunmehr die Gleichung des Wasseraustausches für die einzelne Zelle auf Grund der osmotischen Zustände dargestellt und mit dieser Gleichung das „Element“ der physiologischen Komponente der Transpiration gewonnen haben, so ist jetzt die Analyse auf die Zellgewebe auszudehnen, welche wir Transpirationssysteme nennen. Diese Systeme sind im I. Teil, soweit sie für eine allgemeine Darstellung in

Betracht kommen, kurz erwähnt worden. Spezielle Angaben sind von HABERLANDT (I, 1918) u. a. unter bestimmten Gesichtspunkten zusammengestellt, womit hierauf verwiesen sei. Machten wir bei der physikalischen Komponente vor allem auf Grund physikalischer Verdunstungsversuche eine scharfe Scheidung in die Kutikulär- und Stomatärtranspiration, so erweist sich diese bei der Darstellung der physiologischen Komponente als weniger zweckmäßig. Freilich wird auf die Verschiedenheiten, die zwischen „beiden“ Transpirationen, vom physiologischen Standpunkte aus beurteilt, bestehen, hingewiesen, aber eine Anzahl von Reaktionen ist für die kutikuläre und stomatäre Transpiration gleich gültig, so daß die Einhaltung einer so scharfen Scheidung, wie wir sie für die physikalische Komponente forderten, zu häufigen Wiederholungen führte. Außerdem ist noch in vielen Fällen nicht zu entscheiden, in welchem Maße die festgestellte Reaktion der Kutikulärtranspiration oder der Stomatärtranspiration zukommt, so daß die scharf getrennte Behandlung beider oft ausgeschlossen ist. Legen wir außerdem das Schwergewicht auf die osmotische Zustandsgleichung der lebenden Zelle, so ist die Unterscheidung der Transpiration von Mesophyllzellen, von Epidermiszellen und den besonders ausgezeichneten Epidermiszellen, die zu zweien (Schließzellen) den Spaltöffnungsapparat bilden, nicht mehr sehr wesentlich.

a) **Das kutikuläre System.** Bisher fehlen eingehende Untersuchungen über die physiologische Komponente der Kutikulartranspiration, wozu wir die Transpiration der Schließzellen mitrechnen. Quantitativ genommen ist die Kutikulartranspiration der Stomatärtranspiration gegenüber im allgemeinen gering. Dies läßt sich aus vielen Daten der im I. Teil mitgeteilten Versuche entnehmen und weitere Beispiele werden im Kapitel der Ökologie zu finden sein (siehe S. 675 ff). Die von RENNER (1910) zum Teil durch Interpolation gewonnenen Daten sind in der Tabelle 2 zusammengestellt, sie sind aber nicht völlig

Tabelle 2 (nach RENNER I, 1910, vgl. Tabelle 19, Teil I).

	Verhältnis der Kutikulartranspiration : Stomatärtranspiration	
	unbewegte Luft	bewegte Luft
<i>Nuphar luteum</i> . . . . .	1 : 3	1 : 10
	1 : 4	1 : 21
<i>Hydrangea hortensis</i> . . . . .	1 : 7	1 : 16
<i>Aconitum lycoctonum</i> . . . . .	1 : 3	
<i>Archangelica officinalis</i> . . . . .	1 : 3,5	1 : 20
<i>Gentiana lutea</i> . . . . .	1 : 3	1 : 4,5
	1 : 1,6	1 : 2,2
<i>Rhodendron hybridum</i> . . . . .	1 : ∞	1 : ∞
<i>Callisia repens</i> . . . . .	1 : 3,8	1 : 2,4
	1 : 4,3	1 : 9,6
<i>Tradescantia viridis</i> . . . . .	1 : 3,5	

ausreichend, ebenso wenig wie die älteren Angaben von KOHL (I, 1886), HABERLANDT (I, 1918) u. a., so daß weitere eingehende Untersuchungen sehr notwendig sind.

Daß die Kutikulärtranspiration absolut höher sein kann als die stomatäre ist bei hygromorphen nicht verwunderlich. In Abb. 4 sind die Kurven der kutikulären und stomatären nach Versuchen von F. SHREVE (1914) neben denen der Gesamttranspiration, der Evaporation sowie der relativen Transpiration wiedergegeben. Vom Standpunkt der Wasserbilanz geurteilt ist der annähernd parallele Verlauf der Kutikulär- und Stomatärtranspiration verständlich.

Bei mesophytischen Pflanzen ist die Kutikulärtranspiration kleiner als ein Drittel der Stomatärtranspiration. Bei xeromorphen ist sie äußerst klein, so daß sie in vielen Fällen vernachlässigt werden kann. Eine große Lücke ist durch quantitative Untersuchungen auszufüllen, nämlich in welchem Maße die Kutikulärtranspiration eines Blattsystems Schwankungen unterworfen ist (siehe S. 622ff.) und welche Faktoren diese beherrschen, da die Versuchsergebnisse von BUSCALLIONI und POLLACI (I, 1901/02) und die von RUDOLPH (1925) wohl eine quantitative Messung anstrebten, aber bei der angewandten Methodik nicht erreichen konnten. Zweifellos förderten die beiden Arbeiten die Kenntnis der Kutikulärtranspiration und machten auf bisher unbeachtete Zustände aufmerksam.

Schon die älteren Arbeiten von GAURREAU (1849), HABERLANDT (1877), DETMER (1878), BÖHM (1877, 1892), WIESNER (1882), KOHL (1886) und BURGERSTEIN (1904) (Lit. I. T.) konnten eine Veränderung der Wasserdurchlässigkeit der Kutikula feststellen, und zwar erwies sich diese nach der Imbibition mit Wasser durchlässiger als im nicht imbibitierten Zustand. Wenigstens schloß man dies daraus, daß abgeschnittene Sprosse oder einzelne Blätter, die in Wasser gelegt worden waren, gegenüber von Kontrollblättern mehr verdunsteten. KOHL kam aller-

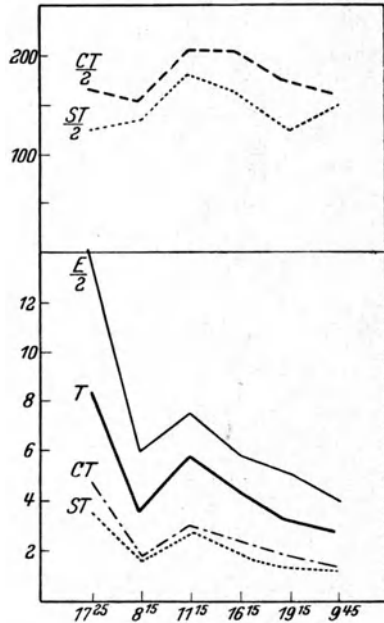


Abb. 4. Gesamttranspiration ( $T$ ), kutikuläre Transpiration ( $CT$ ), stomatäre Transpiration ( $ST$ ) von *Diplazium celtidifolium* und Evaporation ( $E/2$ ). Nach F. SHREVE (1914).

dings zum entgegengesetzten Resultat, was bei dem kolloiden Charakter der Kutikula nicht verwunderlich ist. Die Pflanzen reagieren zudem recht verschieden, schon allein durch die wechselnde Stärke der Kutikulausbildung. Die stomatäre Transpiration trübte in vielen Fällen das Resultat. Der Massenausbildung der Kutikula wurde übrigens große Aufmerksamkeit geschenkt und unter der Voraussetzung, daß die Kutikula bei allen untersuchten Pflanzen gleichstarke Wasserdurchlässigkeit hat, konnte die Dicke ein relatives Maß für die Transpiration der Kutikula sein (vgl. Teil I, S. 116). Schon allein hinsichtlich der Tatsache, daß der Wassergehalt der Kutikula bzw. der Epidermiswand (einschließlich Protoplasma) in weitgehendstem Maße ihren Diffusions-

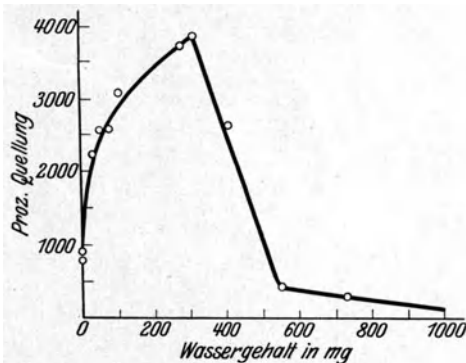


Abb. 5. Die Abhängigkeit der Quellung vom Wassergehalt von Agar-Agar vor der Quellung. Auf der Abszisse ist der Wasser-Wassergehalt in mg pro g „trockenen“ Agar-Agars angegeben, auf der Ordinate die Proz. Quellung in dest. Wasser, bezogen auf die Gewichtszunahme. Nach CLARKE (1925).

widerstand bestimmt, kann ein einfacher Dickenvergleich keine zuverlässigen Schlüsse auf die Transpirationsgröße zulassen. Eine dünne wasserarme Kutikula wird auf jeden Fall die Transpiration mehr hemmen als eine wassergesättigte. Darauf kommen wir später zurück und erwähnen die Auseinandersetzungen S. 617 (Welken der Transpirationssysteme).

Die von WIESNER (1882) gegebene Erklärung der Membran- und Kutikulaquellung deckt sich im wesentlichen mit den Vorstellungen, die wir uns heute über die Quellung machen. Durch die „Einlagerung“ von Wasser in die Kolloide werden die Diffusionswiderstände herabgesetzt, was auch RUDOLPH (1925) fand. Nach seinen Versuchen geurteilt vertrocknen turgeszente Blätter sechsmal so rasch wie angewelkte. Sehr bedeutsam erscheint auch das Ergebnis von CLARKE (1925). Der Quellungsgrad von Agar-Agar ist vom Wassergehalt im ungequollenen Zustand stark abhängig (Abb. 5).

Wenn wir die Quellungskurven des relativ einfachen Bikolloids mit ansteigendem und abfallendem Verlauf betrachten, so wird ein verwickelter Verlauf der Reaktionen pflanzlicher Systeme keineswegs wunder nehmen. Der Versuch einer Erklärung der wechselnden Quellbarkeit von Agar-Agar als Funktion des Wassergehaltes vor dem Quellen kann mit sekundären Verfestigungen und Hysteresis (Altern) erklärt werden. Eine ausführliche Diskussion kann hier nicht erfolgen, der Hinweis auf die Tatsache wird vielleicht bei weiteren Untersuchungen fruchtbar anzuwenden sein.



Wenn wir außerdem noch die von VAN BEMMELEN an wasserhaltigem Gel der Kieselsäure (Abb. 6) gewonnenen Beziehungen zwischen Quellung und Entquellung in Betracht ziehen (das Volumen des Gels erfährt keine wesentliche Veränderung), so kann der Kutikulärtranspiration kein konstanter Wert zukommen, wenn die Wasserversorgung des Systems nicht dauernd optimal bzw. supraoptimal ist, konstante äußere Verdunstungsbedingungen vorausgesetzt. Ist der von VAN BEMMELEN angeführte Versuch auch mit einem irreversiblen Kolloid ausgeführt, so wird die Quellung der Kutikula und Membran im weitesten Sinne auch nicht völlig reversibel sein, da sicherlich chemische physikalische (Adsorption, Kapillarität) Veränderungen in dem Kolloid vorkommen, die die Lage der

Extrempunkte verschiebt. Zur Analyse des komplizierten Kolloidsystems der Kutikula und der pflanzlichen Membran müssen Versuchsergebnisse mit relativ einfachen Systemen herangezogen werden. Eine ausführliche Darstellung der Quellungsercheinungen kann hier nicht gegeben

werden. Wir verweisen jedoch noch auf einige weitere Ergebnisse exakter Untersuchungen mit relativ einfachen Systemen. ANDERSON (1914) und BACHMANN (1917) befaßten sich eingehend mit der Variation des Dampfdruckes in Gelen. Ohne auf die Analyse der dampfdruckerniedrigenden Faktoren des Wassers (chemische Bindung, Lösung von nichtflüchtigen Stoffen, Adsorption und Kapillardampfdruckerniedrigung) eingehen zu können (wir verweisen auf ZSIGMONDY 1925/27), sei unter Hinweis auf Abb. 7 die interessante Erscheinung „des Alterns von Hydrogelen“ in Erinnerung gebracht, da diese Ergebnisse sicherlich für die Transpirationsfrage verschieden alter Transpirationssysteme von Bedeutung sein werden (vgl. I. Teil, S. 133 ff.). Die von BACHMANN nach den Angaben von VAN BEMMELEN konstruierten Kurven zeigen, daß innerhalb gewisser Grenzen des Wassergehaltes für die einzelnen Kurven der Dampfdruck konstant bleibt, daß hingegen in anderen Bereichen schon ein geringer Wasserverlust genügt, die Dampfspannung der Gele verschiedenen Alters verschieden stark herab-

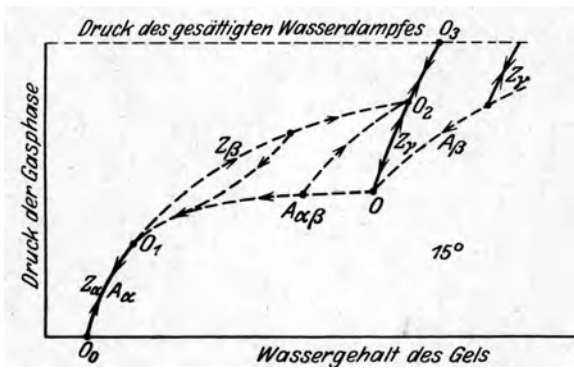


Abb. 6. Die Dampfdruckkurven des Hydrogels der Kieselsäure bei Entwässerung und Wiederbewässerung. Die ausgezogenen Kurvenstücke geben an, daß Entwässerung und Wiederbewässerung unter denselben Dampfdrücken verlaufen, die gestrichelten Kurven zeigen, daß bei den Prozessen verschiedene Dampfdrucke resultieren. Nach VAN BEMMELEN aus ZSIGMONDY (1927).

zusetzen. Ohne die Kurven weiter zu analysieren, muß es künftigen Untersuchungen anheimgestellt werden, pflanzliche Systeme daraufhin zu prüfen, ob sich mit diesen Gelversuchen eine Übereinstimmung ergibt. ULÉHLA (1926) hat übrigens an der Haut von Opuntien die Quellungsgeschwindigkeit und den maximalen Quellungsgrad untersucht und gefunden, daß beide in großem Maße voneinander unabhängig sind. MAC DOUGAL (1920), WALTER (1923) u. a. haben der Quellung in bezug auf das Wachstum bereits große Aufmerksamkeit geschenkt.

Die Frage der Quellung und der Dampfdruckvariabilität ist für die Wasserabsorption der Blätter von großer Bedeutung, sowie auch die chemische Beeinflußbarkeit der Kolloide hinsichtlich der Transpiration von Wichtigkeit ist (siehe S. 639).

Nach den Untersuchungen von BUSCALLIONI u. POLLACI (I, 1901 bis 1902) und RUDOLPH (1925) hat die Epidermis Stellen erhöhter Per-

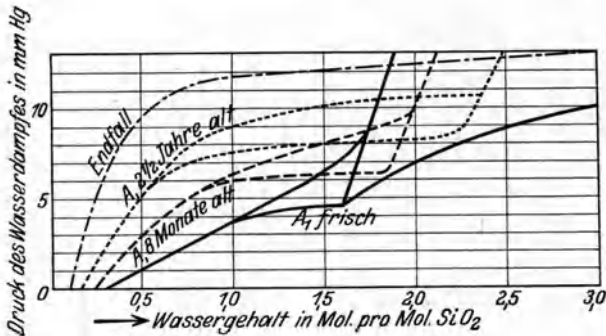


Abb. 7. Dampfdruckisothermen von  $\text{SiO}_2$ -Gelen verschiedenen Alters. Aufgenommen von VAN BEMMELN. Nach W. BACHMANN (1917).

meabilität. Diese Stellen bevorzugter Diffusion sind die antiklinalen Zellwände (die Radialwände), während die periklinalen Frontwände größere Diffusionswiderstände besitzen. Der Nachweis ließ sich indirekt und direkt erbringen. Der Wasserdampf tritt an den Antiklinen stärker als an den Periklinen aus, was sich in der Trübung eines auf das Blatt gegossenen Kollodiumhäutchens äußert (siehe Teil I, S. 82). Das Eindringen von Farbstoffen ist an den Antiklinen ebenfalls stärker, wenngleich es vor allem bei submersen Pflanzen Ausnahmen gibt. Daß die Schließzellen selbst größere Permeabilität besitzen als die Epidermiszellen, ist von STAHL (1894) und BUSCALLIONI u. POLLACI (1901/02) wahrscheinlich gemacht worden, ebenso daß über den Blattnerve die Permeabilität größer ist. An der Basis der Trichome scheint sie ebenfalls erhöht (RUDOLPH 1925).

Ob nun die kapilläre Struktur in der Schichtung der Epidermis-membran, die aus dichten und weniger dichten Schichten sich aufbaut, allein für die stärkere Antiklinentranspiration zur Erklärung ausreicht,

oder ob eine chemische Differenzierung eine Rolle dabei spielt, sei dahingestellt. Solange zuverlässige Messungen über das Verhältnis der Antiklin- und Periklintranspiration fehlen, läßt sich nicht entscheiden, ob diese Differenzierung der Permeabilität von Bedeutung ist. Die indirekten Beweise, die aus vergleichend anatomisch-histologischen Untersuchungen mit Pflanzen verschiedener Standorte geliefert werden, sind mindestens solange mit Unsicherheit behaftet, als die Versuchsbedingungen nicht völlig konstant gehalten sind und „vergleichbares“ Pflanzenmaterial außerordentlich schwer heranzuziehen ist, da die Standortbedingungen eo ipso sehr ungleich sind.

Gleiche Permeabilität für die Antiklinen vorausgesetzt, wird natürlich die Summe der an die Atmosphäre angrenzenden Antiklinenwände (in der Abb. 8 als Gesamtumfang der Zellen sich darstellend) bei

*kleinen* Zellen pro Flächeneinheit

größer sein als bei großen Zellen.

In Abb. 8 verhalten sich die Summen der „Antiklinen“ 1:3. Eine

geradlinige Begrenzung der Epi-

dermiszellen gegeneinander be-

deutet natürlich gegenüber einer

„Verzahnung“ eine relative Ernied-

rigung der Antiklinen. Ob die

von RUDOLPH als Regel aufgestell-

ten Befunde, daß die Bewohner

feuchter Standorte „eine Tendenz

nach Reduktion der Zellgröße und

zugleich nach Erhöhung der Antiklinalwands-

summe“ erkennen lassen,

muß geprüft werden. Auch die anderen von RUDOLPH gegebenen Er-

klärungen tragen zu sehr spekulativen Charakter; denn aus der Tat-

sache, daß eine dünne, wasserarme Kutikula einen größeren Diffusions-

widerstand besitzt als eine stark mit Wasser imbibierte, dicke Kuti-

kula, kann für jede anatomisch-histologische Differenzierung eine

Zweckmäßigkeit konstruiert werden, man muß nur einmal die Dicke,

ein anderes Mal den Wassergehalt der Kutikula der Membran in Vorder-

grund rücken.

Wenn die Antiklinaltranspiration die Periklinaltranspiration auch

übertrifft, so ist vom physikalischen Standpunkt gegen den Vergleich

mit Verdunstungsflächen „mittlerer Blattgröße“ (siehe SEYBOLD I, 1927,

1929) nichts einzuwenden. Das „Verdunstungsnetz der Antiklinen“ ist

so dicht, daß keine erheblichen Abweichungen von einer zusammen-

hängenden Verdunstungsfläche bestehen können. Für die physiologische

Komponente der Transpiration hat aber die Erscheinung erhöhtes

Interesse; sicherlich ergeben sich für den Wasseraustausch noch wert-

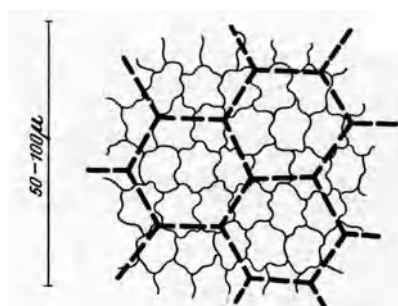


Abb. 8. Vergleich der Epidermiszellengrößen bei geradlinigem und eingebuchtetem Verlauf der antiklinen Zellwände. Auf gleiche Flächeneinheit bezogen, verhalten sich die Summen der Antiklinalwände der großzelligen Epidermis: der kleinzelligen Epidermis 1:3. Nach RUDOLPH (1925).

Wenn die Antiklinaltranspiration die Periklinaltranspiration auch übertrifft, so ist vom physikalischen Standpunkt gegen den Vergleich mit Verdunstungsflächen „mittlerer Blattgröße“ (siehe SEYBOLD I, 1927, 1929) nichts einzuwenden. Das „Verdunstungsnetz der Antiklinen“ ist so dicht, daß keine erheblichen Abweichungen von einer zusammenhängenden Verdunstungsfläche bestehen können. Für die physiologische Komponente der Transpiration hat aber die Erscheinung erhöhtes Interesse; sicherlich ergeben sich für den Wasseraustausch noch wert-

volle Resultate, vor allem wenn es möglich ist, die Wirkung der Einzelfaktoren, wie Temperatur, Dampfdruckpotential, Licht und Stoffwirkungen auf die Kutikularpermeabilität zu ermitteln. Bis wir solche Ergebnisse besitzen, muß der Einfluß dieser Faktoren auf die Transpirationssysteme schlechthin dargestellt werden.

Zunächst wenden wir uns nun der Wasserbilanz des Blattes zu, um vor allem ihre Wirkung auf die Stomatatranspiration zu analysieren.

Die Abhängigkeit des Zellvolumens vom Wassergehalt erwähnten wir bereits zu Anfang und stellten auch die Beziehungen zu den osmotischen Faktoren fest. Daß

nicht nur das Volumen der Einzelzelle schwankt, sondern auch das von Zellverbänden, haben zuerst KRAUS (1897/1881) und FRIEDRICH (1897) an Baumstämmen feststellen können. Volumenveränderungen, hervorgerufen durch Schwankungen des Wassergehaltes, konnten BROWN und TRELEASE (1918) bei *Cestrum nocturnum*, TRELEASE (1922) bei Fiederblättern von *Cocos* und LOFTFIELD bei *Cereus giganteus* ermitteln. Die Volumschwankungen von Blättern, die hier vor allem interessiert sind, sind ebenfalls durch schwankenden Wassergehalt bedingt. THODAY (1910), ALEXANDROV (1923) und STÄLFELT (1929) stellten Veränderungen der Blattfläche fest, während BACHMANN (I, 1922) mit einem empfindlichen Pachymeter die Schwankungen

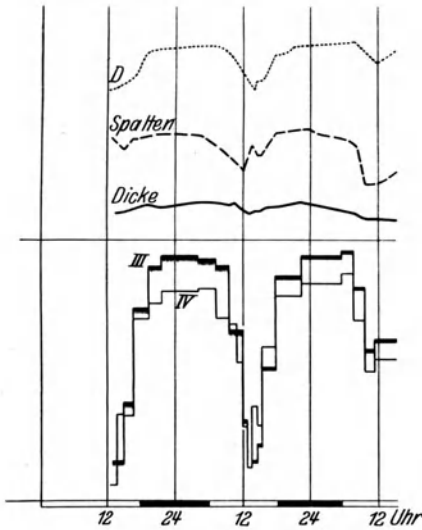


Abb. 9. Versuchspflanze: *Sanchezia* sp. Temp. 9—20,5°, Luftfeuchtigkeit 54—98 vH, *D*: Kurve der Dampfdruckdifferenz: Blattsystem/Luft (ein Kurvenanstieg bedeutet eine Differenzverminderung). Die Spaltenweite wurde

nach der Formel  $k \cdot \sqrt[3]{\frac{x}{t}}$  berechnet ( $t$  Porometerzeit). Die

Dicke des Blattes ist pachymetrisch ermittelt. Treppenkurve III: Transpirationsgewichtsverlust einer Kontroll-

pflanze, Treppenkurve IV:  $D \cdot k \cdot \sqrt[3]{\frac{x}{t}}$ .

Nach BACHMANN (I, 1922).

gen der Blattdicke messen konnte. In Abb. 9 ist ein mit *Sanchezia* sp. ausgeführter Versuch von BACHMANN wiedergegeben. Neben den Kurven der relativen Spaltenweite (mit dem Porometer ermittelt), der Kurve der Blattdicke und der Dampfdruckdifferenz *D*, sind die Kurven des Transpirationsverlustes (Kurve III) und die des Ausdrucks  $D \cdot k \cdot \sqrt[3]{\frac{x}{t}}$  eingezeichnet.  $t$  ist die ermittelte Porometerzeit. Bei den Variationschwankungen der Spaltöffnungen und den Schwankungen der Kuti-

kulartranspiration sind die Beziehungen zwischen Blattdicke, Wassergehalt und Transpiration sehr schwierig zu analysieren, zumal die verschiedenen Messungen nicht an einem und demselben Objekt ausgeführt werden können, so daß die individuellen Verschiedenheiten ungünstig mitspielen. BACHMANN konnte aber die Abhängigkeit der Blattdicke von der rhythmischen Änderung der Spaltenweite aufdecken. Wassergehalt und Volumen ändern sich gleichsinnig, eine Proportionalität zwischen Dickenänderung und Gewichtsabnahme besteht jedoch nicht, was darauf hindeutet, daß wir mit komplizierten Verhältnissen zu rechnen haben.

STALFELT (1929) hat durch seine Untersuchungen über die Abhängigkeit der Spaltöffnungsreaktion von der Wasserbilanz die Kenntnis über die physiologische Komponente der Transpiration sehr vertieft.

Wir wenden uns jetzt der Abhängigkeit der Stomatavariation vom Wassergehalt der Blätter zu.

b) **Das stomatäre System.** Bei der Besprechung der Transpirationssysteme ist erwähnt worden, daß die Stomataapertur nicht konstant ist. Wir verweisen hier auf die Abb. 31 und 32 des I. Teiles. Interessierte dort lediglich der Größenbereich der Spaltengröße und der Spaltenvariation, so ist die Analyse der Veränderungen selbst ein Kardinalproblem der physiologischen Komponente der Transpiration. Analytisch betrachtet muß eine Porenverengung eine Diffusionswiderstandserhöhung bedeuten, während umgekehrt eine Porenerweiterung eine Herabsetzung, eine Widerstandsverminderung ist. Wenn empirische Befunde mit dieser Tatsache nicht übereinstimmen, so ist ein anderer Effekt wirksamer als diese Regulation. Darauf kommen wir später ausführlich zurück (siehe S. 622 ff.).

Bei der Komplikation der Spaltenveränderlichkeit ist die große Zahl der Untersuchungen leicht verständlich, da die Stomatavariation zur Transpirationsanalyse ebenso wichtig ist wie für die Untersuchungen über Assimilation der Kohlensäure. Solange man unter inkonstanten Außenbedingungen arbeitet und der Wasserbilanz der Versuchsobjekte keine Aufmerksamkeit schenkt, können die angegebenen Werte nur mehr oder weniger „zufällige“ sein, woraus sich auch die vielen widersprechenden Meinungen erklären lassen.

Durch eine Reihe von umfassenden Arbeiten (LLOYD, LOFTFIELD u. a., siehe S. 668) wurde sichergestellt, daß unter gleichen Bedingungen verschiedene Pflanzenarten einen charakteristischen Tagesrhythmus haben, was zur Aufstellung besonderer Typen führte. So spricht LOFTFIELD (I, 1921) von einem Luzernetyp, einem Kartoffeltyp und einem Gramineentyp, jedoch konnten andere Untersuchungen diese Definitionen nicht bestätigen. Es zeigte sich, daß die äußeren Faktoren doch in weitgehendstem Maße die Stomatavariation beeinflussen. WEBER (1923) versucht daher die Variationen nach der Wetterlage einzuteilen

und spricht von einem Schönwettertypus, Schlechtwettertypus und Veränderlichwettertypus, womit natürlich noch nichts darüber ausgesagt ist, in welchem Maße das Licht und die zugleich veränderten Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse die Variation bestimmen. Die Besprechung dieser Typisierung beschäftigt uns im ökologischen Kapitel. Von vornherein mag aber hier unter Hinweis auf die osmotische Zustandsgleichung betont sein, daß eine Schließbewegung nur durch Wasseraufnahme oder Wasserabgabe durch die Schließzellen möglich ist, da diese Bewegung auf einer Volumveränderung der Zellen beruht. Es erweist sich daher zweckmäßig, sich mit der Wasserbilanz des Stomataapparates zuerst zu befassen und hernach den Einfluß der Temperatur, des Lichtes und anderer Faktoren zu besprechen.

STÄLFELT geht in seiner analytischen Untersuchung davon aus, daß turgeszente Blätter von *Vicia Faba* sich bei 20 vH Wasserverlust des turgeszenten Zustandes in Prozenten (Mittelwert aus 10 Blättern) folgendermaßen verändern:

Länge		ganze Länge	Breite	Fläche
basale Hälfte	apikale Hälfte			
1,72	3,04	2,44	4,76	6,99

Ist es eine alte Erfahrung, daß die Stomata am Rande eines Schnittes weiter geöffnet sind als in der Mitte, so kann dies nur darauf zurückgeführt werden, daß der Öffnungszustand der Stomatazellen durch die umgebenden Zellen mitbestimmt wird. Systematisch durchgeführte Versuche von STÄLFELT (1929), in denen an Flächenschnitten die Schließzellen in Verbindung mit Epidermiszellen (ein- und allseitig), oder mit Epidermiszellen und dem Palisadenparenchym, oder ganze Blattstücke unter gleichen Ausbedingungen gemessen wurden, ergaben, daß durchschnittlich die Schließzellen in turgeszentem Zustand des Blattes eine Zusammenpressung erleiden:

Durch den Druck der oberen Epidermiszellen	. 9,3 vH
„ „ „ „ Palissadenzellen	. . . . 5,5 „
„ „ „ „ übrigen Gewebe	. . . . 3,5 „
	<u>18,3 vH.</u>

Die Zusammenpressung der Schließzellen durch das Blattgewebe ist somit recht beträchtlich. STÄLFELT kommt zu dem Schluß, daß in einem völlig turgeszenten Blatt die Epidermis unter einem Druck, das übrige Gewebe unter einem Zug steht, ein Schluß, der für die Beurteilung der Welkungsfrage von Wichtigkeit ist. Die Befunde von AHRENS (1925) lassen sich vielleicht auch zum Teil damit erklären, so daß die hypothetischen Wundreize zur Erklärung der Stomatavariation nicht heranzuziehen sind.

Besteht die Auffassung der Druckverteilung zu Recht, so muß bei fortschreitendem Wasserverlust eines turgeszenten Blattes eine Öffnungs-

bewegung der Stomata einsetzen, da der auf den turgeszenten Schließzellen lastende Druck vermindert wird, unter Voraussetzung, daß die Schließzellen Wasser aufsaugen können. Der folgende Versuch, der in Dunkelheit ausgeführt ist, soll die Stomatavariation analysieren. Die Abb. 10 zeigt ganz deutlich, daß nach 9 Minuten Transpiration (Beginn: aufwärtsgerichteter Pfeil) eine Verbreiterung der Schließzellen beginnt, wobei diese auseinanderweichen, die Spalte sich also bildet. Nach weiteren 15 Minuten ist das Maximum der Schließzellen und der Porusweite erreicht, worauf ein steiler Kurvenabfall einsetzt. Den Kurvenanstieg nennen wir mit STÄLFELT (1929 b) zunächst eine passive Reaktion, den Kurvenabfall eine hydroaktive, da durch weiteren Wasserverlust der Turgor sich verkleinert. Je nach dem Grade der Wasservorräte macht STÄLFELT hinsichtlich der Stomatabewegung folgende Einteilung: Supraoptimales, optimales und suboptimales Gebiet. Suboptimaler Wasservorrat, der von den Nachbarzellen auf Schließzellen ausgeübten Druck, die Formveränderung und Bewegung der Schließzellen vom supraoptimalen zum optimalen Gebiet, werden von STÄLFELT als passives Reaktionssystem zusammengefaßt, während die aktive Schließbewegung im suboptimalen Gebiet der Wasservorräte als hydroaktives System gekennzeichnet wird. Unter Hinweis auf Abb. 10 sei nochmals darauf aufmerksam gemacht, daß die bisherige Analyse Lichtausschluß voraussetzte.

Aus den Untersuchungen von KNIGHT (1922) geht auch hervor, daß bei einem Wasserverlust der Blätter eine Spaltöffnungsbewegung einsetzt. In der Tabelle 3 sind einige Werte mitgeteilt.

Es ist nun außerordentlich vorteilhaft, wenn wir die osmotische Zustandsgleichung den Reaktionen des passiven und hydroaktiven Systems zugrunde legen, weil wir damit sämtliche Faktoren der Zustandsgrößen der Größenordnung nach angeben können. Gemäß des von HÖFLER (1920) gegebenen Schemas (siehe Abb. 2) sind die osmotischen Zustandsgrößen

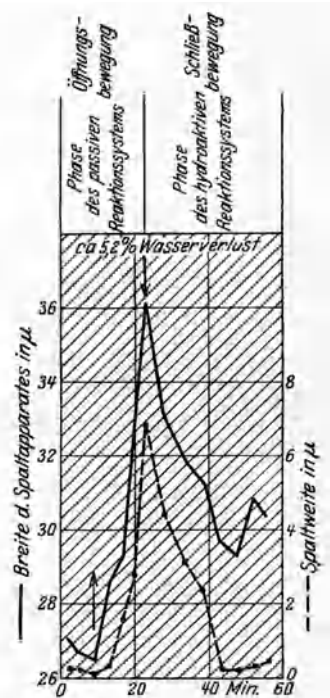


Abb. 10. Breitenzunahme der Schließzellen und der Spalte bei *Vicia Faba* durch Transpiration im Dunkeln. Temp. 25°. Das vollturgeszente Blatt wurde nach 9 Minuten einer Transpiration exponiert. Aufwärtsgerichteter Pfeil: Beginn der Öffnungsbewegung, abwärtsgerichteter Pfeil: Beginn der Schließbewegung. Nach STÄLFELT (1929).

für die Epidermiszellen (dick ausgezogene Linien) und die Schließzellen (dünn ausgezogene Linien) in der Abb. 11 angegeben. Im Zustand der „völligen Turgeszenz des Blattes“ sind die Epidermiszellen wasser- gesättigt, ihr Saugdruck ist gleich Null und der dem osmotischen Wert äquivalente Druck gleich dem Turgordruck. Die Turgordehnung der Epidermiszellen ist ebenfalls maximal, während die Schließzellen keine maximale Turgordehnung besitzen, da sie nach empirischen Befunden

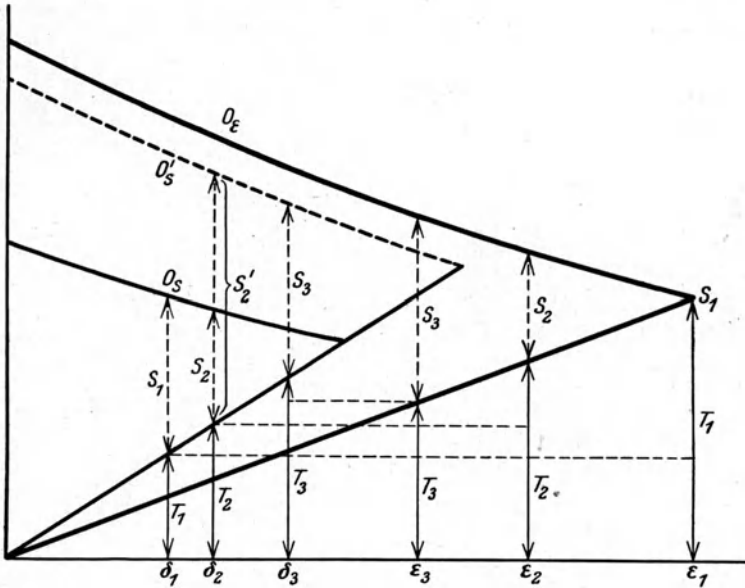


Abb. 11. Graphische Darstellung der osmotischen Zustandsgleichungen zweier korrelativer Zellsysteme (Schließzelle — Epidermiszelle).  $\delta_1$ — $\delta_3$  und  $\epsilon_1$ — $\epsilon_3$ : Turgordehnung der Schließ- bzw. Epidermiszelle,  $T_1$ — $T_3$  die zugehörigen Turgordrucke,  $S_1$ — $S_3$  die zugehörigen Saugdrücke.  $O_s$  ( $O_s'$ ) und  $O_E$ : Kurven der osmotische Drucke der Schließ- und Epidermiszelle. Weitere Erklärung s. Text.

(siehe Abb. 10) bei einsetzender Transpiration ihr Volumen vergrößern. Vergrößern die Schließzellen ihr Volumen, so kann dies nur durch Wasserzunahme geschehen. Da nun die Epidermiszellen durch Tran-

Tabelle 3. Wassergehalt berechnet auf Frischgewicht (nach KNIGHT 1922).

	turgeszent	Stomataöffnungs- bewegung beendet	Diffe- renz	Differenz in vH
<i>Fuchsia</i> sp. . . . .	88,9	88,7	−0,2	0,3
	88,1	87,6	−0,5	0,6
	87,2	87,4	0,2	−0,2
<i>Eupatorium adenophorum</i>	87,2	85,6	−1,6	1,9
	86,8	86,7	−0,1	0,1
	78,4	76,8	−1,6	2,1
<i>Abutilon</i> sp. . . . .	79,9	78,8	−1,1	1,4



spiration Wasser verlieren (die flächenrelative geringe Transpiration der Stomatazellen sei vernachlässigt), und ihr Turgor sich senkt, ist es ganz ausgeschlossen, daß die Epidermiszellen Wasser in die Schließzellen einpressen. Die Epidermiszellen besitzen natürlich bei Turgorsenkung einen Saugdruck ( $S_1$ ). Die Schließzellen müssen auf jeden Fall das Wasser einsaugen, was durchaus mit den empirischen Befunden in Einklang steht, da im Zustand der „völligen Wassersättigung des Blattes“ die Schließzellen nicht vollkommen turgeszent sind, sie also über einen bestimmten Saugdruck verfügen. Der in dem System der Schließzellen bestehende Saugdruck  $S_1$  (Turgordruck in diesem Zustand  $T_1$ ) wird in dem Augenblick wirksam, wo der von den Epidermiszellen ausgeübte Außendruck nachläßt, der absolut größer ist als der Turgordruck  $T_1$  der Schließzellen. Die Schließzellen saugen aktiv Wasser an, da ein Saugdruckgefälle: Schließzellen/Epidermiszellen vorhanden ist. Die Epidermiszellen verlieren also Wasser durch Transpiration und durch die Saugung der Schließzellen. Der Wasseraustausch von den Epidermiszellen zu den Schließzellen wird solange währen, solange ein Saugdruckpotential vorhanden ist, nach Ausgleich der Saugdruckdifferenzen wird ein dynamisches Gleichgewicht zwischen beiden Systemen erreicht sein. Es ist zu betonen, daß der von den Epidermiszellen ausgeübte Außendruck  $E_2$  in diesem Zustand ( $S_2$ ) nicht gleich Null sein muß. Der Druck hat sich nur von  $T_1$  auf  $T_2$  erniedrigt. Selbstverständlich kann bei anderer Wahl der osmotischen Zustandsgrößen der Turgordruck der Schließzellen auch gleich oder größer als der der Epidermiszellen sein, sobald wir den Schließzellen einen absolut höheren Saugdruck bzw. höheren osmotischen Wert zuordnen.

Mit der Kenntnis, daß die Schließzellen aktiv Wasser einsaugen, verlassen wir vorläufig unsere Darstellung und folgen der von STÄLFELT gegebenen Analyse. Es sei jedoch vermerkt, daß der Ausdruck von STÄLFELT: passives Reaktionssystem nicht ganz zu Recht besteht und vielleicht besser hydroaktives Öffnungssystem im Gebiet supraoptimalen Wasservorrates genannt wird, da die Wasseransaugung der Schließzellen aktiv ist.

Wenn die Versuche bei Licht ausgeführt werden, kompliziert sich die Stomatareaktion ungemein, da, wie später (siehe S. 599 ff.) auszuführen ist, die Stomata eine Lichtreaktion zeigen, die als „Reizbewegung“, als photonastischer Vorgang im weitesten Sinne bezeichnet werden kann. Ohne die Analyse der photoaktiven Stomatabewegung hier vorzunehmen, sei die Tatsache hingenommen, daß durch Lichtinduktion die Stomata sich öffnen. Die photische Reaktion der Schließzellen wird dann am besten zum Ausdruck kommen, wenn das Blatt im Zustand des optimalen Wassergehaltes ist, weil dadurch nicht das „passive Reaktionssystem“ (siehe oben) und das hydroaktive sich störend bemerkbar machen. Ist das Blatt supraoptimal mit Wasser gesättigt, üben also

die übrigen Blattgewebe einen Druck auf die Schließzellen aus, so verlangt die motorische Phase, d. h. die Zeit, die vom Beginn bis zur Beendigung der Spalte verstreicht (siehe S. 607) eine relativ höhere Lichtmenge (in den Versuchen gleiche Belichtung, längere Belichtungsdauer) als in dem Gebiet der optimalen oder suboptimalen Wasservorräte. Bildlich gesprochen ist bei supraoptimalem Wassergehalt der Blätter zur Bildung einer bestimmten Spaltengröße mehr „Betriebsstoff“

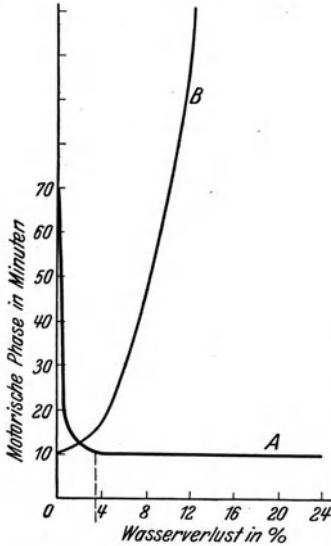


Abb. 12. Die Abhängigkeit der photischen Öffnungsbewegung der Stomata von *Vicia faba* vom Wasservorrat des Blattes. Für die Kurve A ist der proz. Wasserverlust des Blattes während der Lichtexposition in vH des Frischgewichtes ausgedrückt. Für die Kurve B ist der proz. Wasserverlust des Blattes am Anfang der Lichtexposition in vH des Frischgewichtes angegeben.

Nach STÄLFELT (1929).

notwendig, da der Widerstand des Epidermiszellendruckes überwunden werden muß. Da das „passive Reaktionssystem“ zu einer Öffnung der Spalten beim Verlassen des supraoptimalen Wassergehaltes führt, summiert sich zu dem photischen Effekt der Effekt des „passiven Reaktionssystems“. Die Kurve A der Abb. 12 zeigt die Abnahme der Zeitspanne für den Ablauf der motorischen Phase mit abnehmendem Wasserverlust. Sind 3 vH des Frischgewichtes verdunstet, so ist die Reaktionszeit nur 10 Minuten, während sie im Zustand der vollen Turgeszenz 70 Minuten beträgt. Es muß nun sehr darauf geachtet werden, ob der Wasserverlust des Blattes während der Lichtexposition eintritt (Kurve A) oder ob das Blatt schon vor der Lichtexposition seine volle Turgeszenz verlor. Ist das Blatt durch Wasserverdunstung vom supraoptimalen Gebiet ins suboptimale übergetreten, so wird, wie wir sahen, eine Schließendenz eintreten, die STÄLFELT hydroaktive

Schließreaktion nennt. Der hydroaktive Schließeffekt und der photische Öffnungseffekt müssen sich also bis zu einem gewissen Grade kompensieren, was sich darin ausdrücken muß, daß mit fortschreitendem Wasserverlust die motorische Phase der photischen Reaktion größere Lichtmengen benötigt. Das photische und das hydroaktive Reaktionssystem subtrahieren sich also. Die Kurve B der Abb. 12 zeigt den Anstieg mit zunehmendem Wasserverlust. Es scheint nun zwischen den Kurven A und B ein Widerspruch, was aber nicht der Fall ist. Die Schließbewegung setzt nicht gleichzeitig mit dem Wasserverlust ein, dem hydroaktiven Effekt muß man sozusagen Zeit zur Auswirkung „gönnen“. Haben wir im Dunkeln beim Übertritt des Wasservorrates

vom optimalen Gebiet zum suboptimalen eine hydroaktive Schließbewegung, so muß diese sich auch im Lichte auswirken, was durch geeignete Versuchsanstellung auch zu beweisen ist. Außerdem kann durch Steigerung des Wasservorrates im Licht ein Schließen durch das „passive Reaktionssystem“ einsetzen, sowie eine photoaktive Schließbewegung durch Verdunkeln ausgelöst werden kann. Analog der Kurve *A* in Abb. 12 ist die Schließbewegung vom Wasserverlust abhängig, im Gebiet des suboptimalen Wasservorrates verläuft die Reaktion schneller als im supraoptimalen Gebiet. Die Geschwindigkeit der photoaktiven Schließbewegung wird durch die vorher absorbierte Lichtmenge bestimmt, je größer diese ist, um so länger dauert jene. Die Schließbewegungen hängen also vom Wasservorrat und der vorausgegangenen Lichtinduktion ab. In der Tabelle 4 sind die Reaktionssysteme, die Reaktionsrichtungen und die Stomatavariation in den verschiedenen Gebieten der Wasservorräte der Blätter nach STALFELT zusammengestellt.

Wir greifen jedoch nochmals auf die Abb. 11 zurück, die uns Einblick in die osmotischen Zustandsgrößen gibt, welche der photoaktiven und hydroaktiven Reaktion zugrunde liegen. Wenn wir die Annahme machen, daß durch die Lichteinwirkung der osmotische Wert in den Schließzellen sich vergrößert, was durch eine Reihe von Versuchen bewiesen ist (siehe S. 610), so können wir den osmotischen Wert der Schließzellen von  $O_s$  auf  $O'_s$  ansteigen lassen. Erfolgt nun die Lichtinduktion in dem Augenblick, wo der Saugdruck der Schließzellen  $S_s$  ist, und ist der osmotische Wert erhöht, so wird der Saugdruck  $S'_s$ . Dadurch ist ein neues Saugdruckgefälle vorhanden und die Schließzellen saugen aus den Epidermiszellen solange Wasser, als ein Saugdruckgefälle vorhanden ist. Durch die Wasseraufnahme tritt natürlich eine Volumveränderung ein, wodurch die Spalte vergrößert wird. Der Wasseraustausch ist in dem Augenblick beendet, wo Schließ- und Epidermiszellen denselben Saugdruck haben. Der Turgordruck der Schließzellen kann wie im vorliegenden Fall größer sein als der der Epidermiszellen, so daß die Schließzellen jetzt auf die Epidermiszellen einen Druck ausüben, also gerade umgekehrt als am Anfang der „passiven Schließzellenreaktion“ (siehe S. 584).

Wenn wir nunmehr den Fall annehmen, daß die Epidermiszellen Wasser aus den Palissaden „beziehen“ können, so kann der Turgordruck der Epidermiszellen doch wieder größer werden als der der Schließzellen, so daß unter Umständen trotz Erhöhung des osmotischen Wertes in diesen keine Spaltenvergrößerung eintreten kann. Es ist somit außerordentlich schwierig, die Reaktion der Schließzellen anzugeben, wenn nicht die Größen der osmotischen Zustandsgleichung der Epidermiszellen und der Palissadenzellen bekannt sind. Der Reaktionsmechanismus der Stomata ist in das physiologische Getriebe des

ganzen Blattgewebes einbezogen, und ein autonomes Verhalten der Schließzellen ist in keinem Falle möglich.

Tabelle 4 (nach STÄLFELT 1929).

Reaktions-system	Das Gebiet des Wasservorrates, in dem das Reaktions-system dominiert	Primäre Ursache der Reaktion	Reaktions-mechanismus	Stomatavariation	Reaktions-mechanismus	Primäre Ursache der Reaktion
Passives	Supra-optimales	Wasser-vorrat sinkt	Druck der Epidermis-zellen sinkt	Geschlossen → offen		
				Geschlossen ← offen	Druck der Epidermis-zellen steigt	Wasser-vorrat steigt
Photo-aktives	Optimales	Licht	Osmot., od. Kolloid. od. Permeabili-tätsver-änderungen	Geschlossen → offen		
				Geschlossen ← - offen	Osmot., Kolloid. od. Permeabili-tätsver-änderungen	Dunkel
Hydro-aktives	Suboptimales	Wasser-vorrat steigt	Osmot., Kolloid. od. Permeabili-tätsver-änderungen	Geschlossen → offen		
				Geschlossen ← - offen	Osmot., Kolloid. od. Permeabili-tätsver-änderungen	Wasser-vorrat sinkt

Es ist somit auch sehr wohl möglich, daß „in vollem Turgeszenz-zustand“ des Blattes die Spalten weit geöffnet sind, während STÄLFELT in seiner Analyse davon ausgeht, daß auf den Schließzellen ein Druck der Epidermiszellen lastet, der erst im optimalen Gebiet des Wasser-

gehalten aufgehoben ist. Es kommt, wie wir auf Grund der Kombination der osmotischen Zustandsgleichung verschiedener Systeme (Schließzellen—Epidermiszellen—Palisadenzellen) zeigen konnten, nur darauf an, wie die osmotischen Zustandsgrößen der verschiedenen Zellarten „aufeinander abgestimmt“ sind.

Beim Ineinandergreifen der Faktoren, welche die osmotischen Zustände bedingen, ist es ganz verständlich, daß die Gewebe innerhalb kurzer Zeiträume mehr oder weniger starke Veränderungen erfahren

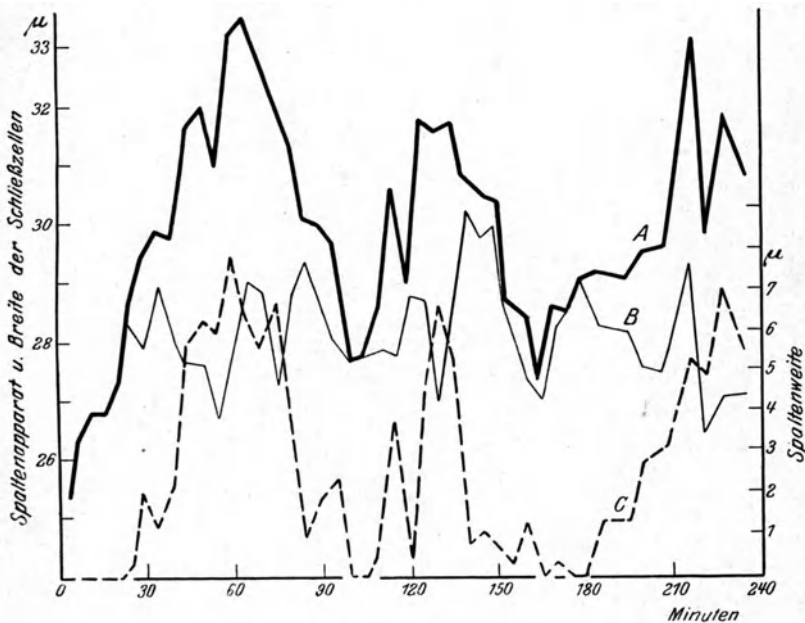


Abb. 13. Die Pulsation der Stomatazellen von *Vicia Faba* während des photischen Öffnungsverlaufes. Kurve A: Breite des Spaltenapparates, in Kurve B: Breite der Schließzellen, in Kurve C: Breite des Stomataporus. Nach STÄLFELT (1928 und 1929).

können, wenn die Saugdruckgefälle dauernd durch Transpiration und Wassernachschub verändert werden. Solange das völlige Gleichgewicht im Wasseraustausch nicht erreicht ist, werden sich immer Schwankungen in einem Gewebeverband bemerkbar machen, sei es, daß wir die osmotischen Werte, die Turgordrucke, die Saugdrucke, die Saugdruckgefälle oder die Zellvolumina messen. STÄLFELT (1929a), AGAMOV (1927) konnten die „Pulsationen“ von Blattgeweben und als speziellen Fall auch die „Pulsation“ der Schließzellen messend verfolgen. In Abb. 13 sind die Schwankungen der Breite des Schließzellenapparates, sowie der Schließzellen und die Breite der Spalten innerhalb 4 Stunden während des photischen Öffnungsverlaufes dargestellt. STÄLFELT verfolgte nicht nur die Schwankungen der Stomata allein, sondern er konnte diese auch an

dem die Schließzellen umgebenden Gewebe feststellen. Die Pulsation der Schließzellen, der Epidermiszellen und Palissadenzellen verlaufen nun nicht synchron, was nach unseren obigen Ausführungen auch nicht zu erwarten ist. Auf die Frage der „Bedeutung“ der Pulsationen, vor allem ob sie mit der Pulsationstheorie von BOSE verquickt werden darf, braucht hier nicht eingegangen zu werden, da wir vom transpirationstheoretischen Standpunkt aus den Wasseraustausch in seiner Abhängigkeit vom Saugdruckgefälle beurteilen müssen, ohne dabei Permeabilitätsänderungen zu vernachlässigen. Im übrigen hat THODAY (1910) Volumschwankungen innerhalb 10 Minuten bei vorübergehender Bewölkung feststellen können.

Die Tatsache, daß der Reaktionsmechanismus der Stomata auf Veränderung des Zellvolumens beruht, zeigt, daß die Probleme des Licht-, Temperatur- und anderen Stoffeinflusses nur unter den Gesichtspunkten der Wasserbilanz betrachtet werden können. Ohne Wasseraustausch kann keine Stomatavariation erfolgen!

Es soll damit keineswegs geleugnet werden, daß nicht die anderen Faktoren des Zellmechanismus bei der photoaktiven Reaktion der Schließzellen ebenso zu beachten sind wie eine Veränderung des osmotischen Wertes und des Saugdruckpotentials. Wenn wir die Permeabilität als Ausdruck eines Diffusionswiderstandes ansehen, so wird naturgemäß jede Veränderung der Permeabilität den Wasseraustausch verzögern oder beschleunigen, je nachdem der Widerstand sich vergrößert oder verkleinert (siehe S. 574). Daß gerade das Licht die Permeabilität stark verändert, ist in manchen Fällen wahrscheinlich gemacht (siehe S. 611); wenn aber damit eine Volumveränderung der Zellen eintritt, so *muß* ein Saugdruckpotential vorhanden sein, das sich durch die Permeabilitäts-erhöhung rascher oder langsamer ausgleichen kann. Auf diese Fragen kommen wir später zurück, hier genügt die Tatsachenfeststellung, daß eine Volumveränderung der Schließzellen nur auf Wasseraufnahme oder Wasserabgabe zurückzuführen ist. Ob die osmotischen Leistungen zur Beförderung der Wasserquantitäten allein ausreichend sind, oder ob noch andere Energien sich an dem Wasseraustausch beteiligen, sei dahingestellt. Der Forschung steht hier ein weites Feld der Untersuchung offen. Sicherlich wird die Analyse die sichersten Resultate ergeben, wenn sie analytisch-quantitativ angestellt wird.

Auf die Untersuchungen, ob die Transpiration proportional der Stomatavariation folgt, sind wir bisher nicht weiter eingegangen. Wir behandeln diese Frage zweckmäßig in einem anderen Abschnitt (Das Welken der Transpirationssysteme, siehe S. 617), um Wiederholung zu vermeiden. Hier sei nur erwähnt, daß der Transpirationsgang durch die Variationsbewegung der Stomata einen unregelmäßigen Verlauf aufweist, der gelegentlich als Rhythmus ausgegeben wird. Ob die Verwendung dieses heute so beliebten Ausdruckes einer Kritik standhält, sei

dahingestellt. Es liegen noch zu wenig zuverlässige, über große Zeiträume sich erstreckende Messungen vor, so daß in den meisten Fällen weder von einem Stomatarhythmus, noch von einem Transpirationsrhythmus gesprochen werden kann.

Wenn KAMERLING (1914) bei seinen Versuchen mit *Viscum album* und *Rhipsalis* findet, daß bei einem Gewichtsverlust von 1—4 vH des Anfangsgewichtes durch Transpiration diese zunimmt und erst bei etwa 6—10 vH eine Abnahme eintritt, so spricht dies dafür, daß die anfängliche Transpirationssteigerung darauf beruht, daß die Stomata sich bei beginnendem Wasserverlust weiter öffnen (Übertritt vom supraoptimalen Wasservorrat zum optimalen). Erst mit fortschreitender Wasserabgabe und dadurch bedingter Deturgeszenz der Schließzellen wird die Spaltenverengung zu einer Transpirationserniedrigung führen.

In welchem Maße die Transpiration durch die Wasserbilanz der Kutikula und der Stomata funktioniert wird, werden wir später erörtern (siehe S. 622).

#### 4. Die Abhängigkeit der Transpirationssysteme von der Temperatur.

Wir betrachteten bisher die Vorgänge des Wasseraustausches der Transpirationssysteme als isotherm. Wir wenden uns nunmehr dem Einfluß der Temperatur auf die physiologische Komponente der Transpiration zu.

Ist der Einfluß der Temperatur auf die physikalische Komponente der pflanzlichen Transpiration quantitativ zu erfassen, so ist die Temperatureinwirkung auf die physiologische Komponente recht vielseitig und noch wenig geklärt.

Die älteren Arbeiten von MÜLLER (1871), EBERDT (1889) und DARWIN (1898) enthalten Angaben über eine Öffnungsbeschleunigung der Stomata bei Temperaturerhöhung, während SCHWENDENER (1882) und KOHL (1886) keine Temperaturbeeinflussung feststellen konnten. Die Verschiedenheiten der Versuchsausführung und der Versuchsobjekte lassen keinen brauchbaren Vergleich zu, zumal systematisch durchgeführte Versuche in den genannten Arbeiten fehlen. Beiläufige Angaben über die Temperatur und Stomatabewegungen in verschiedenen Arbeiten sind ohne Wert.

Die Abhängigkeit der Stomatabewegung von der Temperatur ist von LOFTFIELD (1, 1921), ZALINSKI (1921), STÄLFELT (1928) und KERL (1929) erneut untersucht worden.

LOFTFIELD maß die Öffnungsweite der Spalten bei verschiedenen Temperaturen, indem er seine Versuchspflanze, *Medicago sativa*, vom Dunkeln ins Licht brachte. Die maximale Öffnungsweite wurde bei 0° C in 8 Stunden, bei 10° in 4, bei 20° in weniger als 2 und bei 30° in ungefähr

1 Stunde erreicht (Abb. 14). Dieses Ergebnis stimmt mit dem VAN'T HOFF'schen Gesetz der Abhängigkeit der chemischen Reaktionsgeschwindigkeit von der Temperatur überein. Die Verdoppelung der Reaktionsgeschwindigkeit bei einer Temperaturerhöhung um  $10^{\circ}$  erwies sich bei anderen physiologischen Prozessen innerhalb gewisser Grenzen gültig. Dieser in erster Annäherung an das VAN'T HOFF'sche Gesetz gültige Reaktionsverlauf der Stomataöffnung bedarf jedoch noch weiterer Analysen, da über die Einzelfaktoren der Reaktion noch wenig bekannt ist.

ZALINSKI fand bei hohen Temperaturen ( $39^{\circ}$ ) bei Lichtausschluß eine starke Hydrolyse der in den Schließzellen enthaltenen Stärkekörner. Ein maximales Öffnen der Spalten trat bei Hafer schon nach 4 Stunden, bei Weizensorten nach 4—11, bei Roggen nach 22, bei Gerste nach 30

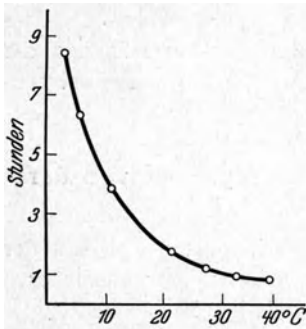


Abb. 14. Die Öffnungszeiten der Spaltöffnungen von *Medicago sativa* bei verschiedenen Temperaturen.  
Nach LOFTFIELD (I, 1921).

und bei Korn nach 22 Stunden ein, während zu dieser Zeit die Stomata der Hirse noch geschlossen blieben. In bezug auf Erhöhung des osmotischen Wertes durch die Stärkeverzuckerung ist diese Reaktion verständlich, da mit Erhöhung des osmotischen Wertes eine Turgorsteigerung in den Schließzellen sehr wahrscheinlich ist. Da die Versuchszeiten in diesen Versuchen relativ lange ausgedehnt wurden, bleibt es weiteren Untersuchungen vorbehalten, ob unter den natürlichen Umständen eine Thermoreaktion der Stomata im Sinne der Versuche von ZALINSKI stattfindet, zumal STÄLFELT bei Dunkel-

versuchen mit *Vicia Faba* im Temperaturbereich von  $20$ — $30^{\circ}$  keine Beeinflussung der Schließzellen durch die Temperatur beobachten konnte. Bei Lichtversuchen zeigte die motorische Phase der Spaltöffnungsbewegung (siehe S. 607) keine Temperaturabhängigkeit. Die Spannungsphase wies, wie in anderen Versuchen (siehe S. 608), zu starke Streuungen auf, ohne eine Gesetzmäßigkeit erkennen zu lassen. Nur bei den Pulsationsbewegungen der Schließzellen (siehe S. 591) konnte STÄLFELT bei Temperaturerhöhung stärkere Amplituden nachweisen.

Ob bei den vergleichbaren Versuchen von LOFTFIELD und STÄLFELT (letzterer setzte sich mit den Befunden von LOFTFIELD nicht auseinander) die abweichenden Ergebnisse sich auf spezifische Verschiedenheiten der Versuchspflanzen zurückführen lassen, sei dahingestellt.

KERL (1930) konnte im Licht und im Dunkeln bei Temperaturveränderungen von  $20^{\circ}$  auf  $30^{\circ}$  keine Spaltenveränderung feststellen.

Die Entscheidung der Frage, in welchem Maße die physiologische Komponente der Transpiration von der Temperatur abhängt, ist mit der Kenntnis der Thermoreaktion der Stomata allein nicht herbeizuführen.



vielmehr muß die Analyse zunächst die Temperaturabhängigkeit der Protoplasma- und Zellwandpermeabilität für Wasser in Angriff nehmen. Die Erforschung des Temperatureinflusses auf die Permeabilität ist nicht nur für die Schließzellenbewegung von Wichtigkeit, sondern kommt für das „transpirierende Mesophyll“ und die transpirierende Epidermis ebenso sehr in Betracht. Wenn wir hier nur den Einfluß der Temperatur auf die Permeabilität für Wasser kurz darstellen und für andere Stoffe außer acht lassen, so ist dies durch die Abgrenzung unserer Darstellung gerechtfertigt. Der Grad der endosmotischen und exosmotischen Vorgänge von Salzen, Zuckern usw. bei verschiedener Temperatur kann natürlich indirekt auf die physiologische Komponente der Transpiration großen Einfluß haben, wie auch Temperaturveränderungen auf andere Prozesse des Protoplasmas (Viskosität, Quellung, Oberflächenspannung und anderes mehr) und der Zellvakuole (Reaktionsgeschwindigkeit chemischer Umsetzungen) von der größten Bedeutung sind. Die Behandlung dieser Fragen steht uns hier nicht zur Aufgabe.

KRABBE (1898) fand bei seinen Untersuchungen am Markgewebszylinder von *Helianthus annuus* bei 0° und 20° durch Wasseraufnahme Verlängerungen nach 10—30 Minuten, die sich wie 1:4,22 verhielten. Nach seinen Berechnungen, die sich auf den Ferrocyankupferniederschlag der PFEFFERSchen Zelle beziehen, wird durch eine Temperatursteigerung von 0° auf 20° die Geschwindigkeit der Wasserbewegung etwa verdoppelt.

VAN RYSELBERGHE (1902) fand in seinen Versuchen mit Zellen von *Tradescantia discolor* und *Spirogyra* bei steigenden Temperaturen folgende Relativzahlen für die Wasserpermeabilität, die auch für Kaliumnitrat, Glycerin und Harnstoff gelten sollen:

0°	6°	12°	16°	20°	25°	30°
1	2	4,5	6	7	7,5	8

DELFF (1916) behandelt dieses Versuchsergebnis kritisch und findet bei richtiger Deutung der Versuche VAN RYSELBERGHES, daß sie mit seinen exakt ausgeführten Messungen übereinstimmen, denen für unsere Frage größte Bedeutung zukommt.

DELFF führte seine Versuche mit Gewebestreifen von Zwiebelblättern (*Allium sp.*) und Infloreszenzschäften (*Taraxacum officinale*) aus, wobei die Gewebe in schwach molekularen Zuckerlösungen lagen. Der Grad der Gewebeverkürzung kann in bestimmtem Maße als Permeabilitätsgrad gelten. In Abb. 15 sind die Reaktionszeitkurven bei verschiedener Temperatur der *Allium*-Blätter dargestellt, während die Abb. 16 die Grade der Gewebeverkürzung als Funktion der Temperatur (Kurve A für *Allium*, Kurve B für *Taraxacum*) wiedergibt. Die Tabelle 5 enthält die Temperaturkoeffizienten der Permeabilitätserhöhung für Wasser in Stufen von 10° Temperaturdifferenz.

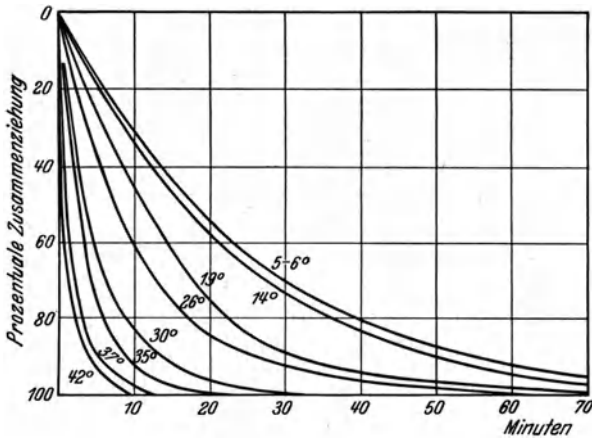


Abb. 15. Prozentuale Zusammenziehung der *Allium*-Blätter bei verschiedener Temperatur. Die hypertotische Lösung, welche die Gewebzusammenziehung bedingt, war 0,18mol Rohrzucker. Nach DELF (1916).

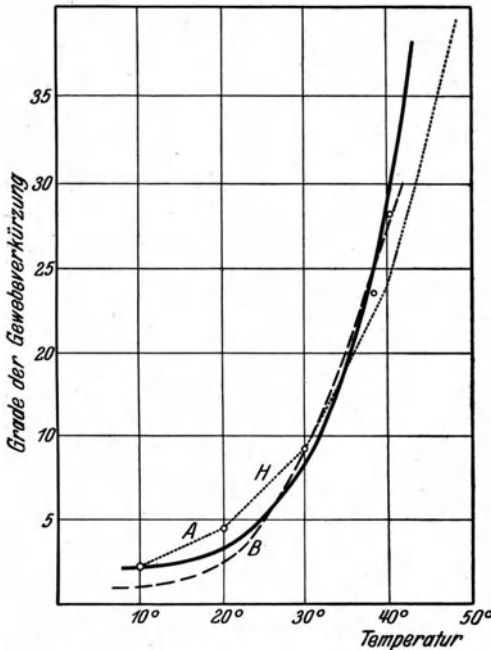


Abb. 16. Der Grad der Gewebverkürzung von *Allium*-Blättern (dickausgezogene Kurve A) und *Taraxacum*-Infloreszenzschäften (Kurve B) bei verschiedener Temperatur unter gleichen osmotischen Außenbedingungen. Die Kurven zeigen die Temperaturbeeinflussung der Permeabilitätsveränderung des Protoplasmas. Zum Vergleich ist die Kurve der Temperaturabhängigkeit physikalisch-chemischer Reaktion nach VAN'T HOFF (Kurve H) mit eingezeichnet. Nach DELF (1916).

Ob diese Befunde mit den Ergebnissen von STÄLFELT in Übereinstimmung zu bringen sind, muß abgewartet werden, da die Schließzellen hinsichtlich der Temperatur sich vielleicht anders verhalten als die von DELF geprüften Objekte und die Permeabilität für Wasser nicht allein ausschlaggebend ist für die Gewebekontraktion.

STÄLFELT weist übrigens darauf hin, daß für viele photochemische Reaktionen der Temperaturkoeffizient annähernd gleich 1 gesetzt werden kann; ob bei den Versuchen von DELF Lichtinduktionen vorhanden waren (siehe S. 611), ist der Arbeit nicht zu entnehmen. Die Versuchs-

Tabelle 5 (nach DELF 1916).

Temperatur	Alliumblätter	<i>Taraxacum</i> - Infloreszenzschacht
5°—15°	1,4	—
10°—20°	1,5	2,3
15°—25°	2,0	3,3
20°—30°	2,6	3,8
25°—35°	2,9	3,0
30°—40°	3,0	2,6

ergebnisse von LOFTFIELD lassen sich jedoch mit denen von DELF gut in Einklang bringen. In Abb. 16 entspricht die *H*-Kurve dem VAN'T HOFFSchen Gesetz. Auf alle Fälle ist das Ergebnis der Versuche von DELF deshalb für die Analyse der physiologischen Transpirationskomponente von der größten Wichtigkeit, da es für das Transpirationsproblem der Kutikular- und Mesophylltranspiration einen Schlüssel bietet. Daß durch Temperaturerhöhung ein Austrocknen, eine Entquellung der Zellmembran eintreten kann infolge gesteigerten Wasserdampfaustausches, ist nicht von der Hand zu weisen. In welchem Maße die Permeabilität von Wasser darunter leidet, ist schwer zu sagen. Eine Turgorsteigerung der Schließzellen durch Permeabilitätserhöhung kann beispielshalber bei Temperaturerhöhung auf Kosten der Nachbarzellen erfolgen, zugleich kann aber die transpirierende Außenseite der Zellen durch Entquellung eine Permeabilitätserniedrigung erfahren, so daß sich beide Reaktionen mehr oder weniger kompensieren. Ob diese Annahme richtig ist, müssen weitere Untersuchungen entscheiden.

Ist bei erhöhter Temperatur die Permeabilität vergrößert, so kann jedenfalls der Wasseraustausch von Zelle zu Zelle rascher erfolgen (siehe S. 586). Der Diffusionswiderstand der Zellmembranen (bzw. Kutikula) ist dabei erniedrigt, so daß durch Temperaturerhöhung die physiologische Komponente der Transpiration den Wasserdampfaustausch begünstigt.

STILES und JØRGENSEN (1915, 1917) berichten ausführlich über die Temperaturabhängigkeit der Permeabilität pflanzlicher Gewebe. Wenn diese Ergebnisse auch nicht direkt für die physiologische Komponente

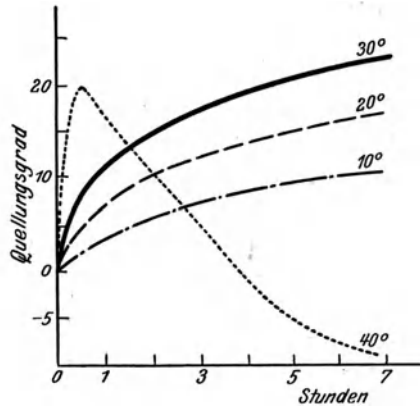


Abb. 17. Temperatureinfluß auf die Quellung der Kartoffel in destilliertem Wasser. Abszisse: Quellungszeit, Ordinate: Quellung in Proz. des Anfangsgewichtes. Nach STILES und JØRGENSEN (1917).

der Transpiration auswertbar sind, so sind die Ergebnisse für die weitere Analyse unserer Frage von der größten Wichtigkeit. Unter Hinweis auf Abb. 17 ist der wechselnde Temperatureinfluß unverkennbar, so daß nicht schlechthin von einer Permeabilitätsförderung der Temperatur gesprochen werden kann.

Da die physikalische und physiologische Komponente der Transpiration in bezug auf die Temperatur in dem Blattsystem verschieden angreifen, darf es nicht wundernehmen, daß viele Untersuchungen, wie bereits im I. Teil (S. 93) erwähnt wurde, zu widersprechenden Daten führten.

Aus ökologischen Untersuchungen kann daher, was den Temperaturfaktor der Transpiration anlangt, kaum ein sicherer Schluß gezogen werden.

COPELAND (1896), PANTANELLI (1904), LIDFORSS (1907), WINKLER (1913), BUCHHEIM (1915), MEYER (1915) und URSPRUNG u. BLUM (1916) stellten einen Einfluß der Temperatur auf den osmotischen Wert fest, obgleich die Analyse in keinem Fall ganz zuverlässig angestellt wurde. Die einen Untersuchungen ergaben zwischen der warmen und kalten Jahreszeit Unterschiede in den osmotischen Werten bei Grenzplasmolyse, wobei im Winter meist höhere Werte (etwa zweifache im Maximum) gemessen werden konnten (siehe Tabelle 6 u. 7). Ist bei diesen Untersuchungen recht schwierig anzugeben, ob die Veränderung des osmotischen Wertes nur auf den Temperaturwechsel zurückzuführen ist, so können die Untersuchungen bei künstlicher Temperaturveränderung eher Anspruch auf Eindeutigkeit machen, wengleich letztlich die Frage des Temperatureinflusses so sehr mit allen Zellproblemen des Massenaustausches, der Permeabilität usw. verkettet ist, daß ein einheitliches Versuchsergebnis nicht erwartet werden darf. Solange nur die Lufttemperatur angegeben wird und nicht die Eigentemperatur des Systems, können die Resultate nur in erster Annäherung gelten. COPELAND (1898), PANTANELLI (1904), BUCHHEIM (1915) und URSPRUNG u. BLUM (1916) fanden bei Temperaturerniedrigung unter Null eine Erhöhung des osmotischen Wertes, wie beispielsweise die Tabelle 6 u. 7 angibt.

Tabelle 6 (nach BUCHHEIM 1915).

Untere Blattepidermis	15°	-1°	-4°
<i>Vinca minor</i> . . . . .	0,70	1,00	1,15
<i>Genista tinctoria</i> . . . . .	0,50	0,60	0,85
<i>Bromus tectorum</i> . . . . .	1,10	1,20	1,40
<i>Saxifraga aizoides</i> . . . . .	0,20	0,35—0,45	0,35
<i>S. Aizoon</i> . . . . .	0,35	0,60	0,70
<i>Primula auricula</i> . . . . .	0,60	0,80	0,85
<i>Anemone hepatica</i> . . . . .	0,50	0,80	0,80
<i>Veronica Beccabunga</i> . . . . .	0,40	0,60	0,70
<i>Taraxacum officinale</i> . . . . .	0,35	0,50	0,60

Bei Erhöhung der Temperatur trat jedoch in manchen Fällen (COPELAND, URSPRUNG u. BLUM) auch bei steigender Temperatur eine Erhöhung des osmotischen Wertes ein. Die Daten von URSPRUNG u. BLUM, Mittelwerte des ganzen Blattgewebes von *Helleborus foetidus*, sind in der Tabelle zusammengefaßt.

Tabelle 7 (nach URSPRUNG u. BLUM 1916).

Temperatur. .	-5°	-1°	10°	12,5°	16°	18°
osm. Wert . .	0,633	0,615	0,588	0,494	0,537	0,553

Da bei natürlichen Bedingungen mit einer Temperaturerniedrigung meist eine Erhöhung des Dampfdruckes in der Luft eintritt, kann eine Steigerung des osmotischen Wertes bei Temperaturerniedrigung gleichsinnig bei der Vergrößerung der Wassersättigung des Gewebes mitwirken.

##### 5. Die Abhängigkeit der Transpirationssysteme vom Licht.

Das Licht kommt für die physikalische Komponente der Transpiration nur insoweit in Betracht, als durch die Lichtabsorption eine Temperaturerhöhung in dem Blattsystem eintritt, wodurch die Dampfspannung gesteigert und das Dampfdruckpotential: System/Außenluft vergrößert wird. Der Lichteinfluß auf die physiologische Komponente ist prinzipiell nicht so kurz anzugeben, und die quantitative Analyse ist erst in den letzten Jahren durch eine Reihe erfolgreicher Arbeiten eingeleitet worden. Für die Analyse ist eine Scheidung des Lichteinflusses auf die Permeabilität der Zelle schlechthin und die Stomatabewegung von Vorteil, wobei die Schließbewegungen der Stomatazellen sich hauptsächlich auf Permeabilitäts- und osmotische Zustände gründen. Die durch das Licht induzierte Stomatabewegung kann infolge der Porus-erweiterung bzw. Verengung den Diffusionswiderstand für Wasserdampf erhöhen oder erniedrigen und zugleich die Permeabilität des Mesophylls und der Epidermis derart verändern, daß der Widerstand des Dampfdruckpotentials: Blattsystem/Luft vergrößert oder verkleinert wird (siehe S. 574). Da die Transpiration des von dem Blattsystem verfügbar gemachten Wassers gemäß dem Dampfdruckpotential (siehe I. Teil, S. 34 ff. u. 40 ff) erfolgt, kann man mit gewisser Berechtigung von einer Lichtwirkung auf die Transpiration sprechen. Vom physikalischen Standpunkt aus geurteilt, ist jede auf Lichtinduktion hervorgerufene Reaktion eine Systemveränderung (siehe Teil I, S. 128). Die Reaktionen integrieren sich in der physiologischen Komponente der pflanzlichen Transpiration. Damit kommen keineswegs die Veränderungen in der Epidermis, den Schließzellen und dem Mesophyll allein für den Wasserdampfaustausch in Betracht, vielmehr sind die Faktoren der physiologischen Komponente der Transpiration so sehr in dem gesamten Stoffwechsel der Pflanzen verankert, daß sie sich ohne die Ergebnisse der Assimilations- und Atmungsphysiologie nur fragmentarisch darstellen

lassen (siehe S. 638). Es führte zu weit, wenn auch nur die wichtigsten Resultate dargetan würden. Hier können nur solche Arbeiten angeführt werden, die für die Transpirationsfrage einen direkten Beitrag liefern.

Unter Hinweis auf Abb. 18 sei vorweggenommen, daß wir in manchen Fällen zwischen der photischen Spaltöffnungsbewegung und dem Transpirationsverlauf eine gewisse Übereinstimmung haben. Die Analyse gestaltete sich verhältnismäßig einfach, wenn diese Übereinstimmung immer vorhanden wäre. Zahlreiche, wenn auch nicht immer zu-

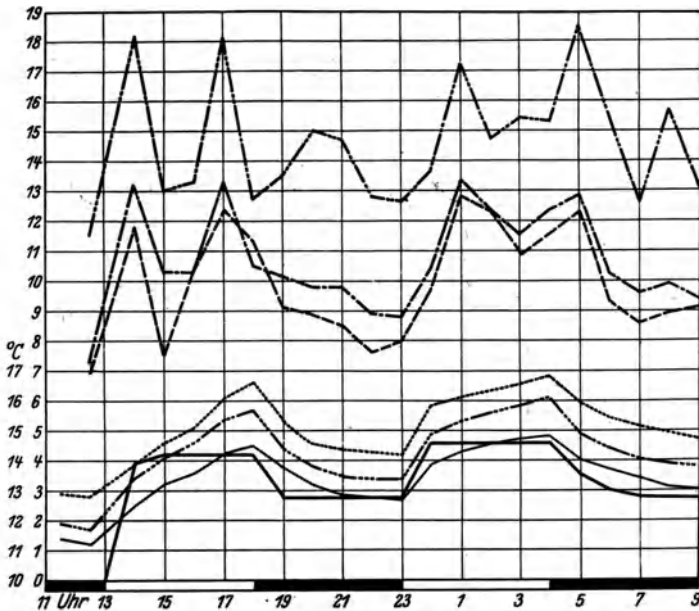


Abb. 18. Transpiration und Spaltöffnungsbewegung von *Bellis perennis* in einem Licht-Dunkelversuch. (Schwarze Abszissenstücke: Dunkelheit.) Belichtung 1000 Watt (Abst. 100 cm). Kurve der Spaltöffnungsbewegung: ———, Kurve der Transpiration: — — — — Pflanze 1, - - - - - Pflanze 2, - · - · - Pflanze 3, ······· Lufttemperatur, ———— Temperatur des feuchten Thermometers, ———— Blattemperatur. Nach KERL (1929).

verlässige Untersuchungen zeigten jedoch, daß häufig „Stomatakurve“ und „Transpirationskurve“ nicht gleichsinnig verlaufen. Wir kommen weiter unten darauf zurück (siehe S. 627).

Die Ergebnisse der älteren Untersuchungen über die Lichtwirkung auf die Transpiration, die auf HALES (1727), GUETTARD (1748), SENEBIER (1800) und UNGER (1855, 1857) zurückgehen und die von BURGERSTEIN (I, 1904) zusammengestellt sind, lassen sich nicht brauchbar auswerten. Entgegengesetzte Befunde sind letzten Endes oft bei den zumeist mangelhaften Versuchsanstellungen keine Widersprüche, da die Größe der meisten physikalischen und physiologischen Faktoren unbestimmbar waren. Schon allein über Lichtstärke und Lichtmenge liegen

keine zuverlässigen Angaben vor, abgesehen davon, daß die Definition der Lichtabsorption außerordentlich schwierig ist (siehe I. Teil S. 65). Wenn wir über einige Ausnahmen hinwegsehen, ist das Ergebnis von etwa 50 Untersuchungen des letzten Jahrhunderts, daß die Transpiration im Licht mehr als im Dunkeln und mit wachsender Lichtintensität gesteigert wird. Die Erklärung, daß durch die Lichtinduktion die Spalten der Schließzellen sich vergrößern (von H. VON MOHL 1856 entdeckt) und dadurch der Diffusionswiderstand erniedrigt wird, lag nahe, wie umgekehrt eine Diffusionswiderstandserhöhung beim Spaltenschluß, der nach VON MOHL u. LEITGEB (1886) nicht nur beim Verdunkeln, sondern auch beim Welken eintritt, eine Transpirationserniedrigung mit sich bringen mußte.

Ein spezielles Ergebnis, das sich aus den Untersuchungen von WIESNER (1877) und KOHL (1886) gewinnen ließ, die Nachwirkung des Lichtes auf die Schließzellen, hat heute erhöhtes Interesse und sei hier vorweggenommen. Es spricht nämlich dafür, daß das Licht nicht allein dadurch einen transpirationsfördernden Einfluß hat, weil das Blatt durch Lichtabsorption eine Temperaturerhöhung erfahren kann (siehe Teil I, Energetik der Transpiration, S. 62 ff.), sondern weil die physiologische Komponente beeinflußt wurde. Die Entscheidung der Frage, in welchem Maße die transpirationsfördernde Wirkung der physikalischen Komponente angehört (Temperaturerhöhung), konnte experimentell am sichersten mit monochromatischem Licht entschieden werden. Da vom Chlorophyll die blauen Lichtstrahlen am stärksten absorbiert werden (die Absorption im Rot ist nicht unbeträchtlich), mußten sie auch den stärksten Transpirationseffekt gegenüber den langwelligen Strahlen aufweisen. Diese Ansicht ist zuerst von WIESNER (1877) vertreten worden, DEHERAIN (1869, 1877) war jedoch auf Grund seiner Untersuchungen der Ansicht, daß die für das menschliche Auge am hellsten wirkenden Strahlen die Transpiration fördern und daß die Transpirationswirkung nicht auf einer Temperatursteigerung durch das eingestrahelte Licht beruht.

Das Versuchsergebnis von WIESNER wurde durch die Arbeiten von COMES (1879, 1880), NOBBE (1881), HELLRIEGEL (1883), HENSLOW (1887), WOLLNY (1894), DARWIN (1898), BUSCALIONI u. POLLACI (1904), LECCLERC DU SABLON (1911, 1912) u. a. bestätigt. Die verschiedenen Spektralbezirke wiesen bei all diesen Versuchen jedoch verschiedene Lichtenergie auf, so daß die Befunde keine zuverlässigen Ergebnisse darstellen. Sie können somit hier übergangen werden, zumal BURGERSTEIN (I, 1904, 1920) die wichtigsten Resultate dieser Arbeiten ausführlich mitteilt.

IWANOFF u. THIELMANN (1923) experimentierten im Spektrum eines Prismas und mit Farbküvetten, wobei die eine Farbe ungefähr die Strahlen von 760  $\mu\mu$  bis 550  $\mu\mu$ , die andere die von 530  $\mu\mu$  bis 400  $\mu\mu$  umfaßte. Vor allem wurde darauf geachtet, daß die auf das Blatt einstrahlende Lichtenergie möglichst die gleiche war. Ob die vom Blatt absorbierte

Lichtenergie in beiden Fällen jedoch die gleiche war, muß dahingestellt bleiben, da über die Reflexionen des Lichtes bei Laubblättern noch wenig Zuverlässiges bekannt ist (vgl. URSPRUNG I, 1903, BROWN u. ESCOMBE I, 1905). In Abb. 19 ist ein Versuchsergebnis von IWANOFF u. THIELMANN dargestellt, das mit lebenden, eingetopften Pflanzen von *Cyperus alternus* gewonnen worden ist. Da die Stomatabewegung nicht allein eine photische ist, sondern noch von einer Reihe anderer Faktoren, vor allem der Wasserbilanz des ganzen Blattes abhängt (siehe S. 575), wurde die Pflanze, um die Lichtwirkung deutlich zu machen, abwechselnd in blaues und rotes Licht gebracht und vor dem Übergang von der einen

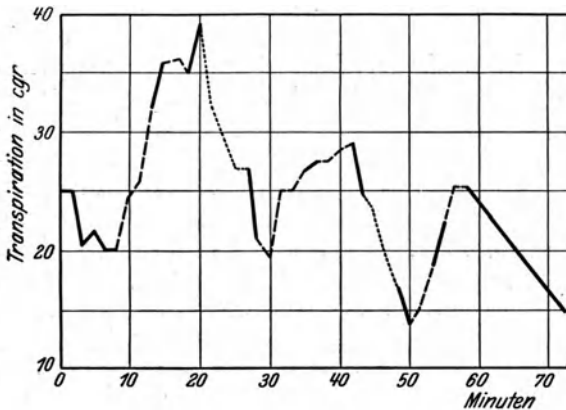


Abb. 19. Transpiration von *Cyperus alternus* in monochromatischem Licht und im Dunkeln. Ausgezogene Linie: dunkel, gestrichelte Linie: blaues Licht ( $530 \mu\mu$ — $400 \mu\mu$ ), punktierte Linie: rotes Licht ( $760 \mu\mu$ — $550 \mu\mu$ ). Nach IWANOFF u. THIELMANN (1923).

Farbe zur andern kurz verdunkelt. Die Transpirationsraten sind in Zentigramm Gewichtsverlust pro 10 Minuten ermittelt. Die Kurve der Abb. 19 läßt ganz deutlich erkennen, daß eine Nachwirkung der Lichtinduktionen vorliegt, und zwar immer im Sinne der vorangegangenen Lichtreak-

tionen. Im blauen Licht ist stets eine Transpirationssteigerung, im roten Licht eine Transpirationsverminderung festzustellen, wengleich nach der 30. Minute bei der „Blaureaktion“ noch eine „Rotwirkung“ zu erkennen ist. Der Transpirationsverlauf im Dunkeln verläuft nach einer Rotinduktion absteigend, nach einer vorangegangenen „Blauinduktion“ aufsteigend, von Ausnahmen abgesehen. Die von THIELMANN u. IWANOFF mitgeteilten Daten sind nicht vollständig genug, um die Frage der Transpiration in den verschiedenen Lichtbezirken zu klären, vor allem sind Versuche in monochromatischem Licht in den verschiedensten Bezirken erforderlich.

Einwandfrei stellten IWANOFF u. THIELMANN wohl fest, daß die Transpirationssteigerung im blauen Licht nur bei lebenden Blättern eintritt und daß die Transpirationsraten abgetöteter Blätter im Rot und Blau annähernd gleich sind. Die „Erwärmungstheorie“ der gesteigerten Transpiration im blauen Licht, die auf WIESNER zurückgeht, ist auf Grund dieser Untersuchungen nicht mehr haltbar, womit natürlich der Wärmeeffekt durch Lichtabsorption nicht geleugnet wird. BONNIER u.



MANGIN (1884) stellten schon früher bei Champignonpilzen fest, daß eine Verdunstungssteigerung im Lichte nur bei lebenden, nicht bei abgetöteten Pilzen vorhanden ist.

Ist eine Steigerung der Transpiration nach der Arbeit von IWANOFF u. THIELMANN im kurzwelligen Licht des Spektrums wahrscheinlich, so enthält die Arbeit keine Angaben über die photische Reaktion der Spaltöffnungen. Somit läßt sich auch nicht angeben, in welchem Maße die Stomatavariation in den Verlauf der Transpiration eingreift, so daß gegebenenfalls die gesamten Transpirationsschwankungen in den verschiedenen Spektralbezirken des Lichtes, allein durch die Stomatavariationen geklärt werden könnten. Ehe wir die photische Reaktion der Stomata weiter analysieren, ist zunächst die Frage zu klären, ob die Schließzellenbewegung eine Abhängigkeit von Lichtstrahlen verschiedener Wellenlänge zeigt.

KOHL (1895) fand bei seinem mit dem Spektrophor ausgeführten Versuchen für die Strahlen von  $700\ \mu\mu$  —  $650\ \mu\mu$  das Maximum der Spaltenweite und in dem Strahlenbereich von  $480\ \mu\mu$  —  $430\ \mu\mu$  ein zweites, weniger großes. Wirksam sind nach KOHL die roten und blauen Strahlen, wirkungslos die gelben, grünen, violetten, ultravioletten und ultraroten. DARWIN (I, 1898) stellte ebenfalls im Spektrallicht im Bereich der Wellenlänge  $700\ \mu\mu$  —  $650\ \mu\mu$  die größte Stomataapertur fest und LLOYD (I, 1908), der mit Farbfiltern experimentierte, fand zwischen  $700\ \mu\mu$  und  $540\ \mu\mu$  die größte Öffnung, bei  $480\ \mu\mu$  —  $420\ \mu\mu$  eine schwächere. Da bei den Versuchen von KOHL, DARWIN und LLOYD nicht dafür gesorgt war, daß in den verschiedenen Spektralbezirken dieselbe Lichtenergie auf die Schließzellen einstrahlte, können sie nicht als quantitative Messungen gelten. Abgesehen davon läßt sich bei diesen Untersuchungen nicht sagen, ob die optimale Wasserbilanz der Stomata (siehe S. 590) verwirklicht war, so daß sehr wohl die Photoreaktion durch andere Reaktionen verstärkt oder aber vermindert sein konnte. URSPRUNG (1918), der bei seinen umfassenden Untersuchungen über die Bedeutung der Wellenlänge für die Stärkebildung einige Prüfungen mit gleicher Energie über das Verhalten der Stomata anstellte, fand, daß die Spalten von *Phaseolus*-Blättern bei Einwirkung der Strahlen von  $650\ \mu\mu$  weiter geöffnet waren als bei den Strahlen von  $410\ \mu\mu$  Wellenlänge. Im Ultrarot konnte URSPRUNG ebenfalls eine Spaltenverengung feststellen.

Das Problem der Stomatavariation in monochromatischem Licht bedarf noch weiterer Untersuchungen. Wird den bisherigen Untersuchungen gemäß die Maximalapertur im langwelligen Licht erreicht, so kann auf keinen Fall die Transpiration durch blaue Lichtstrahlen auf einer Erniedrigung des Diffusionswiderstandes der Stomata beruhen. Die Transpirationssteigerung bei kurzwelligem Licht, wobei, wie oben auseinandergesetzt, die Stomataaperturen gegenüber dem langwelligen verengt sind, muß somit eine andere Erklärung finden.

Wenn wir von der Hypothese absehen, daß das Licht bei der photischen Reaktion der Spaltöffnungen nur eine katalytische ist, kann das Problem der Lichtreaktion der Stomata im Licht verschiedener Wellenlängen nur unter dem energetischen Gesichtspunkt der Lichtwirkung betrachtet werden. Die quantitative Analyse der Kohlensäureassimilation im Lichte verschiedener Wellenlänge durch das Chlorophyll in der lebenden Pflanze führte in den letzten Jahren zu dem wichtigen Ergebnis, daß die „photochemische Ausbeute“ proportional der Wellenlänge des Lichtes ist. In der folgenden Tabelle 8 sind nach Angaben von WARBURG (1925), die sich auf Untersuchungen mit *Chlorella* von WARBURG u. NEGELEIN stützen, die Quotienten der Lichtwellenlängen ( $\lambda_1/\lambda_4$ ), denen der „photischen Ausbeute“ gegenübergestellt.

Tabelle 8 (nach WARBURG 1925).

Wellenlängen		Verhältnis d. Wellenlängen	photochem. Ausbeute		Verhältnis d. photochem. Ausbeuten
Rot 660 $\mu\mu$ . .	$\lambda_1$		59	$\varphi_1$	
Gelb 578 $\mu\mu$ . .	$\lambda_2$	$\lambda_1/\lambda_2 = 1,10$	54	$\varphi_2$	$\varphi_1/\varphi_2 = 1,09$
Grün 546 $\mu\mu$ . .	$\lambda_3$	$\lambda_1/\lambda_3 = 1,21$	44	$\varphi_3$	$\varphi_1/\varphi_3 = 1,34$
Blau 67 $\mu\mu$ . .	$\lambda_4$	$\lambda_1/\lambda_4 = 9,8^{**}$	34	$\varphi_4$	$\varphi_1/\varphi_4 = 1,44$

Die Abweichung des Quotienten ( $\varphi_1/\varphi_4$ ) wird sich daraus erklären, „daß im Blau neben dem Chlorophyll die Begleitpigmente Xantophyll und Carotin absorbieren“. Von dieser Ausnahme abgesehen, ist die photochemische Ausbeute der Lichtwellenlänge proportional. KOMMERELL (1927) kommt ebenfalls bei der Untersuchung der Lichtwirkung auf die Keimung der Samen zu dem wichtigen Ergebnis, daß die „Ausbeute von Keimlingen“ direkt proportional der Lichtwellenlänge ist. Das Ergebnis ist kurz in der Tabelle 9 zusammengefaßt und erscheint uns für unsere Frage sehr bedeutsam.

Tabelle 9 (nach KOMMERELL 1927).

Wellenlänge d. Lichtes		Verhältnis d. Lichtwellenlängen	Verhältnis der Ausbeuten		
				<i>Nicotiana tabacum</i>	<i>Lythrum salicaria</i>
Dunkelrot 690	$\lambda_1$		$\varphi_1$		
Orange gelb 610	$\lambda_2$	$\lambda_1/\lambda_2 = 1,13$	$\varphi_2$	$\varphi_1/\varphi_2 = 1,14$	$\varphi_1/\varphi_2 = 1,18$
Gelbgrün 575	$\lambda_3$	$\lambda_1/\lambda_3 = 1,20$	$\varphi_3$	$\varphi_1/\varphi_3 = 1,26$	$\varphi_1/\varphi_3 = 1,21$
Grün 555	$\lambda_4$	$\lambda_1/\lambda_4 = 1,24$	$\varphi_4$	$\varphi_1/\varphi_4 = 1,41^*$	$\varphi_1/\varphi_4 = 1,30$
Blaugrün 510	$\lambda_5$	$\lambda_1/\lambda_5 = 1,35$	$\varphi_5$	$\varphi_1/\varphi_5 = 1,73^*$	$\varphi_1/\varphi_5 = 1,54^*$
Violett 435	$\lambda_6$	$\lambda_1/\lambda_6 = 1,58$	$\varphi_6$	$\varphi_1/\varphi_6 = 1,71$	$\varphi_1/\varphi_6 = 1,62$

Auch in dieser Tabelle ist eine gute Übereinstimmung der Quotienten der Lichtwellen und der der Ausbeute an Keimlingen. Die mit \* bezeichneten Abweichungen ließen sich experimentell durch Absorptionserscheinungen der Samenschale erklären.

Nach der Lichtquantentheorie von PLANCK und EINSTEIN ist die Energie das Produkt von Energiequantengröße und Energiequantenzahl.

Der Theorie nach ist nun die Quantenzahl direkt, die Quantengröße umgekehrt proportional der Wellenlänge des Lichtes. Nach WARBURG u. NEGELEIN und KOMMERELL nimmt die spezifische Wirkung gemäß den quantentheoretischen Berechnungen vom Rot nach Blau ab. Es ist nunmehr naheliegend, daß wir für die maximale Apertur der Stomata im Rot die quantentheoretischen Überlegungen heranziehen, daß also die Öffnungsweite der Zahl der Lichtquanten proportional ist und nicht der Lichtenergie.

Freilich ist es nicht ausgeschlossen, daß die Schließzellen sich anders verhalten als die assimilierenden Chlorellen in den Versuchen von WARBURG u. NEGELEIN und die keimenden Samen in den Versuchen von KOMMERELL, eine Prüfung der Lichtquantenreaktion auf die Schließzellen scheint mir aber einer Untersuchung wert. Diese wird bei dem wechselvollen Verhalten anderer Prozesse der Stomatabewegungen sicherlich sehr schwierig sein, sie wird sich aber bei der heute einsetzenden schrittweisen Analyse doch ermöglichen lassen.

Ehe der Einfluß des Lichtes auf die Transpiration, vor allem die starke Wirkung des kurzwelligen Lichtes weiter analysiert werden wird, sei die photische Reaktion der Schließzellen besprochen, da wir von der physikalischen Seite aus an das Problem der Transpiration herantretend, die Variation der Stomataapertur zunächst im Auge behalten wollen.

LINSBAUER (1916) versuchte mit Hilfe der Infiltrationsmethode (siehe Teil I, 87) die Reaktionsgeschwindigkeit der Stomatabewegung bei wechselnden Lichtintensitäten quantitativ zu fassen. Diese indirekte Methode konnte kaum zuverlässigere Daten gewinnen lassen als die Porometermethode, die DARWIN u. PERTZ (I, 1911), STEIN (I, 1913) und VAN SLOGTEREN (I, 1917) u. a. zur Prüfung der Öffnungsweite der Spalten im Lichte verwandten. Diese Arbeiten gingen zudem mehr darauf aus, den tagesperiodischen Stomataverlauf zu prüfen, als systematisch analytisch den Reaktionsverlauf der Stomata im Lichte zu untersuchen. War vor allem durch die genannte Arbeit von LINSBAUER festgestellt, daß mit zunehmender Lichtintensität die Stomataapertur sich vergrößert (besser gesagt der Infiltrationsgrad sich erhöht) und daß nach Überschreitung des Lichtoptimums eine Schließ Tendenz einsetzt, so konnte erst die Arbeit von NICOLIĆ (1925) weitere Klarheit schaffen. Schon allein dadurch, daß NICOLIĆ die Stomata am lebenden, intakten Blatt unter dem Mikroskop messen konnte (bei *Zebrina pendula* und *Impatiens parviflora*), gewannen seine Ergebnisse an Zuverlässigkeit, die sich kurz folgendermaßen darstellen: Bei konstanter Lichtintensität öffneten sich die geschlossenen Stomata innerhalb bestimmter Zeit (in den Versuchen von NICOLIĆ nach 1—1½ Stunden), worauf nach maximaler Öffnungsweite eine Spaltenverengung eintrat. Unterwarf NICOLIĆ geöffnete Spalten plötzlich einer zunehmenden oder abnehmenden Intensitätsänderung des Lichtes, so ergierten die Spalten zuerst mit einer Schließbewegung, der eine er-

neute Öffnung in verschiedenem Grade folgte. Durch Intensitätsschwankungen des Lichtes konnten die Stomata innerhalb kurzer Zeiträume zu Aperturveränderungen gezwungen werden, jedoch trat bei mehrmaliger Wiederholung eine „Ermüdung“ des geöffneten Schließzellenapparates ein. Bei einer und derselben Pflanze zeigten die Spalten verschiedene Reaktionsgeschwindigkeiten, so daß bei der großen Empfindlichkeit der Spalten von *Impatiens parviflora*, die bei einer Verdunklung von 5 Sekunden mit einer Schließreaktion antworteten, brauchbare Zahlen schwer zu gewinnen sind. Bei Belichtung verschwindet die in den Schließzellen vorhandene Stärke.

STALFELT (1927) analysierte die photischen Stomatareaktionen weiter und verschaffte durch diese und durch die Arbeit von 1929 dem Problem der Stomatavariation wesentliche Klarheit. Bedürfen noch eine Reihe von Ergebnissen weiterer kritischer Prüfung, so wirken ohne Zweifel STALFELTS Untersuchungen auf die Stomataphysiologie fruchtbar und durch den quantitativ analytischen Charakter sind sie für unsere Darstellung wertvoll.

Es ist nun außerordentlich schwierig, die Größen der osmotischen Zustandsgleichung bei dem Verlauf der Spaltöffnungsbewegung durch Lichtinduktionen anzugeben, sowohl für die Schließzellen selbst, als für die Nebenzellen, Epidermiszellen und übrigen Mesophyllzellen, die alle mehr oder weniger in die Bewegung der Schließzellen eingreifen. Mindestens solange wir die Schließzellenreaktion vom Standpunkte des Wasseraustausches der Pflanze betrachten, muß es das Bestreben aller Untersuchungen bleiben, die Größen quantitativ zu ermitteln, um in der osmotischen Zustandsgleichung keine Unbekannten mehr zu haben. Ob das Problem der Schließzellenreaktion vom Standpunkt der Transpiration beurteilt wird oder im Zusammenhang mit anderen Zellphysiologischen Fragen, bleibt sich letzten Endes gleich: die Kenntnis der osmotischen Zustandsgrößen und die Permeabilitätsvariation wird das Ziel der Stomataphysiologie bleiben.

STALFELT (1927) stellte zwischen der Spaltenweite, der Schließzellenbreite und dem osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse der Stomatazellen eine Beziehung fest, nämlich mit der Öffnungsbewegung tritt eine Erhöhung des osmotischen Wertes bei Grenzplasmolyse ein. Auf die Befunde von KISSELEW (1925), daß die Permeabilität sich bei geschlossenen Schließzellen steigert, bei geöffneten vermindert, werden wir nachher eingehen. Unter Verweis auf Abb. 20 sei zunächst darauf hingewiesen, daß in Dunkelheit verharrende Schließzellen (die Spalten müssen geschlossen sein) bei Einwirkung des Lichtes eine Breitenzunahme erkennen lassen, wobei in der ersten Zeit die Zellen nicht auseinander weichen. Die Breitenzunahme dauert eine gewisse Zeit (in Abb. 20 etwa 10 Minuten), worauf eine vorübergehende Verschmälerung eintritt, der eine starke Erweiterung folgt, mit der gleichzeitig die Bildung der Spalte vor sich

geht. Daß die Schließzellenverbreiterung nicht kontinuierlich erfolgt, ist nach STÄLFELT auf die Überwindung des Turgordruckes der Nebenzellen zurückzuführen. Was nun den osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse anlangt, läßt sich der Abb. 20 entnehmen, daß die Konzentration mit Verbreiterung der Spalten ansteigt. Nach etwa 20 Minuten ist jedoch im vorliegenden Falle ein Sinken des Grenzwertes zu beobachten, das über 10 Minuten andauert. Der Abfall der Grenzkonzentration der Schließzellen fällt ziemlich genau in den Zeitpunkt, wo die Schließzellen

auseinanderweichen und der Porus sich zu bilden beginnt. Reichen die Feststellungen des Volumens der Schließzellen und ihres osmotischen Wertes bei Grenzplasmolyse noch nicht aus, die osmotische Zustandsgleichung zu befriedigen, so konnte STÄLFELT doch mit den drei gleichzeitig registrierten Vorgängen die photische Spaltöffnungsbewegung in eine motorische Phase und eine Spannungsphase analysieren. Die Span-

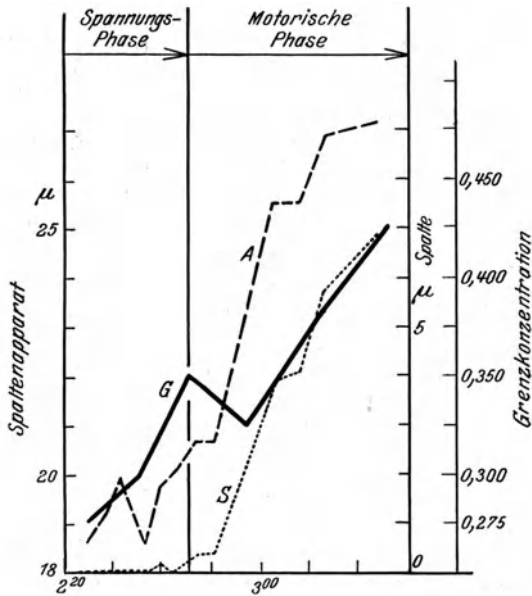


Abb. 20. Die photische Öffnungsbewegung der Stomata von *Vicia Faba*. Kurve A: Breite des Spaltenapparates in  $\mu$ , Kurve S: Spaltenbreite in  $\mu$ , Kurve G: Grenzplasmolytischer Wert in  $n$ -Rohrzuckerlösung. Nach STÄLFELT (1927).

nungsphase wird gemessen vom Zeitpunkt der Lichtinduktion bis zum Eintritt der Spaltenbildung, die motorische Phase umfaßt den Öffnungsverlauf der Schließzellen. Da die Bewegung dieser nur durch eine Volumenveränderung erfolgen kann, indem sie Wasser aufnehmen oder abgeben, ist die photische Reaktion nicht nur für die Transpirationsvariation ein Kardinalproblem, sondern auch umgekehrt für alle Fragen der Blattphysiologie, die sich um den Öffnungszustand der Stomata kümmern müssen.

Ohne auf die Probleme der Reizphysiologie einzugehen, die sich mit der Stomatabewegung und ihren Begriffen beschäftigt, stellen wir das Ergebnis der Untersuchung von STÄLFELT (1927) dar. Er konnte quantitativ die Beziehungen zwischen photischer Reaktion und Lichtinduktion festlegen. Die Abb. 21 gibt durch eine hinreichende Zahl empirisch

ermittelter Punkte die Kurven, als Funktionsausdruck der Verlaufszeit der motorischen Phase und der prozentual angewandten Lichtstärke. Die Öffnungsphase wird vom Beginn der Spalte bis zu einer bestimmten Öffnungsweite gemessen. Ließ sich für die Spannungsphase zunächst noch keine Gesetzmäßigkeit der Geschwindigkeit erkennen, so kann für die motorische Phase nach STÄLFELT das BUNSEN-ROSCOESCHE Gesetz der Produktwirkung von Lichtstärke und Belichtungsdauer

$$i \cdot t = k \quad (1)$$

als gesichert gelten. Der Ausdruck stellt eine Hyperbelgleichung dar und durch Verschiebung im Koordinatensystem, nimmt die Gleichung die allgemeinere Form an

$$(i \pm x) \cdot (t \pm y) = k. \quad (2)$$

In der Abb. 21 sind für *Vicia Faba*-Pflanzen verschiedener Standorte die Gleichungen ange-

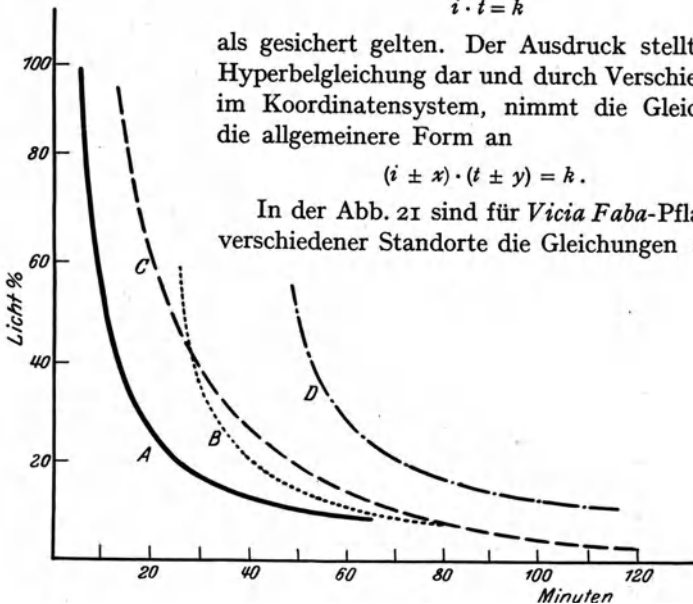


Abb. 21. Verhältnis zwischen Lichtstärke und Reaktionszeit der motorischen Phase der photischen Spaltöffnungsbewegung von *Vicia Faba*. Kurve A: ältere Lichtpflanze (Gewächshaus  $i \cdot t = 500$ ). Kurve B: Schattenpflanze  $(i + 10) \cdot (t + 1) = 500$ . Kurve C: Jüngere Pflanze (Gewächshaus  $i \cdot (t - 18) = 500$ . Kurve D: Freilandpflanze  $(i - 1) \cdot (t - 38) = 500$ . Nach STÄLFELT (1927).

geben, die den Kurven entsprechen. Ob die Faktoren  $x$  und  $y$  nur die „Folge der anatomischen Verhältnisse der Objekte“ sind, wie STÄLFELT meint, oder ob physiologische Verschiedenheiten mitspielen, sei dahingestellt. Die Ausführungen, die STÄLFELT über die Öffnung als Reizprozeß gibt, führte wie oben erwähnt zu weit ab, und für unsere Fragestellung ist es zunächst auch nicht so wichtig, ob wir in der Photoreaktion das Licht ganz im Sinne des photochemischen Effektes (W. OSTWALD) als Energiequelle nehmen können oder ob ihm noch katalytische Wirkungen in physikalisch-chemischen Reaktionen in den Schließzellen zukommen. Die wichtige Tatsache ist, daß das Produktengesetz für die motorische Phase der Spaltenöffnung zutrifft, wie die Frage der Lichtwirkung auch entschieden werden mag.

Ist also auf jeden Fall als Ergebnis gesichert, daß die Stomata

eine photische Öffnungsreaktion zeigen, deren Größe von der Stärke der Lichteinwirkung in weitgehendstem Maße abhängt und quantitativ meßbar ist, so ist analytisch genommen eine Transpirationssteigerung im Licht ermöglicht, da der Diffusionswiderstand durch Spaltenvergrößerung herabgesetzt wird. Sind entgegengesetzte Resultate gefunden worden, z. B. daß bei Lichtinduktion die Transpiration vermindert wurde, so stehen sie keineswegs in Widerspruch, da wir wie oben auseinandergesetzt, bei supraoptimaler Lichtinduktion Spaltenschluß haben können und außerdem noch die Lichtinduktion auf das Mesophyll in Betracht zu ziehen ist, von entgegengesetzt wirkenden Reaktionen der Wasserbilanz des Blattes ganz zu schweigen. Jede Veränderung des Wassergehaltes im Mesophyll bedeutet eine Vergrößerung oder Verkleinerung des Dampfdruckpotentials: Blattsystem/Luft, was vor allem im Kapitel der Welkungerscheinungen zu behandeln sein wird. Um die Stomatavariation auszuschalten und den Einfluß des Lichtes auf das Mesophyll allein kennen zu lernen, gingen DARWIN (1914) und HENDERSON (1926) so vor, daß sie die stomataführende Epidermis mit Vaseline und Kakaobutter verschmierten und durch Einschnitte mit dem Messer eine Kommunikation zwischen Mesophyll und Außenluft schufen. Mit dieser Radikalmethode fand DARWIN im Licht bei *Hedera helix* eine Transpirationssteigerung von 36 vH gegenüber verdunkelten Pflanzen, bei *Prunus laurocerasus* eine solche von 32 vH, während HENDERSON eine Transpirationssteigerung im Licht, für *Hedera* 7,1 vH und für *Eupatorium adenophorum* 5,06 vH angibt. HENDERSON fand außerdem, daß intermittierende Beleuchtung eine stärkere Transpirationssteigerung zufolge hat als kontinuierlich einwirkendes Licht, worin sich eine physiologische Nachwirkung äußern soll.

Diesen Untersuchungen nach zu schließen, hat also das Licht auf die Mesophyllzellen ebenfalls einen transpirationsfördernden Einfluß, der sich nur so erklären läßt, daß von dem Mesophyll mehr Wasser zur Transpiration „disponibel gemacht“ wird, um mit SACHS zu reden. Kurzum die Mesophyllzellen geben bei und nach der Belichtung (?) leichter Wasserdampf an die Interzellularen ab, aus denen dann die Verdunstung durch die Stomata erfolgt.

Die Erklärungen, die für die Erscheinung der stärkeren Transpiration im Lichte in Betracht kommen, sollen nunmehr dargetan werden. Vom physikalischen Standpunkt aus geurteilt, müssen durch die Lichteinwirkung Diffusionswiderstände verkleinert werden, da die „Erwärmungstheorie“ WIESNERS nicht ausreichend ist und bei konstanter Temperatur eine Erhöhung der Dampfspannung und damit eine Vergrößerung des Dampfdruckpotentials von vornherein ausgeschaltet wird. Für die Schließzellen, die bei Lichtinduktion sich öffnen, bzw. sich schließen, kommen diese Erklärungsversuche ebenfalls in Frage, da der Bewegungsmechanismus der Stomatazellen auf einer Volumveränderung durch

Wasseraufnahme, bzw. Wasserabgabe beruht. Durch die Einwirkung des Lichtes können Widerstände, die sich dem Wasseraustausch zwischen Schließzellen und Epidermis- und Mesophyllzellen entgegenstellen, verändert werden.

Wenn wir die Analyse des Lichteinflusses auf die Schließzellen und die Mesophyllzellen anstellen, erweist es sich als zweckmäßig, von der osmotischen Zustandsgleichung auszugehen, da wir damit rein theoretisch für jede Variation des einen Gleichungsgliedes gleich die Größe der anderen angeben können. Zunächst sei keine Scheidung zwischen Schließ- und Mesophyllzellen gemacht. Nehmen wir gemäß dem Schema von HÖFLER (1920) an, daß eine Zelle völlig turgeszent ist, so kommt ihr nach den obigen Ausführungen (siehe S. 565 ff.) ein Saugdruck Null zu. Der dem osmotischen Wert äquivalente Druck ist gleich dem Turgordruck. Erhöht sich nun in diesem Zustand  $Z_1$  (siehe Abb. 11) der osmotische Wert (was infolge der  $\text{CO}_2$ -Assimilation im Lichte oder durch Endosmose osmotisch wirksamer Moleküle oder Ionen sein kann), so tritt, wenn die Zelle weiterhin dehnbar ist und keine äußeren Widerstände sich finden, durch Wasseraufnahme ein neues Gleichgewicht gemäß der osmotischen Zustandsgleichung ein. Durch Erhöhung des osmotischen Wertes entsteht ein neuer Saugdruck, der im Zustand  $Z_1$  gleich Null war. Trifft die Annahme nicht zu, daß mit Erhöhung des osmotischen Wertes Wasser aus anderen Zellen nachströmen kann, was einfach dadurch unmöglich wird, wenn die Zellen denselben Saugdruck besitzen, so wird trotz Erhöhung des osmotischen Wertes keine weitere Turgordehnung einsetzen. Trifft andererseits die Annahme nicht zu, daß die Zelle weiterhin dehnbar ist, oder daß sie den von anderen Zellen ausgeübten Druck nicht überwinden kann, so ist nur ein „virtueller“ Saugdruck vorhanden, der nicht aktiv werden kann. Wenn wir von diesen Hindernissen absehen, können wir sagen: eine Zunahme des osmotischen Wertes (Neubildung osmotischer wirksamer Substanzen in der Zelle selbst, oder Endosmose solcher Stoffe) führt zu einer Turgordehnung, wenn diese durch die spezifische Dehnbarkeit der Zellwand möglich ist und wenn Wasser von den angrenzenden Zellen angesaugt werden kann. Der osmotische Wert kann sich also nur in einer Turgordehnung auswirken, wenn die Struktur der Zelle und die Wasserbilanz des Gewebes es zuläßt. Wenden wir uns zunächst den Mesophyllzellen zu, so können wir auf Grund der eingehenden Untersuchungen von URSPRUNG u. BLUM (siehe S. 630) und vielen anderen Arbeiten annehmen, daß innerhalb des Mesophylls ein gerichtetes Saugdruckgefälle vorhanden ist. Durch Vergrößerung des osmotischen Wertes in den Zellen, die an Interzellularen angrenzen, wird das Saugdruckgefälle steiler werden, wengleich kein zwingender Grund vorhanden ist zur Annahme, daß bei Belichtung gerade nur diese Zellen eine Erhöhung des osmotischen Wertes erfahren werden. Im übrigen muß daran erinnert werden, daß die Geschwindig-



keit des Wasseraustausches zwischen Zellen eines Gewebeverbandes nur vom Saugdruckgefälle abhängig ist, einerlei ob dieses auf Grund hoher oder niedriger osmotischer Werte fundiert ist. Ist das Blatt turgeszent, so ist die Verdunstung in die Interzellularen gleich groß, einerlei ob der osmotische Wert hoch oder niedrig ist (siehe S. 568), wengleich damit nicht gesagt ist, daß die Zellen wie eine freie Wasserfläche Wasser verdunsten. Auf jeden Fall stellt die Zellwand und das Protoplasma einen Diffusionswiderstand dem Wasserdampfaustausch entgegen. Daß das Licht die Diffusionswiderstände verändern kann, ist nicht ausgeschlossen, was für die Permeabilität von Wasser, Salzen und anderen Stoffmolekülen von Wichtigkeit ist. Die Wasserpermeabilität steht direkt mit der physiologischen Komponente der Transpiration in Zusammenhang, die Molekül- und Ionenpermeabilität anderer Stoffe jedoch indirekt, da wie wir oben sahen, der osmotische Wert gemäß der Zustandsgleichung auf Turgordruck und Turgordehnung einen Einfluß ausüben kann.

Schon aus einigen physikalischen Versuchen

mit Modellversuchen geht hervor, daß das Licht auf die Permeabilität einen Einfluß hat, wie von POLITZER u. SCHEMINSKY (1926) bei Versuchen mit TRAUBSchen Zellen festgestellt werden konnte. Es ist hier nicht der Ort, in die Diskussion über Permeabilität und Lichtwirkung einzutreten, zumal die Akten darüber noch nicht abgeschlossen sind. LEPESCHKIN (1908), der als erster bei Versuchen mit Blattgelenken von Leguminosen Permeabilitätsdifferenzen zwischen Licht- und Schattenseite feststellen konnte, schrieb der Lichtinduktion eine Permeabilitätserhöhung für Salze zu. An der Epidermis von *Rhoeo discolor* konnte er durch Lichtinduktion dieselben Veränderungen feststellen. TRÖNDLE (1910, 1918) stellte Messungen an verschiedenen Blattmesophyllzellen, besonders bei *Buxus sempervirens rotundifolia* an. In Abb. 22 sind die Permeabilitätsänderungen bei verschiedenen Lichtinduktionen zu verschiedenen Jahreszeiten wiedergegeben. Abb. 23 zeigt, daß das photochemische Wirkungsgesetz ( $i \cdot t = k$ , Lichtstärke · Belichtungsdauer =  $k$ ) für die Permeabilitätsänderung nicht zutrifft; vielmehr ist das Verhältnis

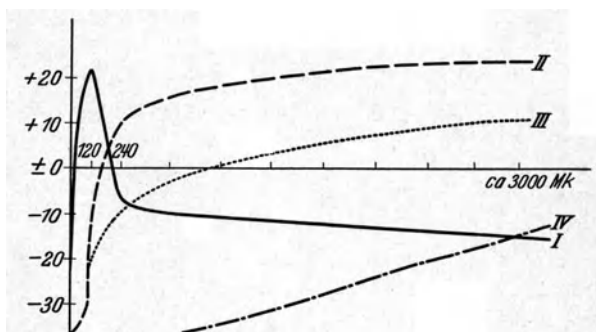


Abb. 22. Die Änderungen der Permeabilitätskoeffizienten bei verschiedenen Lichtintensitäten zu verschiedenen Jahreszeiten der Blattmesophyllzellen von *Buxus sempervirens rotundifolia*. Auf der Ordinate sind die Änderungen der Koeffizienten abgetragen. Kurve I: Februar, Kurve II: Ende März—Anfang April, Kurve III: Ende April, Kurve IV: Anfang Mai.

Nach TRÖNDLE (1910).

Lichtmengendifferenz : Intensitätsdifferenz annähernd eine Konstante. Auf diese Frage soll hier nicht weiter eingegangen werden, zumal ZYCHA (1928) die Ergebnisse von LEPESCHKIN und TRÖNDLE nicht bestätigen konnte. Er fand bei Messungen mit *Rhoeo discolor* im Dunkeln eine Permeabilitätssteigerung im Gegensatz zu LEPESCHKIN. Wenn auch die Befunde von TRÖNDLE mit den Untersuchungen von ZYCHA nicht in Einklang stehen (die Kurven der Permeabilitätsänderung bei verschiedener Belichtungsdauer laufen nach ZYCHA denen von TRÖNDLE gerade entgegengesetzt), so ist an der Beeinflussung der Permeabilität durch das Licht nicht zu zweifeln. Eine Beeinflussung der Permeabilität für Kaliumnitrat und Natriumchlorid durch das Licht

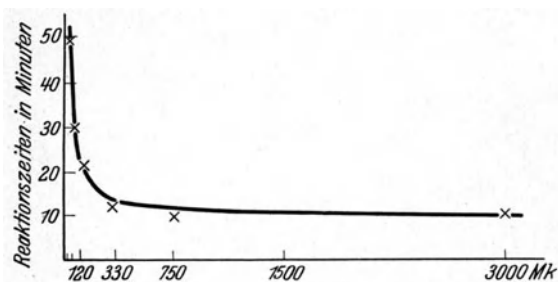


Abb. 23. Die Kurve der Reaktionszeit bei wechselnder Belichtung. Die Kurve drückt die Permeabilitätsänderungen des Protoplasmas aus (Grenzplasmolyt. Bestimmung). Der graphischen Darstellung entspricht die Gleichung:

$$\frac{i' t' \cdot i \cdot t}{i' - i} = k$$

( $i$  und  $i'$  = Lichtintensitäten,  $t$  und  $t'$  = Belichtungsdauer).  
Nach TRÖNDLE (1910).

wird von ZYCHA nicht geleugnet; es sind weitere Versuche abzuwarten. Nach Untersuchungen mit *Valonia*, die BROOKS (1926) in monochromatischem Licht anstellte, wird die Permeabilität der Protoplasmahaut für 2-6-Dibromphenolindophenol im kurzwelligen

Teil des Spektrums stärker erhöht als im langwelligen. Außer pflanzenphysiologischen Untersuchungen liegen eine Reihe von tierphysiologischen vor, die eine Permeabilitätserhöhung durch Licht ermitteln konnten. Hier sei nur an das Ergebnis von TCHAHOTINE (Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 84, 464. 1921) mit dem Seeigeele erinnert, der bei punktförmiger Induktion mit ultraviolettem Licht eine Permeabilitätssteigerung für Wasser an der bestrahlten Stelle erreichen konnte. Auf die anderen Untersuchungen mit *Nitella*, die HOAGLAND u. DAVIS (1923, 1926) und BLACKMAN u. PAINE (1918) mit *Mimosa pudica*-Blattgelenken und DILLEWIJN mit *Helianthus*-Hypokotylen angestellt haben und dabei Endosmose bzw. Exosmose bei Belichtung feststellten, kann hier nicht eingegangen werden, ebensowenig auf die Untersuchungen von BRAUNER (1924), da sie bei kritischer Darstellung zu weit von unserer Aufgabe abführen würden. Solange diese Frage noch nicht geklärt ist, müssen wir uns mit der Tatsache begnügen, daß das Licht und sei es nur solches bestimmter Wellenlänge, auf die Permeabilität Einfluß hat, wenn die Messungen auch noch nicht zureichend quantitativ sichere Resultate ergaben.

Von Wichtigkeit erscheint hier noch der Hinweis auf eine Arbeit von CALÁBEK (1927), der den Einfluß des Lichtes (vor allem des ultravioletten) auf die Quellung von Agar-Agar untersuchte. In Abb. 24 ist das uns hier am meisten interessierende Versuchsergebnis wiedergegeben. Getrocknete Agar-Agarstücke in Dicke von  $40\mu$  sind verschieden lange mit Sonnenlicht und „Höhensonne“ bestrahlt worden. Je nach der Dauer der Belichtung wird die hernach vorgenommene Quellung verändert. Je länger die Bestrahlung dauert, um so weniger stark ist die Quellung, ausgedrückt in Prozenten der Dicke des trockenen Agar-Agars. Bei der Untersuchung zeigte es sich, daß die Strahlenwirkung nicht tiefer als  $80\mu$  wirkt. Für die Zellmembranen der Schließzellen kann unter Umständen also eine Lichtwirkung auf die Quellung einen Einfluß haben, allerdings mit der unbewiesenen Voraussetzung, daß sich der entquollene Protoplast so verhält wie Agar-Agar. Die Quellungserscheinungen haben Bedeutung für die osmotische Zustandsgleichung (siehe S. 573), so daß ihnen vielleicht nur indirekt in bezug auf die physiologische Komponente der Transpiration Einfluß zuzuschreiben ist.

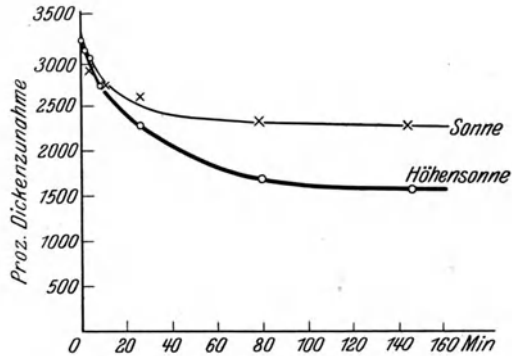


Abb. 24. Die Abhängigkeit der Quellung von Agar-Agar mit Sonnenlicht und Höhensonne bei wachsender Bestrahlungsdauer (Abszisse). Auf der Ordinate ist der Quellungszustand nach 40 Stunden angegeben in Proz. Dickenzunahme der Agar-Agarplättchen im trockenen Zustand. Nach CALÁBEK (1927).

Solange wir wenig sichere Anhaltspunkte über den Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität haben, muß eine Untersuchung an künstlichen Systemen größte Beachtung finden und theoretische Überlegungen müssen zunächst nur zulässige Anwendbarkeit besitzen, keine absolute Richtigkeit.

Daß wir die osmotische Zustandsgleichung bisher in den Vordergrund der Analyse des Lichteinflusses auf die Transpiration und vor allem auf die Stomatavariation rückten, hat seinen Grund darin, daß die Reaktion der Schließzellen ein Turgeszenzmechanismus ist. Die Prozesse, welche diesen Mechanismus funktionieren und regulieren, werden damit keineswegs geringer gewertet. Im Gegenteil wird durch die Entwicklung der physiologischen Forschung immer mehr das „Protoplasma“ in den Mittelpunkt des Turgeszenzmechanismus kommen. Genügte nach SCHWENDENER (I, 1881) und SCHELLENBERG (I, 1896) die Erhöhung des osmotischen Wertes durch  $CO_2$ -Photosynthese in den Schließzellenchloroplasten vollständig zur Erklärung der photischen Spaltöffnungsbewegung,

so deuteten eine Reihe von anderen Ergebnissen darauf hin, daß die Reaktionen nicht so einfach zu erklären waren. LEITGEB (1888), LLOYD (I, 1908) und LINSBAUER (1916, 1927) konnten zeigen, daß in  $CO_2$ -freier Atmosphäre eine Öffnungsreaktion einsetzen kann. KÜMMLER (1922) fand zudem, daß *chlorophyllfreie* Stomata zu maximaler Öffnungsbewegung fähig sind. Die Stomata der grünen Felder weißbunter Blätter sind bei geringer Luftfeuchtigkeit allerdings weiter geöffnet als die der weißen (chlorophyllführende Schließzellen!), bei hoher Luftfeuchtigkeit verschwindet jedoch dieser Unterschied. Da sogar, wie erwähnt, die chlorophyllfreien Schließzellen ebenfalls zu einer Variationsbewegung im Lichte fähig sind, können wir das Chlorophyll direkt nicht für die Bildung der osmotisch wirksamen Substanzen heranziehen, wengleich damit nicht in Abrede gestellt sei, daß die Chloroplasten keine solchen Substanzen produzieren könnten. Jedenfalls ist der Stärkegehalt in den weißen Teilen weißbunter Arten größer als in den grünen. Es bedarf weiterer Untersuchungen über die Saugdrucke und Saugdruckgefälle in grünen und weißen Blattpartien und chlorophyllführenden und chlorophyllfreien Schließzellen, ehe diese Verhältnisse für die physiologische Komponente der Transpiration herangezogen werden können.

Die grünen Chromatophoren schlechthin als Produzenten der osmotischen Substanzen zu erklären ist somit nicht mehr zugänglich, vielmehr müssen noch andere Zellelemente für die Bildung und Variabilität der osmotischen Substanzen herangezogen werden.

Nach LINSBAUER (1927) kommen zur Erklärung der Stomatavariation im Lichte vor allem enzymatische Reaktionen und Permeabilitätsänderungen in Frage. Das Stärke-Zuckergleichgewicht, das die Höhe des osmotischen Wertes bestimmt (siehe WEBER 1923), soll durch einen enzymatischen Prozeß reguliert werden. Das Licht müßte demnach auf die Fermentierung direkt einwirken, was jedoch nicht sehr wahrscheinlich ist. LLOYD (I, 1908) diskutiert die Möglichkeit einer lichtabhängigen Fermentsekretion, für die von WEBER (1926) einige Tatsachen angeführt werden. Die Frage muß weiter untersucht werden.

Die Abhängigkeit der Permeabilität vom Licht erwähnten wir bereits oben, so daß sehr wohl die Turgeszenz der Schließzellen steigen kann, wenn auch keine  $CO_2$ -Assimilation stattfindet, sei es, daß Stoffe endosmieren, sei es, daß „isolierte Fermente“ zu der Schließzellenstärke permeieren können. In welchem Maße elektrische Membranpotentiale, Viskosität und andere kolloidale Erscheinungen diese Prozesse ermöglichen und einleiten, muß hier undiskutiert bleiben. Die Permeabilität der Schließzellen ist nach den Untersuchungen von KISSELEW (1925) und LINSBAUER (1927) noch nicht übereinstimmend geklärt.

Ist nach der osmotischen Zustandsgleichung eine Turgeszenzzunahme nur durch Wasseraufnahme bei Volumvergrößerung der Zelle möglich und quantitativ meßbar, so kann die Gleichung über die Größe des os-

motischen Wertes bei Grenzplasmolyse und seine Veränderlichkeit bei Belichtung ebensowenig etwas aussagen wie über die Permeabilitätsvariation der Membran, des Protoplasmas und der Chloroplasten. Die Veränderlichkeit dieser Faktoren müssen unter anderen Gesichtspunkten analysiert werden, was hoffentlich auch zu einer brauchbaren formelmäßigen Fassung führt.

#### *Transpiration bunter Blätter.*

Anhangsweise sei noch erwähnt, daß anthozyanhaltige Blätter eine geringere Transpiration aufweisen sollen als grüne. BURGERSTEIN (I, 1904, 1920) referierte die einschlägige Literatur (vor allem BUSCALIONI u. POLLACI 1904), der nur bedingt Wert zukommt. Die Untersuchungen können nur zuverlässige Resultate liefern, wenn sie auf quantitativ analytischem Boden stehen. Da sich in manchen Fällen zwischen grünen und bunten Blättern schon in der anatomisch-histologischen Differenzierung Unterschiede zeigen können, kann ein Vergleichsversuch recht schwer zu einem sicheren Ergebnis führen. Sollte sich die geringere Transpiration der anthozyanhaltigen Blätter bestätigen, so ließ sich das Ergebnis mit den Befunden von IWANOFF u. THIELMANN (siehe S. 602) in Einklang bringen. Vielleicht kann die Stomatavariation anthozyanhaltiger Blätter für die oben erwähnte lichtquantentheoretische Mutmaßung einen Beitrag liefern.

Wenn wir die Ergebnisse der Arbeiten, die sich mit der Frage des Lichteinflusses auf die Transpiration befassen, überblicken und zusammenfassen, so ist die in den meisten Fällen festgestellte Transpirationssteigerung nicht allein auf die durch Lichtabsorption erhöhte Dampfspannung zurückzuführen (WIESNER), sondern man muß auch die Mitbeteiligung der physiologischen Komponente der Transpirationssysteme herziehen. Optimale Wasserbilanz ist für das gesamte Transpirationssystem vorauszusetzen. Bewirkt das rote Licht eine größere Stomataapertur (KOHL, DARWIN, LLOYD), was sich vielleicht auf die größere Zahl der Quanten bei gleicher Lichtenergie gegenüber dem blauen Licht zurückführen läßt, so scheinen die kurzwelligen Lichtstrahlen die Permeabilität des Protoplasmas zu erhöhen (LEPSCHKIN, TRÖNDLE), womit die Diffusionswiderstände für den Wasserdampfaustausch herabgesetzt werden. Freilich sind die Lichtwirkungen auf Stomatavariation und Protoplasmapermeabilität noch weiter zu analysieren, ehe ein einheitliches Bild über die Lichtwirkung auf die physiologische Komponente der pflanzlichen Transpiration gegeben werden kann. Bei der wechselvollen Zusammensetzung der Lichtqualitäten und Lichtquantitäten verschiedener Wellenlängen ist bei ökologischen Untersuchungen kein einheitliches Resultat der Lichtwirkung zu erwarten, zumal noch große Verschiedenheiten in den pflanzlichen Transpirationssystemen selbst liegen werden.

## 6. Die Abhängigkeit der Transpirationssysteme vom Winde.

Der Einfluß der Luftbewegung auf die physiologische Komponente der Transpiration kann nur indirekt sein. Im I. Teil der Darstellung haben wir gesehen, daß unbewegte Luft nur als Spezialfall der Luftbewegung angesehen werden kann, so daß sich die Analyse des Windeinflusses auf die Transpiration nur auf die physikalische Komponente erstreckt. Der indirekte Einfluß der Luftbewegung auf die physiologische Komponente ist als Faktor der Wasserbilanz des transpirierenden Systems einzusetzen, da unter Umständen durch bewegte Luft die Transpiration stark gesteigert wird, und bei mangelndem Wassernachschub die Wasservorräte vom optimalen Gebiet mehr oder weniger über das suboptimale hinauskommen (siehe S. 590), so daß Welkungserscheinungen eintreten können. Der Einfluß des Windes, der wie gesagt für die physiologische Komponente nur ein indirekter ist, äußert sich daher bei den Systemen am deutlichsten, welche eine starke Transpiration haben, sei es in einer Bewegungsvariation der Stomata, in einer Veränderung des osmotischen Wertes oder einer Permeabilitätsänderung. Die ganze Frage des indirekten Windeinflusses mündet in das Problem der Wasserbilanz der Zelle und Zellgewebe ein, und wird hier im Zusammenhang der Welkungserscheinungen behandelt (siehe S. 633, Tabelle 18 und 19).

Die Transpiration der Schließzellen rechnen wir zur kutikularen Transpiration. Wenn nun durch bewegte Luft diese erhöht wird, so ist es sehr gut möglich, daß die Diffusionswiderstände der Poren sich vergrößern, indem infolge von Deturgeszenz eine Schließbewegung eintritt. Eine Entquellung der Kutikula führt zu einer Vergrößerung des Diffusionswiderstandes, so daß bei manchen Systemen eine Diffusionswiderstandserhöhung der Erhöhung des Dampfdruckpotentials durch bewegte Luft entgegenwirkt. Dadurch ist es möglich, daß in bewegter Luft keine Transpirationssteigerung eintritt, obwohl rein physikalisch gerurteilt die Bedingungen dazu vorhanden sind (vgl. Teil I, Die Physik der Transpiration, S. 33). Die physiologische Komponente kann die physikalische Verdunstungssteigerung völlig aufheben, sogar eine Verminderung der Transpiration ermöglichen, wenn die Diffusionswiderstände durch Wasserverlust wachsen. Diese Prozesse lassen sich natürlich nicht ohne die Zeitkomponente beurteilen, so daß aus kurzdauernden Versuchen wenig zuverlässige Schlüsse sich ziehen lassen.

Aus den Zahlen von SEYBOLD (I, 1929) ergibt sich, daß Transpirationssysteme, die in unbewegter Luft so stark transpirieren, daß sie wenig hinter der Verdunstung eines Evaporimeters zurückbleiben, in bewegter Luft eine relativ schwache Steigerung erfahren. So konnte bei *Lemma minor* (extrem hygromorph) die Transpiration im Winde nur von 1 auf 4,3 gesteigert werden, während die Evaporation von Ruhe:Wind sich wie 1:18 verhielt.

## 7. Das Welken der Transpirationssysteme.

Wir behandeln in diesem Kapitel die Welkung, die vornehmlich an Transpirationssystemen eintritt und zwar dann, wenn die Menge des abgegebenen Wassers durch Wasserzufuhr nicht ersetzt wird, wenn also die Systeme ein Sättigungsdefizit ihrer Gewebe aufweisen. Die anatomisch-histologische Differenzierung der Systeme entscheidet darüber, bei welchem Grad des Sättigungsdefizits die *Welkung* einsetzt, welche Zustände des Welkens eintreten und welche durchlaufen werden. Daß ein Sättigungsdefizit kein makroskopisch und mikroskopisch sichtbares Welken hervorzurufen braucht, werden wir im Folgenden sehen (vgl. auch S. 669).

Die Welkungserscheinungen zergliedern wir am besten in zwei Komponenten, in die „zu starke Transpiration“ und die „zu schwache Wasserversorgung“, welche durch zu geringe Wasserabsorption der Wurzeln oder zu geringem Wasserstrom des Gefäßsystems bedingt sein kann. Hier kann nur die erstgenannte Komponente analysiert werden.

ILJIN (1923), der sich mit der Frage des Welkens sehr erfolgreich befaßte, definierte diesen Vorgang: „Die Entziehung des Wassers ist kein rein mechanischer Prozeß, sondern es werden dadurch Veränderungen in dem komplizierten Aufbau der Zelle hervorgerufen. Es werden neue Bedingungen geschaffen, die Struktur des Plasmas erleidet Veränderungen und im Zusammenhang damit auch der Gang der physiologischen Prozesse. Der Organismus vor und nach dem Verwelken ist nicht ein und derselbe, das zugeführte Wasser ist nicht von der früheren, sondern von einer neuen Organisation aufgenommen worden. Man kann natürlich nicht mit Sicherheit behaupten, daß eine endgültige Wandlung eingetreten und daß keine Rückkehr zum Alten möglich ist; es besteht höchstwahrscheinlich eine Tendenz zur Rückkehr in den normalen Zustand, jedoch ist es fraglich, ob diese Rückkehr immer möglich ist, in welchem Maße sie verläuft und wie schnell sie eintritt.“ Mit dieser Definition, die sich auf zahlreiche, wenn auch nicht vollkommen einwandfreie Versuche stützt, ist eine gesonderte Behandlung des Welkungsphänomen der Pflanze gegeben. Weil die Prozesse des Welkens tiefgreifende Veränderungen der Transpirationssysteme bedingen können und diese in mancher Hinsicht irreversiblen Charakter tragen, ist es nicht möglich, den Welkungszustand als einen beliebigen Zustand der Wasserbilanz, gemäß der osmotischen Zustandsgleichung der Zelle zu definieren. Setzt die osmotische Zustandsgleichung Umkehrbarkeit der Prozesse voraus, so drückt das Welken, wenn es hinreichend stark war, dem System seinen „Stempel“ auf, kurzum: nach dem Welken haben wir ein anderes System vor uns. Wir wenden uns zunächst den anatomischen histologischen Strukturveränderungen durch Welken zu.

Durch Welken bedingte Systemänderungen müssen sich nicht immer anatomisch, mikroskopisch wahrnehmbar ausdrücken, vielmehr können

auch nur physiologische Veränderungen vor sich gehen, die sich entweder in der Transpiration oder in der Wasserbilanz überhaupt auswirken, oder aber in anderen physiologischen Prozessen, wie Atmung und  $CO_2$ -Assimilation, Veränderungen bedingen.

Im I. Teil haben wir schon strukturelle Differenzierungen der Systeme unter verschiedenen Standortsbedingungen einander gegenübergestellt. Lassen sich auch manche Beziehungen ermitteln, daß beispielshalber die Sonnenblätter pro Flächeneinheit eine größere Stomatazahl besitzen als Schattenblätter (siehe Tabelle 33, S. 144), oder daß die Zahl der Stomata bei verschiedenen *Carices*-Arten je nach dem Standort verschieden sind (siehe Tabelle 32, S. 144), so ergibt sich kein einheitliches Bild, da die spezifischen Konstanten der Pflanzenarten mindestens ebenso sehr mitwirken wie die äußeren Bedingungen. Dort streiften wir auch bereits einige Ergebnisse, welche der Welkungseffekt auf die Transpirationssysteme ausübt, ohne jedoch die Analyse weiterzuführen.

Dort erwähnten wir auch bereits, daß die höher inserierten Blätter nach ZALINSKY (I, 1923), YAPP (I, 1912), HEUSER (I, 1915), RIPPEL (I, 1919) und ALEXANDROW, W., ALEXANDROW, O. u. TIMOFEJEV (I, 1921) den niedrig inserierten gegenüber eine xeromorphe Struktur ausbilden, wobei die höhergestellten Blätter in manchen Fällen auch größere Transpiration zeigten. Die Versuchsergebnisse von ZALINSKY (I, 1911, 1923), GIDDINGS (I, 1914), BAKKE (I, 1914) und HUBER (I, 1923) waren nicht einheitlich, was auch kaum zu erwarten ist. GEMCHOUGENIKOW (1922), der beispielshalber angibt, daß die Stomata an den oberen Blättern infolge höheren Lichtgenusses weiter geöffnet sind als an den unteren, und HUBER (I, 1923) sehen die Differenzen der Transpiration in einer Variation der Spaltöffnungsbewegung und des Wassergehaltes. Jedenfalls sind beide Komponenten zu berücksichtigen: Die Strukturdifferenzierung der Systeme unter verschiedenen Bedingungen und die Differenzen der physiologischen Regulation.

FREY (1923), TUMANOW (I, 1927) und MAXIMOW-YAPP (1929) untersuchten den Einfluß des Welkens auf die Ausbildung der Blattsysteme. Mit den eben erwähnten Strukturdifferenzierungen der hochinserierten Blätter bestehen einige Beziehungen, indem die unter dem Einfluß des Welkens ausgebildeten Blätter xeromorphe Merkmale wie jene besitzen: Größere Anzahl von Spaltöffnungen pro Flächeneinheit, kleinere Zellen und daher auch kleinere Stomata und dichtere Nervatur, dickere Blätter und unter Umständen verkleinerte Gesamtspreite (vgl. Licht- und Sonnenblätter). In Abb. 25 ist bei den Pflanzen, welche häufig zum Welken gebracht wurden, die Zahl der Spalten pro Flächeneinheit um etwa 22—35 vH erhöht, die Größe der Stomata aber um 12—16 vH erniedrigt. Daß aus der Zahl der Spalten auf die Größe der Gesamtporenfläche oder gar auf die Stärke der Transpiration nicht ohne weiteres geschlossen werden darf, ist von SEYBOLD (I, 1929) auch an Hand der Zahlen von



TUMANOW (I, 1927) bereits verdeutlicht worden. Sobald die physiologische Komponente der Systeme beachtet werden muß, ist auf die Breitenvariation der Stomata größte Aufmerksamkeit zu richten, da welche Blätter eine von turgeszenten verschiedene Turgorregulation haben können (siehe S. 583 ff.). Es führte hier zu weit, wenn wir die physiologischen Einflüsse auf die Strukturbeschaffenheit der Blätter, die indirekt mit der Wasserbilanz in Zusammenhang stehen (z. B. Nährsalzeinfluß) aufzuzählen hätten.

Das Welken läßt sich anatomisch-histologisch bei mikroskopischer Betrachtung oft in einem Schrumpfen der Zellwände wahrnehmen, während es makroskopisch in einem Schlappsein der Blätter bzw. der Sprosse jedermann bekannt ist. HENRICI (1923, 1926) beschreibt ziemlich eingehend den täglichen Verlauf des Welkens während der heißen Tages-

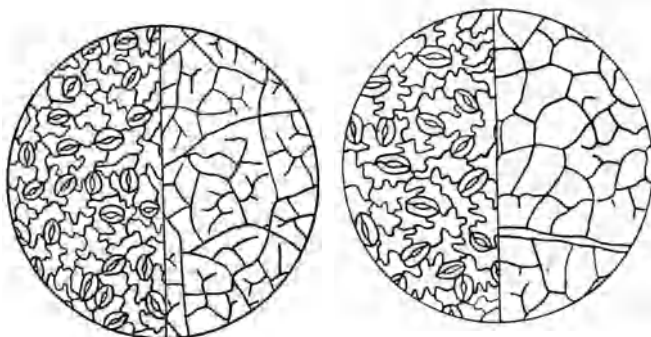


Abb. 25. Nervatur und untere Epidermis des 18. Blattes von *Helianthus annuus*. Links: 13 mal zum Welken gebrachte Pflanze, rechts: Kontrollpflanze. Nach TUMANOW (I, 1927).

stunden, welche der Vegetation des Bechuanalandes einen ganz eigenartigen Charakter verleiht. Die Farbe der Vegetation wechselt infolge des Welkens ihre Farbe von grün zu grau.

Wir sehen hier von der makroskopischen Beurteilung der Welkungserscheinungen ab und versuchen diese nach physiologischen Prinzipien zu analysieren, wenn es hier auch nicht möglich ist, allen Einzelheiten nachzugehen. Nach der osmotischen Zustandsgleichung verringert sich bis zu einem gewissen Grad das Volumen der Zelle bei Wasserabgabe (siehe S. 566) und je nach Elastizität und Dehnbarkeit der Membran tritt bei starkem Wasserverlust ein Schrumpfen dieser ein oder nicht. KRASNOSSELSY-MAXIMOW (1925) fand, daß *Impatiens parviflora* im turgeszenten Zustand nur gespannte Zellmembranen besitzt, während die von *Helianthus annuus* im wassergesättigten Zustande gespannt und gedehnt sind. STÄLFELT (1929) gibt für *Vicia faba* dasselbe an. Bei *Impatiens* werden demnach sich Welkungserscheinungen viel eher bemerkbar machen als bei *Helianthus* und *Vicia*, relativ gleiche Wasserverluste vorausgesetzt. Im allgemeinen ist nun das Welken nicht so

stark, daß die Zellmembranen Schrumpfen erleiden, jedenfalls kann dies bei den Transpirationssystemen der höheren Pflanzen nicht ohne Schädigung eintreten. Die Stärke der Zellmembranen und ihr Wassergehalt, hauptsächlich bei Epidermen, entscheiden in erster Linie darüber, ob das Welken in einem Schrumpfen sich äußern kann. Xeromorphe, derbwandige Systeme schrumpfen jedenfalls viel schwerer als beispielshalber zartwandige Moos- und Farnzellen. THODAY (1921) gibt für einige derbwandige *Passerina*-Arten jedoch bei starkem Eintrocknen ein Schrumpfen an, das wahrscheinlich mit der Einrollung der Spreite in Zusammenhang steht, wie es bei vielen Grasblättern und anderen Monokotylen ebenfalls anzutreffen ist. Mit dieser Frage befaßte sich vor allem DUVAL-JOUVE (1870, 1872), TSCHIRCH (1882) und LÖV (1926). Über die strittige Frage, in welchem Maße eine Turgeszenzzunahme der „Gelenkzellen“ (siehe Teil I, Abb. 29; große blasige Epidermiszellen) die ganze Spreite zur Entfaltung bringen kann, können wir uns hier nicht verbreiten. Auf jeden Fall beruht die Einrollung auf einer Turgeszenzabnahme des Blattes, die Entfaltung auf einer Turgeszenzzunahme. Ebenso wenig sei hier auf Nützlichkeitsdeutungen eingegangen. Daß die transpirierende Oberfläche durch das Einrollen der Spreite herabgesetzt wird, sei damit nicht in Abrede gestellt. Vgl. die Abb. 28 und 29 im I. Teil!

Wenn sich außerdem die Stomata nur auf der Blattoberseite befinden, so muß bei einem Einrollen der Spreite sich das Diffusionspotential für die stomatäre Transpiration erniedrigen (VOLKENS 1887, HENRICI 1923 u. a.).

STEINBRINCK (1899, 1900, 1906) und HOLLE (1915) widmeten den Welkungserscheinungen einige Untersuchungen, die unter exakten Gesichtspunkten jetzt weitergeführt werden können.

Wir ließen bisher bei der Betrachtung den Protoplasten aus dem Auge, obwohl wir die Vorgänge des Schrumpfens natürlich *mutatis mutandis* bei dem Protoplasten auch annehmen müssen. Daß damit ein Abtöten erfolgt, ist zunächst nicht wahrscheinlich, ebenso wenig wie eine Plasmolyse, falls diese nicht zu stark hervorgerufen wurde und nicht zu lange andauerte, so daß der Tod der Zelle eintrat. Daß beim Welken nicht nur Imbibitionswasser der Zellwand und Wasser dem Zellsaft entzogen wird, sondern auch dem Protoplasmaschlauch, ist hinsichtlich der Gleichgewichtszustände, die zwischen dem kolloiden Protoplasten und dem Zellsaft herrschen, nicht verwunderlich.

In welchem Maße das Protoplasma das Austrocknen ertragen kann, hängt nicht nur von seiner spezifischen Struktur ab, sondern vor allem von der Reaktion der *ganzen Zelle*, wie besonders aus der Untersuchung von ILJIN (1927) deutlich ersichtlich ist.

In der folgenden Tabelle 10 sind einige Daten mitgeteilt, die, soweit den Zahlen quantitativer Wert zukommt, aufzeigen, daß die hygro- und mesomorphen Blätter bei relativ größerem Wassergehalt (die

Tabelle 10 (nach FLEISCHER I, 1885 und D. SCHRÖDER 1909).

Geschwindigkeit der Wasserabgabe in Tagen	Alles Wasser bis zur Lufttrockne verdunstet	Gewichts-Konstanz erreicht	50vH des Frischgewichts verdunstet	50vH des Wassergehaltes verdunstet	Relativer Wassergehalt
<i>Schweinsblase</i> . . . . .	1		$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{4}$	
<i>Medicago sativa</i> . . . . .	15	2	1 ( $\frac{1}{2}$ )	$\frac{5}{6}$ ( $\frac{1}{4}$ )	80,0
<i>Chelidonium majus</i> . . . . .	6	5	$1\frac{1}{3}$	1	87,5
<i>Tropaeolum majus</i> . . . . .	10	7	2	$1\frac{1}{3}$	79,8
<i>Melilotus albus</i> . . . . .	10	7	2	$\frac{3}{5}$	77,7
<i>Convallaria majalis</i> . . . . .	15	12	$2\frac{1}{2}$	$\frac{3}{4}$	84,0
<i>Richardia aethiopica</i> . . . . .	15	15	$3\frac{1}{2}$	$\frac{25}{6}$	86,9
<i>Fuchsia sp.</i> . . . . .	15	13	$3\frac{2}{3}$	3	89,1
<i>Abies Nordmannia</i> . . . . .	18	15	13	$3\frac{1}{4}$	52,5
<i>Nerium Oleander</i> . . . . .	22	22	$14\frac{1}{2}$	8	67,6
<i>Tradescantia guianensis</i> . . . . .	61	61	15	$12\frac{1}{2}$	93,4
<i>Sempervivum tectorum</i> . . . . .	165	151	38	33	92,6
<i>Bryophyllum calycinum</i> . . . . .	255	213	105	100	94,9

Sukkulenten ausgenommen!) rascher welken als die xeromorphen und die Sukkulenten. Aus dem umfangreichen Zahlenmaterial von SCHRÖDER (1909) geht jedoch hervor, daß die zarten Blätter nicht durchweg schneller welken und daß behaarte Blätter rascher vertrocknen können als unbehaarte (siehe S. 684). Ohne weiteres ist auf Grund anatomisch-histologischer Differenzierung nicht auf die Wasserabgabe der Blätter zu schließen, da die Permeabilität der Epidermis bei gleicher Massenausbildung recht variabel sein kann (vgl. I, S. 116ff.).

Selbstverständlich spielen Koagulationserscheinungen, Entquellungsprozesse und Viskositätsänderungen eine große Rolle. Mit den Angaben, daß *Helianthus annuus* maximal 80 vH des Wassers verlieren kann, *Polygonum cuspidatum* dagegen nur etwa 46 vH (FLEISCHER I, 1885, SCHRÖDER 1909) ertragen kann ohne abzusterben, gewinnen wir keinen Einblick in die eigentliche Ursache des Zelltodes. ILJIN (1927) macht darauf aufmerksam, daß man das ganze Zellsystem betrachten muß und nicht einseitig das Plasma oder den Zellsaft in den Vordergrund rücken darf.

In mehreren Versuchen zeigte es sich, daß langsames Eintrocknen der Zellen nicht tödlich wirkt, während ein rascher Wasserentzug die Zellen zerstörte. ILJIN konnte nachweisen, daß plasmolysierte Zellen das Austrocknen in weitgehendem Maße aushalten, jedoch nichtplasmolysierte zugrunde gehen. Bei diesen tritt bei großer Wasserabgabe ein Zerreißen des Protoplasten ein. Ist es jedoch dem Protoplasten möglich, sich als Ganzes von der Wand zu lösen, so kann das „Austrocknen“ sehr weit getrieben werden, ohne die Zelle zu zerstören. ILJIN konnte plasmolysierte Epidermiszellen von *Rhoeo discolor* bei langsamer Steigerung der Trockenheit der Luft 8—14 Tage lebend erhalten, während die nichtplasmolysierten schon bei geringer Wasserabgabe ein Zerreißen des

Plasmaschlauches zeigten. ILJIN sieht nun in der Bildung von osmotischer Substanz beim Eintrocknen (siehe S. 630) nicht Schutzstoffe, die eine Koagulation verhindern, sondern er sieht in der Zelle das Bestreben, bis zu einem gewissen Grade Wasser abzugeben, daß der Protoplast als solcher erhalten bleibt, indem er sich sozusagen leichter plasmolysierbar macht. Damit wird natürlich nicht geleugnet, daß die Salze die Koagulation des Protoplasmas bis zu einem gewissen Grad verhindern können.

Das Verhalten der Spaltöffnungen beim Welken hat für unsere Darstellung besonderes Interesse, da die Kenntnis der Stomatavariation bei der Analyse des Transpirationsprozesses erste Voraussetzung ist. Wir wollen zunächst darauf hinweisen, daß ILJIN (1922) zeigen konnte, daß je nach dem Grade stärkeren Welkens ein Teil der Stomata abstirbt, also in geschlossenem Zustand auch bei erneuter Turgeszenz funktionsuntüchtig werden. Epidermis- und Mesophyllzellen sind in diesem Zustand noch völlig unbeschädigt. Bei *Senecio Doria* können bis 45 vH der Stomata absterben. Die Schließzellen sind den anderen Blattzellen gegenüber gegen starkes Welken viel empfindlicher. ILJIN (1922) analysierte den Welkungseinfluß weiter und fand, daß schwaches Welken eine Stärkebildung in den Schließzellen einleitet, wobei infolge Abnahme des osmotischen Wertes ein Schließen der Stomata eintritt. In manchen Fällen wird bei stärkerem Welken die Stärke jedoch hydrolysiert, so daß nunmehr eine Erhöhung des osmotischen Wertes einsetzt und eine Spaltenöffnung resultieren kann. Bei längerem Welken setzt eine erneute Schließbewegung ein, ohne Stärkesynthese. ILJIN vermutet in diesem Falle ein Verschwinden osmotisch wirksamer Substanz aus den Schließzellen, also Exosmose bzw. Katatonose.

Der aus dem täglichen Leben übernommene Begriff: „Welken der Pflanzen“ ist für eine quantitative Analyse ganz unzureichend, da jede Maßeinheit fehlt. Einen großen Fortschritt bedeuten daher die Abgrenzungsbegriffe der amerikanischen Untersuchungen: incipient drying, temporary wilting und permanent wilting, die auf LIVINGSTON u. BROWN (1912), BROWN (1912), BRIGGS u. SHANTZ (1912) und CALDWELL zurückgehen und sich heute gut eingebürgert haben. Letzterer spricht anstatt von incipient drying von incipient wilting. Hervorzheben ist aber, daß schon RENNER (I, 1910) von einem „Austrocknen der Wände“ sprach, was sich mit dem Terminus incipient drying deckt.

Läßt man Pflanzen welken und geht die Welkung vollständig zurück, wenn die Pflanzen also die volle Turgeszenz wieder erreichen können, sei es, daß die unterbrochene oder mangelhafte Wasserzufuhr durch den Sproß (bzw. Wurzel) aufgehoben, sei es, daß die Transpiration verhindert oder herabgesetzt wird, so spricht man von einem zeitlichen oder vorübergehenden Welken; ist aber der Wasserverlust in dem Transpirationssystem durch das Welken so groß geworden, daß eine völlige Turgorrestitution unmöglich ist, so bezeichnet man das Welksein als ein dauern-

des. Die ersten Stadien des Welkens, das incipient drying, das beginnende Austrocknen, lassen wir zunächst außer acht. Die folgende Tabelle 11 von ILJIN (1923 a) zeigt, wie während eines Tages eine prozentuale Wasser-

Tabelle 11 (nach ILJIN 1923 a).

	Standort	Wassermangel in vH des Gewichtes in turgeszent. Zustand				Maximum
		6 Uhr	11 Uhr	14 Uhr	18 Uhr	Minimum
<i>Alisma plantago</i> L. . . . .	Sumpt	1/2	—	5	11	22
<i>Rumex confertus</i> Willd. . . . .	Wiese	4	7	8	9	2,3
<i>Plantago major</i> L. . . . .	} Steppe	3	4	9	20	6,7
		19	35	40	39	2,1
<i>Centaurea scabiosa</i> L. . . . .	Abhang	14	15	14	16	1,2
<i>Salvia silvestris</i> L. . . . .	„	10	19	—	14	1,9
<i>Marrubium praecox</i> J. . . . .	„	16	24	25	23	1,7
<i>Phlomis pungens</i> Willd. . . . .	„	20	30	31	25	1,6
<i>Plantago media</i> L. . . . .	Steppe	13	17	27	25	2,0
<i>Vicia faba</i> . . . . .	„	15	29	35	—	2,5

verminderung einsetzt und die Tabelle 12 von CALDWELL (1913) enthält Werte, die in erster Annäherung die verschiedenen Stadien des Welkens voneinander abzugrenzen erlauben. Nehmen wir also an, daß bei etwa 20 vH Wasserverlust ein dauerndes Welken einsetzt, so müßte der Tabelle 11 nach zu schließen, *Plantago major*, *Plantago media*, *Marrubium*

Tabelle 12 (nach CALDWELL 1913, aus MAXIMOV 1929).

		Wassergeh. in vH des Trockengewichts	Wasserdef. in vH des Wassergeh. in turgesz. Zustand
<i>Physalis angulata</i> . . . . .	turgeszent	598	
	beginnend gewelkt	503	10,6
	dauernd gewelkt	352	42
<i>Zea Mais</i> . . . . .	turgeszent	804	
	beginnend gewelkt	675	15,6
	dauernd gewelkt	472	40,0
<i>Martynia proboscidea</i> . . . . .	turgeszent	529	
	beginnend gewelkt	437	17,5
	dauernd gewelkt	347	34,0
<i>Phaseolus vulgaris</i> . . . . .	turgeszent	694	
	beginnend gewelkt	569	18,0
	dauernd gewelkt	486	30,0

*praecox*, *Phlomis pungens* und *Vicia faba* in einem Zustand dauernden Welkens verharren, wengleich nach ILJIN das Welken nur bei *Plantago major*, *Vicia faba* und zum Teil bei *Plantago media* den ganzen Tag über sichtbar ist. Infolge der Festigkeit der Gewebe ist das Welken äußerlich nicht immer „sichtbar“, weshalb natürlich die Abgrenzung der

Welkungsstufen recht schwierig ist. Auf keinen Fall hat man das Recht, nur schlapp gewordene Blätter als welk zu bezeichnen.

Bilden wir den Quotienten:

$$\frac{\text{Maximum des Wassermangels}}{\text{Minimum des Wassermangels}}$$

so muß dieser um so größer ausfallen, je besser es der Pflanze gelingt, ihre maximale Turgeszenz wieder herzustellen. *Alisma plantago* und *Plantago major* (Wiese) haben tatsächlich höhere Quotienten als die übrigen Pflanzen. Diese Quotientenwerte sind vielleicht geeignete Größen zur Darstellung der Welkungsstände.

Das von v. MOHL (I, 1856) und LEITGEB (I, 1886) beobachtete Verhalten der Schließzellen beim Welken ist als unbestrittene Tatsache in den Lehr- und Handbüchern dargestellt: Schließen der Spalten beim

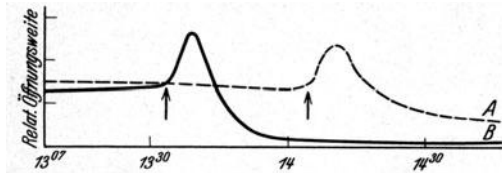


Abb. 26. Relative Öffnungsweite der Stomata von *Phaseolus vulgaris*. Die Pfeile geben den Zeitpunkt der Blattabtrennung von der Pflanze an. Auf der Abszisse ist die Zeit, auf der Ordinate die rel. Öffnungsweite der Spalten angegeben. Nach LAIDLAW und KNIGHT (I, 1916).

Welken, Öffnen bei Wiederherstellung der Turgeszenz. Da diese Reaktion mit der osmotischen Zustandsgleichung in bestem Einklang steht, schienen die im Laufe der Jahre gemachten Beobachtungen, daß die Spalten beim Welken

offen bleiben oder sich öffnen, zunächst einigermaßen merkwürdig. Sie werden eigentlich erst durch die Untersuchungen von STÄLFELT (1929) recht verständlich (siehe S. 584 ff.).

Aus den Arbeiten von STAHL (I, 1894), DARWIN (I, 1897, 1897), DARWIN u. PERTZ (I, 1911), ILJIN (1911), MOLISCH (I, 1912), LAIDLAW u. KNIGHT (I, 1916), KNIGHT (I, 1917, I, 1922), STÄLFELT 1916), BURGERSTEIN (1920a) und WEBER (1923) läßt sich jedoch entnehmen, daß bei einer Anzahl von Pflanzen beim Welken eine Öffnungsreaktion eintreten kann. In Abb. 26 ist nach einer Treppenkurve von LAIDLAW u. KNIGHT (I, 1916) der Spaltöffnungszustand zweier Blätter von *Phaseolus vulgaris* wiedergegeben. Die Bestimmung der relativen Porenweite erfolgte mit dem Porometer. MOLISCH (I, 1912) untersuchte mit der Infiltrationsmethode etwa 40 Arten, wovon etwa 60 vH beim Welken geschlossene Stomata zeigten. BURGERSTEIN (1920a) dehnte die Messungen auf 110 krautige Pflanzen und 140 Bäume aus, wobei von den erstgenannten beim Welken etwa 40 vH geschlossene Spalten hatten, bei den Bäumen ungefähr 70 vH. Einheitliche Ergebnisse lassen sich natürlich nicht erzielen, da wir sahen (siehe S. 586), daß es erstens darauf ankommt, in welchem Bereich des Wasservorrates die Blätter sich beim Beginn des Welkens befinden und zweitens wie die osmotische Zustandsglei-

chung der Schließzellen auf die der anderen Gewebezellen „abgestimmt“ ist. Jedenfalls ist der Anstieg der Kurven in Abb. 26 als passive Öffnungsreaktion im Sinne von STÄLFELT (1929) zu deuten. Demnach werden sich nicht nur verschiedene Pflanzen verschieden verhalten, sondern ein und dieselbe Pflanzenart wird Unterschiede der Stomatareaktion beim Welken erkennen lassen.

Daß die Schließbewegung der Stomata beim Welken übrigens eine Resultante des Welkens des ganzen Blattes ist und nicht nur eine spezielle Reaktion der Schließzellen, hat LLOYD (I, 1908) bereits ausgesprochen. In der Tabelle 13 sind die Öffnungszustände der Spaltöffnungen während des Welkens und die eines Kontrollblattes von *Verbena ciliata* wiedergegeben.

Tabelle 13 (nach LLOYD I, 1908). Versuch 10 Uhr, Juli.

Das Blatt ist welk seit	Öffnungsweite in $\mu$	Öffnungsweite des Kontrollblattes in $\mu$
1 Minute	5,7—10	5,7—10
2 Minuten	4,2— 8,5	5,7—10
3 ..	5,7— 8,5	5,7— 8,5
4 ..	4,2— 8,5	8,5—12,8
5 ..	4,2— 7	5,7— 8,5
6 ..	0 — 8,5	8,5—12,8
8 ..	1 — 7	2,8— 8,5
15 ..	1 — 2	2,8— 8,5

Die Apertur zeigt bei den einzelnen Spalten verschiedene Größe, was bereits darauf hindeutet, daß die Wasserbilanz der einzelnen Schließzellen Verschiedenheiten aufweisen wird. Dieser Frage wandte sich STÄLFELT (1929) erfolgreich zu.

Wenn wir die Analyse der Stomatareaktion beim Welken unternehmen, so gehen wir wiederum am besten von der osmotischen Zustandsgleichung aus. Tritt bei einem bestimmten Wasserverlust eine Schließbewegung ein, so besteht die übliche Deutung zu Recht, daß der Turgor der Schließzellen sich senkt, also eine Volumverminderung der Schließzellen einsetzt. Es ist kaum anzunehmen, daß beim Welken d. h. bei einem wachsenden Wasserdefizit des Blattes, die übrigen Gewebezellen auf die Schließzellen einen wachsenden Druck ausüben und diese zu einem passiven Schließen zwingen. Diese Schließbewegung nennen wir mit STÄLFELT (1929) hydroaktive Schließbewegung. Tritt nun aber beim Welken eine vorübergehende oder länger dauernde Öffnungsbewegung ein, so kann diese so erklärt werden, daß der von außen auf den Schließzellen lastende Druck schwindet, oder daß der osmotische Wert der Schließzellen sich steigert, was in vielen Fällen nachweisbar ist, wie wir im folgenden sehen werden. Daß die Öffnungsbewegung der Schließzellen nur durch eine Volumzunahme möglich ist, darf auch nicht außer acht gelassen werden. Durch Erhöhung des osmotischen Wertes ist ein





verlauf in weitgehendem Maße voneinander unabhängig sein können. Besonders deutlich ist diese Erscheinung im vorliegenden Falle zwischen 24 und 4 Uhr. Während die Schließzellen eine starke Photoreaktion zeigen, bleibt die Transpiration der beiden Versuchspflanzen annähernd die gleiche (vgl. I. Teil die Abb. 19, S. 90).

An dem Befund, daß bei offenen Spalten ein Rückgang der Transpiration einsetzen kann, läßt sich kaum zweifeln, jedoch muß vom physikalischen Standpunkt aus die Behauptung, daß die Stomatavariation *keine* Erhöhung bzw. Erniedrigung des Diffusionswiderstandes für Wasserdampf bedingte, abgelehnt werden. Alle Arbeiten, welche zu der Behauptung kamen, daß die Stomataweite für die Transpiration belanglos sei, sollen hier nicht einzeln besprochen und aufgezählt werden, ebenso wenig wie das Für und Wider einer Regulation der Transpiration durch die Spaltöffnungen. Der LLOYDsche Standpunkt (I, 1908), daß durch Kollabieren des Blattes beim Welken der Wasserdampf herausgepreßt werde, ist von RENNER (I, 1910) als unhaltbar nachgewiesen worden. Die Versuche von DARWIN u. PERTZ (1911) bestätigten die Ergebnisse von RENNER. LLOYD (1912, 1913) kam später zu der Auffassung von RENNER, ebenso LIVINGSTON, SHREVE u. a.

Auf jeden Fall muß eine Erweiterung der Stomataapertur auch beim Welken eine Erniedrigung des Diffusionswiderstandes bedeuten. Ist nun trotz der offenen oder sich weiter öffnenden Spalten eine Transpirationsverminderung festgestellt, so muß entweder das Dampfdruckpotential : Blattsystem/Luft vermindert worden sein, oder die „inneren Widerstände“ sich vergrößert haben. Wenn RENNER (I, 1910) von einem Austrocknen der Zellwände spricht und LIVINGSTON u. BROWN (I, 1912) von einem incipient drying (LIVINGSTON 1911 incipient wilting), so kann man diese Veränderungen im Sinne von SEYBOLD (1929) als Widerstand im Massenaustausch definieren. Durch einen stärkeren Wasserverlust der Blätter nimmt der maximale Dampfdruck in den Interzellularen ab, so daß das Dampfdruckpotential : Mesophyll/Luft geringer wird. Mutatis mutandis gilt dies natürlich auch für die mit Wasser imbibierte Kutikula. Ist bei der völlig „wassergesättigten“ Kutikula der maximale Dampfdruck an ihrer Oberfläche, so wird der maximale Druck mit fortschreitender Entwässerung in tiefer liegende Schichten verlegt. Von der Oberfläche der Kutikula aus geurteilt, wird dadurch das Dampfdruckpotential : Kutikula/Luft verkleinert. Die Ursache vom Sinken des maximalen Dampfdruckes in dem Gewebe kann aber nur die sein, daß die Zelle dem Wasserdampfaustritt in die Interzellularen einen größeren Widerstand entgegensetzt; der maximale Dampfdruck wird somit sozusagen von der Oberfläche der Zelle in die Zellwand mehr oder weniger tief verlagert (s. Abb. 3). Die Erniedrigung der Dampfspannung durch Konzentrationssteigerung des Zellsaftes infolge Wasserverlustes kann nur wenige Prozente ausmachen, wie wir bereits an

Hand der Versuche von LIVINGSTON (I, 1911, LIVINGSTON u. BROWN I, 1912 und RENNER I, 1915) gesehen haben (siehe S. 570). Da die Erniedrigung wesentlich höhere Beträge annimmt, kann sie lediglich nur durch eine Vergrößerung des inneren Widerstandes erklärt werden, wozu vom physikalischen Standpunkt aus die nötigen Unterlagen herangezogen werden können.

Ob also eine Veränderung der Stomataapertur die Transpiration merklich ändert oder nicht, hängt nur von dem Verhältnis der Größenordnung von Diffusionswiderstand der Stomataporen und dem Diffusionswiderstand der Zellmembranen im Mesophyll ab. Ist dieser klein, so muß sich eine Änderung der Stomataapertur im Transpirationsverlauf

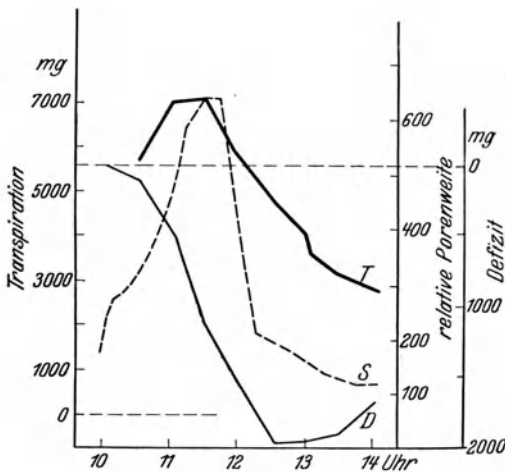


Abb. 28. Stomataweite (S), Transpiration (T) und Wasserdefizit der Blätter von *Helianthus annuus*. Nach KNIGHT (I, 1917).

auswirken, ist er aber groß, so fällt eine Stomatavariation im Wasserdampfaustausch nicht mehr ins Gewicht. Der Diffusionswiderstand der Membranen im Mesophyll kann so stark anwachsen, daß trotz einer Spaltöffnungsbewegung eine Transpirationssenkung einsetzt. In diesem Falle ist die „non stomatal regulation“ der Transpiration verwirklicht.

In welchem Maße die Transpirationserniedrigung durch die Veränderung der austrocknenden Kutikula bedingt wird, wird dabei außer acht gelassen.

Die Verdunstung von welkenden Blättern kann jedoch im Einzelfalle wenigstens vorübergehend höher sein als die turgeszenter, wenn durch Temperaturerhöhung der Dampfdruck in den Geweben steigt. MILLER u. SAUNDERS (I, 1923) und CLUM (1926) fanden, daß die welken Blätter etwa 2°—4° wärmer sein können als die turgeszenten unter denselben Außenbedingungen.

KNIGHT (I, 1917, I, 1922) bemühte sich erfolgreich darum, die einzelnen „Posten“ der Wasserbilanz quantitativ zu messen. Im I. Teil der Monographie (Abb. 19, S. 90) sahen wir, daß zwischen der Wasseraufnahme und der Wasserabgabe keine Proportionalität besteht, so daß das Blatt im „Laufe des Tages“ ein mehr oder weniger großes Sättigungsdefizit aufweist (siehe S. 623, 669). In Abb. 28 sind von KNIGHT (I, 1917) ermittelte Werte graphisch wiedergegeben. Trotz eines stei-

genden Sättigungsdefizits (beginnendes Welken) tritt eine Öffnungsbewegung ein, die wahrscheinlich photoaktiv ist. Nach 12 Uhr setzt eine Schließbewegung ein (sicher hydroaktiv [STÄLFELT 1929]), die von einem steilen Transpirationsabfall begleitet wird. Der Öffnungsbewegung folgt übrigens auch ein Transpirationsanstieg. Auf jeden Fall ist im vorliegenden Beispiel eine Stomataregulation der Transpiration nicht zu leugnen. Trotzdem etwa 12 Uhr 40 Minuten das Sättigungsdefizit kleiner wird, verrät die Kurve der Stomataapertur und die der Transpiration keinen erneuten Anstieg. In der Arbeit von 1922 analysierte KNIGHT den Vorgang der Stomatavariation beim Welken unter Berücksichtigung der Transpiration und Temperatur weiter und fand in den meisten Fällen bei Blättern im ersten Stadium des Welkens eine Öffnungsbewegung der Stomata und zugleich eine Erhöhung der Transpiration. In Tabelle 14 sind die Ergebnisse von 12 Versuchen bei verschiedener Temperatur zusammengestellt. Läßt sich eine Abhängigkeit der Stomataweite (Porometerwerte) von der Temperatur nicht erkennen, so ist eine gleichsinnige Erhöhung der Stomataweite und der Transpiration sichergestellt, wenn auch von einer vollkommenen Proportionalität nicht gesprochen werden kann. Außerdem ist die zeitliche Übereinstimmung des Auftretens der Maxima von Stomataapertur und Transpira-

Tabelle 14 (nach KNIGHT 1922).

<i>Eupatorium adenophorum</i>			Minutenzahl, die verstreicht bis Maxi- mum erreicht ist	
Mittlere Tempe- ratur während des Welkens	Prozentuale Erhöhung der Stomataapertur	Prozentuale Erhöhung der Transpiration	Stomata- apertur	Tran- spiration
13.5	—	41	—	64
14.2	25	44	75	75
14.4	—	41	—	67
14.5	57.4	75	49	43
15.0	153	69	37	37
16.0	27	13	30	30
16.1	16	19	51	40
16.4	—	16	—	38
17.4	44	37	31	27
18.4	—	71	—	26
18.8	—	9	—	21
19.0	—	39	—	18

tion recht gut. Nicht außer acht zu lassen ist, daß die Maxima von Stomataapertur und Transpiration um so *früher* erreicht sind, je höher die Transpiration ist, was dafür spricht, daß ein bestimmter Welkungsgrad (bei *Eupatorium* im vorliegenden Falle etwa 2 vH des Frischgewichtes) erreicht wird, worauf eine Transpirations- und Aperturverminderung einsetzt. BAKKE (1915, 1918) nahm als kritischen Punkt des Welkens den Eintritt des Transpirationsabfalls.

In welchem Maße der frühere Eintritt der Maxima auf die Erhöhung der Permeabilität mit steigender Temperatur im vorliegenden Falle zurückzuführen ist, muß dahingestellt bleiben. Wahrscheinlich aber können diese Erklärungen mit herangezogen werden (siehe S. 595).

Die Welkungserscheinung ist ein schwer analysierbarer Prozeß, vor allem wenn man ihn quantitativ bestimmen will. Ehe wir weitere Untersuchungen der letzten Jahre besprechen, sei auf die bereits erwähnten osmotischen Zustände der Transpirationssysteme beim Welken kurz eingegangen, da wir mit Hilfe dieser weiteren Einblick in die Welkungserscheinung uns verschaffen können.

Tabelle 15 (nach URSPRUNG u. BLUM 1920).

	Obere Epidermis	Nervnahe Palissaden	Nervferne Palissaden	Schwamm-parenchym	Parenchym-scheide	Untere Epidermis	Schließ-zellen
Normaler Saugdruck . . .	7,8	9,7	15,6	8,6	7,4	7,5	7,8
Maximaler Saugdruck . .	2,8	15,0	15,6	11,9	10,8	9,9	10,2
Maximale Zunahme in Atm.	5,0	5,3	0,0	3,3	3,4	2,4	2,4
Maximale Zunahme in vH	64	55	0	38	46	32	31

Den Einfluß des Welkens auf den Saugdruck und den osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse untersuchten vor allem URSPRUNG u. BLUM (1920) sehr eingehend, indem sie 10 Tage lang verschiedene Zellarten

Tabelle

		Im frisch. Zustand		Im			
		S	Og	1. Tag		2. Tag	
				S	Og	S	Og
1	Ob. Epidermis, Nähe S. nerv. 2. Ord. . .	7,8				9,0	
	Palissaden . . . . .	9,9				11,1	
2	Ob. Epidermis Nerv ferne. . . . .	8,3	21,5			9,2	23,4
	Palissaden 33. Zelle . . . . .	15,6	25,5			15,6	35,0
3	" 4. " . . . . .	9,7				11,1	
	" 32. " . . . . .	15,3				15,3	
4	Ob. Epidermis 3. Zelle . . . . .	7,5				9,3	
	" " 25. " . . . . .	8,5				9,3	
5	Unt. Epidermis an Schließzelle angrenz.	7,5	21,5			7,5	25,5
	Schließzelle . . . . .	8,5	23,4			7,8	27,4
6	Schwammparenchym a. Palissad. angrenz.	8,4	25,5	8,7	25,5		
	.. an Epidermis angrenzend . . .	9,0	21,5	9,0	21,5		
7	.. an Palissaden angrenzend . . .	8,6	23,4			8,6	23,4
	.. an Epidermis angrenzend . . .	8,7	23,4			9,0	23,4
8	.. an Parenchym-scheide grenzend	7,3	30,0				
	.. von d. Scheide 5 Zellen entfernt	8,1	25,5				
9	.. an P.-Scheide angrenzend . . .	8,1	25,5	8,1	25,5		
	.. 4 Zellen von dieser entfernt . .	8,8	23,4	9,1	23,4		
10	Parenchym-scheide Seitennerv 4. Ord. .	7,5	25,5				
11	" " 2. " . . . . .	7,3					

eines Blattes der Messung unterworfen. In Tabelle 16 sind die Werte abgeschnittener, welkender Blätter von *Hedera helix* wiedergegeben. Die Tabelle 16 zeigt, daß mit fortschreitendem Wasserverlust die Saugdrucke (S) in allen Geweben ansteigen, mit Ausnahme der nervfernen Palissaden (Blatt 2, 33. Zelle). Die prozentuale Zunahme der Saugdrucke ist nun in den verschiedenen Geweben ungleich, wie die zusammenfassende Tabelle 15 erkennen läßt.

Dies beruht darauf, daß der osmotische Wert bei Grenzplasmolyse während des Welkens nicht konstant bleibt, sondern ebenfalls eine Erhöhung erfährt. An Stelle der osmotischen Werte (Og) bei Grenzplasmolyse, sind deren Atmosphärenäquivalente in die Tabelle 16 aufgenommen worden, da es im vorliegenden Falle instruktiver ist, die Druckdifferenzen vor Augen zu haben. Die Erhöhung der Saugdrucke bei starkem Wasserverlust ist gemäß der osmotischen Zustandsgleichung eine Notwendigkeit; daß aber die osmotischen Werte bei Grenzplasmolyse eine Erhöhung erfahren, muß als physiologischer Welkungseffekt angesehen werden. Da eine Erhöhung der osmotischen Werte mehr oder weniger stark in allen Geweben nachweisbar ist, so kann es sich nicht um endosmotischen bzw. exosmotischen Austausch von Zelle zu Zelle handeln, vielmehr müssen Stärke und Fette, die im Efeublatt vorhanden sind, während des Welkens „verzuckert“ werden, was eine Erhöhung der osmotischen Werte bedingt. Die Zunahme der Saugdrucke beruht demnach nicht nur darauf, daß die Zellen Wasserverlust erleiden, sondern auch daß der osmotische Wert bei gleichbleibender maximaler Wand-

16.

welkenden Zustand															
3. Tag		4. Tag		5. Tag		6. Tag		7. Tag		8. Tag		9. Tag		10. Tag	
S	Og	S	Og	S	Og	S	Og	S	Og	S	Og	S	Og	S	Og
9,9				10,5				11,4		12,8		12,8		+	
11,7				12,1				12,8		12,8		+			
10,5	25,5			11,4	27,4			12,4	50(?)	+					
15,6	35,0							15,6	40,2	+					
11,4				12,4				13,0		15,0		+			
15,3				15,3				15,3		15,3		+			
9,9				10,2				10,5				11,7		11,7	
10,2				10,5				10,8				11,7		11,7	
		8,1	27,4			9,1	30,0			9,9	37,0	+			
		8,1	30,0			9,4	35,0			10,2	37,0	+			
8,7	30,0			9,3	32,4			11,4	37,0	+					
9,0	27,4			10,2	32,4			10,9	35,0	+					
8,7	25,5			9,9	32,4			11,4	37,0	+					
9,3	25,5			9,6	32,4			11,7	37,0	+					
7,8	30,0			9,6	30,0			10,8	35,0	+					
8,4	30,0			10,2	32,4			11,9	35,0	+					
9,1	32,4			10,5	32,4			10,8	32,4	+					
9,4	32,4			10,0	32,4			11,7	32,4	+					
8,4	27,4	8,6	32,4					10,5	37,0	+					
9,3		9,3						10,8		+					

dehnung ansteigt. Das Schema der osmotischen Zustandsgleichung empfiehlt sich auch hier zu rascher Orientierung. Die Tabelle 16 zeigt jedoch außerdem noch, daß die Saugdrucke sich mit fortschreitendem Wasserverlust mehr und mehr ausgleichen, während die Differenzen der osmotischen Werte gleich bleiben und in vielen Fällen noch größer werden. Relativwerten nach zu schließen, sind am 7.—10. Tage, beim Absterben der einzelnen Gewebeteile des Blattes die Saugdruckdifferenzen noch nicht völlig ausgeglichen.

Ausführlich kann hier der Wasseraustausch zwischen den einzelnen Gewebearten nicht besprochen werden. Die Tabelle 16 ermöglicht leicht die Potentialveränderungen der Saugdrucke und die Richtung des Austauschstromes festzulegen. Zu bemerken ist, daß der Saugdruck der nervfernen Palissaden während der ganzen 10 Tage unverändert bleibt. Zugleich steigt, wie wir sahen, ihr osmotischer Wert bei Grenzplasmolyse, so daß trotz der durch den fortschreitenden Wasserverlust bedingten Volumverminderung des Blattes diese Palissaden gemäß der osmotischen Zustandsgleichung eine absolute Volumvergrößerung erfahren müssen. (Eine Erhöhung des Turgordruckes ist damit ebenfalls gegeben.) Wir enthalten uns am besten einer Deutung dieser bevorzugten Zellgewebe.

Demnach erleiden innerhalb *eines* Blattes die verschiedenen Gewebeteile nicht ein und dieselbe Veränderung. Die Zahl der möglichen Fälle verschiedener Reaktionen bei Variation der Faktoren der osmotischen Zustandsgleichung sind überaus groß und bedürfen einer gesonderten Darstellung. Im Rahmen der vorliegenden Besprechung genügt die Feststellung, daß durch das Welken die an der osmotischen Zustandsgleichung beteiligten Faktoren verändert werden können. Wenigstens ist dieses für den osmotischen Wert sichergestellt.

In trockener Luft, also bei starker Transpiration verlieren abgeschnittene Blätter nach MOLISCH (1921) viel rascher ihre Stärke als in feuchter Atmosphäre. MOLISCH konnte dieses Verhalten bei mehreren Pflanzen feststellen (*Boehmeria utilis*, *Urtica urens*, *Ipomoea* sp., *Galinsoga parviflora*, *Tolmiaca Menziesii*, *Impatiens parviflora*). Die folgende Tabelle 17

Tabelle 17 (nach MOLISCH 1921).

Versuchspflanze: <i>Tropaeolum majus</i>		
Nach Stunden	frisch	welk
	Stärkegehalt im Blatte	
2	viel	viel
5	„	Stärke verschwunden, nur noch im Blatt- geäder vorhanden
8	„	desgleichen
17	mäßig	Null
23	„	„
40	wenig	„
60	Null	„

gibt einige Anhaltspunkte über die Geschwindigkeit des Stärkeabbaues bei frischen und welkenden Blättern.

Die Produkte des Stärkeabbaues sind nicht nur Glukose, sondern auch Dextrine und andere Substanzen, da eine Analyse folgendes Bild ergab:

	frisch	welk
direkt reduzierende Substanzen . . . . .	6,85	4,35
nach Inversion . . . . .	14,0	15,1 .

Die frischen Blätter sind demnach zuckerreicher, so daß es nicht angängig ist, schlechtweg zu behaupten, daß welke Blätter mehr Zucker enthielten als frische Blätter. Wohl läßt sich feststellen, daß die welkenden Blätter ihre Stärke *rascher* abbauen. SCHMETZ (1925) konnte die Ergebnisse im großen und ganzen bestätigen.

Da bei Blättern mit starker kutikularer Transpiration durch bewegte Luft eine Transpirationssteigerung eintreten kann (vgl. I. Teil, S. 97), ist ein sichtbares Welken bei solchen Systemen im allgemeinen leicht zu erkennen. Durch die gesteigerte Transpiration im Winde kann nun der osmotische Wert erhöht werden, was aus der Tabelle 18 von URSPRUNG u. BLUM (1916) und der Tabelle 19 von MAYER (1915) hervorgeht. Die Tabelle 19 zeigt im Durchschnitt geringere osmotische Werte bei den Kontrollpflanzen als bei den Versuchspflanzen. Die Beeinflussung durch den Wind ist jedenfalls indirekt. Leider fehlen in den Tabellen 18 und 19 Transpirationsdaten, die für die Beurteilung des Welkungsproblems von großem Wert wären.

Daß durch bewegte Luft die Spalten sich schließen können ist nicht ausgeschlossen, da bei starker Wasserabgabe der Schließzellen eine Deturgescenz eintritt. Die Transpiration der Schließzellen ist zu der kutikulären Transpiration zu rechnen. Das Ergebnis, daß vom physikalischen Standpunkt aus die Porentranspiration nicht gesteigert wird, muß dadurch nicht eingeschränkt werden (siehe I. Teil, S. 49).

Tabelle 18 (osm. Mittelwerte nach URSPRUNG u. BLUM 1916).  
*Funaria sp.* Temperatur 0–1°, bedeckter Himmel.

Wind:	8 Uhr fehlt	10 Uhr schwach	14 Uhr schwach	16 Uhr stark	18 Uhr fehlt	
Spreite {	Spitze:	0,35	0,37	0,43	0,46	0,42
	Basis:	0,51	0,52	0,55	0,55	0,53
Nerv {	Spitze:	0,40	0,41	0,43	0,45	0,44
	Basis:	0,57	0,54	0,52	0,53	0,51

(Gegen die Spitze erfolgt größerer Anstieg)

Die wichtigsten Untersuchungen bleiben im Rahmen unserer Darstellung die eigentlichen Transpirationsversuche mit welkenden Pflanzen. Die Arbeit von TUMANOW (I, 1927) enthält außer einer Reihe von Daten aus schwer zugänglicher russischer Literatur, einige brauchbare Versuche, die für die Frage des Welkens von Bedeutung sind.

Tabelle 19 (nach MEYER 1915).

osmot. Werte in mol	Zu Beginn des Versuches	a Kontrollpflanze, b Pflanze im Wind (Ventilator)																	
		1. Tag		2. Tag		3. Tag		4. Tag		5. Tag		6. Tag		8. Tag		10. Tag			
		a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b		
<i>Primula auricula</i> . . .	0,25	0,25	0,25	0,30	0,25	0,30	0,25	0,30	0,25	0,30	0,25	0,30	0,25	0,30	0,25	0,30	0,25	0,30	
<i>Impatiens Sultani</i> . . .	0,20	0,20	0,20	0,20	0,20	0,20	0,20	0,20	0,20	0,20	0,20	0,20	0,20	0,20	0,20	0,20	0,20	0,20	
Wasserkultur																			
<i>Impatiens Sultani</i> . . .	0,30	0,30	0,30	0,35	0,30	0,35	0,30	0,35	0,30	0,35	0,30	0,35	0,30	0,35	0,30	0,35	0,30	0,35	
Topfkultur																			
<i>Anemone Hepatica</i> . . .	0,50	0,50	0,50	0,55	0,50	0,55	0,50	0,55	0,50	0,55	0,50	0,55	0,50	0,55	0,50	0,55	0,50	0,55	
<i>Globularia cordifolia</i> . . .	0,80	0,80	0,85	0,90	0,80	0,90	0,80	0,95	0,80	0,95	0,80	0,95	0,80	0,95	0,80	0,95	0,85	0,95	
<i>Erythra alpinus</i> . . .	0,55	0,55	0,60	0,65	0,55	0,65	0,55	0,75	0,55	0,75	0,55	0,75	0,55	0,75	0,55	0,75	0,55	0,75	
<i>Saxifraga aizoon</i> . . .	0,60	0,60	0,60	0,60	0,60	0,65	0,60	0,65	0,60	0,65	0,60	0,65	0,60	0,65	0,60	0,65	0,60	0,65	
<i>Draba aizoides</i> . . .	0,50	0,50	0,55	0,60	0,50	0,60	0,50	0,65	0,50	0,65	0,50	0,65	0,50	0,65	0,50	0,65	0,50	0,65	
<i>Veronica Beccabunga</i> . . .	0,40	0,40	0,40	0,40	0,40	0,40	0,40	0,45	0,40	0,45	0,40	0,45	0,40	0,45	0,40	0,45	0,40	0,45	
Wasserkultur																			
<i>Plantago lanceolata</i> . . .	0,35	0,35	0,35	0,35	0,35	0,35	0,35	0,40	0,35	0,40	0,35	0,40	0,35	0,40	0,35	0,40	0,35	0,40	
<i>Taraxacum officinale</i> . . .	0,35	0,35	0,40	0,45	0,35	0,45	0,35	0,40	0,35	0,40	0,35	0,40	0,35	0,40	0,35	0,40	0,35	0,40	

Der Einfluß des Welkens auf die Transpiration ist nun recht verschieden. Es kommt ganz darauf an, in welchem Zustand des Welkens die Transpiration bestimmt wird, ob im welken Zustand selbst oder erst nach Wiederherstellung der Turgeszenz. Die Tabelle 20 enthält die flächengleichen relativen Transpirationswerte von *Helianthus annuus* nach verschieden langem Welken, im Zustand der Turgeszenzwiederherstellung.

Die Transpiration ist demnach nach vorangegangenen Welken herabgesetzt. Nun ergaben jedoch mehrere Untersuchungen von FREY (1923), TUMANOW (I, 1927) u. a., daß verschiedene Pflanzen, die unter Wassermangel sich entwickelten, eine stärkere Transpiration hatten als die Kontrollpflanzen, vor allem wenn das Welken jener vorübergehend war. Die Tabelle 21 gibt einige Werte wieder. Im Gegensatz zu diesen Werten stehen teilweise die der Tabelle 20, wobei die Pflanzen jedoch dauernd welk waren. Es ist nun außerordentlich schwierig zu entscheiden, in welchem Maße die Transpiration durch eine Veränderung des Wurzelsystems beim Welken beeinflusst wird,



Tabelle 20 (nach TUMANOW I, 1927).

		relat. Transpirationswerte	
Bei 60 vH Bodenfeuchtigkeit	Kontrollpflanze . . . . .	100	
„ „ „	Versuchspflanze 1 Tag nach dem		
	Welken . . . . .	50	
„ „ „	„ 2 Tage nach dem		
	Welken . . . . .	64	
„ „ „	„ 3 Tage nach dem		
	Welken . . . . .	69	

so daß entgegengesetzte Ergebnisse sowohl durch spezifische Eigenschaften der Pflanze als durch den Grad der „Trockenheit“ des Bodens einerseits und einer übermäßiger Transpiration andererseits resultieren.

Tabelle 21 (nach FREY 1923, siehe TUMANOW I, 1927).

Intensität des Transpirationsprozesses bei verschiedener Bodenfeuchtigkeit gezogener Pflanzen, die während des Versuches gleicher Bodenfeuchtigkeit ausgesetzt waren.

	Ver- suchs- jahr	Transpirationsintensität in vH			
		Bodenfeuchtigkeit optimal		Bodenfeuchtigkeit minimal	
<i>Zea Mays</i> . . . . .	1916	100	121,9	100	141,8
	1919		161,6		254,5
<i>Phaseolus vulg.</i> . . . . .	1917		216,3		188,9
	1919		193,6		268,7
<i>Mirabilis Jalapa</i> . . . . .	1917		170,3		270,8
	1916		122,8		178,3
<i>Helianthus annuus</i> . . . . .	1917		82,92		91,45
	1916		83,52		64,48
<i>Datura Stramonium</i> . . . . .	1917		93,80		257,10
	1916		93,85		79,79
<i>Atriplex hortensis</i> . . . . .	1916	91,87	83,01		
	1917				

Gegen die apodiktischen Schlußfolgerungen dieser Tabellen hat SEYBOLD (I, 1929) Einspruch erhoben; es sei hiermit darauf verwiesen.

Tabelle 22 (nach FREY 1923, siehe TUMANOW I, 1927).

	Ver- suchs- jahr	Transpirationsintensität in vH	
		Bodenfeuchtigkeit optimal	Bodenfeuchtigkeit minimal
<i>Datura Stramonium</i> . . . . .	1917	100	62
<i>Helianthus annuus</i> . . . . .	1917		67
<i>Zea Mays</i> . . . . .	1917		78
<i>Phaseolus vulgaris</i> . . . . .	1917		135
	1919		56
<i>Mirabilis Jalapa</i> . . . . .	1917		118
<i>Zygophyllum Fabago</i> . . . . .	1917	45	

Unterschiede bestehen nun nicht nur zwischen Pflanzenart und Pflanzentart, sondern auch zwischen verschiedenen Sorten einer Art (siehe

Tabelle 23) und selbst zwischen den Blättern ein und derselben Pflanze, wobei sicherlich die Differenzen der anatomisch-histologischen Struktur (siehe Teil I, S. 144) eine Rolle spielen. Die Frage der Dürre-resistenz der Getreidesorten ist für die Landwirtschaft von allergrößter Bedeutung. Die Analyse der Dürre-resistenz, bzw. des Welkens vom transpirationstheoretischen Standpunkt aus, ist sehr schwer zu betreiben und die ersten Anfänge bedürfen gründlicher Weiterführung.

Tabelle 23 (nach TUMANOW I, 1927).

<i>Triticum vulgare</i> Sorte:	Nr. der reinen Linie	Pflanzen, die in Feld- versuchen die Dürre überstanden. in vH (nach PISAREW)		Pflanze, die andauern- des Welkens überdauert, in vH
		1919	1920	
<i>ferrugineum rossicum</i>	Tulun 81/4	72,6	67,0	90
" "	" 120 32	77,4	75,0	94
" "	" 916/4	50,0	67,0	50
<i>pseudohostianum</i>	Prélude	8,1	43,0	49
<i>lutescens</i>	Marquis	3,1	43,0	77
<i>anglicum</i>	Pusa 4	5,5	20,0	23
<i>ferrugineum rossicum</i>	Tulun 324	2,9	—	42

Daß durch das Welken die „inneren Widerstände“ des Wasserdampfaustausches erhöht werden müssen, haben wir oben gesehen, da selbst bei einer Spaltenerweiterung die Transpiration sinken kann (siehe Abb. 27). ALEXANDROW (1922, 1924) fand bei Vertrocknungsversuchen, daß die oberen Blätter von *Helianthus annuus*, *Amaranthus* und *Atriplex* langsamer Wasser abgeben als die unteren Blätter. TUMANOW (I, 1927) versuchte mittels der Dilatometermethode (siehe FOOTE und SAXTON 1916, 1917, ROSA 1921) Einblick in die Widerstandsgrößen der Mesophyllzellenwände gegen die Interzellularen zu gewinnen. Da die Methode darauf beruht, daß unter dem Gefrierpunkt des Wassers sich in den Interzellularen um so „leichter“ Eis bildet, je weniger die Zellwände (inklusive Plasma) dem Wasseraustritt Widerstand entgegensetzen, können wir die gewonnenen Daten nicht als Maß einer „wasserzurückhaltenden Kraft“ gelten lassen. Der Einfluß der Temperatur auf kolloide Systeme ist unverkennbar (siehe auch S. 597), so daß diese Werte nicht auf die normalen Verhältnisse übertragbar sind. Bei den gefrierenden Geweben können doch zunächst schwer feststellbare Veränderungen in den Plasmakolloiden (siehe NEWTON 1925) vorkommen, ganz abgesehen davon, daß bei dem Gefrieren, Spannungen in den Geweben auftreten können, die zu Zerreißen führen werden. Die dilatometrischen Untersuchungen liefern nur für die Frage der Frostwirkung eindeutige Resultate. Außerdem scheint mir der Ausdruck „wasserzurückhaltende Kraft“ so wenig geeignet, wie „Verdunstungskraft der Atmosphäre“, da physikalisch eindeutige Begriffe nicht doppelsinnig zu gebrauchen sind. Ohne diese Frage theoretisch weiter zu erörtern, seien in der

Tabelle 24 die von TUMANOW ermittelten Dilatometerwerte angegeben. Nach diesen Befunden hätten die Sonnen- bzw. oberen Blätter einen etwa 40—50 vH größeren Widerstand der Zellwand bzw. des Plasmas.

Unter Hinweis auf Abb. 39 ist noch zu bemerken, daß in amerikanischen Arbeiten das Wort Wasserzurückhaltungsvermögen (water-holding capacity) ebenfalls Verwendung findet (E. SHREVE 1916). Die Ergebnisse gründen sich auf Gewebe von Kakteen (siehe S. 696).

Tabelle 24 (nach TUMANOW 1927).

Dilatometerwerte (Bestimmung bei $-5^{\circ}$ )	Mengen des nicht gefrierenden Wassers in vH vom Gesamtwassergehalt des Blattes:		
<i>Salvia nutans</i> . . . . .	Sonnenblätter	57	100
	Schattenblätter	31	54
<i>Salvia austriaca</i> . . . . .	Sonnenblätter	79	100
	Schattenblätter	45	57
<i>Fagopyrum</i> . . . . .	obere Blätter	75	100
	untere Blätter	32	43
<i>Phaseolus vulgaris</i> . . . . .	obere Blätter	47	100
	untere Blätter	40	85

Erwähnt werden soll noch, daß eine Temperatursteigerung in manchen Fällen die Turgeszenzwiederherstellung welcher Sprosse begünstigt, wie sich aus Arbeiten von DE VRIES (1873), WEBER (1885) und HOLLE (1915) entnehmen läßt. (Bei den Versuchen wurde die Temperatur des vom Sproß ausgesaugten Wassers erhöht.) Tragen diese Versuche auch alle nur qualitativen Charakter, so steht das Versuchsergebnis jedoch mit den Gesetzen des Temperatureinflusses auf die Quellung und Permeabilität der Kolloide in Einklang (siehe S. 595).

Die Permeabilität wird sich durch Wasserverlust sicherlich verändern. Ob mit Entquellung des Protoplasmas eine Erhöhung des Diffusionswiderstandes eintritt, wie wir es für die Membran annehmen müssen, muß dahin gestellt bleiben. Quellungsdruck des Protoplasmas und osmotischer Druck des Zellsaftes sind jedenfalls gleich (siehe S. 572).

Was die Veränderung der Dehnbarkeit der Membran und der Viskosität des Protoplasmas beim Welken anlangt, kann noch nicht entschieden werden. Der Elastizitätsmodul der Membran wird jedenfalls durch Wasserverlust vergrößert.

#### 8. Die Abhängigkeit der Transpirationssysteme von chemischen Agenzien.

Für die Ökologie sind die Wirkungen chemischer Agenzien auf die Transpiration von Wichtigkeit, vor allem wenn sich diese in dem von den Wurzeln aufgenommenen Wasser befinden, da zweifellos die chemische Beschaffenheit des Standortes auf die Wasserbilanz Einfluß hat. Bei der Schwierigkeit der Analyse, wobei die Absorption der Wurzeln

und die Wasserleitung zu den Transpirationssystemen zu analysieren ist, kann das Problem für die Physiologie gegenwärtig nicht so nahe liegend sein, wie die Grundprobleme, wie Permeabilität, Quellung, Osmose, Viskosität usw. Die ältere Literatur, die recht widersprechende Angaben enthält, was allein schon auf die mangelhaften Definitionen der herrschenden Außenbedingungen zurückzuführen ist, hat BURGERSTEIN (I, 1904, 1920) ausführlich referiert, so daß hier nur einige neuere Arbeiten zu besprechen sind. Die Frage der  $\text{CO}_2$ -Einwirkung auf die Transpiration ist für die  $\text{CO}_2$ -Assimilation von großer Bedeutung (siehe S. 647).

Die Beeinflussung der physikalischen Komponente durch chemische Agenzien (Gase, ätherische Öle) behandelten wir bereits im I. Teil (S. 95). Wir wenden uns hier der physiologischen Komponente zu.

Da das Problem vom transpirationstheoretischen Standpunkt aus beurteilt in die Fragen zerfällt: In welchem Maße wird die Stomata-variation und in welchem Maße wird die Kutikular- bzw. die Membranpermeabilität beeinflusst, muß einerseits untersucht werden, ob chemische Agenzien den osmotischen Wert der Schließzellen zu ändern vermögen und ob andererseits die Permeabilität für Wasser durch solche verändert wird. Dieses letzte ist wie eben angedeutet für die Kutikular- und Mesophylltranspiration und den Widerstand des Wasseraustausches bei den Schließzellen gleich wichtig.

Was die Beeinflussung der Kutikular- und Mesophylltranspiration durch chemische Agenzien anlangt — die narkotische Beeinflussung sei zunächst außer acht gelassen — so liegen bis jetzt keine direkten Angaben vor, wie überhaupt die Untersuchungen über die Veränderlichkeit der Wasserpermeabilität spärlich sind. Eine angekündigte Untersuchung von HUBER, über die vorläufig berichtet wird (1928), scheint die Kenntnis über die physiologische Komponente der Transpiration zu erweitern. HUBER gibt für das Protoplasma „eine erstaunlich geringe Wasserdurchlässigkeit“ an. Gegenüber der Durchlässigkeit von Harnstoff,  $\text{KNO}_3$  und Zucker ist die des Wassers „immerhin hoch“. Außerdem gibt HUBER an, daß bei *Salvinia*  $\text{CaCl}_2$  eine Permeabilitätserhöhung bedingt. Die einzelnen Protoplasten scheinen sich verschieden zu verhalten. Die Ergebnisse weiterer Versuche müssen abgewartet werden.

Ist eine Veränderung der Wasserpermeabilität durch chemische Agenzien in Versuchen sehr wahrscheinlich, so fragt es sich noch, ob in dem Transpirationssystem selbst solche chemischen Einflüsse vorhanden sind. Ausgeschlossen ist es wohl nicht, da eine große Zahl von Stoffen (Säuren, ätherische Öle usw.) als Abbau- oder Restprodukte beim Stoffwechsel entstehen.

Daß das Protoplasma als kolloides System durch Salze beispielsweise in der Quellung beeinflusst wird, geht aus einer Reihe von Arbeiten hervor (vgl. HÖBER). Nach der lyotropen Anionen- und Kationenreihe,

können wir durch chemische Agenzien verstärkte oder verminderte Quellung und Viskositätsänderungen hervorrufen, so daß je nach dem Objekt und der Art und Menge des chemischen Agens recht verschiedene Wirkungen erzielt werden können.

WALTER (1923), der sich mit der Frage der Quellbarkeit des Protoplasmas erfolgreich auseinander gesetzt, und vor allem die Protoplasma- und Membranquellung in die osmotische Zustandsgleichung „aufgenommen“ hat (siehe S. 572), gibt eine Anzahl von Versuchen mit Agar-Agar wieder, welche den Einfluß von Anionen und Kationen auf die Quellung aufzeigen. Das Problem kann hier nur gestreift werden. Die Abbild. 29 läßt erkennen, daß bei geringer Konzentration der Salzlösungen die Anionen eine Entquellung gegenüber reinem Wasser bedingen (Sedimentshöhe von Agar-Agar in reinem Wasser = 1), während bei höheren Konzentrationen  $\text{NO}_3$  und  $\text{CNS}'$  eine relativ stärkere Quellung gegenüber Wasser ergeben. Es läßt sich somit folgende lyotrope Anionenreihe aufstellen:

(schwächer)  $\text{SO}_4 < \text{Cl} < \text{NO}_3 < \text{CNS}$  (stärker quellend).

Entsprechende Versuche ergaben für die Kationen folgende Anordnung:

$\text{Al} < \text{Mg} < \text{K} < \text{Ca} < \text{NH}_4 < \text{Na}$

(sämtliche Ionen gegenüber Wasser entquellend wirksam).

Bei geringen Konzentrationen sind die Plätze der Kationen öfters vertauscht.

Wir dürfen bei der Unstetigkeit der Kurven (siehe Abb. 29) somit keine allgemein gültigen Ergebnisse bei Versuchen der chemischen Beeinflussung der Transpiration erwarten (siehe S. 643), vielmehr werden Konzentration und chemische Zusammensetzung der Agenzien ebenso ins Gewicht fallen, wie der kolloidale Zustand des Systems (siehe S. 579).

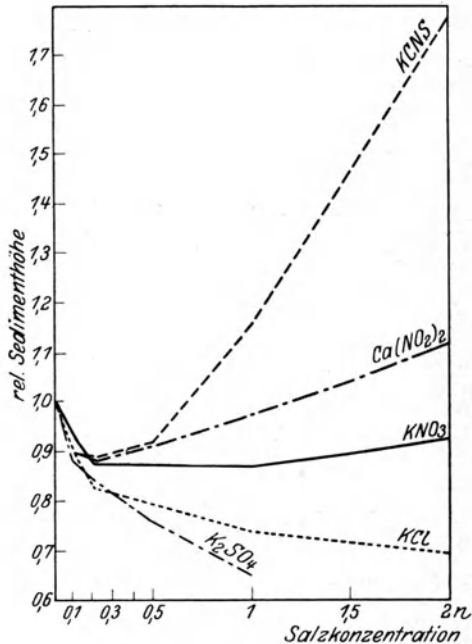


Abb. 29. Die Beeinflussung der Quellung von Agar-Agar durch Salze verschiedener Konzentrationen. Auf der Ordinate sind die relativen Sedimentshöhen (Sedimentshöhe der Quellung von Agar-Agar in reinem Wasser = 1) abgetragen.

Nach WALTER (1923).

Die Untersuchungen über die Salzwirkungen auf Quellung und Viskosität sind natürlich nicht nur für die Kutikular- und Mesophylltranspiration von Bedeutung, sondern auch für die Schließzellen, bei welchen außerdem noch die Salzwirkung auf den osmotischen Wert durch Exosmose oder Endosmose, Anatonose oder Katatonose, von der größten Bedeutung ist. Daß durch eine Veränderung des osmotischen Wertes infolge eines Saugdruckpotentials eine Volumveränderung der Schließzellen eintreten kann, haben wir bereits im Vorhergehenden (siehe S. 589) auseinandergesetzt.

Der Veränderlichkeit des osmotischen Wertes durch chemische Agenzien, besonders der Salzwirkungen, wurde viel Aufmerksamkeit geschenkt. Diesen Ergebnissen wenden wir uns jetzt zu. Nach Untersuchungen von STEINBERGER (1922), ILJIN (1922), SAYRE (1923), ARENDS (1925) und NICOLIÒ (1925) löst sich die Stärke geschlossener Spalten, wenn die Schließzellen in Salzlösungen bzw. Säuren gelegt werden. Je nach dem Grade der Permeabilität eines Salzes (Säure) wirken die Anionen oder Kationen als „Kofermente“, indem sie die in den Schließzellen befindlichen Enzyme zur Hydrolisierung der Stärke in osmotisch wirksame Substanzen „anregen“. Durch Erhöhung des osmotischen Wertes ist eine Vergrößerung des Saugdruckgefälles gegeben, so daß durch Wasseraufnahme der Schließzellen eine Öffnungsreaktion einsetzt. Da diese Befunde hauptsächlich für Blattschnitte gelten, ist eine Übertragung auf unverletzte Blätter nicht ohne weiteres zulässig, zumal durch STÄLFELT (1929) gezeigt wurde, daß bei Schnitten ein auf den Schließzellen im turgeszenten Zustand ruhender Außendruck aufgehoben werden kann, wodurch eine Spaltenöffnung entsteht. Die Wirksamkeit chemischer Agenzien auf die Schließzellen hat vor allem für die physiologische Komponente der Transpiration größte Bedeutung, da die Schließzellen und das Mesophyllgewebe antagonistische Reaktionen auf chemische Einwirkungen zeigen, wie sich aus Angaben von ILJIN (1922), WEBER (1923), SCHMETZ (1925) und STRUGGER u. WEBER (1925) entnehmen läßt.

Beim Vergleich der Tabelle 25 und 26 zeigt sich in vielen Fällen eine antagonistische Reaktion des Stärkeabbaues in den Schließ- und Mesophyllzellen, wenngleich nicht in allen Fällen von einer gegensätzlichen

Tabelle 25 (nach STRUGGER u. WEBER 1925).

Versuchspflanze: <i>Ranunculus ficaria</i> L.					
		<i>CaCl</i> <sub>2</sub>		<i>KCl</i>	
		Stärkeabbau	Öffnungsbewegung	Stärkeabbau	Öffnungsbewegung
Schließzellen . .	gehemmt	gehemmt	gehemmt	gefördert	gefördert
Mesophyllzellen .	gefördert	—	—	in ganz geringem Maße gefördert	—

Tabelle 26 (nach SCHMETZ 1925)<sup>1</sup>.

+ = Förderung, ++ = starke Förderung, - = Verminderung des Stärkeabbaus.

	Nach SCHMETZ (1925) Assimilationsstärke im Mesophyll	Nach ILJIN (1922) Schließzellenstärke	Nach WEBER (1923)
Alkalien . . . . .	K+ Na+ Li+ (-) Eindringen durch offene Spalten	K+ Na+ Li+ +	K+ Na+
Erdalkalien . . . . .	Mg+ Ba+ (-) an den Wundränden	Mg neutral Ba-	
Leichtmetall . . . . .	Ca+	Ca-	Ca-
Schwermetall . . . . .	Sr+	Sr-	
Anorg. Säuren . . . . .	Al+ Cu- Cl+	Cl+	
Organ. Säuren . . . . .	NO <sub>3</sub> + COOHCOO+ CH <sub>3</sub> COO+ (-) durch Eindringen in offene Spalten	NO <sub>3</sub> + COOHCOO+ CH <sub>3</sub> COO+	Cu-

Reaktion gesprochen werden kann. ILJIN (1922) stellte bei Einwirkungen von Zuckerlösungen bei den Schließzellen zuerst Stärkesynthese, hernach Hydrolyse und später Verschwinden der osmotisch wirksamen Substanz fest. Bei den Mesophyllzellen war aber nur ein beschleunigter Stärkeabbau festzustellen. Die Kohlehydratsynthese und -Analyse verhält sich allem Anschein nach verschieden, ob aber die Plastiden der Schließzellen von denen des Mesophylls, „structurally, physiologically and genetically“ (SAYRE 1923), unterschieden sind, kann auf Grund der wenigen Untersuchungen schlechthin nicht behauptet werden. Die Frage der antagonistischen Wirkung chemischer Agenzien auf Schließ- und Mesophyllzellen ist für das Problem der Saugdruckgefälle und deren Regulation von der größten Bedeutung.

Bei dem verfügbaren Raum ist es unmöglich, die ganze Frage der chemischen Einwirkung auf die Schließzellen aufzurollen, da wir uns viel zu sehr in die Probleme der Assimilations- und Atmungsphysiologie verlieren würden. Einige Fragen werden wir später (siehe S. 646) nochmals streifen müssen.

Ist eine Beeinflussung der Schließzellen durch chemische Agenzien, vor allem durch Salze, hinsichtlich der Veränderung ihres osmotischen Wertes wahrscheinlich, so können auf keinen Fall die Transpirationsmessungen unter chemischem Einfluß auf Grund dieser Befunde allein geklärt werden. Die Fragestellung der Versuche, die sich mit dem Ein-

<sup>1</sup> Da Ergebnisse mit verschiedenen Versuchspflanzen einander gegenüber gestellt werden, ist der Vergleich nur bedingt zulässig.

fluß chemischer Agenzien auf die Transpiration befaßten, war auch nie die, in welchem Maße die Permeabilität, die Quellung usw., des Transpirationssystems geändert wurde, und ob die Transpirationsschwankungen allein auf die Variation der Stomata zurückzuführen ist. Wenn auch gelegentlich das Problem gestreift wurde, so begnügten sich die meisten Arbeiten mit der Feststellung, daß chemische Agenzien die Transpiration erhöhen, erniedrigen oder unbeeinflußt lassen. Gemäß den Fragestellungen, die teils durch praktische Probleme bedingt waren, gruppieren sich die Arbeiten auch mehr nach praktischen Gesichtspunkten, wie BURGERSTEIN (I, 1904, 1920, 1925) sie gegeben hat. Die Zusammenstellung ist vollkommen ausreichend, so daß wir darauf verweisen können.

Von praktischen Fragen ausgehend, wurde so die Wirkung der Kupferkalkbrühe (Bordeauxbrühe, Kupfersulfat) auf die Transpiration geprüft, da eine Reihe von Kulturpflanzen, vor allem die Weinrebe, Kartoffel und Tomate gegen Infektion von Pilzen mit diesem chemischen Agens behandelt werden. Es ist nun außerordentlich schwierig, ein quantitatives Maß für die Bespritzung zu geben, so daß die vielen Widersprüche nicht wundernehmen müssen. Teils ergaben die Untersuchungen Transpirationshemmung, teils -Förderung (siehe BURGERSTEIN). Da es sehr wohl möglich ist, daß eine starke Bespritzung die Stomata verstopft, eine schwächere aber durch Endosmose von Ionen den Saugdruck erhöht und die Spalten öffnet, so können natürlich keine einheitlichen Ergebnisse erzielt werden. Die Permeabilität kann durch die Salzwirkung erhöht werden, so daß sowohl die Antiklinaltranspiration der Kutikula und die Transpiration des Mesophylls gesteigert werden. Exakte, systematisch durchgeführte Untersuchungen stehen noch aus.

Mit dem Problem der Salzwirkung befaßten sich SACHS (1859), BURGERSTEIN (1876), REED (1910), HANSTEEN-CRANNER (1910, 1914), MUENSCHER (1922) u. a.; in letzter Zeit vor allem KISSER (1927). Das Problem hat für die Frage der Nährsalzkulturen, für die Ökologie, vor allem die Halophyten und für die landwirtschaftlichen Untersuchungen gleich großes Interesse. Die Darstellung der Salzeinwirkung auf die Transpiration kann bei der Komplikation der Reaktionen nicht ausführlich dargetan werden, zumal nur einzelne zuverlässige Daten vorliegen. Hier können auch nur einige von ihnen mitgeteilt werden. In der Tabelle 27 seien einige Transpirationsangaben von KISSER (1927) wiedergegeben, denen in Tabelle 28 einige Ergebnisse morphogenetischer Salzwirkung verschiedener Konzentrationen auf Spaltenlänge und Spaltenzahl an die Seite gestellt seien. Gemäß den Tabellen 27 und 28 lassen sich die Ionenwirkungen in folgenden fallenden Reihen darstellen:

Transpiration:  $Ca > Mg > K > Na$   
 Spaltengröße:  $Ca > K > Na > Ca$   
 Spaltenzahl:  $Mg > Na > K > Ca$ .



Bei Blättern verschiedenen Alters vertauschen verschiedene Ionen ihre Stellung, so daß der vorliegende spezielle Fall sich nicht ohne weiteres verallgemeinern läßt. REED (1910) und HANSTEEN-CRANNER (1910, 1914) fanden jedoch auch eine Transpirationserhöhung bei *Ca*-Ionen-einwirkung, während *K*- und *Na*-Ionen die Transpiration herabsetzten. Da gemäß den Befunden von ILJIN (1922) und WEBER u. STRUGGER

Tabelle 27 (nach KISSER 1927).

*Triticum sativum*, Wasserabgabe auf 1 g Sproßmasse bezogen.

Konzentration der Lösung	$Ca(NO_3)_2$	$Mg(NO_3)_2$	$KNO_3$	$NaNO_3$
m/50	97	117,5	78,0	67,0
m/100	111,0	103,5	83,5	73,5
m/200	109,4	88,4	82,5	79,7
m/400	117,1	87,9	87,2	83,7
m/800	108,8	91,9	85,0	78,4
m/1600	104,3	92,2	87,4	88,8
m/3200	105,5	97,8	93,2	91,2
dest. Wasser	100,0	100,0	100,0	100,0

(1925) (siehe Tabelle 25) die Spaltöffnungsbewegung durch *Ca*-Ionen gehemmt wird, durch *K*- und *Na*-Ionen aber gefördert, müssen die „inneren Transpirationswiderstände“ im Mesophyll herabgesetzt werden (vgl. Abb. 9, Ergebn. d. Biol., Bd. 3, S. 315). LEE u. PRIETLEY (1924) finden bei *Ribes*-Arten übrigens, daß durch *K*-Ionen eine stärkere Kutikula-

Tabelle 28 (nach KISSER 1927).

*Triticum sativum*. 1. Blatt, Blattunterseite, Spaltöffnungszahl und Spaltenlänge.

Konzentration der Lösung	$Ca(NO_3)_2$		$Mg(NO_3)_2$		$KNO_3$		$NaNO_3$	
	Länge d. Spalten in $\mu$	Zahl d. Spalt. pro $mm^2$	Länge d. Spalten in $\mu$	Zahl d. Spalt. pro $mm^2$	Länge d. Spalten in $\mu$	Zahl d. Spalt. pro $mm^2$	Länge d. Spalten in $\mu$	Zahl d. Spalt. pro $mm^2$
m/50	68,5	18			63,8	35		
m/100	68,8	20			—	—	57,0	30
m/200	73,5	20			68,3	31	66,3	40
m/400	76,3	20	61,0	53	70,0	32	55,5	28
m/800	75,0	20	61,5	47	76,0	25	67,5	38
m/1600	83,1	18	62,0	56	71,3	26	60,0	26
m/3200	75,3	17	63,8	44	69,8	28	63,0	39
m/6400	77,8	21	69,0	37	69,3	25	61,3	34
m/12800	77,5	27	71,3	31	70,0	30	65,0	38
dest. Wass.	73,5	37	73,5	37	73,5	37	73,5	37

bildung eintritt als durch *Ca*-Ionen. KISSER (I, 1927) kam jedoch zum entgegengesetzten Resultat, so daß die Frage einer weiteren analytischen Untersuchung zu unterwerfen ist.

*Einwirkung von Säuren.*

Die Untersuchungen von TATCHER (1921), welche den  $p_H$ -Grad des Bodens berücksichtigten, kamen zu dem Ergebnis, daß durch Einwirkung von Säuren die Transpiration gesteigert wird. Dieses Resultat wurde von SAMPSON u. ALLEN (I, 1909), REED (1910), DACHNOWSKI u. GORMLEY (1914), DACHNOWSKI (1914) und RYBIN (1923) bestätigt. Für manche ökologischen Probleme, vor allem für das Halophytenproblem, sind diese Feststellungen von Wichtigkeit. NIKOLIĆ stellte sich als erster die Frage, ob die Säurewirkung die „stomatäre oder die epidermale (= kutikuläre) Transpiration“ betrifft und seine Analyse ließ den Schluß zu, daß „die transpirationssteigernde Wirkung der Säuren wenigstens der Hauptsache nach auf die Förderung des Öffnungsvorganges der Stomata zurückzuführen ist“. Die Säuren haben spezifische Wirkung; außerdem reagieren die Pflanzenarten verschieden. Die Säurewirkung läßt sich sowohl im Lichte wie im Dunkeln feststellen. Einbasische Säuren üben eine stärkere Wirkung aus als Säuren höherer Basizität, was aus der folgenden Tabelle 29 hervorgeht.

Tabelle 29 (nach NIKOLIĆ 1925).

Versuchspflanze <i>Tradescantia hypoleuca</i>	Transpirationswerte der Flächeneinheit				
	Tageszeit				
	8—9	9—10	10—11	11—12	12—1
$\frac{1}{250} n$ { Aqua dest. . . .	0,05	0,05	0,05	0,06	0,03
Glycocollsäure . . .	0,02	0,04	0,10	0,19	0,09
Apfelsäure . . . .	0,02	0,03	0,11	0,12	0,07
Zitronensäure . .	0,02	0,03	0,10	0,06	0,06

Hervorzuheben ist noch, daß nicht nur der  $p_H$  von Einfluß ist, sondern daß auch das Säureanion und die chemische Konstitution der Säure in Betracht kommen.

Die Einwirkung von Schwefeldioxyd, schwefliger Säure und Kohlensäure auf die Transpiration wurde hauptsächlich wegen der Schädigung der Pflanzen durch Abgase aus den Fabriken untersucht. BURGERSTEIN hat ebenfalls diese Literatur so ausführlich wiedergegeben, daß wir auf seine Zusammenfassung verweisen können. Da sich die quantitativen Messungen recht schwer ausführen lassen (es handelt sich letzten Endes stets um die absorbierte Gasmenge!), so sind auch ganz verschiedene Angaben gemacht worden. Diese und ähnliche Untersuchungen können meines Erachtens erst dann erfolgreich in Angriff genommen werden, wenn die Grundprobleme der physiologischen Komponente der Transpiration geklärt sind.

Die Untersuchungen über den Einfluß narkotisierender Stoffe auf die Transpiration scheinen mir aus diesem Grunde auch noch verfrüht. Zweifelsohne ist rein physiologisch genommen die Narkose außerordent-

lich dazu geeignet, das System in seiner Reaktionsart in vieler Hinsicht zu beleuchten. Ein kompliziertes Gewebesystem, wie es die Blätter sind, muß jedoch als wenig geeignet erscheinen. Einen Prozeß wie Narkose und Transpiration dieser Gewebe zu analysieren, ist recht schwer, so daß man den Einfluß der Narkose kaum quantitativ festlegen können. Wenn wir versuchen, die Ergebnisse unter den Gesichtspunkten exakter Befunde einzuordnen, so wird uns dieses Vorhaben nicht ganz gelingen, obwohl manche Ergebnisse sich mit gesicherten Tatsachen in Einklang bringen lassen.

Die meisten Untersuchungen über narkotisierende Stoffe und ätherische Öleinwirkung suchten die ökologische Frage des „Transpirationsschutzes“ zu klären, so daß diesen Versuchen jede analytische Methode abgeht. Es wurde dabei stets außer acht gelassen, daß es sich bei wissenschaftlichen Untersuchungen nur darum handelt, die Größenordnung von Faktoren festzulegen. Narkose gegen Diathermie auszuspielen ist so unwissenschaftlich wie „Schneckenfraß“ gegen „Schmetterlingsbestäubung“ (siehe BURGERSTEIN 1925).

Vom physikalischen Standpunkt aus beurteilt ist bei der Einwirkung ätherischer Dämpfe oder anderer Gase auf die Transpiration nur deren Partiärdruck, der eine Erniedrigung der Verdunstungsgeschwindigkeit bedingt, zu beachten (siehe Teil I, S. 95 ff.). Von der diathermen Wirkung der ätherischen Öle (Herabsetzung der Wärmeeinstrahlung, TYNDALL), die eine Verdunstungserniedrigung bedingen kann, sei hier abgesehen; dieses Problem steht nur indirekt mit unserer Darstellung in Zusammenhang. Außer der Einwirkung auf die physikalische Komponente haben ätherische Öle und Narkotika auch einen Einfluß auf die physiologische. Wir müssen auch hier wieder fragen: Läßt sich eine Veränderung der Stomatabewegung bei Einwirkung der Narkotika feststellen, und wird die Kutikular- und Mesophylltranspiration beeinflusst?

Nach PURIEWITSCH (1898), DELEANO (1911) und SCHMETZ (1925) wird durch Narkotika (Äther und Chloroform) in niederen Konzentrationen der Stärkeabbau beschleunigt, so daß dadurch eine Erhöhung des osmotischen Wertes eintritt, woraus eine Porenerweiterung resultieren kann (siehe S. 607). VAN SLOGTEREN (I, 1917) und STAHL (1920) fanden allerdings bei Einwirkung von Äther, Leuchtgas und Tabakrauch ein Schließen der Stomata, so daß STRUGGER u. WEBER (1925), vor allem auch auf Grund der Arbeiten von GRAFE u. RICHTER (1911) und MAIGE (1923) einen Antagonismus zwischen Schließ- und Mesophyllzellen (siehe oben) auch in dieser Hinsicht annehmen. Da durch den Einfluß von Narkotika Quellung und Permeabilität bei relativ geringen Dosen herabgesetzt wird, bei stärkeren aber manchmal gesteigert (vgl. HÖBER 1926, S. 592 ff.), so können bei ungenauer Definition der Dosen von Narkotika und ätherischen Ölen keine einheitlichen Resultate erwartet werden, zumal die Stoffe bei verschiedenen Pflanzen sehr verschieden reagieren.

Wird die Permeabilität herabgesetzt, so wird die Transpiration sich erniedrigen. Dafür sprechen Versuche von TÉODORESCO (I, 1923) und SCHMUCKER (I, 1928). TÉODORESCO sucht zur Erklärung auch die Permeabilitätsänderungen heranzuziehen. Da durch Bergamotöl auch die seismonestischen Reaktionen von *Mimosa pudica* beeinträchtigt werden, liegt es nahe, Permeabilitätsänderungen anzunehmen, da LEPESCHKIN (1911) mit Lichteinwirkung auch Permeabilitätsschwankungen bei nastischen Reaktionen angab s. S. 611. Diese Fragen bedürfen, wie gesagt, systematischer, analytischer Untersuchungen, die jedoch erst dann erfolgreich sein werden, wenn die Grundprobleme der physiologischen Komponente an einfacheren Systemen als es die Blätter sind, geklärt sind.

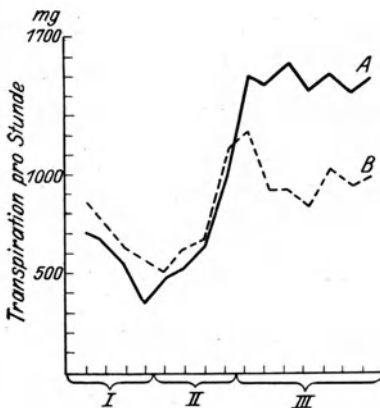


Abb. 30. Die Transpiration von *Rosmarinus officinalis* in ätherischer Öl-atmosphäre. A: Kontrollpflanze, B: Versuchspflanze; I: ohne Rosmarinöl, II: geringe Dosis, III: stärkere Dosis von Rosmarinöl. Nach TÉODORESCO (I, 1923).

In Abb. 30 ist ein Versuchsergebnis von TÉODORESCO (I, 1923) wiedergegeben, welches zeigt, daß bei geringer Dosis von Rosmarinöl (Zustand II) die Transpiration von *Rosmarinus officinalis* wenig erniedrigt ist, während eine stärkere Dosierung (III) eine erhebliche Transpirationssenkung verursacht. SCHMUCKERS (I, 1928) potometrische Messungen lassen auf die Transpiration keine zuverlässigen Schlüsse zu; was von der hypothetischen „aktiven Wasserausscheidung“ bei der „Transpiration“ zu halten ist, sei dahingestellt! Das Problem der Narkose auf die Transpiration

kann nur mit langandauernden „Transpirationsversuchen“ analysiert werden, und nur auf diese Weise ist feststellbar, in welchem Maße der Transpirationsverlauf bei Narkotisierung durch Stomata- und Permeabilitätsregulation des Mesophylls und der Kutikula bestimmt wird.

Es mag noch erwähnt sein, daß RUHLAND (I, 1915) bei den Hautdrüsen der Plumbaginaceen bei rasch einsetzender Narkose eine vorübergehende Sekretionssteigerung erzielte.

## 9. Die Korrelationen der Transpiration mit anderen physiologischen Prozessen.

Die Transpiration zu den physiologischen Effekten anderer Prozesse des Massenaustausches wie Assimilation, Atmung und Nährsalzabsorption in Beziehung zu bringen, ist die kardinale Aufgabe der theoretischen Physiologie und das Ziel aller ökologischen und landwirtschaftlichen Untersuchungen. Die Anbaufähigkeit verschiedener Pflanzenarten und -Sorten

läßt sich unter dieser Betrachtung gut erörtern. Daß bei der vollständigen Analyse der Leistung eines pflanzlichen Systems der Energieaustausch aller beteiligten Prozesse (Transpiration, Assimilation, Atmung, Belichtung, Absorption usw.) berücksichtigt werden muß, ist klar. Augenblicklich bietet jedoch die relativ einfache Analyse des korrelativen Massenaustausches so große Schwierigkeiten, daß die energetische Seite noch nicht quantitativ zu messen ist (vgl. Teil I, S. 62 ff.).

Wir können uns hier mit der Beziehung des Massenaustausches der Transpiration zu dem anderer Prozesse nur kurz befassen, da wir ohne eingehende Darstellung der Assimilation, der Wurzelabsorption und Atmung das Problem nicht vollständig aufrollen können.

Vorauszuschicken ist, daß wir den Begriff der Korrelation der Transpiration wesentlich weiter fassen als WIESNER (1905), welcher die Transpiration von Schatten- und Sonnenblättern einer und derselben Pflanze so bezeichnete<sup>1</sup>. Bei anisotropen Blättern können sich unter Umständen recht beträchtliche Transpirationsdifferenzen ergeben, die Frage muß jedoch erneut experimentell untersucht werden.

LIVINGSTON (1905) fand bei wachsenden Weidenpflanzen zwischen Blattfläche und der Transpirationsgröße annähernde Proportionalität, so daß gegebenenfalls die Transpiration als Maß des Wachstums dienen kann. Meines Erachtens kann der Wasserdampfaustausch jedoch für die Entwicklungs- und Gestaltphysiologie wenig brauchbar sein, womit der Wert der Arbeiten über Wasserbilanz und Wachstum (vgl. MAC DOUGAL 1920) nicht im geringsten bezweifelt ist. Naheliegender und relativ einfacher sind jedoch die Probleme der korrelativen Massenbildung und des korrelativen Massenaustausches, ohne Berücksichtigung der Gestalt-differenzierung. Daß das Wachstum in starkem Maße vom Wassergehalt des Systems abhängen kann, geht aus den Untersuchungen von WALTER (1924) und TOMKINS (1929) hervor. Wir versuchen nunmehr einige Ergebnisse der Transpirationskorrelation zu geben.

HELLRIEGEL (1883) und M. SCHRÖDER (1895) suchten als erste die Beziehungen zwischen Transpirationsgröße und Substanzbildung verschiedener Pflanzen aufzudecken und stellten bereits fest, daß die einzelnen Pflanzenarten bei der Produktion von 1 g Trockensubstanz im Sproß verschiedene Mengen Wasser verdunsten. IVANOFF (1913) prägte den glücklichen Ausdruck der Produktivität der Transpiration (in englischer Literatur efficiency of transpiration). Darunter versteht man das Verhältnis der Gramm-Trockensubstanz, welche in einer bestimmten Zeit gebildet wird, in der die Pflanze 1000 g Wasser verdunstet. Der rezi-proke Wert von

$$\frac{\text{g Trockensubstanz}}{1000 \text{ g Transpirationswasser}}$$

<sup>1</sup> REED (1910) und BOUVOCOS (1911/12) verstehen unter der korrelativen Transpiration das, was man heute allgemein als relative Transpiration, also Transpiration/Evaporation, bezeichnet.

ist von BRIGGS u. SHANTZ (1914, 1917), SHANTZ u. PIEMEISEL (1927), MAXIMOW (1928) u. a. als Transpirationskoeffizient (auch water requirement) bezeichnet worden. Der Ausdruck: Produktivität der Transpiration scheint wohl am geeignetsten.

Diese Definition kann uns ein gewisses Bild davon geben, ob ein System bezüglich der Substanzbildung bei gleichem Wasserumsatz rationeller arbeitet als ein anderes. Der Quotient muß bei eindeutiger Beurteilung jedoch weiter analysiert werden, da eine Reihe von Faktoren auf die Größe des Quotienten Einfluß haben. MAXIMOW u. ALEXANDROW (1917) und SHANTZ u. PIEMEISEL (1927) teilen ein umfangreiches Zahlenmaterial mit, das in Tabelle 30 im Auszug wiedergegeben ist (Mittelwerte). Läßt sich einerseits aus der Tabelle 30 (links) ablesen, daß die xeromorphen Systeme im allgemeinen eine geringere Produktivität der Transpiration haben als die mesomorphen (Sukkulente und Halophyten

Tabelle 30.

Nach MAXIMOW und ALEXANDROW (1917)	Transpirations-Koeffizient	Produktivität d. Transpiration	Nach SHANTZ und PIEMEISEL (1927)	Transpirations-Koeffizient	Produktivität d. Transpiration
Versuche von 1915					
<i>Zygophyllum Fabago</i> . . . . .	741	1,35	<i>Agropyron smithii</i> . . . . .	1035	0,97
<i>Aytemisia scorparia</i> . . . . .	705	1,42	<i>Bromus inermis</i> . . . . .	977	1,02
<i>Medicago sativa</i> . . . . .	664	1,51	<i>Agropyron desertorum</i> . . . . .	678	1,47
(England) . . . . .	641	1,56	<i>Oryza sativa</i> . . . . .	682	1,47
(Turkestan) . . . . .	574	1,74	<i>Secale cereale</i> . . . . .	634	1,58
<i>Cirsium acarna</i> . . . . .	569	1,76	<i>Avena sativa</i> (schwed.) . . . . .	604	1,66
<i>Helianthus annuus</i> . . . . .	462	2,16	<i>A. sat.</i> („60 Tage“) . . . . .	594	1,68
<i>Gossypium hirsutum</i> . . . . .	435	2,30	<i>Triticum vulgare</i> (Marquis) . . . . .	550	1,82
<i>Triticum vulgare</i> (Poltavka) . . . . .	273	3,66	<i>Avena sat.</i> (Kanadisch) . . . . .	529	1,89
<i>Salsola Kali</i> . . . . .	260	3,85	<i>Hordeum distichon</i> (Hannchen) . . . . .	523	1,91
<i>Zea Mays</i> (Bessarabien) . . . . .	260	3,85	<i>H. dist.</i> (white Hullless) . . . . .	506	1,98
(Imeretin. hybr.) . . . . .			<i>Triticum durum</i> . . . . .	491	2,04
Versuche von 1916					
<i>Helichrysum candidissimum</i> . . . . .	878	1,14	<i>T. vulgare</i> (Türkei) . . . . .	455	2,20
<i>Brassica arvensis</i> . . . . .	870	1,15	<i>Zea Mays</i> (China, weiß) . . . . .	375	2,67
<i>Artemisia fasciculata</i> . . . . .	800	1,25	<i>Z. Mays</i> (Indian Flint) . . . . .	329	3,04
<i>Centaurea ovina</i> . . . . .	767	1,30	<i>Z. Mays</i> (Esperanza) . . . . .	229	3,34
<i>C. solstitialis</i> . . . . .	747	1,34	<i>Andropogon halepensis</i> . . . . .	380	2,63
<i>Artemisia fragrans</i> . . . . .	747	1,34	<i>A. Sorghum</i> (Durra) . . . . .	312	3,21
<i>Euphorbia virgata</i> . . . . .	606	1,44	<i>A. Sorgh.</i> (Milo) . . . . .	311	3,22
<i>Zygophyllum Fabago</i> . . . . .	681	1,47	<i>A. Sorgh.</i> (Kowliang) . . . . .	282	3,55
<i>Phaseolus vulgaris</i> . . . . .	538	1,86	<i>A. Sorgh.</i> (Minnesota Amber) . . . . .	274	3,65
<i>Verbascum ovalifolium</i> . . . . .	493	2,03	<i>Panicum miliaceum</i> (Black Voronezh) . . . . .	358	3,88
<i>Helianthus annuus</i> . . . . .	469	2,13	<i>Fagopyrum vulgare</i> . . . . .	540	2,65
<i>Amaranthus retroflexus</i> . . . . .	345	2,90	<i>Solanum tuberosum</i> . . . . .	499	2,00
<i>Kochia prostrata</i> . . . . .	331	3,02	<i>Vicia Faba</i> . . . . .	750	1,33
<i>Portulaca oleracea</i> . . . . .	308	3,25	<i>Helianthus annuus</i> . . . . .	577	1,73
<i>Panicum italicum</i> . . . . .	302	3,31	<i>Franseria tenuifolia</i> . . . . .	1131	0,88
<i>Sedum maximum</i> . . . . .	292	3,42			

machen eine Ausnahme), so zeigen die Werte der Zerealien (Tabelle 30, rechts), daß selbst bei verschiedenen Sorten einer und derselben Art recht beträchtliche Differenzen auftreten können. Für die Landwirtschaft sind diese Ergebnisse von der größten Bedeutung. Die Quotienten als Kriterium für Xeromorphismus zu gebrauchen (siehe ALEXANDROW I, 1920, TULAİKOW 1922), ist zunächst wenig ratsam, da die Komplikationen des physiologischen Prozesses noch wenig analysiert sind. Nach den Untersuchungen von ALEXANDROW (I, 1920) sinkt die Produktivität der Transpiration mit Transpirationssteigerung (siehe Tabelle 31), was sich vielleicht mit den Befunden von ILJIN (1916, 1923) und COLLORIO

Tabelle 31 (nach W. ALEXANDROW I, 1920).

Produktivität der Transpiration von zu verschiedenen Jahreszeiten ausgesäten Pflanzen.

		Datum der Aussaat					
		1. April	1. Mai	15. Juni	14. Juli	16. Aug.	15. Sept.
<i>Helianthus annuus</i>	abs. Werte	3,5	2,9	1,7	1,5	2,5	3,2
	rel. Werte	100	83	49	43	72	95
<i>Atriplex hortensis</i>	abs. Werte	4,0	3,0	2,2	2,3	2,9	3,8
	rel. Werte	100	75	55	58	73	95

(1928) in Einklang bringen läßt. Nach COLLORIO scheinen die Mesophyten (*Pisum*, *Phaseolus*) in einem feuchten Luftstrom eine größere Atmung zu besitzen als in einem trockenen, während die Xerophyten (*Agave*, *Genista*, *Erica*) in einem trockenen Luftstrom stärker atmen als in einem feuchten. Die Assimilation kann jedoch bei stärkerer Transpiration und selbst beim Welken gesteigert werden (Wassermangel im Boden), wie aus den Arbeiten von ILJIN u. TUMANOW (I, 1927) zu entnehmen ist. In Tabelle 32 ist die gesteigerte Produktivität der welkenden

Tabelle 32 (nach TUMANOW I, 1927).

Alter der Pflanze	<i>Helianthus annuus</i>			Alter der Pflanze	<i>Fagopyrum esculentum</i>		
	Stadium der Entwicklung bei der Ernte	Anzahl d. period. temp. Welkungen	Produktivität d. Transpiration vH gegenüber nicht welk. Pflanzen		Stadium der Entwicklung bei der Ernte	Anzahl der Welkungen	Produktivität d. Transpiration vH gegenüber nicht welk. Pflanzen
35	Beginn der Bildung des Blütenkorbes.	1	101,9	15—35	Beginn der Blüte . Beginn der Samenbildung . . . . .	1	89,9
50		3	102,3	35—55		3	115,4
65	Ende der Bildung desselben . . . . .	6	114,1	55—75	Schluß der Blüte .	3	121,3
80	Ende der Blüte . .	13	112,1				
96	Beginn d. Samenreife	16	104,5				

Pflanzen in Prozenten der Werte der Kontrollpflanzen angegeben. Die Steigerung wird natürlich nur bis zu einem gewissen Grade möglich sein

(vgl. BACHMAN 1905). LEBEDINCEV (I, 1927) fand, daß nicht nur die Produktivität durch ungleich starke Wasserversorgung durch die Wurzeln beeinflußt werden kann, sondern daß auch die Luftfeuchtigkeit von Einfluß ist. Die Produktivität ist somit bis zu einem gewissen Grade Funktion des Dampfdruckdefizits: Blattsystem/Luft. In Tabelle 33 sind einige Werte wiedergegeben, die erhellen, daß die stärkere Transpiration eine geringere Produktivität ermöglicht, was mit den Ergebnissen von ALEXANDROW (I, 1920) in Einklang steht. Ob die gesteigerte Assimilation durch die größeren disponiblen Wasserreserven oder durch größere Stomataapertur bedingt ist, sei dahingestellt.

Tabelle 33 (nach LEBEDINCEV I, 1927).

	Gesamter Wasserverbrauch			Wasserverbr. pro cm <sup>2</sup> Blattfl. in mg			Produktivität der Transpiration		
	feucht	trock.	Verh.f.: t(t=1)	feucht	trock.	Verh.f.: t(t=1)	feucht	trock.	Verh.f.: t(t=1)
<i>Helianthus annuus</i> . . . . .	186	516	280	17	52	306	11,3	4,3	38
<i>Soja hispida</i> . . . . .	93	178	191	27	60	222	6,8	3,5	51
<i>Amaranthus retroflexus</i>	365	406	111	28	34	121	11,1	6,1	55
<i>Xanthium strumarium</i>	159	267	168	18	45	250	8,3	3,5	42
<i>Phaseolus vulgaris</i> . . .	147	223	152	11	21	191	9,5	5,2	55

LINSBAUER (1916, 1927) konnte in Übereinstimmung mit anderen Untersuchungen zeigen, daß die Stomatavariation nicht schlechthin eine einfache Funktion der CO<sub>2</sub>-Assimilation ist (siehe S. 614). Wohl ergibt sich aus einer Reihe von Untersuchungen, daß mit abnehmendem CO<sub>2</sub>-Partiärdruck die Transpiration gesteigert ist; dies wird als Ausdruck der Turgeszenzzunahme der Schließzellen gedeutet, die zu einer Spaltenvergrößerung führt. Da diese Frage nicht allein mit der CO<sub>2</sub>-Assimilation behandelt werden kann, sondern die Wasserbilanz des ganzen Blattes berücksichtigt werden muß, soll auf die hypothetischen Erörterungen nicht weiter eingegangen werden, abgesehen davon, daß die Transpiration nicht allein von der Porenweite abhängig ist. Die Reaktionsverläufe von Assimilation, Dissimilation und Transpiration, einschließlich der dadurch bedingten Veränderungen, Permeabilität usw. sind so kompliziert, daß, solange quantitative Messungen noch ausstehen, über die Brauchbarkeit der Einzelwerte nichts ausgesagt werden kann.

Es kommt bei vergleichend physiologischen Untersuchungen nun ganz darauf an, unter welchen Bedingungen die Untersuchungen angestellt werden. ILJIN (1916) untersuchte vergleichend die Transpiration und Assimilation von Steppen- und mesophytischen Pflanzen, wobei die Mesophyten an ihrem natürlichen Standort (Wiese, Wiesensteppe) und am Standort der Xerophyten (Steppe, Grassteppe) geprüft wurden (siehe Tabelle 34). In bezug auf die CO<sub>2</sub>-Assimilation ergibt sich, daß die Xerophyten ihr Wasser in der Steppe „ökonomischer“ verbrauchen



als die Mesophyten, daß diese jedoch an ihrem natürlichen Standort besser assimilieren als unter gesteigerter Transpiration. Die Transpiration der mesophytischen Pflanzen ist in allen Fällen am „unnatürlichen“ Standort größer als am natürlichen und größer als die der Xerophyten (vgl. Abb. 36, S. 686). Bei der Verkettung von Transpiration und Assimilation läßt sich apodiktisch nicht entscheiden, ob die eine oder andere Pflanzenart mehr oder weniger korrelativ transpiriert, assimiliert und dissimiliert.

Tabelle 34 (nach ILJIN 1916).

	Standort	Ordnungs- Transpirations- bestimmung	Transpiration in cg pro Stunde pro g Trockengew.	Assimilation von CO <sub>2</sub> in cm <sup>3</sup> pro Stunde pro g Trockengew.	Transpiration in cg pro cm <sup>3</sup> verbraucher CO <sub>2</sub>
I	Grube	Grube	48	4,25	11
		Steppe	1492	4,25	351
		Grube			
		Steppe	35	6,26	56
IV		Wiesensteppe	584	2,65	220
		Wiesenst.   Grasst.	1115	2,65	421
		Grassteppe	458	2,87	160
V	Grube	Grube	173	45,03	3,8
		Steppe	1681	45,03	37,3
	Steppe	Steppe	318	21,34	14,9
XII		Wiese	308	10,16	30,3
		Wiese	1216	10,16	119,7
		Wiesensteppe	313	3,99	78,5
		Wiesenst.   Grasst.	617	3,99	154,6
		Grassteppe	284	5,22	54,4
		Grassteppe	335	5,22	64,2

Die Analyse dieser Ergebnisse kann hier ebensowenig angetreten, wie die gesamte einschlägige Literatur besprochen werden. Wir müßten hier vor allem die Frage der Kohlehydratbildung als Funktion des Wassergehaltes der Blätter (siehe SCHRÖDER u. HORN 1922, AHRENS 1925, dort weitere Literatur) erörtern.

Erwähnt sei hier nur eine Berechnungsweise von SHREVE (1923), die aufzeigen kann, daß die Transpiration vom Wassergehalt des Bodens und den Verdunstungsbedingungen der Luft abhängig ist (siehe S. 634). SHREVE formulierte den Quotienten folgendermaßen:

$$\frac{T_t}{E_t \times S} = k$$

$T_t$  und  $E_t$  bedeuten die 24stündigen Verdunstungsraten der Flächen-einheit,  $S$  den Wassergehalt im Boden pro 100 g Trockengewicht. Es zeigte sich nun bei den Messungen unter verschiedenen Bedingungen in

verschiedenen Jahreszeiten, daß der Quotient für die einzelnen Arten eine bestimmte, annähernd konstante Größe hat. In der Tabelle 35 sind die Extremwerte und die Mittelwerte angegeben.

Tabelle 35 (nach E. B. SHREVE 1923).

Zahl der Messungen		Maximalwert für $k$	Minimalwert	Mittelwert
9	<i>Encelia farinosa</i> . . . .	0,00023	0,00015	0,000202
7	<i>Streptanthus arizonicus</i> . .	0,00004	0,00006	0,000056
4	<i>Amaranthus Palmeri</i> . . .	0,00012	0,00019	0,00016
5	<i>Phaseolus</i> sp. . . . .	0,00008	0,00011	0,00009

Der Physiologie steht hier ein weites Feld der Erforschung offen. In welchem Maße ein System „rationeller arbeitet“ als ein anderes, und unter welchen Bedingungen ein System produktivere Transpiration leistet, läßt sich jedenfalls nicht allgemein gültig beantworten.

Die Beziehungen, die zwischen dem Boden als wasserabgebendes System und der Transpiration der Pflanzen bestehen, können wir hier nicht analysieren, da diese Aufgabe der Darstellung des Gesamtwasserhaushaltes der Pflanze zugehört. Die Frage kann ohne die Ergebnisse der Messungen über Saugdruckdifferenzen, die zwischen dem Wurzelsystem und dem Boden bestehen, nicht erörtert werden, außerdem kommen die komplizierten Probleme der Nährsalzaufnahme hinzu, ganz zu schweigen von der Schwierigkeit der Wasserleitung in der Pflanze selbst und den Problemen der Bodenphysik und -Chemie. Diese sind in der Bodenkunde zu behandeln<sup>1</sup>. Hier sei nur darauf hingewiesen, daß man den Wassergehalt des Bodens und die Welkungserscheinungen der verschiedenen Pflanzen in Beziehung gebracht hat. Solange das Wasser im Boden „im Überschuß“ vorhanden ist, kann von einem Einfluß des Wassergehaltes des Bodens im engeren Sinne nicht gesprochen werden. Sobald jedoch ein gewisses Minimum an Bodenwasser erreicht ist und die Transpiration fort dauert, wird die Pflanze in ein Welkungsstadium eintreten, vorausgesetzt, daß die Pflanze das Minimum an Bodenwasser nicht noch weiter beträchtlich herabdrücken kann. BRIGGS u. SHANTZ (1912, 1913), CALDWELL (1913), SHIVE u. LIVINGSTON (1914) u. a. bedienen sich der Definition: absoluter Welkungskoeffizient des Bodens. Unter diesem Koeffizienten wird der Wassergehalt des Bodens ausgedrückt in Prozenten seines Trockengewichtes, der zu der Zeit vorhanden ist, wo die Pflanze beginnt, in ein dauerndes Welksein (permanent wilting) überzugehen. Unter dem relativen Welkungskoeffizienten des Bo-

<sup>1</sup> Die Untersuchungen über Wurzelatmung und Transpiration, die vor allem CERIGHELLI (1921) und LÖWENECK (1930) anstellten, sind bei einer ausführlichen Darstellung der Korrelationen physiologischer Prozesse heranzuziehen.

dens wird ein auf ein und derselben Bodenart interpolierter Wert verstanden. Für das Problem des Welkens sind diese Untersuchungen von größtem Wert (siehe S. 634). Die zahlreichen Bestimmungen vieler Untersucher ergaben, daß die relativen Welkungskoeffizienten des Bodens bei den verschiedenen Pflanzenarten wenig voneinander abweichen. Der durchschnittliche, relative Welkungskoeffizient wurde bei Hygrophyten = 1,10, bei Mesophyten = 1,02 und bei Xerophyten = 1,06 gefunden. Der Koeffizient kann somit nicht als Kriterium der Transpirationsleistung verschiedener Systeme mit herangezogen werden.

Auf die Untersuchungen der Transpirationsintensität bei verschiedenem Wassergehalt des Bodens haben wir bereits hingewiesen (siehe Tabelle 2 20—23).

#### 10. Transpiration und Guttation.

Vom physiologischen Standpunkt aus geurteilt kann die Transpiration auch als Sekretion betrachtet werden, wenn sie auch nur passiver Art ist. Bei vielen Pflanzen treffen wir neben der „Transpirationssekretion von Wasser“ eine aktive Ausscheidung von Wasser in tropfbarer Form. In dem ausgeschiedenen Wasser können sich verschiedene Salze befinden, die nach Verdunsten des guttierenden Wassers sich auf der Blattoberfläche als „Verdunstungsrückstand“ befinden können. Diese tropfbare Ausscheidung wird seit BURGERSTEIN (1889) heute ganz allgemein als Guttation bezeichnet. Diese Ausscheidung findet vornehmlich am Blattrand und an den Blattspitzen statt. BURGERSTEIN (I, 1904, 1920) referierte nicht nur über die Guttationsuntersuchungen, sondern machte auch eine Zusammenstellung der guttierenden Pflanzen, die bisher als solche beschrieben wurden. Die Guttation findet sich bei etwa 100 Pflanzenfamilien und etwa 400 Gattungen. Einzelheiten können der genannten Zusammenfassung entnommen werden. Auf die anatomischen Verhältnisse der „Guttationsorgane“ kann hier ebensowenig eingegangen werden, wie auf die Physiologie der Guttation. Hier genüge der Hinweis, daß die guttierenden Wasserspalten (vgl. Hydropoten der submersen Wasserpflanzen) den gleichen morphologischen Wert besitzen wie die Spaltöffnungen, und daß die Ausscheidung der Wassertropfen auf einer aktiven Wassersekretion des unter den Wasserspalten liegenden Gewebes (Epithem) beruht. In welchem Maße der Wurzeldruck (Blutungsdruck) an der Sekretion direkt und indirekt beteiligt ist, kann hier nicht kritisch behandelt werden. Die gesamte Guttationsfrage bedarf unter kritischen Gesichtspunkten einer eigenen monographischen Darstellung. Hier soll nur die Frage gestreift werden, in welchem Maße die Guttation Funktion der Transpiration ist und umgekehrt, welche Abhängigkeit die Transpiration von der Guttation besitzt.

Von der Tatsache ausgehend, daß durch eine Erhöhung des hydrostatischen Druckes in den Leitungs- und Mesophyllgeweben (was sich

durch Wassereinpresseung in Sproßteile leicht experimentell verwirklichen läßt) eine Transpirationssteigerung eintritt (WIESNER 1871, BOUSSINGAULT 1878), so ist der experimentelle Befund nur so zu erklären, daß das transpirierende System vor Erhöhung des hydrostatischen Druckes unter einem Sättigungsdefizit stand, das durch die verstärkte Wasserzufuhr aufgehoben wird. Durch Turgeszenzzunahme der Stomatazellen ist eine Vergrößerung der Stomataapertur und Erniedrigung des Porendiffusionswiderstandes gegeben. KONTE BÖHM (1863) keine Transpirationssteigerung bei Erhöhung des hydrostatischen Druckes im Sproßsystem wahrnehmen, so braucht dieses Ergebnis in keinem Widerspruch zu den Befunden von WIESNER und BOUSSINGAULT zu stehen und keineswegs „gewiß falsch“ zu sein. Es kommt ganz darauf an, in welchem Gebiet der Wasservorräte sich das System vor Erhöhung des hydrostatischen befand (siehe S. 575 ff.).

Vom physikalischen Standpunkt aus geurteilt, wird eine Erhöhung des hydrostatischen Druckes die Dampfspannung in den Membranen kaum erhöhen, so daß eine direkte Transpirationssteigerung auf diese Weise nicht in Betracht kommt. Ein negativer Druck von 138 Atm. erniedrigt nach den Berechnungen von REINGANUM (1896) die Dampfspannung eines wassergetränkten Gipsblockes um 10 vH. Nach RENNER (I, 1915) beträgt die Dampfspannungserniedrigung bei 99 Atm. 7,2 vH. Die experimentellen Untersuchungen von HULETT (1906) ergaben jedoch bei Erhöhung des negativen Druckes von etwa 7 Atm. auf 11 Atm. eine Verringerung der Verdunstungsgeschwindigkeit des Wassers aus dem ASKENASYSCHEN Gipsblock um etwa 20 vH. RENNER macht bereits auf die Versuchsfehler aufmerksam, die zu den zu hoch liegenden Ergebnissen von HULETT führen mußten. Die Erhöhung der Transpiration beim Abschneiden der Sprosse bewurzelter Pflanzen ermittelte IWANOFF (1928). Bei *Pinus silvestris* trat eine vorübergehende Erhöhung im Mittel von 27 vH, bei *Picea excelsa* um 34 vH und bei *Quercus pedunculata* um 20 vH ein. Bei der Komplikation der in dem Sproßsystem vorhandenen Prozesse sind die von den kohäsionstheoretischen Bedingungen abweichenden Resultate nicht verwunderlich.

Nach diesen Ergebnissen zu schließen, wird ebenfalls eine Erhöhung des hydrostatischen Druckes sich in der Dampfspannung der verdunstenden Membranen nicht oder nur sehr schwach auswirken.

Es liegen nun mehrere Versuche vor, die Guttationsbedingungen zu analysieren. Die Guttation erwies sich immer am kräftigsten, wenn die Transpiration weniger aufgehoben wurde. Die „nächtliche Guttation“, die tagsüber fehlte, ist damit gut in Einklang zu bringen, da die Transpiration in der Nacht geringere Werte annimmt. v. FABER (1915) suchte die Relationen zwischen Transpiration und Guttationsintensität zu ermitteln, seine Angaben können jedoch kaum als quantitative gelten.

Tabelle 36 (nach v. FABER 1915).

Transpiration und Guttation pro 100 cm<sup>2</sup> Blattfläche pro Stunde in Gramm.

	Transpiration (Tag)	Guttation (Nacht)
<i>Elatostema acuminatum</i> . . . . .	0,03	0,60
<i>Peperomia laevifolia</i> . . . . .	0,08	0,65
<i>Peperomia picta</i> . . . . .	0,03	0,60

Die Zahlen sind vorderhand noch nicht ausreichend, der These Gültigkeit zu verleihen, daß die geringe Transpiration durch starke Guttation ersetzt werden muß, um die notwendige Wasserbewegung in der Pflanze aufrecht zu erhalten. Zunächst sind die Versuche abzuwarten, die die quantitativen Beziehungen zwischen Transpiration und Guttation unter den verschiedensten Bedingungen klarstellen. Vorher kann von Notwendigkeit nicht gesprochen werden.

Gemäß der Abb. 31 ist Aufgabe künftiger Untersuchungen festzustellen, ob die durch Guttation und Transpiration ausgeschiedene Wassermasse unter verschiedenem Dampfdruckpotential: Blattsystem/Luft eine Konstante ist (wie in Abb. 31 unter  $T + G = k$  angenommen wurde), oder ob bei einem

bestimmten Dampfdruckpotential sich eine maximale Wasserabgabe zeigt. Es wird festzustellen sein, wie stark sich die maximale Abgabe über den Mittelwert und das Minimum erhebt, welchen Anteil Guttation und Transpiration haben und wie die Abgabe zeitlich variiert (siehe Kurve  $T + G' = a$ ). Soweit die Erfahrung reicht, wird die Guttation bei bestimmter Transpirationsstärke sistiert, noch ehe die Transpiration ihren Maximalwert erreicht hat. Die einzelnen Systeme werden sich in dieser Hinsicht recht verschieden verhalten.

Auf die neueren Untersuchungen über die Guttation als physiologisches Kriterium der Wasseraufnahme und des Wasserhaushaltes, die vor allem RUHLAND (I, 1915), MONFORT (1920 und weitere Arbeiten) anstellten, kann hier ebensowenig eingegangen werden, wie auf die Fragen der diagnostischen Guttationsmethode zur Charakterisierung bestimmter Pflanzentypen. MERKENSCHLAGER (1927), MUNKELT (1927) und GÖRNING (1928) haben sich mit diesen Problemen beschäftigt.

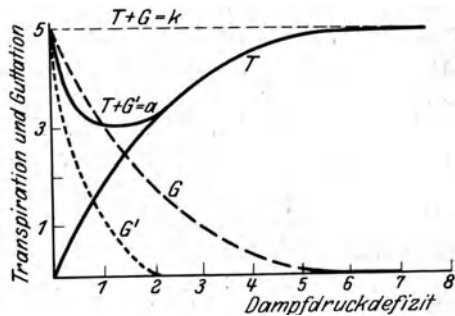


Abb. 31. Theoretische Kurven der Transpiration und Guttation und die Summe beider. 1. Fall:  $T + G = k$ . 2. Fall:  $T + G' = a$ . S. Text.

## II. Die Ökologie der Transpiration.

### 1. Einleitung.

Ließ sich die physikalische Komponente der pflanzlichen Transpiration mit den Gesetzen der Verdunstungsphysik und die physiologische Komponente mit den Gesetzen der osmotischen Zustandsgleichung einheitlich darstellen, so ist eine einheitliche Zusammenfassung der Arbeiten, die sich mit der Ökologie der Transpiration befaßten, wohl kaum möglich. Will man mit der Unterscheidung zwischen ökologischen und physiologischen (physikalischen) Untersuchungen nur zum Ausdruck bringen, daß die einen in der „freien Natur“, die anderen im „Laboratorium“ gemacht wurden, so ist im Grunde genommen eine solche Unterscheidung hinfällig, zumal wenn beide Richtungen auf die quantitative Erfassung der Transpiration ausgehen. Ob man Versuchen mit „natürlichen Bedingungen“, die schlecht definierbar sind, oder „Laboratoriumsversuchen“, deren Bedingungen sich in erster Annäherung zuverlässig messen oder auch konstant halten lassen, den Vorzug gibt, hängt mehr davon ab, ob der Untersucher kausal-analytisch oder teleologisch-synthetisch veranlagt ist, als von der Verschiedenheit der Fragestellung. Jedenfalls stellt jeder Untersucher für ihn charakteristische Fragen! Die Laboratoriumsversuche tragen berechtigt analytischen Charakter, während Freilandversuche nicht ohne weiteres als „synthetische“ gelten können, wenn sie sich von den Laboratoriumsversuchen nur durch eine schlechtere Methodik unterscheiden. Im Grunde genommen sind beide Richtungen bestrebt, die Gesetzmäßigkeiten der Wasserabgabe aufzudecken. Die Gegensätzlichkeit, die oft zwischen den beiden besteht, beruht letzten Endes darauf, daß viele ökologische Messungen und daraus gezogene Schlußfolgerungen der Kritik analytischer Einstellung nicht standhalten können, während umgekehrt Laboratoriumsversuche als „Kunstprodukte“ keinen Anspruch auf Gültigkeit ihrer Ergebnisse in der „freien Natur“ machen können. Die Gegensätzlichkeit ist jedoch sofort aufgehoben, wenn die ökologischen Messungen zuverlässig sind und die Laboratoriumsversuche sich damit bescheiden, die Größenordnung der aktiven Faktoren, welche die Organismen in der freien Natur beeinflussen, festzulegen. Die einzige berechtigte Unterscheidung ist die, daß exakt oder spekulativ gearbeitet wird. Die Trennungslinie ist somit nicht zwischen Physiologie und Ökologie zu führen, sondern zwischen zuverlässigen Ergebnissen und kurzlebigen Meinungen.

Daß die Transpirationsökologie im Speziellen heute viele unbewiesene und unbeweisbare Meinungen beherbergt, wird kaum zu bezweifeln sein. Schon deshalb ist eine zusammenfassende Darstellung eine sehr undankbare Aufgabe, abgesehen davon, daß die Mannigfaltigkeit der Pflanzenwelt unter den stark wechselnden Außenbedingungen ein zahlenmäßiges

Erfassen der physiologischen Vorgänge recht schwierig macht; sei es, daß einzelne Pflanzenarten oder Pflanzengesellschaften untersucht werden.

Ich gebe gern zu, daß es manchem Fachmann besser gelingen wird, aus den ökologischen Untersuchungen der Transpiration mehr herauszuarbeiten als es mir gelang. Vielleicht kann es überhaupt erstlich in Abrede gestellt werden, eine Ökologie der Transpiration zu schreiben, da es eigentlich nicht im Sinne der Ökologie ist, wenn ein Einzelprozeß herausgegriffen wird, die Transpiration also analysiert und Wurzelabsorption, Wasserleitung, Bodenphysik usw. ignoriert werden. Es gibt bereits eine Reihe von erfolgreichen Versuchen, die Ökologie des Wasserhaushaltes darzustellen. Es sei hier auf die Zusammenfassungen von HUBER (I, 1924), WALTER (1925/26) und MAXIMOW (1925, englisch von YAPP 1929) hingewiesen.

Wenn nun doch eine Darstellung der Ökologie der Transpiration versucht wird, so geschieht es nicht nur deswegen, weil eine große Zahl von ökologischen Arbeiten vorliegt, die sich nur mit der Transpiration befaßten, sondern vor allem deshalb, weil ökologische Theorien sich allein auf das Transpirationskriterium stützen. Ob zu Recht oder Unrecht, sei dahingestellt.

Unter der Ökologie der Transpiration seien hier die Arbeiten zusammengefaßt, welche schließlich auch vergleichende Transpirationsphysiologie verschiedener Pflanzensysteme „unter freiem Himmel“ genannt werden könnten.

Da sich die vorliegende Zusammenfassung nur mit einem Einzelprozeß der Wasserökonomie befaßt, kann sie auf Einzelheiten mehr eingehen, als die in den eben erwähnten Darstellungen. Sie konnte aber auf einen synthetischen Hintergrund verzichten, da an „weittragenden Schlußfolgerungen“ zur Zeit kein Mangel herrscht.

Kann die Transpiration nur als ein Teil des Gesamtwasserhaushaltes der Pflanze gelten, so ist ihre Bedeutung als Faktor der Bilanz längst erkannt. Es gab daher zahlreiche ökologische Arbeiten, die für die eine oder andere biologische Theorie, mit und ohne selektionshypothetischem Einschlag, eintraten, ohne sich mit den anderen Faktoren des Wasserhaushaltes auseinanderzusetzen. Den ökologischen Untersuchungen der letzten Jahre kommt aber das große Verdienst zu, daß der Wasserhaushalt der Pflanze nicht einseitig nur mit dem Transpirationskriterium beurteilt werden darf, sondern daß die Wasserbilanz, also das Verhältnis der Wasseraufnahme zur Wasserabgabe darüber entscheidet, ob eine Pflanzenart oder Pflanzenvarietät bzw. -Sorte unter bestimmten Bedingungen leben kann oder nicht. Besonders in den letzten 10 Jahren ist die experimentelle Untersuchung in die Ökologie aufgenommen worden, wobei sich herausstellte, daß viele experimentelle Daten mit teleologischen Schlußfolgerungen, die aus anatomisch-histologischen Untersuchungen gezogen wurden, nicht in Einklang zu bringen

waren. Die neueren ökologischen Untersuchungen sind allerdings ebenso sehr von Teleologie durchsetzt, wengleich die kausale Einstellung dabei betont wird. An Stelle der Ausdeutungen über die Zweckmäßigkeit von bestimmten anatomischen Ausbildungen traten Meinungen über die Notwendigkeit physiologischer Zustände; die alte „morphologische Zweckmäßigkeitstheorie“ hat sich in den letzten Jahren in die Gewänder der zeitgemäßen Physiologie gehüllt.

Eine Reihe von transpirationsökologischen Arbeiten mit anatomischer oder physiologischer Betonung sind reich an teleologischen Perspektiven, die wir hier aber alle beiseite lassen, womit allerdings die Darstellung nicht befriedigen wird, wenn teleologische Bedürfnisse vorhanden sind. Da diese jenseits der empirischen Feststellung liegen, können wir alle theoretischen Erörterungen übergehen. Wer übrigens der Auffassung huldigt, daß Ökologie nur unter teleologischen Gesichtspunkten betrieben werden kann, wird sich die mitgeteilten Daten leicht nutzbar machen können.

Wir wollen jedoch versuchen, die prüfbareren Ergebnisse der ökologischen Transpirationsforschung darzustellen, ohne teleologische Theorien zu erörtern. Auf Vollständigkeit macht die Zusammenfassung keinen Anspruch, da es so außerordentlich viel ökologische Transpirationsdaten gibt, die sich in der Literatur zerstreut vorfinden. Sie tragen jedoch häufig den Charakter des mehr oder weniger zufälligen, so daß sie nicht allgemein gültig sein können.

Der Ökologie kommt es nun nicht nur darauf an, die Transpiration von Pflanzenarten festzustellen, sondern vor allem die Transpirationsraten von Pflanzengesellschaften miteinander zu vergleichen. Da die „natürlichen Bedingungen“ eine Inkonstanz der Außenfaktoren, welche die Transpiration beeinflussen, mit sich bringen, sind die Transpirationsraten erst zum Vergleiche brauchbar, wenn Umrechnungen vorgenommen werden, die eine Vergleichsbasis schaffen. Die Umrechnungen erübrigen sich, wenn man die absoluten Transpirationsgrößen der Individuen miteinander vergleicht; sobald aber eine Fragestellung aufkommt, ob die eine oder andere Art „stärker transpiriert“, ob sich Beziehungen zwischen der Transpiration und dem Blattbau feststellen lassen usw., müssen zulässige Umrechnungen der absoluten Transpirationsraten erfolgen.

Die Transpirationsökologie ist also vor die Aufgabe gestellt zu prüfen, wie stark die Transpiration der Pflanzenarten und -Gesellschaften unter den „natürlichen Bedingungen“ ist und welche Beziehungen sich zwischen der morphologischen anatomischen Differenzierung und den Transpirationsraten ergeben. Scheinen zwischen den Standortsbedingungen und der pflanzlichen Gestaltung bestimmte Gesetzmäßigkeiten vorzuliegen, so verspricht eine transpirations-ökologische Messung eine erfolgreiche Analyse des Problems, wengleich sicherlich der Wasser- bzw. Transpirationsfaktor allein darüber nicht entscheidet, ob eine Pflanze



an einer bestimmten Stelle wachsen kann oder nicht. Der Vergleich zwischen verschiedenen Pflanzentypen kann nun auf sehr verschiedener Basis erfolgen, wobei zunächst die äußeren Transpirationsbedingungen außer acht gelassen werden können. Will aber die Analyse weiter vordringen, so sind die absoluten und die relativen (im weitesten Sinne des Wortes gebraucht; nicht nur die Berechnung  $T/E$ ) Transpirationsberechnungen zu den Transpirationsbedingungen in Beziehung zu bringen.

Diese Ergebnisse können die Grundlagen zu einer ökologischen Transpirationstheorie der Pflanzengesellschaften geben und für die Pflanzengeographie von Bedeutung sein.

Der erste Schritt in der ökologischen Transpirationsanalyse ist der, die Transpirationsraten auf eine vergleichbare, zulässige Bezugseinheit umzurechnen. Der zweite Schritt ist, die Verdunstungsbedingungen quantitativ zu messen. Diese Aufgabe fällt der Verdunstungsphysik zu (siehe Teil I, S. 33) und erst bei befriedigender Lösung dieser Aufgabe unter den besonderen Bedingungen des Geländes, können die umgerechneten Transpirationsraten von Pflanzen verschiedener Standorte verglichen und zu den Verdunstungsbedingungen in Beziehung gebracht werden.

## 2. Die Bezugseinheiten der Transpiration.

Wie die Resultate der vergleichenden Transpirationsmessung ausgewertet werden dürfen, hängt von der Versuchsanstellung ab. Da die Frage, welche Beziehungen sich zwischen anatomisch-morphologischer Gestaltung, vor allem der Transpirationssysteme und der Transpirationsstärke ergeben, heute noch im Mittelpunkt der Forschung steht, wird hier auf Ergebnisse besonders eingegangen, welche zur Beantwortung herangezogen werden können. Freilich können wir hier von den einzelnen Pflanzenarten und Pflanzengesellschaften keine Beschreibung der Struktur- und Gestaltverhältnisse geben, wir müssen vielmehr die elementaren Kenntnisse hier voraussetzen. Außerdem lassen sich allgemeingültige Aussagen nicht machen. Wir verweisen auf den I. Teil, S. 108ff.

Die meteorologische Charakterisierung der Standorte, vor allem das „Klima auf kleinstem Raum“ ist für die Transpirationsökologie von großer Bedeutung, eine einheitliche und einigermaßen zuverlässige Angabe läßt sich jedoch hier nicht geben. Wir müssen von Fall zu Fall die Originalarbeit zur Hand nehmen.

Den Transpirationsaustausch konnten wir vom physikalischen Standpunkt aus beurteilt nur auf die Flächeneinheit des verdunstenden Systems beziehen. Bei der Beurteilung der pflanzlichen Transpiration müssen wir uns aber darüber Rechenschaft geben, ob mit dieser Definition die Stärke der Transpiration, vor allem beim Vergleich verschiedener Systeme, ausreichend erfaßt und gekennzeichnet ist. Die ökologischen Untersucher bemühten sich vor allem in den letzten Jahren darum, eine

brauchbare und allgemeingültige Bezugseinheit herauszuarbeiten. Bei der Mannigfaltigkeit der pflanzlichen Gestaltung findet es die Ökologie nun außerordentlich schwer, eine allgemeingültige Maßeinheit zu gewinnen, was bei einem Vergleich der Wasserökologie verschiedener Pflanzengesellschaften unbedingt erste Forderung ist.

Im folgenden wollen wir kurz die Bezugseinheiten, soweit sie für unsere Frage in Betracht kommen, darstellen und einer Kritik unterziehen.

Von vornherein müssen wir uns darüber klar sein, daß mit der Fragestellung und den Abgrenzungen des Problems auch die Definition der Bezugseinheit gegeben ist. Solange wir die physikalische Komponente der Transpiration untersuchen (nicht zu verwechseln mit der Physik der Wasserleitung und der Wasserspeicherung in den Transpirationssystemen), müssen die Transpirationsraten in erster Linie auf die Flächeneinheit bezogen werden. Wengleich in speziellen Fällen durch die Wirkung der Randfeldaktivität (siehe Teil I, S. 52ff.) die Verdunstung nicht flächenrelativ erfolgt, so hat die flächenrelative Berechnung ihre Berechtigung und ein empirisch zu ermittelnder Korrektionsfaktor muß die Wirksamkeit der Randfeldaktivität zum Ausdruck bringen. WALTER (1926) äußerte vor allem bei der nichtflächenrelativen Transpiration gegen die ökologische Transpirationsberechnung pro Flächeneinheit Bedenken, die wohl im speziellen Fall bei Nichtbeachtung der Korrektionsfaktoren berechtigt sind, diese Berechnungsweise aber schlechthin nicht als ungeeignet erscheinen lassen können. Wenn vom physikalischen und physiologischen Standpunkte aus der Widerstand eines Transpirationssystems im Wasserdampfaustausch: Blattsystem/Luft untersucht wird, muß das Austauschsystem auf die Flächeneinheit bezogen werden, wobei als Blattoberfläche die Summe beider Blattseiten eingesetzt wird, ungeachtet ihrer anatomisch-histologischen Unterschiede. Das Problem des Transpirationswiderstandes oder des Transpirationsschutzes, wenn man teleologische Erörterungen vorzieht, muß die Transpiration pro Flächeneinheit als Faktor ihrer Bezugseinheit nehmen. Dabei ist von den Fragen der Oberflächenentwicklung und der Reduktion der Transpirationssysteme abzusehen. Die Kardinalfrage, in welchem Maße xero-, meso- und hygromorphe Systeme vergleichsweise transpirieren, also dem Wasserdampfaustausch einen Widerstand entgegenzusetzen, kann nur mit flächenrelativen Transpirationsberechnungen beantwortet werden. Wenn die Fragestellung eine andere ist, beispielsweise wie groß die Transpiration der verschiedenen Typen zum Wassergehalt ist, muß die Bezugseinheit eine andere sein.

Der Vergleich der flächenrelativen Transpiration mit der Verdunstung einer freien Wasserfläche (Diffusionswiderstand 1) (siehe Teil I, S. 28 und SEYBOLD 1929) führte zu der Definition der relativen Transpiration

$$\frac{\text{Transpiration der Flächeneinheit}}{\text{Evaporation der Flächeneinheit}} = T/E.$$

„Dieser Quotient sucht den jeweiligen Klimaeinfluß zu eliminieren und ermöglicht einen Vergleich der Flächeneinheitstranspiration von Pflanzen verschiedener Standorte“ (STOCKER 1928). Wenn wir uns in der ökologischen Literatur nach Definitionen der Evaporation selbst umsehen, so finden wir verschiedene Formulierungen. Nach HUBER (I, 1924, S. 53) ist die Evaporation bzw. die Verdunstungskraft „die Summe aller die Verdunstung beeinflussenden Faktoren, vergleichsweise gemessen an der Verdunstungsgröße irgendeines wassergesättigten Körpers“ oder (nach S. 13) ist die Evaporation der praktische Ausdruck des Dampfdruckdefizits: Blattsystem/Luft. Bei der Analyse der Verdunstung erwies sich jedoch (vgl. SEYBOLD I, 1929), daß die Evaporation auf keinen Fall als zuverlässiges Maß „der Verdunstungskraft“ dienen kann. Die Evaporimeterwerte sind Verdunstungsgrößen bestimmter Körper, können aber als Vergleichsinstrumente für „Klima“ oder „Verdunstungskraft“ nicht zuverlässig sein. Gegen den letzten Ausdruck und gegen die Zuverlässigkeit der Messungen lassen sich schwerwiegende physikalische Bedenken äußern. Ohne hier auf dieses Problem weiter einzugehen, muß noch darauf hingewiesen werden, daß den „relativen Transpirationswerten“ oder dem Transpirationsvermögen durchaus keine große Zuverlässigkeit zukommt, wie sich aus der ökologischen Literatur beim Vergleichen selbst ergibt.

Die Berechnung der relativen Transpiration setzt somit stets die Berechnung der Oberfläche als Bezugseinheit voraus, außerdem nimmt sie für Evaporation und Transpiration die gleichen Austauschzahlen des Massen- und Energieaustausches an, was keineswegs zulässig ist (siehe S. 671 und vgl. I. Teil, S. 52ff. und SEYBOLD I, 1929, S. 20, SEYBOLD u. VAN DER WEY I, 1929). Auf die Frage der oberflächenrelativen Transpiration werden wir später nochmals zurückkommen.

In dem Satze von HUBER (I, 1924): „Für manche ökologischen Fragen wird die Bezugnahme des Wasserverbrauches auf den Wassergehalt am anschaulichsten, wie sich denn überhaupt die Berechnungsweise möglichst nach den besonderen jeweiligen Bedürfnissen richten und jede starre Schablone beim Organismus vermieden werden muß,“ kommt deutlich zum Ausdruck, daß eine Reihe von ökologischen Problemen bezüglich des Wasserhaushaltes sich nicht erschöpfend durch die Berechnung auf die Flächeneinheit darstellen lassen. Zweifelsohne ist es ein großes Verdienst der Ökologen, darauf aufmerksam gemacht zu haben.

Allerdings gingen die Mehrzahl der Untersucher bei der Definition der für die Wasserökologie notwendigen Begriffe nicht kritisch genug vor, was zu einem Teil wahrscheinlich in dem großen synthetischen Bedürfnis der Untersucher liegt. Es kann hier nicht unsere Aufgabe sein, alle Bezugseinheiten kritisch zu revidieren, da gemäß den Problemen der Ökologie viele Faktoren mitberücksichtigt werden müssen, die außer-

halb des Transpirationsproblems liegen. Wir fassen hier nur diejenigen ins Auge, die für das Verständnis der im folgenden mitgeteilten Daten notwendig sind.

STOCKER (1928) hat das Für und Wider einer großen Zahl von Bezugseinheiten behandelt und seinen Ausführungen sei zunächst gefolgt. Traten HUBER (I, 1924) und WALTER (I, 1926) für die Bezugseinheit auf das Frischgewicht der Transpirationssysteme ein, so äußert STOCKER mehrere Bedenken gegen eine Verwendbarkeit. Ist das Frischgewicht keine konstante Größe, so kann nach WALTER diese maximal in dunstgesättigtem Raum konstant erhalten werden, wogegen sich allerdings geltend machen läßt, daß die Transpirationsorgane von vielen Pflanzen bei den natürlichen Bedingungen (und darauf kommt es der Ökologie ja immer an!) dauernd unter einem Wasserdefizit stehen (STOCKER 1929, siehe S. 669). Außerdem ist nach STOCKER (1928) die Menge des Protoplasmas, des Betriebswassers, der Reservesubstanzen, der Zellwandbestandteile usw. bei den einzelnen Pflanzenarten schwankend, so daß günstigstenfalls diese Berechnungsweise auf das Frischgewicht nur bei ein und derselben Pflanzenart oder ähnlich gebauten zulässig ist, wenn es sich darum handelt, den Einfluß äußerer und innerer Faktor auf die Transpiration zu ermitteln. WALTER (vgl. auch HUBER 1924) gibt der Frischgewichtsbeziehung außer den oben genannten Bedenken, vor allem den Vorzug, weil sie eine große Einfachheit in der Ausführung hat. Seine Berechnungen von empirischen Daten aus den Arbeiten von STOCKER führen in vielen Fällen zu entgegengesetzten Resultaten, wenn man von der Einstellung ausgeht, daß verschiedene Pflanzen sich bei solchen Berechnungsweisen vergleichen lassen. So kommt WALTER in einem speziellen Falle bei einer Berechnung auf das Frischgewicht (Tabelle 57) zu der Formulierung: „Wir finden fast sämtliche Pflanzen so angeordnet, wie wir sie anordnen würden, wenn wir uns einzig und allein nach ihrem Habitus richten würden, zuerst kommen die Sukkulente, dann die Pflanzen mit immergrünem hartem Laub, schließlich Pflanzen mäßig trockener Standorte und zum Schluß die Schattenpflanzen. Demnach eignet sich das Frischgewicht doch noch am besten.“ Bei der Berechnung der Strand- und Dünenpflanzen schreibt WALTER: „Welcher Berechnungsweise wir im vorliegenden Falle den Vorzug geben werden, läßt sich schwer sagen.“ Es darf meines Erachtens nicht außer acht gelassen werden, daß je nach der Fragestellung die Bezugseinheit zu wählen ist, es sich also nie sagen läßt, daß die eine oder die andere Bezugseinheit Vorteile hat. Wir müssen uns stets fragen, welche Faktoren pflanzlicher Gestaltung bringe ich mit dieser oder jener Definition zu der Transpiration in Beziehung (vgl. S. 660).

Unter diesen Gesichtspunkten ist die Beziehung auf das Trockengewicht unter Umständen nicht so „unglücklich“ und sogar ganz brauchbar, vor allem, wenn man von der Produktivität der Transpiration

spricht. IWANOFF (1913), MAXIMOW u. ALEXANDROW (1917) verstehen darunter, wieviel Gramm Trockensubstanz die Pflanze in dem Zeitabschnitt produziert, in welchem sie 1 kg Wasser verdunstet. Wir können auf das mit der Assimilation und Atmung in Zusammenhang stehende Problem hier nicht näher eingehen (siehe S. 647). Wir haben auf die große Bedeutung dieser Bezugseinheit, vornehmlich bei Kulturpflanzen und deren Sorten, bereits hingewiesen (siehe S. 648).

Die Bestimmung des Wassergehaltes und die Beziehung der Transpiration auf diesen gibt jedenfalls auch einen gewissen Einblick in die Wasserbilanz, wenngleich bei dieser Bestimmung nicht allein die Mengen des für die Transpiration verfügbaren Wassers bestimmt wird, sondern die an das Protoplasma gebundenen Wassermengen in die Bestimmung mit einbezogen werden. NEGER u. LAKON (1914) bilden folgenden Quotienten der „spezifischen Transpiration“

$$\frac{\text{Transpiration in vH pro Zeiteinheit} \cdot 100}{\text{Wassergehalt des Systems in vH der maximalen Sättigung}}$$

Bis zu einem gewissen Grade kann man in dem Verhältnis der Transpiration zum Wassergehalt bei gleicher Oberfläche ein Bild vom Diffusionswiderstand des Systems bekommen.

Damit berühren wir die Fragen, die indirekt mit der Begriffsbestimmung der Transpirationsrelationen zusammenhängen, nämlich die Frage des Volumens, der Oberflächenentwicklung und dem Grad der Sukkulenz. Im I. Teil, S. 115, streiften wir bereits diese Verhältnisse. HUBER (I, 1924) hat übrigens dieselben eingehend erörtert und einige Meßmethoden komplizierter Systeme mitgeteilt. Ist nach HUBER „das Verhältnis der in Quadratzentimeter ausgedrückten Oberfläche zu dem in Kubikzentimetern ausgedrückten Volumen als Grad der Oberflächenentwicklung“ (Tabelle 37) zu verstehen, so kann nach STOCKER u. WALTER (1926) auch das Verhältnis Oberfläche:Gewicht gewählt werden. Daß TSCHIRCH (I, 1880—1882) dieses Verhältnis in reziproker Form gegeben hat, darf nicht übersehen werden.

Unter dem Grad der Sukkulenz wird der Quotient

$$\text{Wassergehalt : Oberfläche}$$

verstanden, der beispielshalber für die Kakteen recht hoch liegt, im Gegensatz zu hygromorphen Blättern (siehe Tabelle 38).

Obleich diese und andere Quotienten zum Transpirationsproblem nur in indirekter Beziehung stehen, muß noch eine weitere Bezugseinheit der Transpiration kritisch beleuchtet werden, die heute von ökologisch arbeitenden Forschern stark bevorzugt wird. STOCKER (I, 1923) ging von dem richtigen Gedanken aus, daß die Wasserökologie am besten zum Ausdruck gebracht wird, wenn der Wasserabgabe durch die Blätter die

Tabelle 37 (nach HUBER I, 1924, siehe auch WALTER 1926).

Oberflächenentwicklung	Oberfläche der transpirierenden Systeme Volumen der transpirierenden Systeme
Sommergrüne (hygromorphe)	Wintergrüne (xeromorphe)
<i>Prenanthes purpurea</i> . . . . . 200	<i>Buxus sempervirens</i> . . . . . 82
<i>Chelidonium majus</i> . . . . . 190	<i>Rhododendron hirsutum</i> . . etwa 73
<i>Oxalis acetosella</i> . . . . . 167	<i>Quercus Ilex</i> (Gewächshaus) . . 70
<i>Fagus sylvatica</i> (Schattenbl.) . . 153	<i>Abies pectinata</i> (Schatten) . . . 70
<i>Larix europaea</i> . . . . . 133	<i>Erica carnea</i> . . . . . 66
<i>Convallaria majalis</i> . . . . . 125	<i>Ruscus aculeatus</i> . . . . . 60
<i>Fagus silv.</i> (Sonnenblatt) . . . 123	<i>Loiseleuria procumbens</i> . . . . 56
<i>Atropa belladonna</i> . . . . . 110	<i>Empetrum nigrum</i> . . . . . 53
<i>Quercus pedunculata</i> (Schatten- blatt) . . . . . 109	<i>Helleborus niger</i> . . . . . 50
<i>Syringa vulgaris</i> . . . . . 91	<i>Daphne laureola</i> . . . . . 50
<i>Daphne mezereum</i> . . . . etwa 90	<i>Pinus austriaca</i> . . . . . 44
<i>Quercus cerris</i> (junge Bl.) . . . 88	<i>P. Cembra</i> . . . . . 44
<i>Q. ped.</i> (Sonnenbl.) . . . . . 84	<i>P. montana</i> . . . . . 42
<i>Betula verrucosa</i> . . . . . 84	<i>Picea excelsa</i> (Schatten) . . . 40
	<i>Genista radiata</i> . . . . . 40
	<i>Ilex aquifolium</i> . . . . . 40
	<i>Ficus elastica</i> . . . . . 40
	<i>Abies pectinata</i> (Licht) . . . . 39
	<i>Nerium oleander</i> . . . . . 38
	<i>Savothamnus scoparius</i> . . . . 34
	<i>Picea excelsa</i> (Licht) . . . . . 30
	<i>Spartium junceum</i> (unbelaubt) . 20
	Sukkulente
	<i>Opuntia</i> sp. . . . . 3
	<i>Echinopsis</i> sp. . . . . 1,6
	<i>Euphorbia canadensis</i> . . . . 1,5

Wasserabsorption durch die Wurzeln gegenübergestellt werden. Spezieller betrachtet, formulierte sich der Quotient

$$\frac{\text{Oberflächentranspiration des Sprosses}}{\text{Oberflächenabsorption der Wurzel}}$$

STOCKER gibt dem Verhältnis folgende Formulierung:

$$\frac{\text{Transpiration}}{\text{Wassersaugenrichtung des Wurzelwerkes}}$$

und schreibt dazu: „Leider ist eine Auswertung dieses Quotienten vorläufig nur in beschränktem Umfang möglich, weil der Nenner eine Summe von Einrichtungen — Größe der saugenden Oberfläche, Wurzelhaarausbildung, Längen- und Breitenentwicklung, sowie Dichte des ganzen Wurzelwerkes, osmotische Saugkräfte, Wurzelverpilzung — darstellt, deren Wirkungsweise und deren praktische Ausmessung zum großen Teil noch unbekannt oder unmöglich ist.“

Vom kritischen Standpunkt aus kann dieser Quotient nur unzuverlässige Werte ergeben, da wir eine Relation zwischen einem *Massenaustausch eines Systems* (Transpiration der Blätter bzw. des Sprosses) und der *Massenausbildung eines anderen* (Wurzel) bilden. Auf keinem Fall kann man diesem Quotienten auch nicht „in erster Annäherung“ eine

Tabelle 38 (nach STOCKER 1924 und WALTER 1926).

Grad der Oberflächenentwicklung (siehe Tabelle 37) = O. Grade der Sukkulenz, Verhältnis Wassergehalt zu Oberfläche = S.

	S	O		S	O
<b>Sukkulente</b>					
<i>Cereus</i> sp. . . . .	5,2	24	<i>Salsola Kali</i> . . . . .	6,2	15
<i>Sempervivum tectorum</i> . . . . .	9,2	11	<i>Suaeda maritima</i> . . . . .	3,4	
<i>Sedum purpureum</i> . . . . .	7,9	16	<i>Atriplex hastatum</i> . . . . .	3,6	24
<i>Sedum album</i> . . . . .	4,6	20	Pflanzen der Sandflächen		
<b>Dünengräser</b>					
<i>Elymus arenarius</i> . . . . .	3,3	28	<i>Hieracium umbellatum</i> . . . . .	5,1	48
<i>Ammophila arenaria</i> . . . . .	5,0	23	<i>Galium Mollugo</i> . . . . .	3,6	
<i>Calamagrostis epigeios</i> . . . . .	2,6	31	<i>Helichrysum arenarium</i> . . . . .	2,4	35
<b>Sumpf- u. Waldpflanz.</b>					
<i>Caltha palustris</i> . . . . .	6,5	48	<i>Corynephorus canescens</i> . . . . .	0,7	91
<i>Viola odorata</i> . . . . .	2,3	72	<b>Mesophyten</b>		
<i>Potentilla palustris</i> . . . . .	1,7	67	<i>Senecio vulgaris</i> . . . . .	2,7	39
<i>Anemone nemorosa</i> . . . . .	3,4	88	<i>Arnica montana</i> . . . . .	4,4	59
<b>Strandpflanzen</b>					
<i>Salicornia herbacea</i> . . . . .	6,5	15	<i>Molinia coerulea</i> . . . . .	3,3	48
<i>Cakile maritima</i> . . . . .	2,8	6	<i>Aegopodium podagraria</i> . . . . .	2,4	62
<i>Honckenya peploides</i> . . . . .	6,6	16	<i>Viola odorata</i> . . . . .	1,7	72
<b>Ericaceen</b>					
			<i>Calluna vulgaris</i> . . . . .	1	69
			<i>Erica tetralix</i> . . . . .	1,5	45

Erfassung der Faktoren wie: Größe der saugenden *Oberfläche*, Wurzelhaarentwicklung, Längen- und Breitenentwicklung, sowie Dichte des ganzen Wurzelwerkes, osmotische Saugkräfte usw. zugestehen, da bei einem Vergleich der Quotienten nicht nur gleiche anatomisch-histologische Differenzierung, sondern auch gleiche *physiologische Leistung* pro Einheit der Wurzelmasse vorausgesetzt werden. Alle Pflanzen mit relativ wasserarmen, unter Umständen aber physiologisch sehr leistungsfähigen Wurzeln, schneiden bei dieser Quotientenbildung bezüglich der Transpiration so ab, daß sie als Pflanzen mit erhöhter Transpiration ausgegeben werden (vgl. Kritik SEYBOLD I, 1929). Von dieser Unzulässigkeit des Quotienten abgesehen, können die Werte niemals zu Schlußfolgerungen bei der Frage der Diffusionswiderstände der Transpirationssysteme (SCHIMPER-, MAXIMOW-Theorien!) herangezogen werden, was widerrechtlich geschieht.

Selbstverständlich können Verhältnissgrößen zwischen Transpiration und Wurzelgewicht hergestellt werden, wenn damit nur zum Ausdruck gebracht werden will, daß Wurzelsysteme der einzelnen Pflanzenarten qualitativ recht verschieden konstruiert sind und bei gleicher Einheit der Ausbildung der Massen recht verschiedenen Anforderungen der Transpiration nachkommen können. Alle Pflanzen mit hohem Quotienten haben ein leistungsfähiges Wurzelsystem, gleiche Transpiration vorausgesetzt. Wenn im folgenden in manche Tabellen die auf das Wurzelfrischgewicht bezogenen Transpirationswerte mitaufgenommen werden,

so mußte das aus dem Grunde geschehen, weil sie gegen Oberflächentranspiration ausgespielt werden. Auf keinen Fall sprechen hohe, auf das Wurzelfrischgewicht bezogene Transpirationswerte für eine verstärkte Transpiration, es kommt in ihnen nur die Leistungsfähigkeit des Wurzelsystems pro Masseneinheit zum Ausdruck. Bei der Diskussion der Xerophyten-, Halophyten- und Solfatarentranspiration kommen wir nochmals darauf zurück.

Der ebenfalls von STOCKER (1924, 1925, 1928) gebildete Quotient

$$\frac{\text{transpirierende Oberfläche}}{\text{Wurzelfrischgewicht}}$$

hat natürlich einen Sinn, wenngleich die Bildung der Verhältnisse

$$\frac{\text{transpirierende Oberfläche}}{\text{absorbierende Wurzeloberfläche}}$$

und

$$\frac{\text{Gewicht des Transpirationssystems}}{\text{Gewicht des Absorptionssystems}}$$

mir noch zuverlässiger und eindeutiger erscheint.

Diese Verhältnissgrößen sind ohne Zweifel von bestimmtem Wert und verschaffen manchen Einblick in die physiologische Leistung pflanzlicher Systeme verschiedener Differenzierung. Da sie aber nur indirekt zum Transpirationsproblem in Beziehung stehen, können wir auf die gewonnenen Versuchsdaten hier nicht weiter eingehen.

Der Kernpunkt der Transpirationsökologie liegt in den flächen- und frischgewichtsrelativen Transpirationsgrößen, da die meisten Fragestellungen darauf hinauskommen: in welchem Maße verdunstet das in einem System enthaltene Wasser und welche Beziehungen ergeben sich zu der anatomisch-histologischen Differenzierung der Transpirationssysteme? Die Frage, in welchem Maße das verdunstete Wasser wieder ersetzt wird, kann nur durch Untersuchungen der Wasserabsorption und Wasserleitung analysiert werden. Die Bilanz muß sich so gestalten, daß die physiologischen Leistungen des Massen- und Energieaustausches wie Assimilation, Wachstum und Fortpflanzung ermöglicht sind.

Die Bezugnahme der Transpirationsraten auf das Frischgewicht wird darüber Aufschluß geben können, wieviel von dem in den Transpirationsgewebe enthaltenen Wasser verdunstet wird. Die Massenausbildung des Protoplasmas und wasserarmer Gewebe kann bei einer Frischgewichtsbestimmung vernachlässigt werden. Die Frage der Oberflächenentwicklung und des Sukkulenzgrades hängt mit der frischgewichtsrelativen Transpiration aufs engste zusammen.

Durch die Reduktion des Transpirationssystems kann bei absolut großer, frischgewichts- und oberflächenrelativer Transpiration der Bilanzquotient übrigens sich so verhalten, daß ein hinreichend physiologisch leistungsfähiges Wurzelsystem der Wasserabgabe nachkommen kann.



Durch die Untersuchungen von KAMERLING (1914) und MAXIMOW und seinen Mitarbeitern hat sich außerdem ergeben, daß stark transpirierende Pflanzen bei relativ großer Oberfläche und flächen- und frischgewichtsrelativer starker Transpiration „dürresistent“ sind, weil sie ihre starke Wasserabgabe durch starke Wasseraufnahme decken können.

Die obigen Quotienten können dazu dienen, die Reduktion des Transpirationssystems (blattlose phyllodientragende Pflanze) zu erfassen, jedoch sind die Vergleiche nur bis zu einem gewissen Grade brauchbar, da es keinen zuverlässigen Maßstab für „Reduktion“ schlechthin gibt.

Die „Dürresistenz“ ist nur mit der Analyse der Wurzelabsorption zu erfassen; beide Probleme liegen außerhalb unserer Darstellung.

Zu erörtern bleibt aber die Kardinalfrage, in welchem Maße der Wasserdampfaustausch bei den verschiedenen differenzierten Transpirationssystemen erfolgt. Die Vergleichsreihen, die aus flächen- und gewichtsrelativen Transpirationsraten aufgestellt werden, vermögen lediglich die Frage zu klären, in welchem Maße die Verdunstung durch morphologische und anatomisch-histologische Differenzierung der Gewebe einerseits und physiologische Reaktionen andererseits funktioniert wird. Aus diesen Vergleichen läßt sich einmal die Tatsache feststellen, daß die Transpiration dieser oder jener Pflanzenart und Pflanzengesellschaft relativ größer oder kleiner ist als die anderer und außerdem können sie zur Bildung von Transpirationstheorien führen, nicht aber zu Selektions- und Schutzhypothesen (siehe S. 656).

Da die Berechnungen (relativ und prozentual) auf das Frischgewicht aussagen, wieviel von dem in den Geweben enthaltene Wasser verdunstet, kann unter Berücksichtigung der Oberflächenentwicklung und des Sukkulenzgrades (siehe S. 663), ein Transpirationssystem einigermaßen charakterisiert werden, wenngleich eine formelmäßige Verbindung der einzelnen Quotienten nicht ganz einfach ist. Die oberflächenrelativen Transpirationsdaten können aber angeben, wie groß der Wasserdampfaustausch pro Querschnittseinheit des Austauschstromes ist. In welchem Maße Haarausbildungen, Wachsbeläge, Kutinisierung, Stomataeinsenkungen usw. als Diffusionswiderstände in Betracht kommen, läßt sich mit dieser Berechnungsweise analysieren. Die Schutzhypothesen über die Notwendigkeit von Haarbelägen, Wachsbezüge usw. können sich eigentlich nur auf solche Berechnungen berufen!

Auf die Berechnung der oberflächenrelativen Transpiration werden wir nachher zurückkommen (siehe S. 671).

Wie bereits in dem physiologischen Kapitel sich ergeben hat, erfolgt die Transpiration aus keinem konstanten System, vielmehr erleidet dieses innerhalb kürzerer oder längerer Zeiträume mehr oder weniger große Veränderungen, die zum Teil durch die Transpiration selbst bedingt sind. Kommt außerdem noch die Inkonstanz der äußeren Faktoren hinzu,

mit der die Ökologie immer rechnen muß (siehe S. 656), so sind die Transpirationswerte dauernden Schwankungen unterworfen.

Ohne hier nochmals auf die Frage einzugehen, ob die Stomatavariation auf die Transpiration einen Einfluß hat oder nicht (siehe S. 628), was übrigens eine ökologische Untersuchung unter „freiem Himmel“ nie entscheiden kann, sei unter Hinweis auf Abb. 32 gezeigt, daß die Spaltweite ganz und gar von der Wasserbilanz des Blattes abhängt, wie STÄLFELT (1929) gezeigt hat. Aus den umfangreichen Messungen von

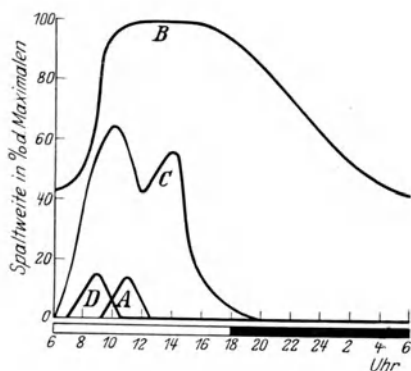


Abb. 32. Der Spaltöffnungsverlauf bei *Picea excelsa* bei verschiedenem Wasservorrat der Blätter. A: Wasservorrat dauernd supraoptimal (Regentage, niedrige Temperatur). Öffnungsreaktion: passiv-photoaktiv; Schließreaktion: passiv. B: Wasservorrat supraoptimal-dauernd optimal-supraoptimal (Regentage, höhere Temperatur). Extrem günstige Öffnungsbedingungen. Öffnungsreaktion: passiv-photoaktiv; Schließreaktion: passiv. C: Wasservorrat supraoptimal, langsam nach suboptimal übergehend. Der gewöhnlichste Typ. Öffnungsreaktion: passiv-photoaktiv; Schließreaktion: hydroaktiv-passiv. D: Wasservorrat supraoptimal, schnell nach suboptimal übergehend (Trockenperiode). Extrem ungünstige Öffnungsbedingungen. Öffnungsreaktion: passiv-photoaktiv; Schließreaktion: hydroaktiv. Nach STÄLFELT (1929).

STÄLFELT betrieben werden. Je nach dem Stand der Wasserbilanz werden sich Photo- und Thermoreaktionen der Stomata auswirken (siehe S. 583 ff.).

Die „ökologischen Messungen“ der Stomatavariation sei im folgenden (mit einigen Ausnahmen) außer acht gelassen, da diese meist mit der qualitativen Infiltrationsmethode ausgeführt wurden (siehe I, S. 87)<sup>1</sup>. Da die Stomataapertur nicht allein über die Größe der Transpiration entscheidet, hat diese Frage für die Ökologie der Transpiration nicht die Bedeutung wie für die Physiologie.

Aus den Untersuchungen von SHREVE (1923) geht hervor, daß die

<sup>1</sup> Anm. bei der Korrektur. Die Untersuchung von SCHORN (1929) ergab, daß die Infiltrationsmethode zur quantitativen Bestimmung der Spaltöffnungsweite nicht zuverlässig ist.

KERL (1929) geht ebenfalls hervor, daß die ökologischen Typeneinteilungen der Stomatavariation nach Pflanzenarten, wie LOFFIELD (I, 1921) sie vorgenommen hat (Getreidetyp, Luzernetyp, Kartoffeltyp) ebensowenig zuverlässig sind, wie die Einteilung nach dem Wetter, die WEBER (1923) versuchte (Schönwettertypus, Schlechtwettertypus, Veränderlichwettertypus). Damit sei keineswegs geleugnet, daß verschiedene Pflanzentypen verschiedene Stomatavariationen besitzen und daß das Wetter ohne Einfluß auf diese sei. Von Typen zu sprechen, wird jedoch kaum möglich sein. Die Analyse muß vielmehr im Sinne von

Feuchtigkeitsverhältnisse von Luft und Boden stark die Größe der Transpiration bestimmen. In Abb. 33 sind die relativen Transpirationswerte

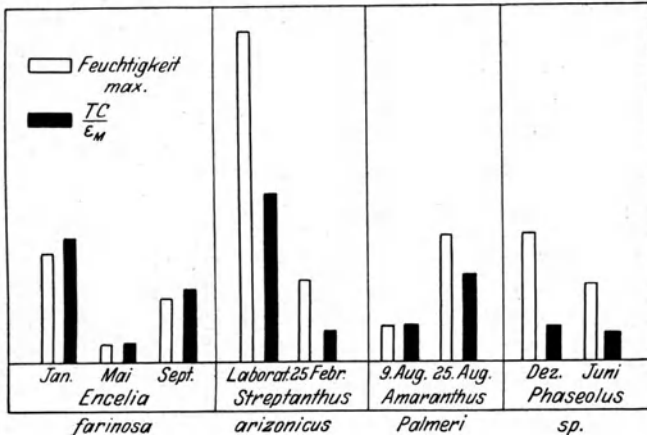


Abb. 33. Die Beziehung zwischen dem Feuchtigkeitsindex (Bodenwasser/Evaporation) und der rel. Transpiration zur Zeit des Evaporationsmaximums ( $TC/\epsilon_M$ ). Nach E. SHREVE (1923).

zur Zeit des Evaporationsmaximums dargestellt, zum Vergleich sind die Feuchtigkeitsindizes (Bodenwasser/Evaporation) mitangegeben (vgl. S. 652).

Der Grad der Wassersättigung der Transpirationssysteme ist bei den Pflanzen verschiedener Klimazonen bzw. Standorte außerordentlich verschieden, worauf vor allem STOCKER (1929) hingewiesen hat. In Abb. 34 sind von einigen typischen Pflanzen die Sättigungsdefizite der Blätter bzw. Sprosse in Prozenten der maximalen Sättigung graphisch dargestellt. In

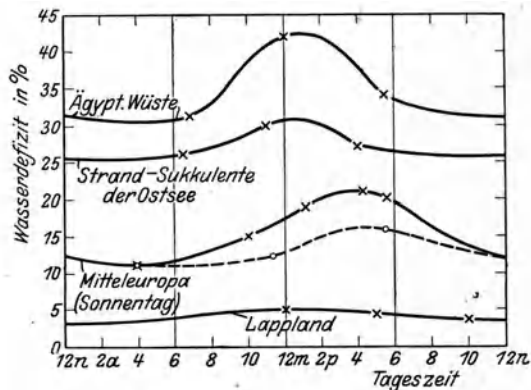


Abb. 34. Wasserdefizit in Prozenten des Wassergehaltes bei Wassersättigung. Ägyptisch-arabische Wüste: *Zygophyllum coccineum*, — Mitteleuropa (Westungarn): *Plantago lanceolata*. Gestrichelte Kurve: *Epilobium montanum* (Schattenpflanze) — Strandsukkulente der Ostsee: *Salsola Kal.* — Arktis: *Vaccinium vitis idaea*. Nach STOCKER (1929).

welchem Maße die durchschnittliche Höhe des Sättigungsdefizits die täglichen Schwankungen der Transpirationsstärke beeinflusst, läßt sich mit diesen Kurven nicht entscheiden, denn es gibt keine allgemein gültigen Regeln über den Größenbereich des supraoptimalen, optimalen und suboptimalen Wassergehaltes (siehe S. 586). Der Wasser-

gehalt aber entscheidet in erster Linie über die Stomatavariation (STÄLFELT 1929) und ist für das Dampfdruckpotential: System/Luft bestimmend. Außerdem läßt sich kein bestimmtes Defizit dafür angeben, wann für Kutikula und Parenchymgewebe „incipient drying“ einsetzt (siehe S. 623). Für vergleichend ökologische Erörterungen des Gesamtwasserhaushaltes sind die Gegenüberstellungen der Sättigungsdefizite von Wert. SCHANDERL (1930) stellte weitere Zahlen für die Flora der Würzburger Muschel- und Wellenkalkhöhen fest.

Die Transpirationssysteme, die ein Sättigungsdefizit ihrer Gewebe aufweisen, sind sicherlich schon in ein Welkungsstadium übergegangen, auch wenn dieses makroskopisch nicht feststellbar ist. Wir wiesen darauf bereits hin (siehe S. 623); es möge jedoch nochmals hervorgehoben sein, daß die Entquellung der Zellmembran und der Kutikula sich als Diffusionswiderstand im Wasserdampfaustausch auswirkt (siehe S. 572 ff.).

Die größere Zahl der ökologischen Transpirationsversuche erstreckten sich nur über kurze Zeiträume, so daß mehr oder weniger zufällig aus den schwankenden Transpirationswerten (nach verschiedenen Berechnungen) ein „Fall“ herausgegriffen wurde, was häufig zu großen Widersprüchen führte. Für theoretische Schlußfolgerungen sind solche Messungen auf keinen Fall zulässig. Die 24stündigen Transpirationmessungen liefern gute Mittelwerte des täglichen Transpirationsverlaufes, es ist aber gerade für die Ökologie besonders wichtig, die Extremwerte der Transpiration zu ermitteln, wie HUBER (1924) richtig hervorhebt. Der tägliche Verlauf der Transpiration und die Registrierung der Außenbedingungen führte zu einer kontinuierlichen Feststellung der stündlichen (oder noch kleinere Zeitabschnitte!) relativen Transpiration, vor allem, wenn Atmometer (Evaporimeter) zwischen den Pflanzen aufgestellt wurden, was die Ökologie allgemein fordert. Da in vielen Fällen ein annähernd paralleler Verlauf der Transpirations- und Evaporationskurve sich zeigte (d. h. gleiche relative Transpirationswerte), so wurde eine Transpirationsregelung durch die Stomatavariation stark in Abrede gestellt (LOYD 1908, BRIGGS u. SHANTZ 1916, STOCKER I, 1923). Ökologische Untersuchungen können dieses schwierige Problem nicht analysieren; darüber bestehen wohl keine Zweifel mehr.

Wenn in erster Annäherung der tägliche Transpirationsverlauf eines Transpirationssystems unter konstanten Außenbedingungen ermittelt wird, so muß der Quotient

$$\frac{\text{Maximale Transpiration}}{\text{Minimale Transpiration}}$$

aufzeigen können, ob das System zu bestimmten Zeiten größere Diffusionswiderstände „einschaltet“ als ein anderes, sei es durch Stomata-regulation, sei es durch Permeabilitätsveränderungen in den Membranen (Kutikula oder Parenchym). SEYBOLD (I, 1929) hat seine Transpirations-

raten daraufhin geprüft, mit dem Ergebnis, daß xeromorphe Systeme einen höheren Quotienten haben als hygromorphe. Hat *Lemna minor* einen Quotienten von 1,2, so *Hedera Helix* 11,6, *Sempervivum Haworthii* sogar 13,4. Die untersuchten Hygro- und Mesomorphen haben einen Wert von 1,2—3, die Xeromorphen von 2,6—13,4. Dieses Maximum-Minimumgesetz ließ sich auch auf die Ergebnisse von CLAPP (I, 1908) ausdehnen (siehe SEYBOLD I, 1929, S. 123).

Sind jedoch die Außenbedingungen inkonstant, so ist dieser Quotient nicht mehr sehr zuverlässig anwendbar. Von SEYBOLD (1929) wurde nun der Quotient

$$\frac{\text{Maximaler Diffusionswiderstand}}{\text{Minimaler Diffusionswiderstand}}$$

vorgeschlagen, der um so größer sein muß, je xeromorpher ein System ist. Die Ermittlung des Diffusions- oder Transpirationswiderstandes erfolgt nach der Gleichung

$$w = \alpha \cdot \frac{0,36 \cdot q}{V}$$

$w$  = relativer Diffusionswiderstand,  $q$  ist das für das Blattsystem gültige Dampfdruckpotential; der Dampfdruck wird als gesättigt für die Blatttemperatur eingesetzt, wozu einige Berechtigung vorliegt (siehe S. 570).  $V$  ist die stündliche Transpiration pro 100 cm<sup>2</sup> Blattoberfläche. Mit der Austauschzahl  $\alpha$  ist ein spezifischer Koeffizient bezeichnet (Diffusionskoeffizient und Randfeldaktivität mit eingeschlossen), der zugleich auch die Abweichungen der Transpiration von der Flächenproportionalität mitberücksichtigt, so daß die von WALTER (I, 1926) berechtigten Einwände beachtet werden können (siehe S. 660). Die Gleichung gründet sich auf das OHMSche Gesetz des elektrischen Widerstandes (siehe Tabelle 48, S. 689).

Die Gleichung ergibt jedoch nur relative Diffusionswiderstände, solange der Austauschfaktor  $\alpha$  in dieser mitgeführt wird. Nach den Ausführungen von SEYBOLD (1929) ist der Austauschfaktor für große ungliederte Blätter kleiner als für kleine, gegliederte Blattformen. Durch empirische Ermittlung der Austauschzahlen kann dem Diffusionswiderstand absoluter Wert gegeben werden.

Je größere Widerstände ein Blattsystem einschalten kann, um so geringer wird die Transpiration sein, je länger große Transpirationswiderstände eingeschaltet bleiben, um so geringere 24stündige Transpirationswerte werden resultieren. Die Transpirationsgröße eines Systems läßt sich somit auf seine physikalisch-physiologische Leistung zurückführen, während die Massenausbildung der anatomisch-histologischen Struktur und Architektonik keine zuverlässigen Rückschlüsse auf die Wasserabgabe zuläßt. Die gut eingebürgerten Begriffe: Hygromorph, mesomorph und xeromorph sind hinsichtlich der physiologischen Leistungen nur bedingt zulässig. Es ist eine Aufgabe der Ökologie fest-

zustellen, wie die verschiedenen Systeme in den Transpirationsaustausch des Wasserdampfes Widerstände einschalten. Die anatomisch-histologischen Befunde werden sodann die richtige Einschätzung erfahren können. KELLER (1926) schreibt ganz treffend: „In letzter Zeit läßt sich eine Tendenz bemerken, den anatomischen Merkmalen alle Bedeutung für die Bestimmung der Widerstandsfähigkeit gegen Dürre und der Xerophilie der Pflanzen abzusprechen. Diese Verneinung erscheint uns als voreilig: im Gegenteil man sollte doch den physiologischen Wert der anatomischen Charakterzüge ergründen.“

Ob man nun die Pflanzengesellschaften nach dem Standort (vor allem STOCKER 1928) oder nach dem Bau beurteilen soll, was schlechthin geschieht, ist eine vielumstrittene Frage. Bezeichnet man die Bewohner von feuchten Standorten als Hygrophyten (bzw. als Hydrophyten, wenn die Pflanzen emers oder submers im Wasser leben) und die trockener Standorte als Xerophyten, so ist dabei über die Baueigentümlichkeiten der Transpirationssysteme noch nichts ausgesagt. Bevorzugt man die Standortsdefinition, so wird man vom xerischen bzw. hygrischen Standort sprechen und die Bewohner solcher als Xerophyten und Hygrophyten bezeichnen (STOCKER 1928). Legt man aber das Schwergewicht auf die anatomisch-histologische Differenzierung, so spricht man von xeromorphem und hygromorphem Bau bzw. Struktur, je nachdem die mikroskopische Beurteilung in dem Bau relativ große oder kleine Diffusionswiderstände erkennen will. Eine dritte Einteilung vom rein teleologischen Standpunkt aus, wird so vorgenommen, daß man den Trockenheitsliebenden (Xerophilen) die Feuchtigkeitsliebenden (Hygrophilen) gegenüberstellt. Da nun aber in manchen Fällen der anatomisch-histologische Bau der Pflanze mit dem Standort wenig „übereinstimmt“ und man sich oft mit der einen oder anderen „. . . -Philie“ einer Pflanze ihrem Aussehen nach beurteilt wenig einverstanden erklären kann, bleibt nichts anderes übrig, als sich auf *einen* Standpunkt zu stellen, oder die Termini sinngemäß zu vermählen. MONFORT (1918) gibt etwa folgende Einteilung: xeromorphe Xerophyten, nicht xeromorphe Xerophyten und hygromorphe Xerophyten. Die letztgenannten wären also Bewohner trockener Standorte mit hygromorphem Bau der Transpirationssysteme. Entsprechend dieser Reihe, stellt MONFORT eine andere auf: hygromorphe Hygrophyten, nicht hygromorphe Hygrophyten und xeromorphe Hygrophyten. Es entzieht sich meinem Urteil, ob diese Doppelausdrücke sich in der Ökologie einbürgern können, vor allem nachdem sie von BURGERSTEIN (I, 1920) als Pleonasmen, Paradoxa und Negationen bezeichnet wurden.

Die Transpirationsergebnisse der einzelnen Pflanzengesellschaften sind so heterogen, daß sie sich vor allem mangels zuverlässiger Definition der Versuchsbedingungen nicht einheitlich umrechnen lassen. Die Angaben der relativen Luftfeuchtigkeit genügt ebensowenig, wie die Umrechnungen der Ergebnisse auf ein bestimmtes Sättigungsdefizit der Luft.

Die Angaben der Daten mit relativer Transpiration ( $T/E$ ) sind schon innerhalb einer Versuchsreihe nicht ganz einwandfrei (vgl. SEYBOLD I, 1929, S. 20), ein Vergleich mit anderen Standorten ist wenig zuverlässig. Es mußten die Werte so wiedergegeben werden, wie sie mitgeteilt wurden, nur gelegentlich konnte eine zuverlässige Umrechnung vorgenommen werden.

Weil die Umrechnungen so große Schwierigkeiten bieten, versuchten die meisten Untersucher verschiedene Systeme (im Extrem xeromorphe und hygromorphe) in die Versuche aufzunehmen und unter denselben Bedingungen transpirieren zu lassen, was wohl vom analytisch-physiologischen Standpunkt aus zweckmäßig, jedoch eigentlich sehr unökologisch ist, da doch die „natürlichen Bedingungen“ stark betont werden. Die strittige Frage, ob die xeromorphen oder die hygromorphen Systeme stärker transpirieren, sollte damit entschieden werden! Diese Frage läßt sich jedoch apodiktisch nicht beantworten, es kann nur festgestellt werden, daß unter bestimmten Bedingungen die Xeromorphen weniger als die Hygromorphen transpirieren, daß unter anderen aber die Xeromorphen mehr als die Hygromorphen verdunsten. Zu entscheiden ist jedoch die Frage, welche Systeme über größere Diffusionswiderstände „verfügen“ und in welchen Zeiträumen sie die verschiedenen Widerstände „einschalten“. Auf dieses Problem werden wir später nochmals kurz zurückkommen müssen, nachdem wir die Ergebnisse der ökologischen Untersuchungen mitgeteilt haben.

Ehe die Transpiration verschiedener Pflanzentypen und -gesellschaften an Hand einiger Tabellen und Kurven mitgeteilt wird, sei noch darauf hingewiesen, daß sich mehrere ökologische Forscher um die Methodik der Transpirationsbestimmung unter den erschwerten Versuchsbedingungen „unter freiem Himmel“ erfolgreich bemühten. HUBER (1927), IWANOFF (1928), STOCKER (1929) und ARLAND (1929) arbeiteten mit empfindlichen Waagen verschiedener Konstruktion (Torsionswaagen, Probierwaagen), welche die Transpiration abgeschnittener Zweige innerhalb so kurzer Zeit ermitteln konnten, daß Welkungserscheinungen nicht in Frage kamen (siehe S. 617 ff.). Auf die Einzelheiten dieser Arbeiten ist hier nicht einzugehen.

Vor allem wenn mit abgeschnittenen Sprossen gearbeitet werden muß, wird es gut sein, innerhalb kurzer Zeiträume die Transpirationsverluste festzustellen, um möglichst die Welkungserscheinungen zu eliminieren. Diese kurzzeitliche Transpiration möge in Anlehnung an physikalische Definitionen als differentiale Transpiration bezeichnet werden, im Gegensatz zu der integralen Transpiration größerer Zeiträume (differentiale und integrale Wärmetönung usw.). Für künftige Untersuchungen ist es vielleicht sehr angebracht, die differentiale Transpiration festzustellen für den Zeitabschnitt, wo die Wassersättigung der Transpirationsgewebe und das Dampfdruckpotential Blattsystem/Luft maximal gewählt werden. Im Hinblick auf die S. 687 erörterten Tatsachen mag

unter Umständen die differentiale Transpiration bei optimalen Wasservorräten der Gewebe und einem bestimmten Dampfdruckpotential (Mittelwert großer Zeitabschnitte) noch günstiger sein. Für die Analyse der Transpiration bedeutete es einen guten Schritt vorwärts, wenn man in diesen Fragen eine gute Einigung erzielen könnte, um wirklich vergleichbares Zahlenmaterial zu erlangen.

HUBER (1927) unterscheidet zwischen differentialen und integralen Transpirationsbestimmungsmethoden und weist vor allem darauf hin, daß über große Zeiträume sich erstreckende Transpirationsbestimmungen eine scheinbare Übereinstimmung von Transpiration und Evaporation in Erscheinung treten lassen, was zu einer Ablehnung der Stomataregulation der Transpiration führen kann (siehe S. 670).

Es führt jedenfalls zu weit, wenn im Folgenden die methodischen Einzelheiten der verschiedenen Versuche kritisch besprochen würden. Da zudem, wie erwähnt, häufig die Versuchsbedingungen ungenügend definiert sind, kann eine ausführliche Schilderung der Versuchsanstellung den mitgeteilten Daten keine größere Zuverlässigkeit verleihen. Die Ermittlung der relativen Transpiration ist keineswegs eindeutig und kann im günstigsten Falle nur Annäherungswerte geben.

Für ökologische Messungen sind die Bestimmungen von Evaporimeterwerten jedoch sehr charakteristisch. Es gibt nun sogar auch eine große Zahl vor allem amerikanischer Arbeiten, welche die Verdunstungsbedingungen verschiedener Standorte mit Evaporimetern bestimmten, ohne Transpirationswerte von Pflanzen zu ermitteln. Diese Arbeiten sind mehr oder weniger zu ökologischen theoretischen Theorien herangezogen worden. Unter einem einheitlichen Gesichtspunkt lassen sie sich nicht kurz darstellen. Da sie nur indirekt mit unseren Fragen zu tun haben, scheiden sie hier aus.

Wenn wir nun im folgenden die gewonnenen Transpirationsdaten verschiedener Pflanzengesellschaften mitteilen, so ist eine übersichtliche Einteilung sehr schwer, da die einzelnen Arbeiten häufig Typen verschiedener Standorte in einen Versuch aufgenommen haben, um eben die Unterschiede der Transpirationsgrößen erkennen zu können. Wenn wir nun uns auch hier diese gegenüberstellenden Versuche zu nutze machen wollen, so kann es nur unter dem Verzicht auf völlige Scheidung von Pflanzen der einen und der anderen anatomisch-morphologischen Differenzierung geschehen. Die Tabellen „auseinander zu reißen“ hat wenig Zweck. Da die Ökologie nicht darauf ausgehen kann, die Transpiration aller Pflanzentypen bei einer bestimmten Temperatur, bestimmtem Licht, bestimmtem Dampfdruckdefizit usw. zu bestimmen, wie etwa die Physiologie an Anlehnung an die Ermittlung physikalischer Zustandsgrößen wohl unternehmen kann, so bleibt ihr nichts anderes übrig, als bei beliebigen Verdunstungsbedingungen bestimmte Pflanzentypen miteinander zu vergleichen.



Da wir hier außerdem die Pflanzengesellschaften weder nach dem Standort, noch nach der anatomisch-morphologischen Differenzierung konsequent scheidern können, verliert die Zusammenstellung freilich viel an Übersichtlichkeit. Meines Erachtens ist dieses erst ausführbar, wenn umfassenderes Zahlenmaterial vorliegt.

Die vorliegende Einteilung schien mir noch am geeignetsten, wenngleich viele „Verschiebungen und Verwerfungen“ in der Aufeinanderfolge vorkommen werden.

### 3. Die Transpiration der Hygromorphen.

Diejenigen Pflanzen, welche dem Wasserdampfaustausch geringen Widerstand entgegensetzen, sei es, daß die Permeabilität der Kutikula groß, sei es, daß die stomatäre Diffusionskapazität hoch ist, bezeichnen wir als hygromorphe, bzw. hydromorphe, womit eigentlich schon angedeutet ist, daß sie Bewohner feuchter Standorte wie Sümpfe, feuchter Waldgrund (Hygromorphe) oder gar des Wassers (Teiche und Seen) sind. Wir machen am besten keinen Unterschied zwischen den Hygro- und Hydromorphen, da dieser durchaus nicht wesentlich ist. Die eigentlichen Wasserpflanzen, die wir hier ins Auge fassen, erheben einen mehr oder weniger großen Teil ihres Sproßsystems über die Wasserfläche, während das Wurzelsystem im Wassergrund oder im Wasser selbst ruht. Im letzten Falle sprechen wir von Schwimmpflanzen. Teleologisch eingestellter Ökologie lag die Deutung nahe, daß diese Pflanzen „verschwenderisch“ mit dem Transpirationswasser umgehen können, da ihnen Wasser im Überfluß zur Verfügung steht. Da viele Transpirationssysteme nicht nur keine anatomisch feststellbaren Merkmale für „Transpirationsschutz“ aufweisen, sondern sogar „Mittel zur Erhöhung der Transpiration“ besitzen, schrieb man diesen Pflanzen eine große Transpiration zu, ohne diese jedoch quantitativ zu bestimmen. Die Erfahrung, daß abgeschnittene Sprosse hygromorpher Pflanzen sehr schnell welken, machte hohe Transpirationswerte sehr wahrscheinlich. Die Zweckmäßigkeitökologie konnte die „xeromorphen Merkmale“ von gewissen Pflanzen, die an feuchtem Standort wuchsen, natürlich mit Fragen des Wasserhaushaltes nicht ohne weiteres verständlich machen, sie zog eben andere Erklärungen heran. Daß trotz „xeromorphen“ Baues eine starke Transpiration vorhanden ist, geht aus einem Versuch von SAMPSON und ALLEN (I, 1909) hervor. Der nach dem anatomischen Bild als xeromorph beurteilte *Scirpus lacustris* transpirierte pro Flächeneinheit etwa doppelt so stark wie *Helianthus annuus*. Vor allem machte die Pflanzengesellschaft der Moore, die unverkennbare xeromorphe Merkmale erkennen läßt (*Erica*, *Calluna*, *Vaccinium*), einer Deutung große Schwierigkeiten, bis SCHIMPER den Moorboden „physiologisch trocken“ bezeichnete und somit den xeromorphen Bau der Transpira-

tionssysteme mancher Moorbewohner als zweckmäßig erwies. Auf diese Theorie werden wir später zurückkommen (siehe S. 681).

Wir können hier nicht den Gesamtwasserhaushalt der einzelnen Pflanzengesellschaften darstellen und uns eingehend um die Standortverhältnisse kümmern, so daß uns hier auch kein Urteil zusteht, ob wir die Pflanzengesellschaften nach dem Standort oder nach der Wasserbilanz einteilen sollen. Wir vermeiden somit auch die Ausdrücke: hygromeso-xerophil, bzw. hygrisch-xerisch und reden nur von Xerophyten, wenn xeromorphe Merkmale vorhanden sind, was mutatis mutandis für die Hygromphyten bzw. Mesophyten gilt.

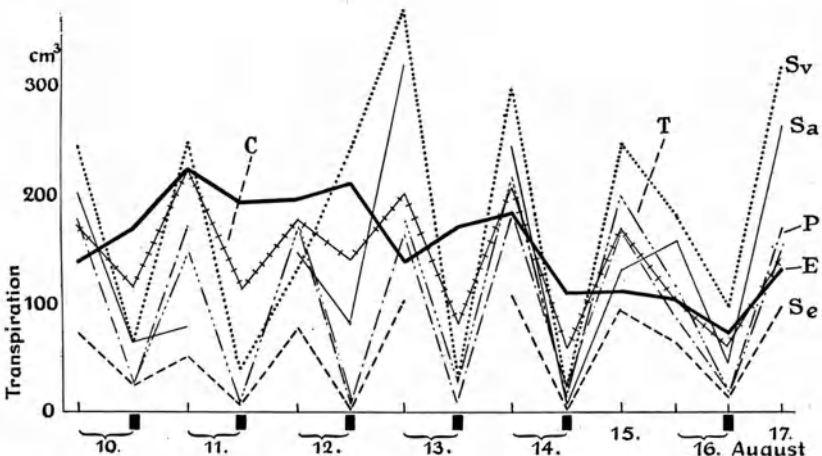


Abb. 35. Die flächenrelativen Transpirationswerte (in  $\text{cm}^3/100 \text{ cm}^2$  Blattfläche/Stunde), die 12stündig ermittelt worden sind, von *Castalia odorata* (C), *Typha latifolia* (T), *Scirpus validus* (Sv), *Scirpus americanus* (Sa), *Sagittaria latifolia* (Se) und *Pontederia cordata* (P). Evaporation = E.  
Nach OTIS (1914).

Unter Hinweis auf die Ausführungen des I. Teiles, vor allem auf den Wasseraustausch zwischen Atmosphäre-Boden-(Wasserfläche)-Pflanzensystem (S. 100ff), ist noch zu bemerken, daß sich die Standorte der Hygromphyten infolge der starken Verdunstung des „Milieus“ durch im allgemeinen hohe Luftfeuchtigkeit auszeichnen. Wenn trotzdem die Transpiration der Hygromorphen in vielen Fällen sehr hoch gefunden wird, so liegt dies nicht nur an den geringen Transpirationswiderständen, sondern auch daran, daß der Wind hauptsächlich an offenen Teichen und Seen auf die Kutikulartranspiration eine starke Steigerung ausüben kann (siehe I. Teil, S. 99ff). Die Transpiration kann beispielshalber bei *Lemna* in unbewegter Luft so groß sein wie die Verdunstung einer freien Wasserfläche (vgl. SEYBOLD I, 1929).

Die ausgedehntesten Messungen über die Transpiration von Wasserpflanzen stellte OTIS (I, 1914) an. In Abb. 35 sind seine Ergebnisse graphisch dargestellt, unter gleichzeitiger Angabe des Verlaufes der Eva-

porimeterverdunstung. Die Tabelle 39 gibt die relative Transpiration  $T/E$  an. (Die Maximal- und Minimalwerte der Transpiration [pro Stunde pro 100 Quadratcentimeter Blattfläche in Kubikcentimeter] bei 12stündiger Transpirationszeit und die  $n$ -fache Steigerung der Transpiration des Minimums gegenüber dem Maximum, siehe SEYBOLD I, 1929,

Tabelle 39 (nach OTIS I, 1914).  
Relative Transpiration  $T/E$ .

Datum 1910	Zeit	<i>Pontederia cordata</i>	<i>Typha latifolia</i>	<i>Sagittaria latifolia</i>	<i>Scirpus vairidus</i>	<i>Scirpus americanus</i>	<i>Castalia odorata</i>
10. Aug.	Tag	1,3	1,2	0,5	1,8	1,5	1,3
10. Aug.	Tag u. Nacht	0,2	0,2	0,2	0,4	0,4	0,7
11. Aug.	Tag	0,8	0,6	0,2	1,0	0,3	1,0
11. Aug.	Nacht	—	0,0	0,02	0,2	—	0,6
12. Aug.	Tag	0,8	0,8	0,4	0,7	0,7	0,9
12. Aug.	Nacht	0,03	0,03	0,03	1,1	0,4	0,7
13. Aug.	Tag	1,2	1,2	0,7	2,6	2,2	1,4
13. Aug.	Nacht	0,01	0,1	—	0,2	—	0,5
14. Aug.	Tag	1,0	1,2	0,6	1,7	1,3	1,2
14. Aug.	Nacht	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1	0,5
15. Aug.	Tag	1,5	1,7	0,8	2,2	1,2	1,5
16. Aug.	Tag	0,8	1,1	0,6	1,7	1,5	1,0
16. Aug.	Nacht	0,2	0,2	0,1	1,2	0,6	0,8
17. Aug.	Tag	1,3	1,2	0,5	2,4	2,0	1,1

Tab. 52). Bei der Bildung des Quotienten  $T/E$  zeigt sich, daß dieser in vielen Fällen  $> 1$  ist, was sich ebenfalls bei hygromorphen Pflanzen der Versuche von DIETRICH (1925) zeigte. Die Deutung, daß die Transpirationssysteme der Hygromorphen pro Flächeneinheit eine stärkere Verdunstung als das Evaporimeter aufweisen, besteht nicht zu recht, was sich aus der Analyse der Verdunstungsphysik ergibt (siehe I. Teil, S. 88 und SEYBOLD I, 1929). Jedenfalls haben die Hygromorphen eine starke Transpiration, was auch aus den Versuchen von HEIL (1929) hervorgeht. Werden die Befunde von HEIL an die Angaben von STOCKER (1928) angelehnt, so ergibt sich folgende Reihe der relativen (100fachen) Transpiration:

N. W. Deutschland	{	Erikoide, Xerophyten . . .	3—6
		krautblättrige, Mesophyten .	7—19
		{Sumpfpflanzen,}	11—20
W. Deutschland	Schwimmpflanzen,}	Hygrophyten	26—28

Kommt den relativen Transpirationswerten auch keine große Zuverlässigkeit zu, so können sie rein qualitativ zeigen, daß sie den xeromorphen Transpirationssystemen gegenüber geringere Transpirationswiderstände haben, deren Größe quantitativ noch zu bestimmen ist.

Was die anatomischen Verhältnisse der Hygromorphen anlangt (die

Zahl der Spaltöffnungen), sind die Angaben des I. Teils zu beachten (siehe S. 140ff). Über die Stomatavariation bei Sumpfpflanzen berichtet NIELSEN-EHLE (1914, Kobaltprobe). Über die Permeabilität der Kutikula, die bei vielen Wasserpflanzen schwach ausgebildet ist, liegen nur zerstreute, qualitative Angaben vor. ARENS (1930) wird aber demnächst über quantitative Messungen berichten können.

An die Hygromorphen, höheren Pflanzen schließt sich die Transpiration der Thallophen und vieler Kryptogamen an. Im I. Teil teilten wir mehrere Transpirationskurven solcher mit. PRÁT und MINASSIAN (1928), fanden in Fortsetzung der Arbeit von IRMSCHER (1912) bei den Laubmoosen (*Politrichum commune* und *Sphagnum* sp.) denselben Transpirationsverlauf, den PRINGSHEIM (I, 1923) für *Fucus* angegeben hat, und der in weitem Maße dem Austrocknen kolloider Systeme entspricht (siehe I. Teil, Abb. 24).

Die Transpiration der Flechten und Pilze, auch wenn sie trockene Standorte bewohnen, ist die eines hygromorphen Systems, wofür wir auch bereits einige Beispiele gaben (I, S. 110ff.).

Hymenophyllaceen (Hautfarne) und andere Farne werden eine ähnliche Transpiration aufweisen, während es auch eine Reihe von Farnen mit xeromorphem Habitus gibt. Die Untersuchungen von SHREVE (I, 1911) müssen fortgesetzt werden.

Von Fall zu Fall ist zu untersuchen, ob die äußeren Gewebe im Wasserdampfaustausch über physiologische Regulation, d. h. wirksame Permeabilitätsänderungen verfügen, oder ob eine Wasserabgabe in rein physikalischer Weise als „Verdunstung“ erfolgt.

Die Benetzung der Blattoberfläche hat wie wir sahen (siehe S. 577) nach den Versuchen von HABERLANDT (1877) und WIESNER (1882), KOHL (1886) u. a. einen transpirationsfördernden Einfluß, was sich durch Permeabilitätserhöhung der Kutikula und der Turgeszenzzunahme der Spaltöffnungsschließzellen erklären läßt. Für die Pflanzen niederschlagsreicher Orte hat diese Erscheinung Bedeutung und F. SHREVE (1914) stellte einige Versuche mit dem Potometer (siehe I. Teil, S. 77ff.) an. Wie die folgende Zahlenreihe zeigt, wird während der Benetzung der Transpirationsstrom herabgesetzt; dies tritt aber nicht infolge einer Temperaturerniedrigung, die als Verdunstungskälte der Wasserverdunstung auf dem Blatte auftreten könnte, ein, da Temperaturmessungen nur geringe Temperaturerniedrigung ergab. Die Benetzung setzt zweifellos die Kutikulartranspiration herab und außerdem kann das Blatt bei schwacher Kutinisierung Wasser aufnehmen, vorausgesetzt, daß die Blattgewebe ein Sättigungsdefizit aufweisen. (Bedeutung des Taus!)

Allgemein wird sich die Frage nicht entscheiden lassen, ob nach der Benetzung, d. h. nachdem das benetzende Wasser verdunstet ist, eine Transpirationserhöhung oder eine Verminderung einsetzt, jedoch ist die Transpirationsverminderung des benetzten Blattes sehr wahrscheinlich.

Tabelle 40 (nach F. SHREVE 1914).

Sproß von *Heterotrichum patens* im Potometer. Ablesung pro 5 Minuten.  
(Temperatur 66—67°, relative Feuchtigkeit 82—77 vH.)  
Absorption in Skalenteilen: 0 115 109 110 112 114 115 115 114,  
Blätter an der Oberseite benetzt: 126 90 73 65 59,  
dünne Wasserschicht verbleibt: 60 65,  
trockene Stellen treten auf: 70 69,  
Oberfläche beinahe trocken: 66.

Für die Transpirationsökologie von Pflanzen niederschlagsreicher Gebiete, wie der tropischen Wälder, ist diese Frage von Bedeutung.

Die Transpiration der Pflanzen im feuchtwarmen Tropengebiet summarisch zu behandeln, ist unmöglich, da unter den Hygromorphen der Regenwälder auch Xeromorphen angetroffen werden. Die Frage, ob die Pflanzen des feuchtwarmen Tropengebietes mehr oder weniger als die von Westeuropa transpirieren (HABERLANDT 1892, 1894, 1897, 1898 contra STAHL I, 1894, GILTAY I, 1897, I, 1898, I, 1900 u. a., von BURGERSTEIN I, 1904, 1920 ausführlich dargestellt) kann eigentlich gar nicht gestellt werden. Vielmehr ist nur die Frage zu entscheiden: Wie groß sind die Transpirationswiderstände der Pflanzen in den feuchtwarmen Tropengebieten, und wie groß sind die der Pflanzen der nördlichen Zonen. Außerdem können vergleichende Versuche angestellt werden, um zu ermitteln, welche Widerstände die Pflanzen „einschalten“ können, wenn die hygromorphen Tropenpflanzen einem großen Dampfdruckdefizit ausgesetzt werden, die Xeromorphen hingegen einem geringen. Die von F. SHREVE (1914) ermittelten „relativen Transpirationswerte“ liegen bei Pflanzen des Regenwaldes zwischen 0,02 und 0,3, während die der ägyptisch-arabischen Wüstenpflanzen zwischen 0,15 und 1,4 liegen (vgl. S. 711) (nach STOCKER 1928).

Die Transpirationssysteme der Regenwaldpflanzen sind jedenfalls sehr voneinander verschieden. In der Tabelle 41 sind einige relative Transpirationskoeffizienten angegeben, wobei ein Satz von SHREVE hinzugefügt sei: „*Peperomia basellaeifolia* is a plant of xerophilous ridges,

Tabelle 41 (nach F. SHREVE 1914).

	Flächenrelativer Transpirations- koeffizient .
<i>Peperomia basellaeifolia</i> . . . . .	1,00
„ <i>turfosa</i> . . . . .	1,54
<i>Pilea nigrescens</i> . . . . .	1,64
<i>Diplazium celtidifolium</i> . . . . .	3,38
<i>Asplenium alatum</i> . . . . .	3,57

or a mid-height epiphyte, while *Peperomia turfosa* and *Pilea nigrescens* are found in the Slope and open Ravine forests, and *Diplazium* and *Asplenium* only in the most hygrophilous of the Windward Ravines.“

Bei den hygrophen Systemen ist die Kutikulartranspiration sehr hoch, sie kann sogar absolut höher sein als die stomatäre (siehe Abb. 4, S. 577).

MC LEAN (1919) untersucht ebenfalls die Transpiration von Pflanzen des Regenwaldes. Die Temperatur beträgt etwa 20°, die Feuchtigkeit ist 95—60 vH. Pro Stunde ist die Transpiration auf 100 cm<sup>2</sup> Oberfläche bezogen (außerdem sind die relativen Transpirationswerte mit 100 multipliziert berechnet [ $T/E$ ]):

Schattenblätter . . . . .	{	<i>Anthurium</i> sp. . . . .	0,032	7
		<i>Echites peltata</i> . . . . .	0,170	39
		<i>Mimosa reparia</i> . . . . .	0,140	32
Sonnenblätter . . . . .	{	<i>Acalypha communis</i> . . . . .	0,117	27
		<i>Passiflora</i> sp. . . . .	0,068	16
		Evaporimeter . . . . .	0,43	—

Ein Vergleich mit den Werten der relativen Transpiration anderer Standorte zeigt, daß wir bei den untersuchten Pflanzen mit hygromorphen Systemen zu tun haben. MC LEAN berücksichtigt außerdem in seiner Untersuchung die anatomischen Verhältnisse, vor allem die Proportion des Mesophylls zum Interzellularraum.

Jedenfalls verfügen die Hygromorphen über geringe Diffusionswiderstände, wenigstens im turgeszenten Zustand. Es sei übrigens nicht in Abrede gestellt, daß es an feuchten Orten keine Pflanzen mit xeromorphem Habitus vorkommen können.

F. SHREVE stellt den relativen Transpirationsraten der „hygrophilen“ Regenwaldflora Daten von LIVINGSTON (1906) und E. SHREVE (1914) der Wüstenpflanzen aus Arizona gegenüber (vgl. Tabelle 71, S. 712), und findet zwischen den Pflanzen beider Gebiete eine Übereinstimmung der relativen Transpiration. Das Versuchsmaterial ist jedoch schwer vergleichbar.

Weitere qualitative Daten teilen v. FABER (1915) und MIYOSHI (1920) mit. Das Problem bedarf einer weiteren Bearbeitung unter kritischen Gesichtspunkten. Die relative Transpiration kann als Vergleich der Transpirationssysteme verschiedener Gebiete wenig zuverlässig sein, da Evaporation und Transpiration verschieden von den Außenbedingungen beeinflusst werden.

#### 4. Die Transpiration der Xeromorphen.

Die frühere Transpirationsökologie entwickelte ihre Theorien auf Grund der anatomisch-histologischen und morphologischen Differenzierung der Transpirationssysteme. WARMING, SCHIMPER und eine Reihe anderer Forscher versuchten auf diesen Grundlagen eine Darstellung der Transpirationsökologie. Dabei wurden sämtlichen Pflanzen mit xeromorphen Strukturen eine geringe Transpiration zugeschrieben und entsprechend allen Pflanzen mit hygromorphem Gepräge eine starke. Teleologische Urteile machten die Beziehungen zwischen äußeren Bedin-

gungen und der pflanzlichen Gestaltung stets verständlich, wengleich viele Erklärungen bei den Haaren herbeigezogen werden mußten. Diese theoretischen Spekulationen sind nicht zu erörtern, es muß nur darauf hingewiesen werden, daß aus der Zeit dieser teleologischen Arbeiten brauchbares Zahlenmaterial über die anatomischen Verhältnisse der Transpirationsorgane vorliegt. Wir teilten hiervon bereits im I. Teil einiges mit (siehe S. 112ff.).

Quantitative ökologische Messungen über die *Transpiration* schienen bei den plausiblen teleologischen Erklärungen gar nicht mehr notwendig, wengleich man gelegentlich auf Grund spärlicher Versuche verschiedener Meinung war, ob die Sonnenblumen in Westeuropa mehr transpirieren als in Java.

Die Flora der Hochmoore, die stark xeromorphes Gepräge hat, beschäftigte die Ökologie von jeher jedoch ganz besonders, da es schwer verständlich war, wie die Pflanzen bei dem großen Wasserreichtum des Bodens „Transpirationsschutz“ notwendig hatten. Da der Moorboden aber als „physiologisch trocken“ erklärt wurde, fand das teleologische Bedürfnis hinreichend Befriedigung: Die Pflanzen sollten möglichst wenig von den „giftigwirkenden Säuren“ aufnehmen, daher mußte der Transpirationsstrom durch Transpirationserniedrigung herabgesetzt werden. Gelegentliche Zweifel, die darüber laut wurden, verlangten experimentelle Untersuchungen, die vor allem von MONFORT (1922, 1924 u. a.) und STOCKER (I, 1923) ausgeführt wurden. Unsere Aufgabe ist es nicht, hier das Problem der Moorökologie weiter zu analysieren, wir begnügen uns mit den Versuchsergebnissen, die auf die Transpiration der Xerophyten Licht werfen. Die Frage sei weiterhin unberührt, ob die Pflanzen eine Transpirationseinschränkung notwendig haben oder nicht. Es handelt sich nur darum festzustellen, ob xeromorphe Systeme dem Wasserdampfaustausch einen Widerstand entgegensetzen, die Transpiration also erniedrigt ist.

BOYSEN-JENSEN (1919) untersuchte einige Hochmoorpflanzen und fand als Mittelwerte der relativen Transpiration ( $T/E$ )

<i>Empetrum nigrum</i> . . . . .	11
<i>Vaccinium Vitis idaea</i> . . . . .	13
<i>Betula</i> sp. . . . .	14
<i>Vaccinium uliginosum</i> . . . . .	15

und bei den Vergleichspflanzen

<i>Fagus silvaticus</i> . . . . .	25
<i>Populus tremula</i> . . . . .	27
<i>Senecio silvaticus</i> . . . . .	42

Auf Grund dieses Vergleiches ist die Transpiration der Hochmoorpflanzen etwa 2—3mal geringer als die des Waldbodens. In der Tabelle 42 sind außer den flächenrelativen Transpirationsraten auch die

Tabelle 42 (nach BOYSEN-JENSEN).  
 Transpirationsraten pro 100 cm<sup>2</sup> Blattfläche pro Stunde in g.

	14. Juni	28. Juni	5. Juli	23. Aug.	30. Aug.	6. Sept.	
rel. Feuchtigkeit . . . . .	42	52	71	64	86	67	Mittel- werte
Temperatur . . . . .	22,8	15,5	22,2	19,0	19,6	17,7	
Evaporation . . . . .	4,52	2,40	1,81	3,08	0,78	4,12	
<i>Empetrum nigr.</i> . . . . .	0,28	0,23	0,27	0,41		0,39	0,32
<i>Vacc. Vit. idaea</i> . . . . .	0,48	0,28	0,22	0,37	0,13	0,63	0,35
<i>Vacc. uliginos.</i> . . . . .	0,52	0,34	0,31	0,62	0,12	0,72	0,44
<i>Betula</i> sp. . . . .	0,26	0,27	0,26	0,47	0,19	0,50	0,33
relative Transpirationswiderstände							
<i>Empetrum</i> . . . . .	16	9,9	7,7	5,3		4,7	8,7
<i>Vacc. Vit. idaea</i> . . . . .	9,4	8,2	9,5	5,9	6,6	2,9	7,1
<i>Vacc. uliginos.</i> . . . . .	8,6	6,7	6,7	3,5	7,2	2,6	5,9
<i>Betula</i> . . . . .	16,9	8,5	8,0	4,6	4,5	3,7	7,7

Transpirationswiderstände angegeben, die im Mittel zwischen 5,9—8,7 liegen (vgl. die Transpirationswiderstände der ägyptisch-arabischen Wüstenpflanzen Tabelle 48). Die Versuche wurden mit abgeschnittenen, in Wasser stehenden Sprossen zwischen 11—16 Uhr ausgeführt. Besonders auffallend ist, daß die Transpirationswiderstände vom Juni—Oktober kontinuierlich fallen, was bis zu einem gewissen Grade von der zunehmenden Niederschlagsmenge und der größeren Luftfeuchtigkeit abhängen wird. Die Stomataapertur ist allem Anscheine nach im Herbst im Durchschnitt weiter als im Sommer.

THATCHER (1922), der ebenfalls die Transpiration verschiedener Pflanzen, in Lehm und Moorboden wurzelnd, untersuchte, kommt zu dem Schluß, daß der Moorboden nicht als „physiologisch trocken“ anzusehen ist. Die Transpiration der im Moorboden wurzelnden Pflanzen kann ebenso hoch und noch höher sein als die der im Lehmboden wachsenden. Darauf sei hier nicht weiter eingegangen, da zur Beurteilung dieser Frage noch andere Kriterien außer der Wasserabgabe heranzuziehen sind.

Wir bilden jedoch hier den Mittelwert der mitgeteilten relativen Transpirationswerte (Tabelle 43), ohne die „Bodenart“, worauf die Pflanze wuchs zu berücksichtigen.

Tabelle 43 (nach Werten von THATCHER 1922).

	Hundertfache rel. Transpiration
<i>Rhododendron ponticum</i> . . . . .	9,7
<i>Brassica oleracea</i> (Sovoy-Kohl) . . . . .	16,0
<i>Salix pentandra</i> . . . . .	27,5
<i>Betula</i> sp. . . . .	38,5

Aus der Tabelle 43 ist ersichtlich, daß *Rhododendron* eine wesentlich geringere relative Transpiration hat als *Salix* und *Betula*.



Jedenfalls stehen die Ergebnisse von BOYSEN-JENSEN und THATCHER mit den umfangreichen Untersuchungen von STOCKER (I, 1923) voll in Einklang.

Wir verweisen auf die Tabelle 16 im I. Teil (S. 118), in welcher die Transpirationsraten auf verschiedene Weise berechnet wurden, und welche außerdem zeigt, daß die Pflanzengesellschaft der Moor- und Heidevegetation sich aus Xero- und Hygrophyten zusammensetzt. Die Transpiration der Flächeneinheit (bezogen auf *Erica* 1) ist bei den Xeromorphen geringer als bei den Hygromorphen, wengleich *Oxalis* und *Asperula*, zwei hygromorphe Pflanzen, eine ebenso geringe Transpiration haben wie *Calluna*. Auf dieses „unerwartete“ Ergebnis werden wir später zurückkommen (siehe S. 687). Die relativen Transpirationswerte bei den Xeromorphen sind, abgesehen von den eben erwähnten Hygrophyten, ebenfalls geringer als bei den Hygromorphen. Dieser Befund spricht jedenfalls dafür, daß die xeromorphen Systeme größere Transpirationswiderstände einschalten als die hygromorphen. Die Berechnung der Transpirationsraten auf das Wurzelfrischgewicht (siehe S. 699) ergab, daß die Xerophyten größere Quotienten haben als die hygromorphen (mit Ausnahmen), was STOCKER veranlaßte, die verminderte Transpiration der Xeromorphen in Abrede zu stellen. Die alten teleologischen Deutungen mußten fallen gelassen werden, an ihre Stelle wurden andere, zeitgemäßere eingesetzt. Was von der Berechnung des ebengenannten Quotienten zu halten ist, erörterten wir bereits (siehe S. 664). Da jedoch zu gleicher Zeit als STOCKERS Arbeit erschien, MAXIMOW (1923) seine Untersuchungen mitteilte, die sogar für eine stärkere flächenrelative Transpiration der Xeromorphen sprachen, schien es eine feststehende Tatsache, daß die anatomisch-histologischen Merkmale der Xeromorphen nicht als transpirationserniedrigend anzusehen waren.

Was nun die Daten von MAXIMOW selbst anlangt, so ist den Werten der Tabellen 44 und 45 nicht eindeutig zu entnehmen, daß die Xerophyten pro Flächeneinheit eine stärkere Transpiration als die Mesophyten haben, auch nicht, wenn man die Transpirationswerte auf das gleiche Sättigungsdefizit der Luft umrechnet, was nicht zulässig ist (vgl. SEYBOLD I, 1929). Daß die abgeschnittenen Sprosse von Hygrophyten weniger transpirieren können als die der Xerophyten, geht aus den Ausführungen auf S. 687 hervor. (Vgl. *Zygophyllum* mit *Erodium* und *Sisymbrium*; *Gypsophila* mit *Lactuca*.) Ebenso wenig kann man eindeutig feststellen, daß die unbehaarten oder borstenhaarigen Pflanzen eine geringere Transpiration als die behaarten aufweisen (vgl. *Falcaria* mit *Helichrysum*; *Coccinia* mit *Onopordon*).

Die Tabelle 45, die von MAXIMOW (1929) mitgeteilt wird, ist ebenfalls nicht ausreichend, die flächenrelativ stärkere Xerophytentranspiration zu beweisen. MAXIMOW rechnete die Transpirationsraten, die unter

Tabelle 44 (nach MAXIMOW, aus WALTER 1926a).

	Luft- temperatur	Psycho- meter- differenz	Transpirat. pro Flächen- einheit in g	in vH des Wasser- gehaltes
<b>Mesophyten</b>				
<i>Sisymbrium Loeselii</i> . . . . .	22,2	6,3	0,62	41
<i>Lactuca Scariola</i> . . . . .	19,4	9,7	0,95	45
<i>Erodium ciconium</i> . . . . .	17,0	6,2	0,70	63
<i>Hirschfeldia adpressa</i> . . . . .	—	—	0,41	19
<i>Papaver strigosum</i> . . . . .	19,6	8,0	0,40	23
<b>Xerophyten</b>				
<i>Zygophyllum Fabago</i> . . . . .	22,4	7,2	0,44	14
<i>Gypsophila acutifolia</i> . . . . .	23,6	9,5	0,72	27
<i>Alcea ficifolia</i> . . . . .	25,2	9,3	1,02	42
<b>Schattenpflanzen</b>				
<i>Lamium album</i> . . . . .	23,8	7,2	0,15	25
<i>Lactuca muralis</i> . . . . .	23,0	6,7	0,28	20
<i>Viola odorata</i> . . . . .	24,8	8,0	0,38	54
<i>Sonchus oleraceus</i> . . . . .	21,8	6,5	0,42	30
<i>Vinca major</i> . . . . .	23,8	7,4	0,44	42
<i>Campanula rapunculoides</i> . . . . .	22,8	6,3	0,57	41
<b>Unbehaarte oder borstenhaarige Pflanzen</b>				
<i>Verbascum nigrum</i> . . . . .	24,0	8,6	0,42	31
<i>Symphytum caucasicum</i> . . . . .	24,2	5,5	0,63	65
<i>Phlomis Herba Venti</i> . . . . .	27,2	7,3	0,74	86
<i>Coccinia crassifolia</i> . . . . .	24,8	7,0	0,96	48
<i>Glaucium luteum</i> . . . . .	24,2	5,6	0,97	42
<i>Falcaria Rivini</i> . . . . .	24,4	6,7	1,47	94
<b>Stark behaarte Pflanzen</b>				
<i>Phlomis armeniaca</i> . . . . .	26,2	7,3	0,57	45
<i>Onopordon Acanthium</i> . . . . .	24,8	7,0	0,60	27
<i>Verbascum ovalifolium</i> . . . . .	24,0	8,6	1,06	85
<i>Helichrysum candidissimum</i> . . . . .	24,4	6,7	1,44	50
<i>Stachys Koschyi</i> . . . . .	24,0	8,6	1,53	143

verschiedenen Bedingungen gewonnen wurden, auf das Feuchtigkeitsdefizit von 10 mm um, was nur unsichere Werte ergeben kann (siehe oben). Abgesehen davon transpirieren nur *Stachys*, *Helichrysum* und *Falcaria* mehr als die Mesophyten.

Wenn das Zahlenmaterial von MAXIMOW nicht ausreichend dafür ist, die stärkere, flächenrelative Transpiration der Xerophyten zu beweisen, so lassen wir die von MAXIMOW und seinen Mitarbeitern entwickelte „Theorie der Dürresistenz“ ganz unberührt. Da diese Theorie mehr als das Transpirationskriterium umfaßt, können wir uns hier nicht mit ihr auseinander setzen. Wenn in den letzten Jahren unter den Stichworten „SCHIMPERsche Theorie“ und „MAXIMOWsche Theorie“ die Gegensätzlichkeit ausgedrückt wurde, daß SCHIMPER für eine eingeschränkte Xerophyten-Transpiration, MAXIMOW für eine gesteigerte eintrat, so blieb

Tabelle 45 (nach MAXIMOW, BADRIEVA und SIMONOVA, aus MAXIMOW 1929).

	Transpiration pro 1 cm <sup>2</sup>	Geschwindigkeit des Verbrauchs der Wasservorräte	Eigenschaft der Blätter
<b>Xerophyten</b>			
<i>Sedum maximum</i> . . . . .	2,8	8	sukkulent
<i>Zygophyllum Fabago</i> . . . . .	4,9	15	halb-sukkulent
<i>Gypsophila acutifolia</i> . . . . .	5,4	20	hart, fleischig
<i>Caccinia Rauwolfi</i> . . . . .	8,8	44	hart, mit Kalk inkrustiert
<i>Verbascum ovalifolium</i> . . . . .	8,8	71	dicht behaart
<i>Glaucium luleum</i> . . . . .	9,2	40	fleischig, mit Wachs bedeckt
<i>Salvia verticillata</i> . . . . .	9,9	55	hart, fleischig
<i>Stachys Kotschyi</i> . . . . .	12,7	119	dicht behaart
<i>Helichrysum candissimum</i> . . . . .	13,2	40	dicht behaart
<i>Falcaria Rivini (F. Vulgaris)</i> . . . . .	13,7	87	hart, mit Wachs bedeckt
<b>Mesophyten</b>			
<i>Lamium album</i> . . . . .	3,6	58	Schattenpflanze
<i>Viola odorata</i> . . . . .	4,0	58	Schattenpflanze
<i>Vinca major</i> . . . . .	4,5	45	Schattenpfl. mit ledrigen Blättern
<i>Campanula rapunculoides</i> . . . . .	4,8	36	Schattenpflanze
<i>Sisymbrium Loeselii</i> . . . . .	8,3	62	Sonnenpflanzen
<i>Hirschfeldia adpressa</i> . . . . .	9,8	40	der Frühlings- vegetation
<i>Erodium ciconium</i> . . . . .	9,2	83	

die Geschichte des Problems unberücksichtigt. Schon KAMERLING (1914) u. a. fanden, daß aus dem anatomischen Bau nicht ohne weiteres auf die Transpirationsgröße geschlossen werden kann und schon vor SCHIMPER bildete sich die Schule der anatomischen Physiologie.

SEYBOLD (I, 1929) griff in den Streit für und wider SCHIMPER ein und konnte nicht nur auf eigenes Versuchsmaterial, sondern auch auf kritische Sichtung der Literatur gestützt, nachweisen, daß die xeromorphen Systeme im allgemeinen eine flächenrelativ geringere Transpiration haben als die Hygromorphen. Vom physikalischen Standpunkt aus ist dieses Ergebnis verständlich; er unterscheidet sich jedoch von dem teleologischen der anatomischen Physiologie dadurch, daß er eine experimentelle Analyse der Verdunstungsphysik und Physiologie fordert, und die Teleologie verbietet!

Die vielen Befunde, die nun tatsächlich eine stärkere Transpiration der Xeromorphen ergaben, müssen nicht als falsch abgetan werden, vielmehr sind sie nur richtig zu analysieren.

Schon ILJIN (1915) fand, daß häufig die Xerophyten eine stärkere Transpiration als die Hygrophyten aufwiesen, „gleiche Bedingungen“ vorausgesetzt. Man kann demnach nicht schlechthin den Xeromorphen eine flächenrelativ geringere Transpiration zuschreiben.

In Abb. 36 ist ein Versuchsergebnis von ILJIN graphisch dargestellt. Die ausgezogenen Linien entsprechen Versuchen, die in einer Grube (geringere Verdunstung) ausgeführt wurden, die gestrichelten sind in der „Steppe“ angestellt worden, wo die physikalische Verdunstung größer war. *Campanula* und *Sanguisorba* als hygro- bzw. mesomorphe Pflanzen,

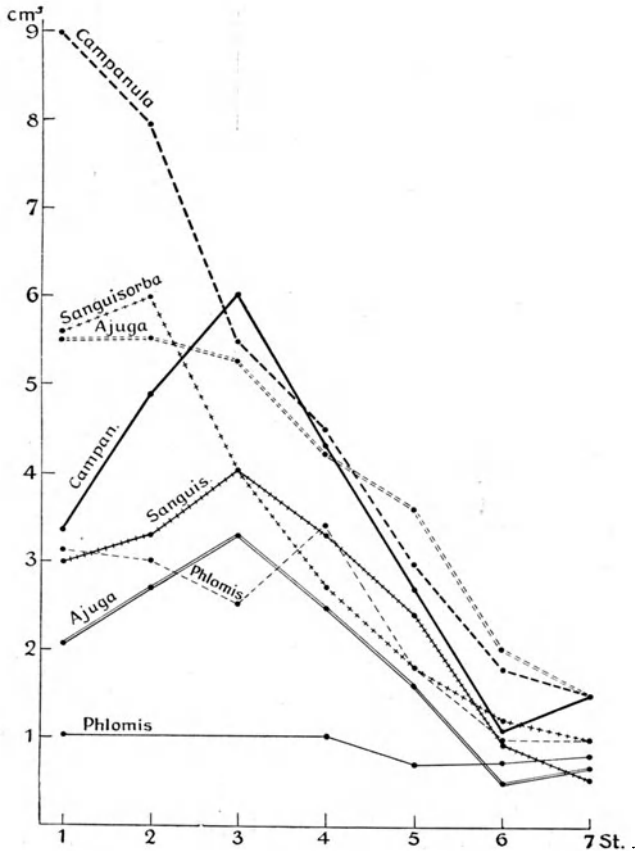


Abb. 36. Transpiration von *Campanula glomerata*, *Sanguisorba officinalis*, *Ajuga Laxmanni* und *Phlomis pungens*. Die gestrichelten Kurven beziehen sich auf Versuche, die in der „Steppe“, die ausgezogenen Kurven auf Versuche, die in der „Grube“ angestellt wurden. Die Transpirationsraten (bzw. Saugraten) sind in cm<sup>3</sup> auf der Ordinate angegeben. Nach ILJIN (1915).

dem Auge nach geurteilt, stehen den xeromorphen *Ajuga* und *Phlomis* gegenüber. Ist in manchen Fällen auch die Transpiration der Xerophyten größer als die der Hygrophyten, so wird man bei Betrachtung der Kurven schwerlich ganz allgemein von einer stärkeren Xerophyten-Transpiration reden können.

Aus den Untersuchungen von ILJIN (1916) läßt sich ebenfalls ersehen, daß die Transpiration auf das Trockengewicht der Transpirationssysteme

berechnet, bei den Xeromorphen geringer ist als bei den Mesomorphen; Tabelle 46 (vgl. S. 662). Jedenfalls sind die Mittel- und Maximalwerte größer. Wenn die Minimalwerte in einzelnen Fällen geringer sind, so wird sich dies daraus erklären lassen, daß die mesomorphen Systeme im welken Stadium weniger transpirieren können als xeromorphe im turgeszenten.

Tabelle 46 (nach ILJIN 1916, aus SEYBOLD I, 1929).  
Transpiration in cg pro g Trockengewicht pro Stunde.

	Mittelwert	Minimum	Maximum
<i>Stipa capillata</i> . . . . .	241	115	458
<i>Phlomis pungens</i> . . . . .	264	92	420
<i>Caragena frutescens</i> . . . . .	280	156	417
<i>Centaurea orientalis</i> . . . . .	288	253	351
<i>Senecio Doria</i> . . . . .	347	223	617
<i>Betonica officinalis</i> . . . . .	353	159	682
<i>Geranium pratense</i> . . . . .	467	158	1216
<i>Aristolochia clematidis</i> . . . . .	648	48	1498
<i>Coronilla varia</i> . . . . .	753	551	1115

Hinsichtlich der Tatsachen, daß die Transpirationssysteme beim Welken starke Transpirationswiderstände „einschalten“ können (siehe S. 572), ist es wohl möglich, daß Hygromorphe in einem bestimmten Zustand größere Diffusionswiderstände haben als Xeromorphe. Daß nun in Vergleichsversuchen, die eine Untersuchung von Xero- und Hygrophyten unter „gleichen“ Bedingungen erheischen, bei den Hygrophyten ein Welken eintrat, wenn die Versuche am „Standort der Xeromorphen“ vorgenommen wurden, ist wahrscheinlich. Bezweifelt wurde umgekehrt übrigens nie, daß am „Standort der Hygromorphen“, die Xerophyten eine schwächere Transpiration haben.

Diese Frage läßt sich nun allgemein nicht entscheiden, wenn Pflanzen verschiedenen Standortes an einem und demselben Standort der Transpiration ausgesetzt werden. Umrechnungen von Transpirationsraten auf gleiche Außenbedingungen sind wenig zuverlässig. Am besten geeignet sind sicherlich die Versuche mit Pflanzen, die als Sonnen- und Schattenindividuen vorhanden sind (vgl. S. 706).

Aus den Versuchen von SEYBOLD (1929) geht jedenfalls hervor, daß innerhalb kurzer Zeiträume die Transpiration von hygromorphen Systemen am Standort der Xeromorphen bedeutend stärker abfällt als die der xeromorphen, so daß in den meisten Fällen die integrale Transpiration (siehe S. 673) größerer Zeiträume für eine stärkere Xeromorphentranspiration sprechen kann (Abb. 37). Dies gilt hauptsächlich dann, wenn mit abgeschnittenen Sprossen gearbeitet werden mußte, trifft aber auch in all den Fällen zu, wo die Hygromorphen zu welken begonnen haben. Befindet sich ein hygromorphes Transpirationssystem unter einem großen Defizit der optimalen Wasservorräte, so kann selbst-

verständlich die differentiale Transpiration geringer sein als die eines xeromorphen Systems, das über günstigere Wasservorräte verfügt.

Unter diesen Gesichtspunkten sind auch die Ergebnisse von KELLER (1925) (siehe Tabelle 47) zu betrachten. Ist die größere Zahl von Spalt-

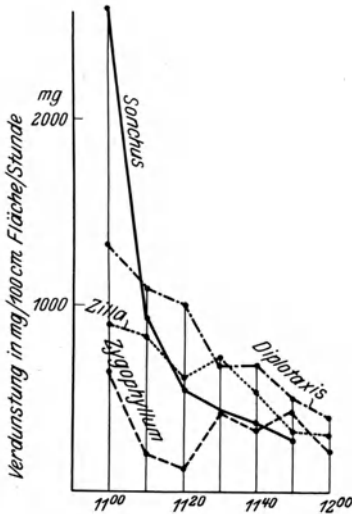


Abb. 37. Verdunstungskurven von *Sonchus oleraceus*, *Diplotaxis Harra*, *Zilla spinosa* und *Zygophyllum coccineum*. S. Text. Nach SEYBOLD (1929).

öffnungen, die dichtere Nervatur und die verkleinerten Epidermiszellen ein zuverlässiges anatomisches Kriterium für die Xerophyten gegenüber den Hygrophyten, so ist es sehr wohl möglich, daß unter Umständen, wie im vorliegenden Falle die integrale Transpiration als Ausdruck geringerer Diffusionswiderstände bei xeromorphen Systemen größer ist als bei hygromorphen einer und derselben Gattung. Ganz abgesehen davon, daß sich auch Reihen aufstellen lassen, wo die Xeromorphen wesentlich weniger Spalten aufweisen als die hygromorphen (siehe I. Teil, S. 141 und SEYBOLD I, 1929, S. 187), kann wie öfters hervorgehoben mit der Zahl der Spalten nicht auf deren Diffusionswiderstand geschlossen werden. KOLKUNOW

(1913) versuchte die Spaltengröße sogar als relatives Maß der gesamten Zellgrößen eines Systems anzugeben (anatomischer Koeffizient); dies ist jedoch nach den Untersuchungen von CHRISTIANSEN-WENIGER (1925)

Tabelle 47 (nach KELLER 1925).

	Gesamtlänge der Nerven in mm auf 1 cm <sup>2</sup> Blattfl.	Zahl der Stomata auf 1 mm <sup>2</sup> Blattfläche		Größe der Epidermiszellen der Blattoberseite	Relative Transpiration pro Flächeneinheit	
		Oberseite	Unterseite			
<i>Asperula odorata</i>	316	—	63	0,0057	32 (51)	54
	308		49,3	0,0064		
<i>A. tinctoria</i>	581	86,1	97,7	—	—	81 (67)
	703	96	150,3			
<i>A. glauca</i>	1075		385	0,0051	100	100
	1206	41	499,2	0,0038		
<i>Galium cruciata</i>	449	75,2		0,0026	46 (53)	33
	451	105		0,0021		
<i>G. rubioides</i>	476	153,5		0,0022	—	—
	444	134,6		0,0024		
<i>G. verum</i>	1119	504		0,0028	100	100
	1203	376,5		0,0027		

Sonnennlicht (Gewächshaus)

Schatten

u. a. nicht zulässig. Die anatomische Differenzierung kann morphologisch geurteilt über den Wasserdampfaustausch wenig aussagen. HEUSER (1915) und SCHEIBE (1927) finden übrigens einen Parallelismus zwischen abnehmender Stomatagröße und Xeromorphie!

Ohne auf diese ungeklärten Fragen der anatomischen Differenzierung und der Transpirationsgröße weiter einzugehen, sind die Versuche von KELLER nicht ausreichend, die stärkere Xerophytentranspiration schlechthin zu beweisen und die Diffusionswiderstände der Xeromorphen in Abrede zu stellen. Da sich die Versuche über größere Zeiträume erstreckten ( $\frac{1}{2}$ stündige Transpirationsraten), müßten mindestens die differentiale Transpiration der abgeschnittenen Sprosse ermittelt oder noch besser die Versuche über 24 Stunden ausgedehnt werden, möglichst am Standort der Xerophyten und der Hygrophyten.

Wie groß nun die Transpirationseinschränkungen von verschiedenen Systemen ist, kann nur zahlenmäßig erfaßt werden. SEYBOLD (1929) berechnete mit Hilfe seiner Widerstandsgleichung (siehe S. 671) die Diffusionswiderstände, die jedoch nur relativ sind, und auch zunächst nichts darüber aussagen, welchen Anteil die Stomata- und Permeabilitätsvariation der Zellmembranen haben. In der Tabelle 48 sind die mittleren Diffusionswiderstände, die Maximalen und Minimalen in einer 12stündigen Versuchsperiode ägyptisch-arabischer Wüstenpflanzen zusammen-

Tabelle 48 (nach SEYBOLD 1929).

	Mittlere Psychrometerdifferenz der Luft	Mittelwert der relativen Diffusionswiderstände	Minimum der relativen Diffusionswiderstände	Maximum der relativen Diffusionswiderstände	Maxim. Diff.-W. Minim. Diff.-W.
<i>Tropaeolum majus</i> . . . . .	12,9	4,6	3,6	6,0	1,7
<i>Sonchus oleraceus</i> . . . . .	12,9	5,2	2,5	9,0	3,6
<i>Artemisia judaica</i> . . . . .	9,0	5,9	1,4	11,5	8,2
<i>Achillea fragrantissima</i> . . . . .	9,0	6,1	2,3	10,7	4,6
<i>Asteriscus graveolens</i> . . . . .	9,0	8,2	2,0	17,4	8,7
<i>Eucalyptus</i> sp. . . . .	12,9	8,2	2,6	16,4	6,3
<i>Stachys aegyptiaca</i> . . . . .	9,0	10,8	2,6	30,5	10,9
<i>Lavandula pubescens</i> . . . . .	15,6	11,3	6,5	15,2	2,3
<i>Faysetia aegyptiaca</i> . . . . .	15,6	12,6	5,5	25,3	4,6
<i>Iphiaea mucronata</i> . . . . .	11,4	12,8	3,5	18,5	5,3
<i>Gymnocarpus decander</i> . . . . .	15,6	13,2	5,5	25,3	4,6
<i>Centaurea aegyptiaca</i> . . . . .	11,4	13,3	4,1	18,4	4,6
<i>Fagonia mollis</i> . . . . .	15,6	13,6	3,2	42,6	13,3
<i>Zygophyllum coccineum</i> . . . . .	15,6	14,4	4,6	35,2	7,7
<i>Nerium oleander</i> . . . . .	12,9	14,4	4,0	42,5	10,6
<i>Linaria aegyptiaca</i> . . . . .	15,6	15,4	8,1	26,4	3,3 <sup>2</sup>
<i>Erodium glaucophyllum</i> . . . . .	11,4	15,8	3,8	27,0	7,1
<i>Nitraria retusa</i> . . . . .	15,6	16,6	9,4	36,7	3,8
<i>Retama raetum</i> . . . . .	15,6	17,5	6,4	32	5,0
<i>Erodium arborescens</i> . . . . .	11,4	22,2	4,8	50,6	10,4
<i>Pennisetum dichotomum</i> . . . . .	15,6	24,4	12,9	35,2	2,7

gestellt. Einige Hygrophyten (fettgedruckt) sind zum Vergleich mit aufgenommen worden. Außerdem ist der Quotient

$$\frac{\text{Maximaler Widerstand}}{\text{Minimaler Widerstand}}$$

in die Tabelle aufgenommen worden.

In jüngster Zeit hat SCHANDERL (1930) über die durch die Untersuchungen von G. KRAUS (I, 1904, I, 1906, I, 1911) bekannt gewordene Würzburger Muschel- und Wellenkalkflora Transpirationmessungen an gestellt. Einige Daten seien hier ergänzend zum Problem der Xerophyten transpiration hinzugefügt. Die zahlreichen Argumente, die SCHANDERL in Form von Evaporimetermessungen und Verhältnis zahlen der Massenausbildung und des Massenaustausches der Pflanzen für den Xerophytismus dieser Flora beibringt, sollen übergangen werden; nur die speziellen Transpirationsdaten seien in der Tabelle 49 mitgeteilt. Die Pflanzenarten sind nach einer steigenden Reihe (100fach) der relativen

Tabelle 49 (nach SCHANDERL 1930).

	100fache relative Transp.	Mittägl. Transpiration pro 100 cm <sup>2</sup> Blattfläche pro Stunde in g	Transpiration pro g Frischgewicht d. oberird. Teile	Mittägl. stündl. Transp. in vH des Gesamt wassergehalts
<i>Euphorbia cyparissias</i> . . . . .	1,6	0,12	0,13	—
<i>Bupleurum falcatum</i> . . . . .	3,5	0,32	0,25	—
<i>Sesleria coerulea</i> . . . . .	3,8	0,22 (0,44)	0,25 (0,3)	29,3
<i>Anthericum racemosum</i> . . . . .	4,0	0,36	0,08	7,1
<i>Centaurea Scabiosa</i> . . . . .	4,1	0,37	0,41	—
<i>Aster linosyris</i> . . . . .	4,2	0,34	0,20	—
<i>Peucedanum cervaria</i> . . . . .	5,3	0,48	0,55	5,6
<i>Teucrium montanum</i> . . . . .	5,8	0,57	0,20	21,5
<i>Sedum maximum</i> . . . . .	5,9	0,34	0,03	4,0
<i>Geranium sanguineum</i> . . . . .	7,0	0,62	0,25	5,1
<i>Teucrium chamaedrys</i> . . . . .	8,1	0,73	0,49	37,0
<i>Brachypodium pinnatum</i> . . . . .	8,8	0,79	0,34	16,5
<i>Clematis recta</i> . . . . .	9,0	0,56	0,10	—
<i>Linum tenuifolium</i> . . . . .	9,1	0,73	0,34	—
<i>Anemone pulsatilla</i> . . . . .	9,6	0,87	0,35	8,9
<i>Ranunculus silvestris</i> . . . . .	11,6	0,52	0,24	—
<i>Seseli Libanotis</i> . . . . .	11,7	0,82	0,20	—
<i>Vitis vinifera</i> . . . . .	16,0	1,2	0,70	—
<i>Eryngium campestre</i> . . . . .	25,5	1,53	0,31	—

Transpiration angeordnet. Die Werte sind bei den Pflanzen des Seslerietums wesentlich geringer als bei den Vergleichspflanzen *Vitis vinifera* und *Eryngium campestre*. Die anderen Bezeichnungsarten weisen ebenfalls darauf hin, daß den Würzburger Muschel- und Wellenkalkpflanzen so starke oder noch stärkere Transpirationswiderstände zukommen wie den Pflanzen der ägyptisch-arabischen Wüste.



Das Sättigungsdefizit der Transpirationssysteme (siehe S. 669) ist bei den meisten Arten sehr groß und ist von der Größenordnung der Pflanzen der ägyptisch-arabischen Wüste (STOCKER 1928) und der südrussischen Steppe (ILJIN 1916). Bei den Xeromorphen ist es mit wenigen Ausnahmen höher als bei den Hygromorphen.

Auf Grund dieser Untersuchung ist es wahrscheinlich, daß die Xeromorphen dem Wasserdampfaustausch einen größeren Widerstand entgegenseetzen als die Hygromorphen. Es dürfte sich für künftige Untersuchungen empfehlen, diese Berechnungsweise anzuwenden.

Einige weitere, vergleichende Untersuchungen über die Transpiration von Xero- und Hygromorphen liegen noch vor.

So untersuchte BAKKE (I, 1914) eine größere Anzahl Pflanzen mit der KOBALT-Standardmethode (siehe Teil I, S. 81); die Mittelwerte der Transpirationsindizes sind in der Tabelle 50 wiedergegeben und zwar so, daß die Vor- bzw. Nachmittagsbestimmungen getrennt aufgeführt werden. Die Messungen von BAKKE können nicht als quantitative gelten und seinem Vorschlag, die Pflanzen mit dem Index 0,3 und niedriger als Xerophyten, die mit dem Index 0,7 und höher als Mesophyten zu bezeichnen, wird man nur bedingt beipflichten können, da die Indizes bei ein und derselben Pflanze außerordentlich variabel sind. Vor allem sind Bestimmungen einer Tagesperiode für jede Art erforderlich, ehe ein zuverlässiges Urteil gefällt werden kann. Jedenfalls läßt sich der Tabelle 50 soviel entnehmen, daß die Mesophyten wie *Dahlia* und *Helianthus* stärker transpirieren als *Nerium*, *Ricinus* stärker als *Olea*.

Tabelle 50 (nach BAKKE I, 1914).

Indizes der Transpirationsstärke, ermittelt mit Kobaltpapier.

Vormittag		
<i>Dahlia variabilis</i> . . . . .	0,9288	<i>Ficus carica</i> . . . . . 0,2075
<i>Verbesina encelioides</i> . . . . .	0,8723	<i>Rosa lamarque</i> . . . . . 0,1944
<i>Verbena hybrida</i> . . . . .	0,8473	<i>Pelargonium zonale</i> . . . . . 0,1761
<i>Rudbeckia laciniata</i> . . . . .	0,7893	<i>Nerium oleander</i> . . . . . 0,1676
<i>Medicago sativa</i> . . . . .	0,7853	<i>Chrysanthemum indicum</i> . . . . . 0,1560
<i>Mirabilis Jalapa</i> . . . . .	0,7580	<i>Grabowskia glauca</i> . . . . . 0,0691
<i>Washingtonia filifera</i> . . . . .	0,6450	
<i>Helianthus annuus</i> . . . . .	0,6243	Nachmittags (einschl. Mittag)
<i>Parthenium argentatum</i> . . . . .	0,6210	<i>Arundo Donax</i> . . . . . 0,7960
<i>Prosopis velutina</i> . . . . .	0,6114	<i>Zinnia elegans</i> . . . . . 0,7849
<i>Setaria mollis</i> . . . . .	0,5045	<i>Ricinus communis</i> . . . . . 0,6922
<i>Jatropha cardiophylla</i> . . . . .	0,4702	<i>Tropaeolum majus</i> . . . . . 0,5978
<i>Phoenix dactylifera</i> . . . . .	0,4639	<i>Petunia hybrida</i> . . . . . 0,5345
<i>Panicum sanguinale</i> . . . . .	0,3653	<i>Populus Fremonti</i> . . . . . 0,3986
<i>Sorghum halepense</i> . . . . .	0,3511	<i>Viola odorata</i> . . . . . 0,3674
<i>Punica granatum</i> . . . . .	0,3349	<i>Anthirrinum majus</i> . . . . . 0,3526
<i>Vitex agnus-castus</i> . . . . .	0,3333	<i>Dasyllirion Wheeleri</i> . . . . . 0,2520
<i>Chloris elegans</i> . . . . .	0,3132	<i>Olea europaea</i> . . . . . 0,2258
<i>Melia azedarach</i> . . . . .	0,3072	<i>Canna indica</i> . . . . . 0,1251
<i>Pittosporum tobira</i> . . . . .	0,3015	<i>Atriplex Wrightii</i> . . . . . 0,0996
<i>Atriplex canescens</i> . . . . .	0,2767	<i>Chenopodium incanum</i> . . . . . 0,0603
<i>Amaranthus paniculatus</i> . . . . .	0,2627	<i>Eriogonum aberteanum</i> . . . . . 0,0066
		<i>Atriplex elegans</i> . . . . . 0,0025

BAKKE u. LIVINGSTON (1916) untersuchten die Indexvariation bei *Xanthium canadense* und *Helianthus annuus* sehr eingehend. Nachts-über ist der Index in beiden Fällen sehr klein, während er in den Mittagsstunden seine höchsten Werte erreicht.

Für die Beurteilung der Transpiration der Xerophyten ist die Arbeit von CANNON (I, 1924) noch heranzuziehen.

Die mit der Kobaltprobe ermittelten Indizes der Transpirationsstärken (nach LIVINGSTON u. BAKKE, siehe Teil I, S. 81), die CANNON (I, 1924) in den trockenen süd(west)afrikanischen Gebieten gewann (Tabelle 51), zeigen im Vergleich mit den Indizes, welche BAKKE (I, 1914) ermittelte (siehe Tabelle 50, S. 691), daß die Transpiration außerordent-

Tabelle 51 (nach CANNON I, 1924).  
Durchschnittsindizes des täglichen Verlaufes der  
Transpirationsstärken.

Zeit:	6—8	8—10	10—12	12—14	14—16	16—18	18—20
<i>Aloe Schlechteri</i> . . . . .	0,106	0,098	0,032	—	—	0,024	—
<i>A. striata</i> . . . . .	0,052	0,020	0,011	0,014	—	0,012	—
<i>Cotyledon coruscans</i> . . . . .	0,013	0,009	0,008	0,022	0,009	0,012	0,012
<i>C. paniculata</i> . . . . .	0,029	0,013	0,010	—	0,008	0,010	0,012
<i>Eucalyptus globulosus</i> . . . . .	0,082	0,058	0,170	—	0,143	0,155	—
<i>Euclea undulata</i> . . . . .	—	—	—	—	—	0,049	—
<i>Euryops lateriflorus</i> . . . . .	0,133	0,039	0,032	—	0,023	0,030	0,015
<i>Gasteria disticha</i> . . . . .	0,070	0,052	0,022	0,019	—	0,010	—
<i>Grewia cana</i> . . . . .	0,120	0,213	0,145	—	0,207	0,115	—
<i>Gymnosporia buxifolia</i> . . . . .	0,106	0,111	0,212	0,125	—	—	—
<i>Massonia latifolia</i> . . . . .	0,017	0,067	0,099	—	0,094	0,069	—
<i>Protea neriifolia</i> . . . . .	—	—	0,333	—	0,305	—	—
<i>Rhus viminalis</i> . . . . .	0,132	0,194	—	—	—	0,101	—
<i>Bauhenia Marlothii</i> . . . . .	—	0,138	—	—	—	—	—
<i>Welwitschia mirabilis</i> . . . . .	—	0,138	—	—	—	—	—

lich gering ist, namentlich bei den Sukkulenten. Der höchste Index von *Protea neriifolia* (in der Tabelle 0,333) ist wenig höher als er für Xerophyten von BAKKE angegeben wurde. *Bauhinia* und *Welwitschia* „have surprisingly high transpiration power“, jedoch wird man auf Grund ihrer Indizes Transpirationswiderstände kaum in Abrede stellen können.

Ehe auf die Transpiration der Sukkulenten eingegangen sei, soll noch die Transpiration der immergrünen, mediterranen Hartlaubflora — ohne die Wasserbilanz zu behandeln — erwähnt werden, die BERGEN (I, 1903, I, 1904, 1905, 1907) und v. GUTTENBERG (I, 1907) untersuchten. Wir teilten bereits im I. Teil (siehe S. 136, Tabelle 25<sup>1</sup>) einige Daten mit, woraus ersichtlich ist, daß die alten und jungen Blätter sich in der

<sup>1</sup> In dieser Tabelle ist irrtümlicherweise die Transpiration der alten (vorjährigen), anstatt der jungen (diesjährigen) Blätter gleich 1 gesetzt worden. Im allgemeinen haben die alten Blätter eine stärkere Transpiration als die jungen.

Transpiration unterscheiden. Wenn wir die von v. GUTTENBERG mitgeteilten flächenrelativen Transpirationswerte der Tabelle 52 zu Berechnungen der relativen Diffusionswiderstände gemäß der Formel S. 671 benutzen, so können wir sehen, daß die untersuchten Xeromorphen

Tabelle 52 (nach v. GUTTENBERG 1907).

Transpiration pro 100 cm<sup>2</sup> Blattfläche/pro Stunde (Mittelwert) in g und relative Diffusionswiderstände.

	Transpiration 100 cm <sup>2</sup> Blatt- fläche	relativer Diffusions- widerstand	relative Feuchtigkeit
Transpirationswerte im Frühjahr:			
		Durchschnittstemperatur 12,7° Pflanzen in der Sonne	
<i>Quercus Ilex</i> . . . . .	0,12	4,8	85
<i>Laurus nobilis</i> . . . . .	0,07	16,5	67
<i>Ceratonia Siliqua</i> . . . . .	0,07	11,3	80
<i>Pistacia Lentiscus</i> . . . . .	0,11	16,0	55
<i>Myrtus communis</i> . . . . .	0,13	13,6	55
<i>Arbutus Unedo</i> . . . . .	0,25	2,3	85
<i>Olea europaea</i> . . . . .	0,11	9,8	73
<i>Smilax aspera</i> . . . . .	0,08	7,2	85
<i>Cistus villosus</i> . . . . .	0,67	1,6	73
Transpirationswerte im Sommer:			
		Durchschnittstemperatur 20° Pflanzen in der Sonne	
a vorjährige Blätter			
j diesjährige Blätter			
<i>Quercus Ilex</i> . . . . . a	0,34	8,8	
	j	0,25	11,9
<i>Laurus nobilis</i> . . . . . a	0,16	13,5	66
	j	0,08	27,0
<i>Pistacia Lentiscus</i> . . . . . a	0,42	5,0	61
	j	0,07	30,0
<i>Myrtus communis</i> . . . . . j	0,23	9,2	61
<i>Arbutus Unedo</i> . . . . . a	0,24	12,4	
	j	0,14	21,3
<i>Olea europaea</i> . . . . . j	0,11	19,3	61
<i>Viburnum Tinus</i> . . . . . a	0,41	5,3	66
	j	0,12	18,0
<i>Rhamnus Alaternus</i> . . . . . a	0,68	3,1	62
	j	0,87	2,7
<i>Cistus villosus</i> . . . . .	1,25	2,8	45
<i>C. monospeiensis</i> . . . . .	1,56	2,2	45

Transpirationswiderstände von der Größenordnung haben, wie sie bei den ägyptisch-arabischen Wüstenpflanzen vorkommen. Die errechneten Relativwiderstände können nur Annäherungswerte sein, da den Angaben v. GUTTENBERG genauere Temperaturangaben fehlen. Die Angaben über Transpiration und Widerstände der *Cistus*-Arten dürften etwas zu hoch bzw. zu niedrig liegen (vgl. v. GUTTENBERG). Jedenfalls ist aus der Tabelle ersichtlich, daß im allgemeinen bei höherer Transpiration im

Sommer im Verhältnis zum Frühling, die Xeromorphen größere Diffusionswiderstände „einschalten“. In den Laboratoriumsversuchen von SEYBOLD (I, 1929) liegen die relativen Diffusionswiderstände bei den untersuchten Mediterranen noch höher. Bis zu welchem Grade die Erhöhung der Widerstände der Stomatabewegung und der Veränderung der Kutikulartranspiration zuzuschreiben ist, muß weiteren Untersuchungen anheimgestellt werden. Die Messungen der Stomataweiten mittels der Infiltrationsmethode von GRADMANN (I, 1923) und von v. GUTTENBERG (1927), ergaben kein übereinstimmendes Resultat. Wie wir sahen, ist der Wassergehalt der Blätter in gewissem Maße für den Stomatazustand einerseits und die Kutikulartranspiration andererseits bestimmend. Unter Hinweis auf die Abb. 34 ist es sehr wohl möglich, daß unter den wechselnden Außenbedingungen bei einer und derselben Pflanzenart, recht beträchtliche Differenzen vorkommen können.

BERGEN (1905) teilt auch einige Daten mit, die vor allem erkennen lassen, daß unter der Mediterranflora sich auch stark transpirierende Arten befinden, die eine dreifach stärkere Transpiration als die Hartlaubpflanzen besitzen (siehe Tabelle 53). Solange jedoch über große Zeiträume ausgedehnte Transpirationsversuche ausstehen, kann über die Transpirationswiderstände der verschiedenen Arten nichts ausgesagt werden.

Tabelle 53 (nach BERGEN 1905).

Transpiration pro 100 cm<sup>2</sup> Blattfläche (nur Unterseite) pro Stunde,  
Temperatur 30°.

<i>Olea europaea</i> . . . . .	450 mg
<i>Matthiola rupestris</i> . . . . .	661 mg
<i>Helichrysum rupestre</i> . . . . .	750 mg
<i>Medicago arborea</i> . . . . .	1200 mg
<i>Inula viscosa</i> . . . . .	1431 mg

##### 5. Die Transpiration der Sukkulenten.

Die Transpiration der Sukkulenten ist so gering, daß ihre flächen- und gewichtsrelativen Transpirationsraten bei vergleichenden Untersuchungen verschiedener Pflanzensysteme immer am geringsten ausfallen (vgl. Tabelle 45, S. 685). Auch bei anderen Berechnungsweisen lassen die Sukkulenten die geringste Wasserabgabe und überhaupt den geringsten Wasserumsatz erkennen. Hervorzuheben ist jedoch, daß eine makroskopisch-spekulative Entscheidung über Sukkulenz und Transpirationsgröße nicht zuverlässig ist. So ist die Transpiration der sukkulenten Halophyten jedenfalls wesentlich größer, als man „meinte“ (vgl. S. 697). Die Sukkulenten, die wir hier ins Auge fassen, sind vor allem Kakteen, sukkulente Euphorbien und Mesembryanthaceen.

In Abb. 38 sind Versuchsergebnisse nach MAC DOUGAL (LONG u. BROWN 1915) graphisch dargestellt; in die Tabelle 54 habe ich noch approximative Werte der flächenrelativen Transpiration mitaufgenommen.

Mit der Transpiration der Sukkulenten befaßte sich außer BRENNER (1900), MAC DOUGAL, SPALDING (MAC DOUGAL u. SPALDING 1910), CANNON (1911), SHANTZ u. PIEMEISEL (1924), hauptsächlich jedoch E. SHREVE (1916). In Abb. 39 sind einige charakteristische Kurven angegeben. Sie beziehen sich nicht auf übereinstimmende Maßeinheiten, es sind daher nur die Kurvenverläufe und nicht die Variationen absolut miteinander zu vergleichen. Die Wasservorräte von *Opuntia versicolor* gestaltet sich nun unter den typischen Bedingungen so, daß während der Dunkelheit die Stomata sich öffnen (linke Hälfte der Abb. 39); zugleich sinkt das

Wasserzurückhaltungsvermögen (water holding capacity) der Gewebe (festgestellt mit ausgeschnittenen Gewebezylindern, und mit Entquellung und Permeabilitäts-erhöhung der Zellmembranen zu erklären). Somit nimmt die Transpiration die maximalen Werte an, wenn die Stomataapertur groß, die water holding capacity klein ist. Der Säuregrad der Gewebe (*ac*) erfährt dabei ebenfalls eine Steigerung. Mit dieser Frage beschäftigte sich SPOEHR (1913). Der

Quotient Transpiration/Wasseraufnahme ( $T/A$ ) weist relativ geringe Schwankungen auf. Der rechte Teil der Abb. 39 zeigt, daß die Stomataapertur während der ganzen Zeit gering ist und daß die maximalen

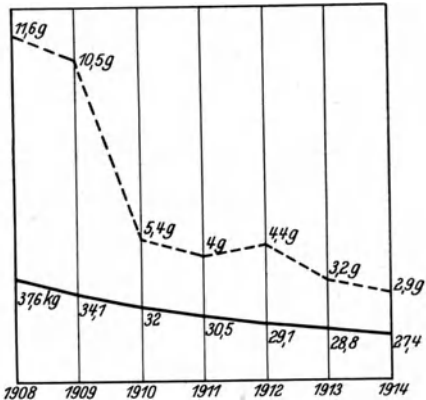


Abb. 38. Gewichtsabnahme eines *Echinocactus wislizeni* vom Nov. 1908 — Dez. 1914, in kg (ausgezogene Linie). Die gestrichelte Linie gibt die durchschnittlichen, täglichen Gewichtsverluste in g an. MAC DOUGAL, LONG u. BROWN (1915).

Tabelle 54 (nach MAC DOUGAL 1912).

*Echinocactus wislizeni*.

Ursprüngl. Gewicht in kg	Verdunstung in kg	In Monaten	Gewichtsverlust vH	Verdunstung in 24 St./100 cm <sup>2</sup> Oberfläche	
49,4	23,8	13	48	0,180	Licht
42,7	4,6	15	11	0,030	Schatten
35,8	4,2	30	11	0,016	„
28,6	3,7	30	13	0,018	„
5,2	1,7	18	33	0,053	„
1,2	0,64	36	54	0,50	Licht

Transpirationswerte in die Tagesstunden fallen. Das Wasserzurückhaltungsvermögen steigt in diesem Falle bei verminderter Transpiration.

Da die Transpiration in weitgehendem Maße von der Größe der Stomataweite und der „Wasserpermeabilität der Gewebe“ abhängig ist und beide Prozesse vom Wassergehalt beeinflusst werden, müssen die

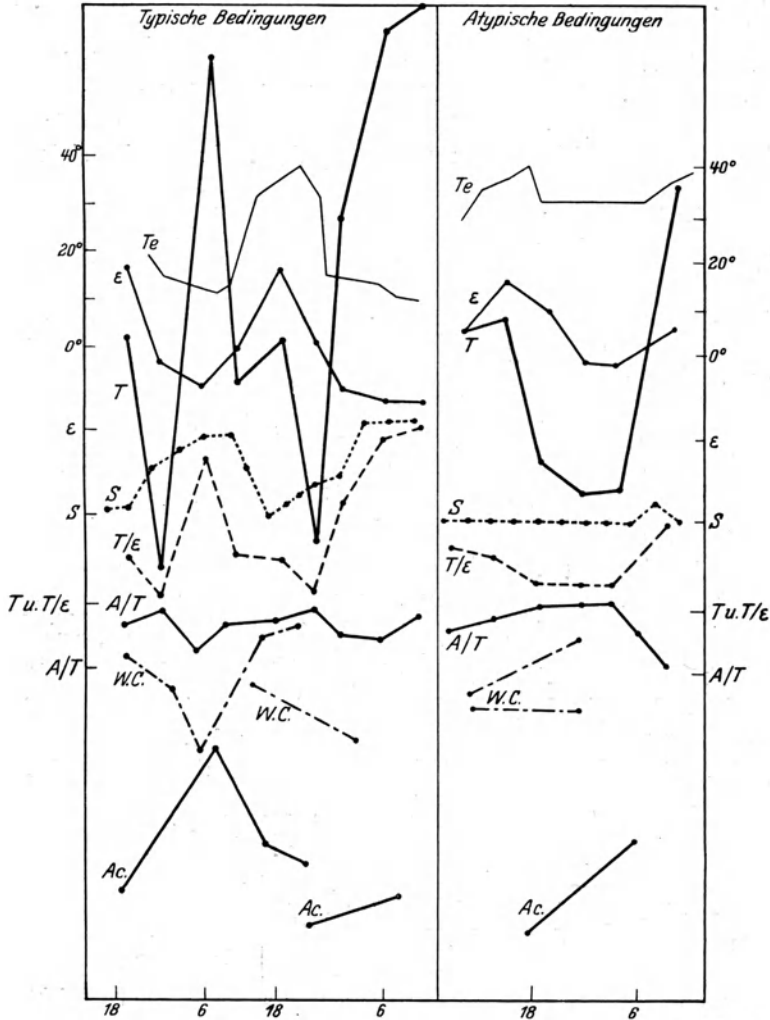


Abb. 39. Die Transpiration von *Opuntia versicolor* ( $T$ ),  $S$  = Stomatabewegung,  $E$  = Evaporation,  $T/E$  = rel. Transpiration,  $A/T$  = Wasseraufnahme: Wasserabgabe,  $T_e$  = Lufttemperatur,  $W.C.$  = Wasserzurückhaltungsvermögen,  $Ac$  = Aziditätsgrad. Links: typische, rechts: atypische Versuchsbedingungen. Nach E. SHREVE (1916).

Transpirationsraten bei den wechselnden Außenbedingungen große Schwankungen aufweisen.

Die frischgewichtsrelativen Transpirationsraten sind von der Größenordnung der Tabelle 54.

Auf die Volumschwankungen der Kakteen, die auf variierenden Wassergehalt zurückzuführen sind, haben wir bereits hingewiesen (siehe S. 582).

Im Anschluß daran sollen einige Daten von HENRICI (1923, 1926) mitgeteilt werden, welche aus Versuchen im südwestafrikanischen Gebiet gewonnen wurden (Tabelle 55). Ist die Transpiration von *Mesembryanthemum* und den Xerophyten *Limeum* und *Stachys* (Karooopflanze) sehr gering, so weisen die Gräser lebhaftere Transpiration auf. Während der trockenen Jahreszeit vertrocknen die Gräser, was bei dem kleinen Wurzelsystem und der relativ starken Transpiration verständlich erscheint. Da viele Gräser die Stomata beiderseits tragen, ist die Einrollung der Blatt-

Tabelle 55 (nach HENRICI 1923).

Stündliche Transpirationsmittelwerte in Gramm pro  
100 cm<sup>2</sup> Blattfläche.

	Januar	Februar	März	April	Mai	Juni	Juli	Mittelwerte	Maximaltranspiration
<i>Eragrostis superba</i> . . .	0,46	0,52	—	0,26	0,16	0,19	0,09	0,28	0,67—2,1
<i>Tragus racemosus</i> . . .	0,67	0,56	0,85					0,69	1,03—3,4
<i>Digitaria eriantha</i> . . .					0,61	0,08	0,19	0,29	0,9 — 3,3
<i>Theledema triandra</i> . . .		0,78		0,58		0,16		0,50	1,15—3,3
<i>Panicum Marlothii</i> . . .	0,59							(0,59)	1,5 — 2,3
<i>Cynodon Dactylon</i> . . .		0,40		0,24	0,22			0,27	0,3 — 1,5
<i>Limeum viscosum</i> . . .								0,22	0,5
<i>Stachys spathulata</i> . . .								0,19	0,4 — 1,0

(*Mesembryanthemum Lesliei* 0,001—0,004 g pro 1 g Frischgewicht.)

spreite (siehe I. Teil, S. 121 und II. Teil, S. 620) in bezug auf die Transpirationserniedrigung nicht in dem Maße wirksam, wie wenn die Spaltöffnungen nur oberseitig vorhanden wären. Im vorliegenden Falle muß die Teleologie andere Zweckdeutungen vornehmen.

## 6. Die Transpiration der Halophyten.

Was nun die Transpiration der Halophyten anlangt, deren Transpirationssysteme nach CHERMEZON (1910) und STOCKER (1924, 1925) keine anatomischen, optisch feststellbaren Merkmale, die als Verdunstungswiderstände wirken können, besitzen, liegen vor allem die umfassenden Untersuchungen von STOCKER (1924, 1925) vor. STOCKER hat das Halophytenproblem im 3. Bd. der *Ergebn. d. Biol.* bereits eingehend dargestellt (1928). Außerdem behandeln die Arbeiten von MONFORT (1922, 1926, 1927) und MONFORT u. BRANDRUP (1927) und KELLER (1925, 1926) das Halophytenproblem auf breiter Basis, so daß auf diese Arbeiten verwiesen sei.

Von den älteren Arbeiten, die sich meist mit qualitativen Proben begnügten, wie die von STAHL (I, 1894), ROSENBERG (I, 1897), kann hier abgesehen werden. DELF (I, 1911) kam zu dem Ergebnis (Tabelle 56),

daß die Halophyten eine wesentlich stärkere Transpiration aufweisen als die Mesophyten *Saponaria* und *Vicia*. Ist der Tabelle 56 nach die Transpiration der Halophyten stärker als die von *Vicia Faba*, so ist auch die von *Mesembryanthemum* ebenso stark, was allen anderen Ergebnissen

Tabelle 56 (nach DELF 1912).

	relative Transpiration	
Wasserfläche . . . . .	100	
<i>Salsola Kali</i> . . . . .	64,0	
<i>Mesembryanthemum edule</i> . . . . .	66,9	(47,6)
<i>Atriplex portulacoides</i> . . . . .	61,7	
<i>Salicornia annua</i> . . . . .	32,0	
<i>Sedum spurium</i> . . . . .	36,0	
<i>S. Sieboldii</i> . . . . .	49,6	
<i>Saponaria officinalis</i> . . . . .	27,6	(7,4)
<i>Vicia Faba</i> . . . . .	26,0	
<i>Aster tripolium</i> . . . . .	22,4	

der Sukkulentspiration widerspricht. Den Versuchen von DELF kann keine große Zuverlässigkeit zukommen, da die abgeschnittenen Sprosse der Mesophyten wahrscheinlich in einen Welkungszustand übergingen. Immerhin machte die Untersuchung von DELF darauf aufmerksam, daß die Transpiration der Halophyten nicht so gering zu sein braucht wie die anderer Sukkulents. Der Sukkulenzgrad der Halophyten ist in manchen Fällen verhältnismäßig groß (siehe Tabelle 38, S. 665); er vermag jedoch über Transpirationswiderstände nichts auszusagen.

Werden die von STOCKER (1924, 1925) ermittelten Transpirationsdaten auf die Fläche bezogen, so zeichnen sich die Halophyten durch starke Transpiration aus, die so groß oder größer ist als die von Mesophyten gewöhnlicher Standorte. (MONFORT [1922] findet mittels der Kobaltprobe ebenfalls starke Transpiration.) Nimmt man jedoch eine Berechnung auf das Frischgewicht vor, was WALTER (I, 1926) für richtiger hält, so zeigt sich, daß die Halophyten keine stärkere Transpiration als Pflanzen trockener und sonniger Standorte haben. Die Tabelle 57 enthält beide Berechnungswerte. Die 1924 ermittelten Werte wurden mit abgeschnittenen Pflanzen bei 1½-stündiger Transpiration gewonnen, während die von 1925 mit eingetopften Pflanzen ermittelt worden sind. Den letzteren kommt sicherlich eine größere Zuverlässigkeit zu, während den Werten mit abgeschnittenen Sprossen bei der langen Expositionszeit eine gewisse Unsicherheit anhaftet (vgl. kritische Bemerkungen, S. 687). Ob bei der ökologischen Beurteilung der Transpiration der Oberflächen- oder der Frischgewichtsberechnung der Vorzug gegeben werden muß, sei dahingestellt. Wie wir bereits erwähnten ist je nach der Fragestellung die Berechnungsweise festgelegt (siehe S. 659). Wenn nun allem Anscheine nach gemäß der Oberflächenberechnung den Halophyten Transpirationswiderstände fehlen, so ist eine quantitative Bestimmung der letzteren im Sinne der Gleichung S. 671 erwünscht.



Tabelle 57 (nach STOCKER-WALTER 1926).

Transpiration der Strand- und Dünenpflanzen des Drass nach Versuchen von STOCKER (1924) Transpiration von Erica = 1 gesetzt!					
auf die Flächeneinheit berechnet	auf das Gesamtfrischgewicht berechnet	auf 1 g Wurzelfrischgewicht			
<i>Corynephorus canescens</i> . . . . .	0,2	<i>Ammoph. aren.</i> . . . . .	0,58	<i>Ammoph. aren.</i> . . . . .	0,2
<i>Calluna vulgaris</i> . . . . .	0,7	<i>Coryneph. can.</i> . . . . .	0,61	<i>Elymus aren.</i> . . . . .	0,3
<i>Elymus arenarius</i> . . . . .	0,8	<i>Elymus aren.</i> . . . . .	0,62	<i>Calam. epig.</i> . . . . .	0,5
<i>Calamagrostis epigeios</i> . . . . .	0,8	<i>Calam. epig.</i> . . . . .	0,75	<i>Galium Moll.</i> . . . . .	0,5
<i>Ammophila arenaria</i> . . . . .	0,9	<i>Salsola Kali</i> . . . . .	0,82	<i>Helichrys. aren.</i> . . . . .	0,6
<i>Heliochrysum arenarium</i> . . . . .	1,1	<i>Sueda maritima</i> . . . . .	1,01	<i>Hierac. umbell.</i> . . . . .	0,6
<i>Sueda maritima</i> . . . . .	1,3	<i>Honkenya pepl.</i> . . . . .	1,06	<i>Coryneph. can.</i> . . . . .	0,7
<i>Galium molugo</i> . . . . .	1,8	<i>Heliochrys. aren.</i> . . . . .	1,18	<i>Honkenya pepl.</i> . . . . .	0,7
<i>Atriplex hastatum</i> . . . . .	1,9	<i>Calluna vulg.</i> . . . . .	1,21	<i>Calluna vulg.</i> . . . . .	1,4
<i>Salsola Kali</i> . . . . .	2,1	<i>Atriplex hast.</i> . . . . .	1,30	<i>Atriplex hast.</i> . . . . .	2,3
<i>Honkenya peploides</i> . . . . .	2,4	<i>Sueda Mollugo</i> . . . . .	1,46	<i>Sueda marit.</i> . . . . .	4,1
<i>Hieracium umbellatum</i> . . . . .	2,7	<i>Hierac. umbell.</i> . . . . .	1,47	<i>Cakile mar.</i> . . . . .	4,6
<i>Cakile maritima</i> . . . . .	9,2	<i>Cakile maritima</i> . . . . .	1,59	<i>Salsola Kali</i> . . . . .	4,9
Transpiration der Nordsee-Halophyten nach Versuchen von STOCKER (1925).					
<i>Erica tetralix</i> . . . . .	1,0	<i>Erica tetralix</i> . . . . .	1,0	<i>Aster Trip.</i> . . . . .	0,7
<i>Artemisia maritima</i> . . . . .	1,1	<i>Artemis. mar.</i> . . . . .	1,5	<i>Trigloch. mar.</i> . . . . .	0,9
<i>Fragaria vesca</i> . . . . .	2,4	<i>Triglochin mar.</i> . . . . .	1,9	<i>Erica tetr.</i> . . . . .	1,0
<i>Sueda maritima</i> . . . . .	2,5	<i>Sueda maritima</i> . . . . .	2,0	<i>Statice Lim.</i> . . . . .	1,0
<i>Glyceria maritima</i> . . . . .	2,9	<i>Aster Tripolium</i> . . . . .	2,1	<i>Artimisia mar.</i> . . . . .	1,3
<i>Triglochin maritima</i> . . . . .	3,1	<i>Salicornia herb.</i> . . . . .	2,2	<i>Fragarie ves.</i> . . . . .	1,5
<i>Statice Limonum</i> . . . . .	3,1	<i>Statice Limonum</i> . . . . .	2,4	<i>Glyceria mar.</i> . . . . .	2,9
<i>Aster Tripolium</i> . . . . .	4,3	<i>Glyceria mar.</i> . . . . .	2,4	<i>Salicornia herb.</i> . . . . .	5,3
<i>Salicornia herbacea</i> . . . . .	5,7	<i>Fragaria vesca</i> . . . . .	2,7	<i>Sueda mar.</i> . . . . .	18,4

Die Transpiration mancher Halophyten kann auch nach den Untersuchungen von RUHLAND (1915) größer sein als die von Mesophyten. So verglich RUHLAND *Statice Gmelini* mit *Fagopyrum esculentum* und *Vicia Faba* und fand, daß der Halophyt pro Flächeneinheit eine stärkere Transpiration aufweist. *Aeonium tabuliforme*, eine ausgeprägt sukkulente Pflanze hat jedoch wesentlich niedrigere Werte als die anderen Pflanzen, wie aus der Tabelle 58 hervorgeht.

Tabelle 58 (nach RUHLAND 1915).

Zeit	Temperatur der Luft	Relative Feuchtigkeit	Transpiration pro Stunde / 100 cm <sup>2</sup> Oberfläche			
			<i>Statice Gmelini</i>	<i>Vicia Faba</i>	<i>Fagopyrum esculentum</i>	<i>Aeonium tabuliforme</i>
11	19,9	90,9	0,59	0,30	0,31	0,07
13	20,4	79,8	0,52	0,32	0,32	0,08
15	20,8	78,1	0,51	0,29	0,35	0,07
17	20,6	76,9	0,45	0,32	0,31	0,07
19	19,5	78,7	0,50	0,30	0,29	0,08

Daß die relativ starke Transpiration von *Statice* durch die aktive Sekretion von Wasser durch die Hautdrüsen erfolgt (siehe Ergebn. d. Biol., Bd. 3, STOCKER: Das Halophytenproblem) geht auch aus einem

Versuch von RUHLAND hervor, in welchem mit abgeschnittenen Blättern gearbeitet wurde (Abb. 40). Zeigen die Kurven von *Fagopyrum* (F) und *Aeonium* (A) einen kontinuierlichen Verlauf, so ist bei *Statice* an der

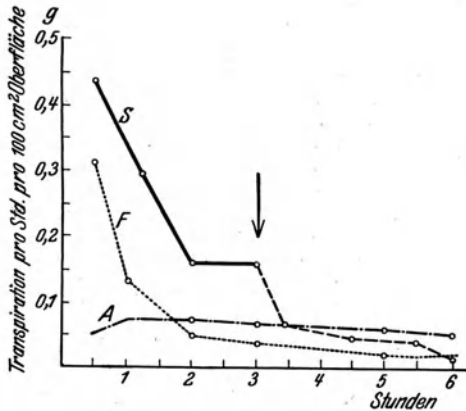


Abb. 40. Transpiration von *Statice Gmelini* (S), *Fagopyrum esculentum* (F) und *Aeonium tabuliforme* (A). Der Pfeil gibt den Zeitpunkt an, wo die Sekretion der Hautdrüsen von *Statice* aufhörte. Nach RUHLAND (1915).

mit dem abwärts gerichteten Pfeil bezeichneten Stelle ein plötzlicher Kurvenabfall ersichtlich, der auf einer Sistierung der Wasserabscheidung durch die Drüsen zurückzuführen ist. Die Verdunstungswerte von *Statice* sind nach dem Abfall denen der anderen Pflanzen gleich. Diese interessante Reaktion bedarf einer weiteren Analyse.

Auf die Salzwirkung bei dem Transpirations-

prozeß haben wir bereits früher hingewiesen (siehe S. 637), so daß wir uns einem anderen Pflanzentypus zuwenden können, der selbst bis zu einem gewissen Grade zu den Halophyten zählt.

## 7. Die Transpiration der Mangrove.

Die Strandflora der indomalayischen Inseln besitzt nach SCHIMPER (1891) anatomisch-xeromorphe Merkmale der Transpirationssysteme, die einen langsamen Transpirationsstrom des Wassers in der Pflanze ermöglichen, so daß eine starke Anreicherung der Chloride des Meereswassers verhindert wird. Die Mangrove, wie man diese Strandflora bezeichnet, ist zum Teil eine Pflanzengesellschaft von fakultativen Halophyten. Von v. FABER (1913, 1923) werden die xeromorphen Merkmale bezweifelt (1923): „Die anatomischen Untersuchungen haben gezeigt, daß die Mangrove keine ‚Xerophyten‘ sind; ihre Blätter haben sämtliche Merkmale (etwas verdickte Kutikula, zum Teil schwach eingesenkte Stomata, Hypoderm), die bei sehr vielen tropischen Mesophytenbäumen der Regenwälder noch weit stärker entwickelt sein können (*Ficus*-Arten, *Mangifera indica*, *Garcinia*-Arten, *Mimusops* und verschiedene andere) und auch bei den nahen Verwandten der Rhizophoren in den Regenwäldern (*Carallia*, *Gynotroches*) ebenfalls beobachtet werden.“ Damit ist jedoch noch nicht der Beweis erbracht, daß die Mangroven keine Transpirationswiderstände besitzen, denn es ist ganz und gar nicht ausgeschlossen, daß eine Reihe von Pflanzen des Regenwaldes ebenfalls solche besitzen, auch wenn sie diese dem Klima nach geurteilt nicht „notwendig“ hätten.

Da die Transpiration der Mangrove sehr stark sein soll, sind sie nach KAMERLING (1911) und v. FABER (1913, 1923) aus den Xerophyten auszuscheiden. HUBER (I, 1924) ist auf Grund der hohen osmotischen Werte der Mangrovepflanzen anderer Ansicht: „Man fragt sich wirklich, welche Pflanzen man dann Xerophyten — Trockenpflanzen — heißen soll, wenn Pflanzen, die so ungeheure Kräfte brauchen, um dem Boden Wasser zu entreißen, keine sein sollen!“

Tabelle 59 (nach KAMERLING 1911).  
Gewichte der Sprosse in vH des Anfangsgewichtes.

29. September bis 7. Oktober	1. Tag			Tag:					
	Stunde:			2.	3.	4.	5.	6.	9.
	1.	2.	3.						
<i>Excoecaria Agallocha</i>	94	91	89	69	56	47	41	40	39
<i>Mangifera indica</i>	98	96	95,5	86	79	70	66		
<i>Opuntia</i> sp.	99,5	99	98,5						
<i>Casuarina equisetifolia</i>	92	84	78	54	54	52	52		
<i>Nipa fruticans</i>	92	90	89	79	71	66	61	58	53
<i>Tamarindus indica</i>	94,5	87	83	63	50	45			
<i>Pluchea indica</i>	89	80	73	43	34,5	30	30		
<i>Eucalyptus</i> sp.	86	71	63	54	53	50	50		
<i>Leucas linifolia</i>	92,5	80	72	49	38	30	25		
<i>Calotropis gigantea</i>	85,5	80	72	49	38	30	25		

1.—7. Oktober	im Schatten						
	nach			3.	4.	5.	7. Tag
	4	14	25				
<i>Bruguiera gymnorhiza</i>	96	92	88	81	76		
<i>Carapa moluccensis</i>	96	90,5	85	75	69	64	59,5
<i>Acanthus ilicifolius</i>	92	78	64,5	48	42	39	35
<i>Vitis trifoliata</i> (Strandform)	86	73,5	65	52	39		
<i>Chrysodium aureum</i>	91	74,5	58	47	47		
<i>Ficus elastica</i>							
a) nicht fruktifiz.	98,5	97	95	92	89	87	83
b) mit Feigen	97	95	92	87	82	72	

Ist zweifellos nach verschiedenen qualitativen Messungen die Transpiration nicht so niedrig, wie man sich auf Grund der SCHIMPERschen Theorie und des anatomischen Baues der Blätter vorgestellt haben mag, so stehen bis jetzt noch einwandfreie Transpirationsversuche der indomalayischen Mangrove aus. Die Untersuchungen von KAMERLING (1911, 1914), die in den Tabellen 59 und 60 wiedergegeben sind, können kaum eindeutig beweisen, daß die Mangrove stärker transpiriert als die anderen Vergleichspflanzen (Mangrovepflanzen sind fett gedruckt!). *Eucalyptus* und *Vitis trifol.* transpirieren, oder besser gesagt, welken unter größerem Wasserverlust als die Mangroven. Die Versuche von KAMERLING sind eigentlich Austrocknungsversuche und lassen nur unsichere Rückschlüsse

auf die Transpirationswiderstände der Mangrove zu. Mit der Ermittlung der Transpirationswiderstände ist der Wasserhaushalt der Mangrovepflanzen nicht geklärt, jedoch aber die Frage entscheidbar, ob die Blätter den Wasserdampfaustausch herabsetzen.

Tabelle 60 (nach KAMERLING 1914).

Transpiration pro 1 g Frischgewicht pro Stunde:

<i>Mangifera indica</i> . . . . .	0,02	<i>Eucalyptus</i> sp. . . . .	0,14
<i>Rhizophora</i> sp. . . . .	0,02	<i>Sonneratia</i> sp. . . . .	0,23
<i>Callophyllum inophyllum</i> . . . . .	0,06	<i>Spinifex squarrosus</i> . . . . .	0,29
<i>Casuarina equisetifolia</i> . . . . .	0,08—0,10	<i>Ipomoea pes caprae</i> . . . . .	0,30

Wurde von KAMERLING die Stomatavariation der Mangrove in Abrede gestellt, so geht aus den Versuchen von DETMER (1907), LLOYD (1911) und v. FABER (1923) hervor, daß in vielen Fällen eine lebhaftere Stomataaktivität vorhanden ist.

#### 8. Die Transpiration der Solfataren.

Die Solfatarenflora Javas, die auf vulkanischen Böden bei hohen Temperaturen (bis 75° in der Nähe des brodelnden Schlammes) in einer Atmosphäre giftiger Vulkangase angesiedelte Pflanzengesellschaft wurde von SCHIMPER (1890, 1908) xerophytisch genannt. Sahen schon ZOLLINGER (1844) und JUNGHUHN (1857) in der Besiedlung ein ernährungsphysiologisches Problem, so erklärte SCHIMPER den Vulkanboden als „physiologisch trocken“ und faßte nur die Wasserökologie der Solfataren ins Auge. Daß das Problem sich mit der Wasserbilanz nicht erschöpft, geht aus den Untersuchungen von HOLTERMANN (1907) und vor allem der von v. FABER (1925, 1927) hervor. Bezweifelte HOLTERMANN den „xerophilen Charakter“ der Solfataren, so fand v. FABER neben xeromorphen auch meso- und hygromorphe Typen. Auf die vielverzweigten Probleme der Solfatarenphysiologie kann hier nicht eingegangen werden, hier seien nur die Transpirationsergebnisse mit verschiedenen Berechnungsweisen nach v. FABER wiedergegeben (Tabelle 61). Die in der ersten und zweiten Spalte in steigender Reihe der Transpirationswerte (roofach relative Transpiration bzw. Transpiration pro Flächeneinheit) angeordneten Pflanzen zeigen, daß die Solfataren (durch Fettdruck hervorgehoben) eine geringere Transpiration als die Mesophyten aus dem Botanischen Garten aus Buitenzorg aufweisen. *Rapanea avenis* und *Albizzia montana* machen eine Ausnahme. Die Befunde v. FABERS werden unrichtigerweise als Argument gegen die Ausführung von SCHIMPER, daß die Solfataren eine verminderte Transpiration haben, ins Feld geführt. Dazu verführten vor allem die in der dritten Spalte auf das Wurzelfrischgewicht berechneten Werte. Daß eine solche Berechnung unzulässig ist, haben wir bereits auseinandergesetzt (siehe S. 664). *Rapanea* rückt bei dieser Berechnung übrigens an die dritte

Stelle! Wenn der Standort der Solfataren auch nicht physiologisch trocken sich erweist (die Saugdrucke der Blattzellen sind etwa 10 bis 15 Atm.), so ist es auf Grund der Zahlen von v. FABER sehr wahrscheinlich, daß die Solfataren Transpirationswiderstände besitzen, vor allem die Ericaceen. Damit sei nicht gesagt, daß die Solfataren allein infolge der *Transpirationswiderstände* die abnormen Vegetationsbedingungen ertragen könnten, sondern es sei lediglich die Tatsache ihrer Transpirationsgrößen geltend gemacht (vgl. die Kritik von SEYBOLD I, 1929, S. 180).

Tabelle 61 (nach v. FABER 1925, 1927).

siehe steigender Werte:

Transpiration pro dm <sup>2</sup> · 100 Evaporation pro 100 dm <sup>2</sup>	Flächenrelative Transp. Vaccinium = 1	g tägl. Transpiration g Wurzelfrischgewicht Vaccinium = 1
<i>accinium varangifolium</i> . . . . . 3,2	<i>Vacc. var.</i> . . . . . 1,0	<i>Melast. set.</i> . . . . . 0,4
<i>hododendron malayanum</i> . . . . . 3,4	<i>Ficus div.</i> . . . . . 1,0	<i>Elaeoc. ang.</i> . . . . . 0,5
<i>aultheria leucocarpa</i> . . . . . 3,6	<i>Rhod. mal.</i> . . . . . 1,1	<i>Rapan. av.</i> . . . . . 0,5
<i>icus diversifolia</i> . . . . . 4,2	<i>Rhod. ret.</i> . . . . . 1,2	<i>Mangif. ind.</i> . . . . . 0,5
<i>hododendron retusum</i> . . . . . 4,6	<i>Gaulth. leuc.</i> . . . . . 1,4	<i>Ficus div.</i> . . . . . 0,6
<i>elastoma setigerum</i> . . . . . 6,8	<i>Querc. ind.</i> . . . . . 2,4	<i>Sympl. sess.</i> . . . . . 0,6
<i>laocarpus angustifolius</i> . . . . . 9,4	<i>Melast. set.</i> . . . . . 2,8	<i>Querc. ind.</i> . . . . . 0,6
<i>angijera indica</i> . . . . . 12,3	<i>Elaeoc. ang.</i> . . . . . 3,4	<i>Albizz. mol.</i> . . . . . 0,6
<i>ymplocos sessifolia</i> . . . . . 12,6	<i>Mangif. ind.</i> . . . . . 3,6	<i>Albizz. mont.</i> . . . . . 0,7
<i>ercus induta</i> . . . . . 13,2	<i>Sympl. sess.</i> . . . . . 3,8	<i>Cedrela ser.</i> . . . . . 0,8
<i>lbizzia montana</i> . . . . . 13,4	<i>Albizz. mol.</i> . . . . . 3,8	<i>Rhod. mal.</i> . . . . . 0,9
<i>lbizzia moluccana</i> . . . . . 13,6	<i>Alb. mont.</i> . . . . . 4,2	<i>Gaulth. leuc.</i> . . . . . 0,9
<i>apanea avis</i> . . . . . 16,2	<i>Cedrela ser.</i> . . . . . 4,4	<i>Vacc. var.</i> . . . . . 1,0
<i>edrela serrata</i> . . . . . 16,4	<i>Rapan. av.</i> . . . . . 4,8	<i>Rhod. ret.</i> . . . . . 1,0

### 9. Die Transpiration der Mesophyten (Kulturpflanzen).

Die Transpiration von Pflanzengesellschaften weniger extremer Standorte kann hier nicht dargetan werden, da systematische, vergleichende Untersuchungen fehlen und nur eine große Zahl von Einzelbeobachtungen vorliegen, die bei der heterogenen Darstellung sich auch nicht einheitlich zusammenfassen lassen. BURGERSTEIN (I, 1904, 1920, 1925) hat die einzelnen Arbeiten referiert. Wir verweisen auf seine Darstellung.

Außerdem gibt es eine größere Anzahl von Untersuchungen, die sich speziell mit der Transpiration von Kulturpflanzen, die mehr oder weniger ausgesprochen mesophytisch sind, befaßten. Diese Arbeiten sollten meist Perspektiven für den praktischen Ackerbau ergeben und gingen daher weniger auf die kritische Transpirationsanalyse ein als auf die absoluten Transpirationsgrößen. Die Versuchangaben sind meist sehr mangelhaft, häufig fehlen sogar Kontrollversuche.

Hier möge nur eine Tabelle (62) mitgeteilt sein, welche die Transpirationsstärke verschiedener Weizenarten und -Sorten, auf verschiedene Einheiten berechnet, enthält. SCHEIBE (1927, dort weitere Literatur) kommt zu dem Resultat, daß die Sorten mit xeromorphem Ge-

präge (in welchem Maße diese als Xerophyten beim Vergleich mit *Erica*, *Calluna* usw. gelten können, sei dahingestellt), wie *Triticum aegyloipoides*, eine stärkere Transpiration aufweisen als die hygromorphen, z. B. *Triticum vulgare*, STRUBES roter Schlanstedter. Die Transpiration, auf die Oberfläche, Frischgewicht, Volumen und Wurzelfrischgewicht bezogen, zeigt jedenfalls, daß bei den einzelnen Sorten recht verschiedene Werte

Tabelle 62 (nach SCHEIBE 1927).

	Reihe a			Reihe b			Transpiration Wurzelfrisch- gewicht
	(Oberfläche) T/O	(Frischgew.) T/G	(Volumen) T/V	(Oberfläche) T/O	(Frischgew.) T/G	(Volumen) T/V	
1. <i>Triticum aegyloipoides</i> <i>boeoticum</i> BOISS. . . . .	207,9	280,2	199,5	192,4	258,9	168,2	139
2. <i>T. aeygl. Thaoudar</i> REUTER . . . . .	193,5	163,9	160,7	172,4	144,8	147,9	141
3. <i>T. monococcum</i> var. <i>Hornemanni</i> CL. . . . .	166,3	161,8	165,2	—	—	—	143
4. <i>T. compactum</i> var. <i>icterinum</i> AL. . . . .	148,9	125,7	112,4	137,1	111,2	107,7	109
5. <i>T. spelta</i> var. <i>album</i> AL. . . . .	109,8	104,3	101,9	108,6	102,5	109,4	101
6. <i>Chaco</i> — Argent. Landweizen . . . . .	150,0	157,3	162,9	140,0	150,7	155,2	133
7. <i>Altai</i> — Sibir. Land- weizen . . . . .	154,3	132,7	116,8	137,1	123,0	113,4	100
8. JANETZKIS früher Som- merweizen . . . . .	143,5	118,8	109,9	141,2	105,2	104,2	101
9. STRUBES roter Schlan- stedter . . . . .	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100

vorhanden sind. SCHEIBE sieht das Ergebnis in vollem Einklang mit der „starken Xerophyten transpiration“ (MAXIMOWSCHE Theorie). Weitere Untersuchungen müssen angestellt werden; vor allem aber sind zahlreichere anatomische Kriterien anzugeben als die variable Spaltöffnungsanzahl. Außerdem ist der Untersuchung nicht zu entnehmen, ob die Versuchsbedingungen einem „hygrischen“ oder „xerischen“ Standort entsprachen, so daß der Schluß der stärkeren Xerophyten transpiration bei Kulturpflanzen zunächst noch keinen Anspruch auf Allgemeingültigkeit machen kann.

#### 10. Die Transpiration der Epiphyten und Parasiten.

Von besonderem Interesse ist noch die Transpiration der Epiphyten und Parasiten, da diese infolge ihres Standortes und ihrer speziellen Lebensweise auch häufig einen eigenartigen Wasserhaushalt besitzen, der noch wenig analysiert ist. Im folgenden seien einige Daten über die Wasserabgabe mitgeteilt.

Über die Transpiration der Epiphyten liegen nur zerstreute Angaben vor. Die Arbeit von KAMERLING (1911) enthält viele Zahlen; da die Versuchsanordnung jedoch mangelhaft war und die äußeren Versuchsbedingungen unzuverlässig definiert wurden, können die Versuchsdaten nicht weiter ausgewertet werden. Die in der Tabelle 63 verzeichneten Werte sprechen für relativ geringe Transpiration. Da die Epiphyten keine einheitlichen anatomischen Merkmale der Transpirationssysteme aufweisen, wird man auch kaum erwarten können, daß ihr Wasserhaushalt einheitlichen Charakter trägt. Die Standorte der Epiphyten sind bezüglich der Verdunstungsbedingungen schon so verschieden, daß

Tabelle 63 (nach KAMERLING 1911).

Versuchsdauer ca. 3 Monate	Mittlere Verdunstung in vH pro Tag			Gesamtverlust durch Verdunstung		
	in den ersten Tagen	nach ca. 30 Tagen	im letzten Monat	in den ersten 8 Tagen	in den ersten 16 Tagen	in 3 Monaten
<i>Dendrobium Pandaneti</i> . . . . .	8	0,18	0,055	29,9	32,5	45
<i>D. crumenatum</i> . . . . .	2,9	0,68	0,24	22,6	32,7	67
<i>D. secundum</i> . . . . .	1,4	0,29	0,28	7,8	—	29
<i>Rhynchosytilis retusa</i> . . . . .	2,9	0,51	0,20	16,5	—	42
<i>Eria ornata</i> . . . . .	1,6	0,65	0,30	16,3	24,2	63
<i>Aerides virens</i> . . . . .	1,26	—	—	16,6	19,6	—
<i>Phalenopsis amabilis</i> . . . . .	—	—	—	27	—	—

die Transpirationsgrößen allein aus diesem Grunde sehr verschieden sein werden, ganz abgesehen davon, daß unter den Epiphyten, dem Auge nach geurteilt, extreme Hygrophyten (viele Farne) und extreme Xerophyten (z. B. *Tillandsia usneoides*), selbst mit sukkulentem Gepräge, sich finden (vgl. SHREVE 1909, 1911, SHANTZ 1927).

Daß die Transpirationsorgane vieler Epiphyten auch als wasserabsorbierende wirken können, sei beiläufig erwähnt (vgl. SCHIMPER 1889, MEZ I, 1904 und WETZEL 1924, daselbst weitere Literatur).

Über die Transpiration von parasitierenden Pflanzen liegen ebenfalls einige Untersuchungen vor (CANNON 1905). HEINRICHER (1910), SEEGER (1910) und KAMERLING (1914) fanden, daß die Transpiration von Rinnanthaceen, Loranthaceen und anderen relativ sehr beträchtlich sein kann. So gibt KAMERLING folgende Werte an:

Tabelle 64.  
pro 100 cm<sup>2</sup> Blattfläche / Stunde (1 stündige Versuche).

<i>Viscum album</i> . . . . .	240 } 210 }	225
(Zweig mit älteren Blättern)	90	
<i>Populus nigra</i> . . . . .		350
<i>Malus communis</i> . . . . .		190
<i>Ilex aquifolium</i> . . . . .		160
<i>Hedera Helix</i> . . . . .		66
<i>Pinus Strobus</i> . . . . .		367

Die Untersuchungen von CANNON (I, 1905) und KAMERLING (1914) über die Transpiration der Wirtspflanzen und der Parasiten sind quantitativ fortzusetzen. Sie werden sicherlich in die Saugdruckpotentialverteilung und die osmotischen Zustände bei Wirt und Parasit weiteren Einblick gewähren. Durch die Untersuchungen von HARRIS u. LAWRENCE (1917) und BERGDOLT (1927) ist sichergestellt, daß der Parasit über höhere Saugdrucke verfügt als der Wirt. BERGDOLT gibt jedoch an, daß innerhalb des Haustoriums von *Lathraea squamaria* kein kontinuierlicher Saugdruckanstieg erfolgt (Epidermissprung der Wurzel vergleichbar!) und HARRIS u. LAWRENCE finden, daß *Cuscuta salina*, auf dem halophytischen *Spirostachys occidentalis* schmarotzend, geringere osmotische Drucke hat als der Wirt (24,8—27 zu 38,5—44,4 Atm.). Auf alle Fälle muß der Parasit größere Saugdrucke als der Wirt besitzen (vgl. S. 586).

## II. Die Transpiration von Sonnen- und Schattenblättern.

Bei der Frage nach der Transpirationsstärke von hygro- und xeromorphen Systemen ist die vergleichende Transpirationsmessung von Sonnen- und Schattenblättern herangezogen worden. Im I. Teil erwähnten wir bereits (S. 144), daß die Sonnenblätter gegenüber den Schattenblättern xeromorpheres Gepräge haben.

Da die Untersuchungen über die Transpiration von Sonnen- und Schattenblättern teils mit verschiedenen Pflanzenarten, die sich als Sonnen- bzw. als Schattenpflanzen charakterisieren ließen, und teils mit Sonnen- und Schattenexemplaren einer und derselben Art, angestellt wurden, müssen die Ergebnisse auseinandergehalten werden.

HESSELMAN (I, 1904), STOCKER (I, 1923), MAXIMOW (1923, 1928), HUBER (I, 1925), DIETRICH (I, 1925) und KELLER (1925) stellten fest, daß die Sonnenpflanzen in der Sonne stärker transpirieren als die Schattenpflanzen im Schatten. Die Tabelle 65 von HESSELMAN enthält einige Daten, wonach die Sonnenpflanzen und die Sonnenexemplare von Schat-

Tabelle 65 (nach HESSELMAN I, 1904).

Transpiration in Gramm pro 100 cm<sup>2</sup> Blattfläche in 4 Tagen.

Sonnenstandort	Schattenstandort
<i>Spiraea ulmaria</i> . . . . . 55 g	<i>Veronica chamaedrys</i> . . . . . 8,1 g
<i>Veronica chamaedrys</i> . . . . . 49,3 „	<i>Spiraea ulmaria</i> . . . . . 6,7 „
<i>Allium ursinum</i> . . . . . 30,5 „	<i>Trientalis europaea</i> . . . . . 6,3 „
<i>Trientalis europaea</i> . . . . . 29,2 „	<i>Majanthemum bifolium</i> . . . . . 5,4 „
<i>Actaea spicata</i> . . . . . 28,5 „	
<i>Majanthemum bifolium</i> . . . . . 28,5 „	

tenpflanzen eine vielfach stärkere Transpiration haben als die Schattenpflanzen und Schattenexemplare. Solange jedoch die äußeren Bedingungen der Versuche nicht angegeben werden, kann das Ergebnis



nicht weiter analysiert werden. Mehrere andere Angaben können auch nur als Stichproben gelten, so daß wir sie hier übergehen können.

Wichtig für unsere Darstellung sind jedoch die Versuche, die Transpiration von Sonnen- und Schattenexemplaren einer und derselben Art festzustellen. GENEAU DE LAMARLIÈRE (I, 1892) fand, daß bei gleichem Licht, gleicher Temperatur und gleicher Feuchtigkeit die flächenrelative Transpiration der Sonnenblätter größer ist als die der Schattenblätter. BERGEN (1904), SAMPSON u. ALLEN (I, 1909), SENN (1922) und FREY (1923) bestätigten dieses Ergebnis. RÜBEL (I, 1919) fand die relative Transpiration der Sonnenblätter ebenfalls höher. Entgegengesetzte Angaben finden sich bei STRAKOSCH (1906), FURLANI (1914), POOL (1923) zum Teil bei SENN (1922) und HUBER (I, 1925). Findet HUBER in manchen Fällen eine stärkere Transpiration der Sonnenblätter gegenüber den Schattenblättern, so macht HUBER folgende richtige Bemerkung: „Unter besonders günstigen Wasserversorgungsverhältnissen ist aber auch im natürlichen Stammverband die Transpiration der Schattenblätter größer als die der Sonnenblätter. So fand ich an einer Birke an Stammschlägen von ausgesprochenem Schattenblattcharakter in 2 m Stammhöhe die Transpiration mehr als doppelt bis über dreimal so groß wie an den Sonnenzweigen. Es gilt also gewiß nicht allgemein, daß Sonnenblätter stärker transpirieren als Schattenblätter, sondern hängt von den Wasserverhältnissen ab, wieviel an von dem an und für sich größeren Transpirationsvermögen der Schattenblätter zur Geltung kommt. Daraus erklären sich auch die zum Teil widersprechenden Befunde verschiedener Forscher.“

In der Tabelle 66 sind die Ergebnisse von FREY (1923) wiedergegeben.

Tabelle 66 (nach FREY 1923, aus MAXIMOW 1923).

Mittlere Tageswerte der Transpirationsstärke bei Sonnen- und Schattenexemplaren. Flächenrelative Werte.

		Schattenexemplare	Sonnenexemplare
<i>Helianthus annuus</i> . . .	{ 8. Juni	6,6	8,2
	{ 9. „	7,6	8,7
	{ 10. „	8,0	9,6
<i>Phaseolus vulgaris</i> . . .	{ 27. „	5,5	9,1
	{ 28. „	5,3	8,2

Ist nach FREY die stärkere Transpiration der Sonnenblätter eindeutig stärker als die der Schattenblätter, so zeigt die Tabelle 67 von POOL (I, 1923) das Gegenteil. Diese Zahlen sind die Kobaltindizes nach der Methode von LIVINGSTON (siehe S. 691).

Die umfassenden Untersuchungen von DIETRICH (I, 1925) suchten die Frage weiter zu klären, was hinsichtlich der Streitfrage der Xerophyten- und Mesophyten-Transpiration besonders wichtig war.

Tabelle 67 (nach POOL I, 1923).

	Sonnenform	Schattenform
xeromorph		
<i>Rhus trilobata</i> . . . . .	0,1623	0,4694
<i>Quercus Cambelli</i> . . . . .	0,2706	0,4181
<i>Geranium Richardsonii</i> . . . . .	0,4825	1,0651
<i>Cercocarpus parvifolius</i> . . . . .	0,3523	0,5586
<i>Thermopsis arenosa</i> . . . . .	0,6521	0,7791
mesomorph		

Die Durchschnittswerte 24stündiger Transpirationsbestimmungen von DIETRICH (1925) sind in der Tabelle 68 zusammengestellt. Die fettgedruckten Namen kennzeichnen die Art als Sonnenindividuum. Betrachten wir zunächst die flächenrelativen Werte „im Schatten“, so zeigt sich, daß die Schattenexemplare von Sonnen- und Schattenpflanzen im

Tabelle 68 (nach DIETRICH I, 1925).  
Transpiration pro 100 cm<sup>2</sup> in 24 Stunden.

Im Schatten (umgerechnet auf Evaporation = 9,00 g)	In der Sonne (umgerechnet auf Evaporation = 36,00 g)
<i>Aegopodium podagraria</i> . . . . . 1,14	<i>Circaea lut.</i> . . . . . 3,44
<b><i>Pulmonaria off.</i></b> . . . . . 1,18	<i>Impatiens Noli t.</i> . . . . . 3,94
<i>Circaea lut.</i> . . . . . 1,40	<i>I. parv.</i> . . . . . 4,38
<i>Pulmonaria off.</i> . . . . . 1,49	<i>Mercurialis peren.</i> . . . . . 4,49
<i>Impatiens parviflora</i> . . . . . 1,56	<i>Aegopodium pod.</i> . . . . . 4,98
<i>I. Noli tangere</i> . . . . . 2,08	<i>Pulmonaria off.</i> . . . . . 5,94
<i>Alliaria officinalis</i> . . . . . 2,18	<i>Alliaria off.</i> . . . . . 6,93
<i>Mercurialis perennis</i> . . . . . 2,50	<b><i>Pulmonaria off.</i></b> . . . . . 7,50
<b><i>Datura Stram.</i></b> . . . . . 2,59	<i>Tussilago Farf.</i> . . . . . 9,35
<b><i>Tussilago Farf.</i></b> . . . . . 2,91	<b><i>Tussilago Farf.</i></b> . . . . . 10,83
<i>Tussilago Farf.</i> . . . . . 4,20	<b><i>Datura Stram.</i></b> . . . . . 11,33

pro Gramm Frischgewicht in 24 Stunden

<b><i>Pulmonaria off.</i></b> . . . . . 0,83	<i>Impatiens parv.</i> . . . . . 2,58
<i>Circaea lutetiana</i> . . . . . 0,91	<i>Circaea lut.</i> . . . . . 2,92
<i>Pulmonaria off.</i> . . . . . 1,04	<i>Aegopodium pod.</i> . . . . . 3,93
<b><i>Datura Stram.</i></b> . . . . . 1,06	<i>Mercurialis peren.</i> . . . . . 4,13
<i>Aegopodium pod.</i> . . . . . 1,08	<i>Pulmonaria off.</i> . . . . . 4,16
<b><i>Tussilago Farfara</i></b> Sonne . 1,37	<b><i>Datura Stram.</i></b> . . . . . 4,65
<i>Impatiens parvif.</i> . . . . . 1,64	<i>Impatiens Noli t.</i> . . . . . 4,73
<i>Mercurialis per.</i> . . . . . 2,10	<b><i>Tussilago Farf.</i></b> . . . . . 7,78
<i>Tussilago Farf.</i> . . . . . 2,40	<b><i>Pulmonaria off.</i></b> . . . . . 5,25
<i>Impatiens Noli t.</i> . . . . . 2,50	<i>Tussilago Farf.</i> . . . . . 5,33
<i>Alliaria off.</i> . . . . . 3,08	<i>Alliaria off.</i> . . . . . 9,35

Schatten häufig ebenso stark und stärker transpirieren als die Sonnenexemplare derselben Art, was darauf hinweist, daß unter den „natürlichen Bedingungen“ (und darauf kommt es der Ökologie ja in erster Linie an!) die Transpirationswiderstände der Schattenexemplare geringer sein müssen als die der Sonnenexemplare. Wenn in der Sonne die Schattenexemplare eine geringere Transpiration aufweisen als die Sonnen-

exemplare, so kann dies nur so erklärt werden, daß die Schattenexemplare bei größerem Dampfdruckpotential (in den Versuchen höhere Evaporimeterwerte) stärkere Widerstände einschalten können. Bilden wir die Quotienten

$$\frac{\text{Transpiration in der Sonne}}{\text{Transpiration im Schatten}}$$

so ergibt sich, daß die Sonnenexemplare ihre Transpiration stärker steigern als die Schattenexemplare (siehe Tabelle 69). Aus 24stündigen Messungen läßt sich nicht entnehmen, ob die Schattenexemplare nicht doch in der Sonne zu bestimmten Stunden (morgens?) eine höhere Transpiration aufweisen als die Sonnenexemplare, um infolge starker Transpiration zu Spaltenschluß und incipient drying überzugehen, so daß die Gesamttranspiration innerhalb 24 Stunden effektiv bei den Schattenexemplaren geringer wird als die der Sonnenexemplare. (Die von DIETRICH mitgeteilten Versuche, in denen die Pflanzen mehrmals am Tage abgewogen wurden, faßten die Transpiration von mehreren Stunden zusammen.)

Die Versuche von DIETRICH sind nicht beweiskräftig genug, den Satz zu stützen: „Was zunächst den Unterschied in der Transpiration der

Tabelle 69 (nach DIETRICH 1925).

	Transp. Sonne	Oberfläche
	Transp. Schatten	Frischgewicht = Oberflächenentwicklung
<i>Mercurialis peren.</i> . . . .	1,76	83
<i>Impatiens Nolit.</i> . . . .	1,89	120
<i>Tussilago Farf.</i> . . . .	2,23	58
<i>Circaea lut.</i> . . . .	2,46	70
<i>Impatiens parv.</i> . . . .	2,80	71
<i>Alliaria off.</i> . . . .	3,18	138
<b><i>Tussilago Farf.</i></b> . . . .	3,69	43
<i>Pulmonaria off.</i> . . . .	3,98	75
<i>Aegopodium pod.</i> . . . .	4,37	90
<b><i>Datura Stramonium</i></b>	4,38	41
<b><i>Pulmonaria off.</i></b> . . . .	6,36	75

Sonnen- und Schattenarten betrifft, so haben meine Versuche (die DIETRICHS) die Auffassung von SCHIMPER, daß die Sonnenarten ceteris paribus weniger transpirieren als die Schattenarten, *nicht* bestätigt, sondern in Übereinstimmung mit den Versuchen von STOCKER und MAXIMOW ergeben, daß unter gleichen Bedingungen die Transpiration der Flächen-einheit bei den Sonnenarten größer ist, und zwar ohne Rücksicht auf den Standort, an dem die Versuche vorgenommen werden.“ Die Frage läßt sich nicht apodiktisch entscheiden, ob die Schatten- oder Sonnenblätter mehr oder weniger transpirieren, es kommt ganz darauf an, unter

welchen Umständen die Transpiration stattfindet und in welchem Zustand des Wasservorrates das System ist. Daß unter gewissen Bedingungen die xeromorphen Systeme, wie sie die Sonnenblätter sein sollen hinsichtlich Kutikula und Spaltenausbildung in Zahl und Größe (siehe Teil I, S. 144), mehr transpirieren können als hygromorphe, sei damit nicht in Abrede gestellt.

Wenn außerdem noch die Transpirationsraten auf das Frischgewicht bezogen werden, so ergibt sich, daß die Schattenexemplare eher eine stärkere Transpiration als die Sonnenexemplare haben, was hinsichtlich der starken Oberflächenentwicklung (siehe Tabelle 37 u. 38) verständlich ist. Auch HUBER (I, 1924) findet bei den Schattenblättern eine größere Oberflächenentwicklung.

Die Sonnenexemplare und Sonnenpflanzen haben allem Anscheine nach (siehe STOCKER I, 1923, DIETRICH I, 1925) die Stomata in der Sonne weiter geöffnet als die Schattenpflanzen unter denselben Bedingungen, so daß durch weitere Untersuchungen festgestellt werden muß, in welchem Maße Diffusionswiderstände durch Stomatavariation eingeschaltet werden können. Jedenfalls wird das Verhältnis Maximaler Transpirationswiderstand/Minimaler Transpirationswiderstand die Frage der Sonnen- und Schattenblatttranspiration weiter klären können.

*Transpiration von Ökotypen.* Als weitere wichtige Frage zur vergleichenden Transpirationsuntersuchung sind die Versuche mit einer und derselben Art, die als *Ökotypen* (Kleinarten, die an verschiedenen Standorten mit verschiedenem Habitus wachsen und unter anderen Bedingungen diesen auch beibehalten) charakterisiert sind.

TURESSON (1928) begann in seine wertvollen Untersuchungen über Ökotypen auch Transpirationsuntersuchungen miteinzubeziehen. Es ergab sich, daß beispielshalber die flächenrelative Transpiration von *Bellis perennis* bei dem kontinentalen Typ größer ist als bei dem maritimen. Wird die Transpiration von *Bellis* (Färöerinseln) gleich 1 gesetzt, so ist die von *Bellis* (Umgegend von München) 1,3. Bei *Melandrium* ergaben sich die Zahlen 1:1,7, bei *Rumex* (alpiner und maritimer Typus) 1:2,3. Die Versuche erstreckten sich nur über kurze Zeiträume, so daß das Ergebnis: die Ökotypen feuchter Standorte haben eine niedrigere Transpiration als die trockener, noch nicht allgemein gültig sein kann.

## 12. Der Vergleich der Transpiration verschiedener Pflanzengesellschaften.

Die vergleichende Darstellung physiologischer Reaktionen verschiedener Pflanzengesellschaften wurzelt in dem großen synthetischen Bedürfnis der Ökologie. Wurden früher unkritisch anatomisch-morphologische Vergleichsreihen aufgestellt, um „Anpassung“ und „Zweckmäßigkeit“ zu beweisen, so fing man in den letzten Jahren an, Zahlen eines Massenaustausches zu Reihen zusammenzustellen, um Selektion

und Teleologie neu zu beleben. Dieses Verfahren schien ganz besonders berechtigt, da physikalische Prinzipien in den Augen von Ökologen ebenfalls zweckmäßig waren! Obgleich das Zahlenmaterial ganz unvollständig und unzuverlässig war, wurden gelegentlich Vergleichsreihen aufgestellt, die zu weittragenden Schlüssen dienten. Wenn man schon die Aufstellung von Vergleichsreihen anstellt, so wird eine nüchterne Betrachtung fruchtbarer sich auswirken als voreilige Theorienbildung. Wir lassen diese alle außer acht und führen jene nur an, um zu zeigen, wie dringend notwendig weitere Untersuchungen sind.

STOCKER (1928) versuchte die Resultate ökologischer Transpirationsversuche zusammenzustellen. Die Zusammenstellung der flächenrelativen Transpirationsraten läßt ohne Angaben der Verdunstungsbedingungen weiter keine Schlüsse zu, zumal die untersuchten Pflanzen meist so spärlich sind, daß die Zufälligkeit der Werte sehr groß ist. Gibt STOCKER die folgende summarische Zusammenfassung der Transpiration in der Mittagsstunde (Tabelle 70), so läßt sich jedenfalls daraus ablesen, daß es „überall auf der Welt“ stark und schwach transpirierende Arten gibt. Es gibt aber auch überall große und kleine Dampfdruckpotentiale! Umrechnungen auf gleiche Verdunstungsbedingungen sind so gut wie unmöglich. Brauchbare zuverlässige Zahlen erhält man keinesfalls.

Tabelle 70 (nach STOCKER 1928).  
Transpiration, pro 100 cm<sup>2</sup> Blattfläche pro Stunde.  
Flächenrel. Grenzwerte.

Ägyptische Wüste . . . . .	0,15—1,4
Deutschland . . . . .	0,07—1,2
Alpen . . . . .	0,1 —2,0
Buitenzorg . . . . .	0,4 —1,5
Javanisches Gebirge . . . . .	0,6 —1,9
Mittelamerik. Regenwald . . . . .	0,02—0,3
(Schattenpflanzen)	

Wären die Werte der relativen Transpiration zuverlässiger (siehe Teil I, S. 88ff und Teil II, S. 660), so ließe sich an Hand einer Zusammenstellung solcher sicherlich die Einreihung und Typisierung der verschiedenen Pflanzengesellschaften der verschiedenen Standorte ermöglichen. Da die Werte aber sehr unzuverlässig sind, muß diese für einen Vergleich relativer Transpirationswerte erst recht gelten.

Wir geben mit einigen Ergänzungen die 100fache relative Transpiration in der Tabelle 71 nach STOCKER wieder.

An Hand der Tabelle 71 wird es kaum jemand gelingen, irgendeine Beziehung herauszuschälen, schon aus dem einfachen Grunde, weil das Vergleichsmaterial zu heterogen und zu lückenhaft ist. Großzügige zusammenfassende Vergleiche werden sich überhaupt nicht anstellen lassen, da die Transpirationssysteme und die Außenbedingungen zu variabel sind.

Die alte Frage, ob die eine Pflanzenart bzw. Pflanzengesellschaft mehr oder weniger transpiriert als die andere, ist allgemeingültig nicht zu beantworten. Sie kann im Grunde genommen überhaupt nicht ge-

Tabelle 71 (nach STOCKER 1928).  
Hundertfach relative Transpiration.  
Mittelwert.

Wasserpflanzen . . . . .	26—28	27	HEIL 1929
Sumpfpflanzen . . . . .	11—20	17	STOCKER I, 1923
Pflanzen d. jamaikan. Regenwalds . . . . .	5—21 (11)	—	SHREVE 1914
Pflanzen d. brasil. Regenw. Nordseehalophyten . . . . .	4—20	—	MCLEAN 1919
Mesophyten (Deutschl.) . . . . .	8—18	11	STOCKER I, 1923
Solfatarenpflanzen . . . . .	7—19	12	
Java (andere Standorte)	3—5	4	v. FABER 1925
Arizona (Wüste) . . . . .	7—16	12	
Ägypt. Wüste . . . . .	3—20	—	LIVINGSTON 1906
Erikoide (Deutschl.) . . . . .	2—14	6	STOCKER 1928
Würzburger Muschel- und Wellenkalkpflanzen . . . . .	3—6	4	STOCKER I, 1923
	1,6—11,7	6	SCHANDERL 1930

stellt werden. Wohl läßt sich fragen, ob die eine Pflanzenart bzw. Pflanzengesellschaft unter bestimmten Bedingungen mehr oder weniger transpiriert als die andere. Daß die Ökologie die „natürlichen Bedingungen“ vorzieht, ist verständlich, nur wird man sehr schwer eine Einigung erzielen können, was man unter den „natürlichen Bedingungen“ verstehen soll.

In welchem Maße nun die anatomische Differenzierung und die physiologischen Regulationen der Transpirationssysteme als Diffusionswiderstände bei der Transpiration wirken, was letztlich die Frage aller Transpirationstheorien ist, kann nur experimentell ermittelt werden. Zu streiten gibt es im Grunde sehr wenig, zu messen jedoch sehr viel!

Die Untersuchungen der Transpiration am natürlichen Standort müssen mit richtiger kritischer Einstellung weiter fortgesetzt werden. Einer ungeheuer schwierigen Arbeit steht die kritische Ökologie gegenüber, die sie nur mit Hilfe der physikalischen und physiologischen Grundlagen der Transpiration überhaupt in Angriff nehmen kann. Spekulationen werden um so mehr ihre Beliebtheit einbüßen, je größer das Zahlenmaterial brauchbarer Versuche wird. Man wird sich dann mehr um die physiologischen Leistungen der pflanzlichen Systeme unter natürlichen Bedingungen kümmern als um Meinungen und Ansichten.

### Literatur.

(Ein Teil der zitierten Arbeiten ist in der Literatur des I. Teiles, Ergebnisse der Biologie, Bd. 5, angeführt. Im Text ist in diesem Falle vor der Jahreszahl I gesetzt worden.)

AGAMOV, S.: Über die kutikuläre Transpiration. Bull. d. jardin botan. de Leningrad 26, 576. 1926. (Russisch mit deutscher Zusammenfassung.)

- AHRENS, W.: Weitere Untersuchungen über die Abhängigkeit der gegenseitigen Mengenverhältnisse der Kohlenhydrate im Laubblatt vom Wassergehalt. *Botan. Arch.* **5**, 234. 1924.
- AITKEN, R. D. (1): The water relations of the pine (*Pinus Pinaster*) and the silver tree (*Leucadendron argenteum*). *Transact. of the Roy. Soc. of South Africa* **10**. 1921.
- (2): The effect of slope exposure upon the climate and vegetation of a hill near Maritzburg. *South African Journ. of Science* **19**, 207. 1922.
- ALEXANDROW, W. (1): Le régime d'eau de la feuillage d'une mesophyte. *Moniteur du jardin botan. de Tiflis* **1**. 1923. (Russisch mit französischem Résumé.)
- (2): Über die Zusammenziehung der Blattfläche der krautigen Pflanzen. *Bull. Univ. Tiflis* **3**, 262. 1923. (Russisch mit deutscher Zusammenfassung.)
- (3): Sur une cause vraisemblable de la productivité grand de la transpiration de quelques plantes herbacées. *Journ. d'agronomie scientifique* **2**. 1924. (Russisch.)
- (4): Sur les oscillations des quantités d'eau emmagasinées dans les feuilles. *Journ. soc. botan. de russ.* **8**, 143. 1925. (Russisch mit französischer Zusammenfassung.)
- (5): A brief record of the phenomena occurring during the wilting of plants. *Bull. of Agricult. Research Inst. of Don and North Caucasus* **4/5**. 1925. (Russisch mit englischer Zusammenfassung.)
- ANDERSON, J. S.: Die Struktur des Gels der Kieselsäure. *Zeitschr. f. physikal. Chem.* **88**, 191. 1914.
- ARENDS, J.: Über den Einfluß chemischer Agenzien auf Stärkegehalt und osmotischen Wert der Spaltöffnungsschließzellen. *Planta* **1**, 84. 1925.
- ARENS, K.: Zur Kenntnis der Karbonatassimilation der Wasserpflanzen. *Ebenda* **10**. 1930.
- ARLAND, A.: Zur Methodik der Transpirationsbestimmung am Standort. *Ber. d. Dtsch. Botan. Ges.* **47**, 474. 1929.
- BACHMANN, W.: Über Dampfspannungsisothermen von Körpern mit Gelstruktur. *Zeitschr. f. anorgan. Chem.* **100**, 1. 1917.
- BÄCHER, I.: Über die Abhängigkeit des osmotischen Wertes von einigen Außenfaktoren. *Beih. z. Botan. Zentralbl.* **37**, 63. 1920.
- BAKKE, A. L. (1): The index of foliar transpiring power as an indicator of permanent wilting in plants. *Botan. Gaz.* **60**, 314. 1915.
- (2): Determination of wilting. *Ebenda* **66**, 81. 1918.
- BALLS, W. L.: The cotton plant in Egypt. London 1912.
- BARANOV, P. A.: Essai de caractéristique comparative-anatomique des xérophytes et mésophytes des montagnes. *Bull. Univ. Asie Centr. Taschkent.* **8**, 1. 1925. (Russisch mit französischer Zusammenfassung.)
- BARBARINI, M.: Ricerche anatomofisiologiche sulla foglie delle *Tillandsia*. *Atti ist. botan. Univ. Pavia* **2**, 97. 1921.
- BATES, C. G.: Physiological requirements of Rocky mountains trees. *Journ. of Agricult. Research.* **24**, 97. 1923.
- BAUMERT, K.: Experimentelle Untersuchungen über Lichtschutzeinrichtungen an grünen Blättern. *Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen* **9**, 83. 1909.
- BÉDÉLIAN, J.: Untersuchungen über die Transpiration der Kakteen. *Bull. d. jardin botan. de St. Pétersburg* **13**, 99. 1913. (Russisch mit deutscher Zusammenfassung.)
- BENECKE, W.: Über die DIELSche Lehre von der Entchlorung der Halophyten. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **36**, 178. 1901.

- BERGDOLT, E.: Über die Saugkräfte einiger Parasiten. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. **45**, 293. 1927.
- BERGEN, J. Y. (1): Tolerance of drought by Neapolitan cliff flora. Botan. Gaz. **40**, 449. 1905.
- (2): Some ecological observations on the Naples flora. Plant World **10**, 157. 1907.
- (3): The modificability of transpiration in young seedlings. Botan. Gaz. **48**, 275. 1909.
- BERSA, E.: Strahlenwirkung auf Protoplasma und Bikolloide. Zusammenstellung der Literatur. Protoplasma **1**, 159—166. 1927.
- BLACKMAN, F. F. (1): Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. Philosoph. Transact. of the Roy. Soc. of London (B) **186**, 503. 1895.
- (2): Optima and limiting factors. Ann. of Botany **19**, 281. 1905.
- BLACKMAN, V. H.: The wilting coefficient of the soil. Journ. of Ecology **2**, 43. 1914.
- BLACKMAN, V. H. and S. G. PAINE: Studies in the permeability of the pulvinus of *Mimosa pudica*. Ann. of Botany **32**, 69. 1918.
- BLAGOVESHENSKI, A. W.: Der osmotische Wert bei den Gebirgspflanzen Mittelasiens. Jahrb. f. wiss. Botanik **65**, 279. 1926.
- BLUM, C.: Untersuchungen über die Saugkraft einiger Alpenpflanzen. Beih. z. Botan. Zentralbl. **48**, 1. 1926.
- BONNIER, G. et L. MANGIN: Recherches sur la transpiration des champignons. Ann. de la sc. nat. botan. Sér. 6, **17**, 210. 1884.
- BORZI, A.: Note alle biologia delle xerofile della flora insulare mediterranea. Contr. della Biologia veg. Palermo. Turino 1894.
- BOUYOUCOS, G. (1): Transpiration of wheat seedlings as affected by soils, by solutions of different demities and by various chemical compounds. Proc. of the Americ. Soc. Agronomy **3**, 130. 1911.
- (2): Transpiration of wheat seedlings affected by different demities of a complet nutrient solution in water, sand and soil cultures. Beih. z. Botan. Zentralbl. **29**, 1. 1912.
- BOYSEN-JENSEN, P.: Studies on transpiration in Highmoor plants. Botanisk Tidsskr. **36**, 144. 1917.
- BRAUNER, L. (1): Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion. Zeitschr. f. Botanik **14**, 497. 1922.
- (2): Permeabilität und Phototropismus. Ebenda **16**, 113. 1924.
- BRIGGS, L. J. and H. L. SHANTZ: The wilting coefficient and its indirect determination. Botan. Gaz. **53**, 20. 1912.
- — (2): The relative wilting coefficients of different plants. Ebenda **53**, 229. 1912.
- — (3): Die relativen Welkungskoeffizienten verschiedener Pflanzen. Flora **105**, 224. 1913.
- — (4): Relative water requirement of plants. Journ. of Agricult. Research. **3**, 1. 1914.
- — (5): Comparison of the hourly evaporation rate of atmometers and free water surfaces with transpiration rate of *Medicago sativa*. Ebenda **9**, 277. 1917.
- BROOKS, M. M.: The effects of  $p_{H}$ , light and other factors on the penetration of 2—6-dibromo phenol indophenol and other dyes a living cell. Americ. Journ. Physiol. **76**, 190. 1926.
- BROWN, A. J.: On the existence of a semipermeable membrane enclosing the seeds of some of the gramineae. Ann. of Botany **21**, 79. 1907.



- BROWN, W. H.: The relation of evaporation to the water content of the soil at the time of wilting. *Plant World* 15, 121. 1912.
- BROWN, W. H. and S. F. TRELEASE: Alternate shrinkage and elongation of growing stems of *Cestrum nocturnum*. *Philippine Journ. of Science* 13, 353. 1918.
- BURCK, W.: Contribution in the knowledge of water secretion in plants. *Kon. Akad. van Wettensch. Amsterdam* 1909, S. 306.
- BURGERSTEIN, A. (1): Untersuchungen über die Beziehungen der Nährstoffe zur Transpiration der Pflanzen. I. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I. 73, 190. 1876. II. Ebenda 78, 607. 1878.
- (2): Über die Transpirationsgröße von Pflanzen feuchter Tropengebiete. *Ber. d. Dtsch. Botan. Ges.* 15, 154. 1897.
- (3): Änderungen der Spaltöffnungsweite unter dem Einfluß verschiedener Bedingungen. *Verhandl. d. zool.-botan. Ges. Wien* 70, 113. 1920a.
- CALÁBEK, J.: The swelling of bicolloids. P. I. Ultraviolet rays and swelling of agar-agar. *Protoplasma* 3, 17. 1927.
- CALDWELL, J. S.: The relation of environmental conditions to the phenomenon of permanent wilting in plants. *Physiol. Research* 1, 1. 1913.
- CANNON, W. A. (1): The root habits of desert plants. *Carnegie Inst. of Washington, Publ. Nr.* 131. 1911.
- (2): Botanical features of the Algerian Sahara. *Ebenda Nr.* 178. 1913.
- (3): Plants habits and habitats in the arid portions of South Australia. *Ebenda Nr.* 308. 1921.
- (4): General and physiological features of the vegetation of the more arid portions of South Africa with notes of the climatic environment. *Ebenda Nr.* 354. 1921.
- CATALONO, C. (1): Percentuale limite di umidità del suolo per la organizzazione delle xeròfile. *Boll. d. soc. sc. nat. ed econ. di Palermo, Nuova Seria* 1923.
- (2): Sulla organizzazione delle xeròfile. *Atti d. soc. agron. ital., An.* 4, 5, 3. 1924.
- CERIGHELLI, R.: Recherches physiologiques sur la respiration de la racine. *Ann. fac. sc. Marseille, 2. sér.* 1921.
- Nouvelles recherches sur la respiration de la racine. *Rev. génér. de Bot.* 37, 1925.
- CHERMEZON, H.: Recherches anatomiques sur les plantes littorales. *Ann. d. sc. nat. botan. 9. sér.* 12, 117. 1910.
- CHOLODNY, N.: Zur Frage nach der Wirkung des Wassers auf den anatomischen Bau der Landpflanzen. *Biol. Zentralbl.* 44, 138. 1924.
- CHRISTIANSEN-WENIGER, F.: Anatomische Untersuchungen des Blattbaues der  $F_2$ -Generation einer Unterartkreuzung bei *Triticum* und der Versuch einer physiologischen Deutung der Befunde. *Fortschr. d. Landwirtschaft* 2. 1925.
- CLARK, A. W.: Seasonal variation in water content and in transpiration of leaves of *Fagus americana*, *Hamamelis virginiana* and *Quercus alba*. *Contrub. f. the Botan. Laborat. Univers. of Pennsylvania Nr.* 2, 4, 105. 1916.
- CLARKE, B. L.: Studies in swelling. I. The swelling of agar-agar Gels as function of water content before swelling. *Journ. of the Americ. Chem. Soc.* 47, 1954. 1925.
- CLEMENTS, F. E. and W. G. GOLDSMITH: The Phytometer method. *Carnegie Inst. of Washington, Yearbook* 21, 22. 1924.
- CLEMENTS, F. E. and J. V. G. LOFTFIELD: The water cycle in plants. *Ebenda* 20—22, 1. 1923/24.
- CLEMENTS, F. E. and J. E. WEAVER: Experimental vegetation. The relation of Climaxes to Climates. *Ebenda Publ. Nr.* 355. 1924.

- CLUM, H. H. (1): The effect of transpiration and environmental factors on leaf temperature. I. Transpiration. *Americ. Journ. of Botany* **13**, 194. 1926.
- (2): The effect of transpiration and environmental factors on leaf temperature. II. Light intensity and relation of transpiration to the terminal death point. *Ebenda* **13**, 217. 1926.
- COLLORIO, H. M.: Untersuchungen über die Beziehungen zwischen der Wasserabgabe der Pflanzen und ihrer Atmungsgröße. *Planta* **5**, 1. 1928.
- COMES, O. (1): Influence de la lumière sur la transpiration des plantes. *Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences* **88**, 335. 1880.
- (2): La luce e la traspirazione nelle piante. *Atti d. Reale Accad. dei Lincei, rendiconto. Mem. della classe di sc. fis., mat. e nat.*, 3. ser. **7**. Roma 1880.
- COOPER, W. S.: The broad sclerophyll vegetation of California. An ecological study of the chaparral and its related communities. *Carnegie Inst. of Washington, Publ. Nr.* **319**, 110. 1922.
- COPELAND, E.: Über den Einfluß von Licht und Temperatur auf den Turgor. *Diss. Halle* 1896.
- CRIBBS, J. E.: Ecology of *Tilia americana*. I. Comparative studies of foliar transpiring power. *Botan. Gaz.* **68**, 262. 1919.
- CRUMP, W. B.: Notes on water content and the wilting point. *Journ. of Ecology* **1**, 96. 1913.
- CUNZE, R.: Untersuchungen über die ökologische Bedeutung des Wachses im Wasserhaushalt der Pflanzen. *Beih. z. Botan. Zentralbl.* **1**, **42**, 160. 1925.
- DASTUR, R.: The relation between water content and photosynthesis. *Ann. of Botany* **39**, 768. 1925.
- DELEANO, N.: Über die Ableitung der Assimilate durch den intakten chloroformierten und plasmolisierten Blattstiel. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **49**, 129. 1911.
- DELFT, M.: Studies of protoplasmatic permeability by measurement of rate of shrinkage of turgid tissues. I. The influence of temperature on the permeability of protoplasma to water. *Ann. of Botany* **30**, 283. 1916.
- DETLEFSEN, E.: Die Lichtabsorption in assimilierenden Blättern. *Arb. a. d. botan. Inst. Würzburg* 1888, S. 534.
- DETMER, W.: Beobachtungen über Transpiration der Pflanzen in Java und Jena. *Botan. landwirtschaftl. Stud. auf Java*. Jena 1907.
- DIETRICH, M.: Die Transpiration der Schatten- und Sonnenpflanzen in ihren Beziehungen zum Standort. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **30**, 98. 1926.
- DILLEWJIN, C. VAN: Die Lichtwachstumsreaktionen von *Avena*. *Diss. Utrecht* 1927.
- DODGE, B. O.: Effect of the orange Rusts of *Rubus* on the development and distribution of stomata. *Journ. of Agricult. Research*. **25**, 495. 1923.
- DUGGAR, B. M. and W. W. BONNS: The effect of Bordeaux mixture on the rate of transpiration. *Ann. of Miss. Botan. Gard.* **5**, 153. 1918.
- DUVAL-JOUVE (1): Étude anatomique de quelques Graminées et en particulier des *Agropyrum* de l'HÉRAULT. *Ann. d. sc. nat. botan.* **5**. 1870.
- (2): Sur une forme de Cellules épidermiques qui paraissent propres aux Cypéracées. *Ebenda* **6**. 1872.
- EHLERS, J. H.: The temperature of leaves of *Pinus* in winter. *Americ. Journ. of Botany* **2**, 32. 1915.
- ERBAN, M.: Über die Verteilung der Spaltöffnungen in Beziehung zur Schlafstellung der Blätter. *Ber. d. Dtsch. Botan. Ges.* **34**, 880. 1916.
- ERNST, A.: Die Besiedelung vulkanischen Bodens auf Java und Sumatra. *Vegetationsbilder von Karten und Schenk.* Jena 1910, 7. Reihe, H. 1 u. 2.
- EWART, A. J. and B. REES: Transpiration and the ascent of water in trees under Australian conditions. *Ann. of Botany* **24**, 85. 1910.

- FABER, F. C. v. (1): Über die Transpiration und den osmotischen Druck bei den Mangroven. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 31, 277. 1913.  
— (2): Physiologische Fragmente aus einem tropischen Urwald. Jahrb. f. wiss. Botanik 56, 197. 1915.  
— (3): Untersuchungen über die Physiologie der javanischen Solfatarenpflanzen. Flora 118/119, 89. 1925.  
— (4): Die Kraterpflanzen Javas in physiologischer, ökologischer Beziehung Arb. a. d. Treub. Laborat. 1. 1927.
- FISCHER, M. H.: On the theory of the lyophilic colloids and the behavior of protoplasm. Colloid. sympos. monogr. Univ. Wisconsin 1923.
- FITTING, H.: Untersuchungen über isotonische Koeffizienten und ihren Nutzen für Permeabilitätsbestimmungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 57, 553, 1917.
- FLOOD, M. G.: Exsudation of water by *Colocasia antiquorum*. Proc. of the Roy. Soc. of Dublin, N. S. 15, 506. 1919.
- FOOTE, H. W. and B. SAXTON (1): The effect of freezing on certain inorganic hydrogels. Journ. of the Americ. Chem. Soc. 38, 588. 1916.  
— (2): Continue. Ebenda 39. 1917.
- FREE, E. E.: A colloidal hypothesis of protoplasmatic permeability. Plant World 21, 141. 1918.
- FREY, L.: Der Einfluß der Bodenfeuchtigkeit auf die Transpirationsstärke der Pflanzen. Trav. de la soc. des naturalistes de Leningrad 53, 173. 1923. (Russisch.)
- FRIEDRICH, J.: Über den Einfluß der Witterung auf den Baumwuchs. Mitt. f. forstl. Versuchswesen Österr. 22, 1. 1897.
- FULLER, G. D.: Evaporation and soil moisture in relation to the succession of plant associations. Botan. Gaz. 58, 193. 1914.
- FURLANI, J.: Zur Heterophyllie von *Hedera Helix*. Österr. botan. Zeitschr. 64, 153. 1914.
- GANTE, T.: Über den osmotischen Druck einiger einheimischen Xerophyten und Beobachtungen über das Verhalten ihrer Stomata. Diss. Jena 1916.
- GATES, F. C.: Winter as a factor in the xerophily of certain evergreen ericads. Botan. Gaz. 57, 445. 1914.
- GEMCHOUGENIKOW, E. A.: On the question of stomatal regulation of the transpiration of plant. Journ. of Agricult. Research for Don and Nothem Caucasus 1. 1922.
- GESSNER: Die osmotischen Druckverhältnisse der Dünen- und Strandpflanzen der Nordsee bei verschiedener Substratkonzentration. Diss. Freiburg 1920.
- GÖRBING, J. u. W. MUNKELT: Das Guttationswasser der Pflanze als diagnostisches Hilfsmittel. Angew. Botanik 10, 79. 1928.
- GOOS, H.: Über das anatomische und physiologische Verhalten eines einzelnen Laubblattes nach Ausschaltung der anderen Assimilationsorgane. Beitr. z. allg. Botanik 2, 500. 1922.
- GRAY, J. and G. J. PEIRCE: The influence of light upon the action of stomata and its relation to the transpiring of certain Grains. Americ. Journ. of Botany 6, 131. 1919.
- GRIFFON, E.: Recherches sur la transpiration des feuilles d'*Eucalyptus*. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences 138, 157. 1914.
- GROOM, P.: Remarks on the ecology of coniferae. Ann. of Botany 24, 241. 1910.
- GUTTENBERG, H. v.: Studien über das Verhalten des immergrünen Laubblattes der Mediterranflora zu verschiedenen Jahreszeiten. Planta 4, 727. 1927.
- HABERLANDT, F.: Das Austrocknen abgeschnittener und benetzter, sowie abgeschnittener und nicht benetzter grüner Blätter und Pflanzenteile. Unters. a. d. Geb. d. Pflanzenbaues II. Wien 1887.

- HABERLANDT, G. (1): Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das tropische Laubblatt. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I. 101, 785. 1892.
- (2): Über Bau und Funktion der Hadadoten. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 12, 367. 1894.
- (3): Zur Kenntnis der Hydathoden. Jahrb. f. wiss. Botanik 30, 511. 1897.
- (4): Über die Größe der Transpiration im feuchten Tropenklima. Ebenda 31, 273. 1898. Erwiderung ebenda 33, 166. 1899 (Botan. Zeitg. 56, 177. 1898).
- HAGEN, F.: Zur Physiologie des Spaltöffnungsapparates. Beitr. z. allg. Botanik 1, 261. 1916.
- HALKET, A. C.: On various methods for determining osmotic pressure. New Phyt. 12, 164. 1913.
- HANNIG, E.: Untersuchungen über die Verteilung des osmotischen Druckes in der Pflanze in Hinsicht auf die Wasserleitung. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 30, 194. 1912.
- HANSTEEN, B.: Über das Verhalten der Kulturpflanzen zu den Bodensalzen. I u. II. Jahrb. f. wiss. Botanik 47, 289. 1910.
- HANSTEEN-CRANNER, B.: Über das Verhalten der Kulturpflanzen zu den Bodensalzen. III. Ebenda 53, 536. 1914.
- HARDAKER, P.: Researches on the vegetation of Natal. Sec. IV. Some experiments on the rate of water loss during the drying of leaves. Mem. Bot. Surv. South. Africa 5, 44. 1923.
- HARRIS, J. A. (1): An extension to 5,99° of tables to determine the osmotic pressure of expressed vegetable saps from the depression of freezing-point. Americ. Journ. of Botany 2, 418. 1915.
- (2): On the osmotic concentration of the tissue fluids of desert Lorantheae. Mem. Torrey Botan. Club 17, 307. 1918.
- (3): On the osmotic concentration of the tissue fluids of phanerogamic epiphytes. Americ. Journ. of Botany 5, 490. 1918.
- (4): A table to facilitate correction for undercooling in cryoscopic work. Ebenda 12, 499. 1925.
- HARRIS, J. A. and R. A. GORTNER: Note on the calculation of the osmotic pressure of expressed vegetable saps from the depression of the freezing-point, with a table for the values of  $P$  for  $\Delta = 0,001^{\circ}$  to  $\Delta = 2,999^{\circ}$ . Ebenda 1, 75. 1914.
- HARRIS, J. A. and J. V. LAWRENCE (1): (with cooperation of GORTNER, R.A.) The cryoscopic constants of expressed vegetable saps,  $\gamma_s$  related to local environmental conditions in the Arizona deserts. Physiol. Research. 2, 1. 1916.
- — (2): On the osmotic pressure of the tissue fluids of Jamaican Lorantheae parasitic on various hosts. Americ. Journ. of Botany 3, 438. 1916.
- — (3): Cryoscopic determination of tissue fluids of plants of Jamaican coastal deserts. Botan. Gaz. 64, 285. 1917.
- — (4): The osmotic concentration of the sap of the leaves of mangrove trees. Biol. Bull. of the Marine Biol. Laborat. 27, 202. 1917.
- — (5): The osmotic concentration of the tissue fluids of Jamaican montane forest vegetation. Americ. Journ. of Botany 4, 268. 1917.
- HASSELBRING, H.: Relation between the transpiration stream and the absorption of salts. Botan. Gaz. 57, 257. 1914.
- HAYOZ, C.: Beiträge zur Kenntnis der Saugkraft des Efeublattes. Diss. Freiburg (Schweiz).
- HEIL, H.: Untersuchungen an Wasserpflanzen. Jahrb. f. wiss. Botanik 70, 348. 1929.

- HEINRICHER, E.: Die grünen Halbschmarotzer. VI. (Transpiration bei *Melampyrum*.) Ebenda 47, 562. 1910.
- HENDERSON, F. Y.: On the effect of light and other conditions upon the rate of waterloss from the mesophylls. Ann. of Botany 40, 507. 1926.
- HENRICI, M. (1): Die Transpiration einiger Gräser in Bechuanaland. Verhandl. d. naturforsch. Ges. Basel 35, 356. 1923.
- (2): Physiological plant studies in South Africa. II. Transpiration of grasses and other plants under arid conditions. Veterin. Res. Lab. Vryburg Cape prov. 1, 669. 1926.
- (3): Physiological plant studies in South Africa. I. Wilting and osmotic phenomena of grasses and other plants under arid conditions. Ebenda 1, 617. 1926.
- HENSLow, G.: A contribution to the study of the relative effects of different parts of the solar spectrum on the transpiration of plants. Journ. of the Linnean Soc. 22, 81. 1887.
- HESSELINK, E. u. H. UITTEN: Cultuurproeven met struikheide (*Calluna vulgaris*) te Kootwijk. Med. van het Rijksboschbouwproefstat. Wageningen. III. Aflev. 1. 1927.
- HEUSER, W.: Die Bedeutung der Zellgröße für die Pflanzenzüchtung. Diss. Halle 1914.
- HOAGLAND, D. R. and A. R. DAVIS: Further experiments on the absorption of ions by plants, including observations on the effect of light. Journ. of Gen. Physiol. 6, 47. 1923.
- HOAGLAND, D. R., HIBBARD, P. L. and A. R. DAVIS: The influence of light, temperature and other conditions on the ability of *Nitella* cells to the concentrate halogens in the cellsap. Ebenda 10. 1926.
- HOCHREUTINER, G.: Physiologie des plantes aquatiques du Rhône et du port de Genève. Rev. gén. botan. 8, 258. 1896.
- HÖFLER, K.: Ein Schema für die osmotische Leistung der Pflanzenzellen. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 38, 288. 1920.
- HOFMANN, C.: Über die Durchlässigkeit kernloser Zellen. Planta 4, 584. 1927.
- HOLLE, H.: Untersuchungen über Welken, Vertrocknen und Wiederstraffwerden. Flora 108, 73. 1915.
- HÖBER, R.: Die physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig 1926.
- HORN, T.: Das gegenseitige Mengenverhältnis der Kohlehydrate im Laubblatt in seiner Abhängigkeit vom Wassergehalt. Botan. Arch. 3, 137. 1922.
- HUBER, B. (1): Weitere Beobachtungen über Dürresistenz bei Licht- und Schattenpflanzen. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 43, 551. 1925.
- (2): Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas. Aus dem Bericht der 42. Generalvers. d. Dtsch. Botan. Ges., Bonn 1928. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 46 (15) 1928.
- ILJIN, W. S. (1): Transpirationsgang bei den getauchten Pflanzen. Trav. Botan. Nat. St. Petersburg 42, 361. 1911.
- (2): Die Regulierungen der Spaltöffnungen im Zusammenhang mit der Veränderung des osmotischen Druckes. Beih. z. Botan. Zentralbl. 32, 15. 1915.
- (3): Die Probleme des vergleichenden Studiums der Pflanzentranspiration. Ebenda 32, 36. 1915.
- (4): The relation of transpiration to assimilation in steppe plants. Journ. of Ecology 4, 65. 1916.
- (5): Wirkungen der Kationen von Salzen auf den Zerfall und die Bildung von Stärke in der Pflanze. Biochem. Zeitschr. 132, 492. 1922.

- ILJIN, W. S. (6): Die Wirkung hochkonzentrierter Lösungen auf die Stärkebildung in den Spaltöffnungen der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Botanik **61**, 698. 1922.
- (7): Die Permeabilität des Plasmas für Salze und die Anatonose. Stud. plant. Labor. Prag **1**, 97. 1923.
- (8): Der Einfluß des Wassermangels auf die Kohlensäureassimilation durch die Pflanze. Flora **116**, 360. 1923.
- (9): Über den Einfluß des Welkens der Pflanzen auf die Regulierung der Spaltöffnungen. Jahrb. f. wiss. Botanik **61**, 670. 1922.
- (10): Einfluß des Welkens auf die Atmung der Pflanzen. Flora **116**, 379. 1923.
- (11): The influence of salts on the alternation of concentration of cell-sap in plants. Stud. plant. Labor. Prag **2**. 1925.
- ILJIN, V. S., OSTROVSKI, M. K. et M. G. BECKER: Les limites de la pression osmotique et le xérophytisme. Trav. Soc. Nat. Petrograd **56**, 103. 1917. (Russisch mit französischer Zusammenfassung.)
- IRMSCHER, E.: Über die Resistenz der Laubmoose gegen Austrocknen und Kälte. Jahrb. f. wiss. Botanik **50**, 382. 1912.
- IWANOFF, L. A.: Pflanzenphysiologie. St. Petersburg 1913. (Russisch.)
- IWANOFF, L. A. u. M. THIELMANN: Über den Einfluß des Lichtes verschiedener Wellenlänge auf die Transpiration der Pflanzen. Flora **116**, 296. 1923.
- JEFFREYS, H.: On transpiration of leaf stomata. Philosoph. Mag. **35**, 431. 1918.
- JOHANSSON, N.: Ökologische Studien über den Gasaustausch einiger Landpflanzen. Svenska botan. Tidskr. **20**, 107. 1926.
- JUNGHUHN: Java. Deutsch von HASSKARL. I. Abt., 2. Ausg. Leipzig 1857.
- KAMERLING, Z. (1): De verdamping van epiphyte Orchideen. Naturkund. tijdschr. Ned. Ind. **71**, 54. 1911.
- (2): Is de Indomaleische strandflora xerophyt? Ebenda **71**, 166. 1911.
- (3): Ein vergleichender Versuch über die Verdunstung von *Viscum album* und von einigen sommergrünen und wintergrünen Holzpflanzen. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. **32**, 10. 1914.
- (4): Verdunstungsversuche mit tropischen Loranthaceen. Ebenda **32**, 17. 1914.
- (5): De reuleering van de verdamping bij *Viscum album* en bij *Rhipsalis cassytha*. Proc. Kon. Akad. v. Wetenschappen te Amsterdam **16**, 1008. 1914.
- (6): Welche Pflanzen sollen wir Xerophyten nennen? Flora **106**, 433. 1914.
- KATZ, J. R.: Die Quellung. Ergebn. d. exakt. Naturwiss. **3**, 316. 1924 und **4**, 154. 1925.
- KEARNEY, T. H. and H. L. SHANTZ: The water economy of dry-land crops. Yearbook U. S. Dep. Agricult. **10**, 351. 1911.
- KELLER, B. (1): Die Pflanzenwelt der russischen Steppen, Halbwüsten und Wüsten. Voronezh. 1923. (Russisch mit deutscher Zusammenfassung.)
- (2): Halophyten- und Xerophytenstudien. Journ. of Ecology **13**, 224. 1925.
- (3): Die Vegetation auf den Salzböden der russischen Halbwüsten und Wüsten. Zeitschr. f. Botanik **18**, 113. 1926.
- KERL, H. W.: Beitrag zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegung. Planta **9**, 407. 1929.
- KIHLMANN, A. O.: Pflanzenbiologische Studien aus Russisch-Lappland. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica **4**, 107. 1890.

- KINDERMANN, V.: Über die auffallende Widerstandskraft der Schließzellen gegen schädliche Einflüsse. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I. **111**. 1902.
- KISSELEN, N.: Veränderungen der Durchlässigkeit des Protoplasmas der Schließzellen im Zusammenhang mit stomatären Bewegungen. Beih. z. Botan. Zentralbl. I. **41**, 287. 1925.
- (2): Zur Frage des Stärkeabbaues beim Welken der Blätter. *Planta* **4**, 606. 1927.
- (3): Der Temperatureinfluß auf die Stärkehydrolyse in Mesophyll- und Schließzellen. *Ebenda* **6**, 135. 1928.
- KISSER, J.: Untersuchungen über den Einfluß der Nährsalze auf die Wasserabgabe, Wasseraufnahme, relative Sproß- und Wurzelmasse und die Blattstruktur. 1. Teil *Planta* **3**, 562. 1927. — 2. Teil *Ebenda* **3**, 578. 1927.
- KOCHANOVSKY, L.: Some investigations on the transpiration of plants under the conditions of a subalpine zone. *Journ. of Soc. Botan. Russ.* **9**, 239. 1926. (Russisch mit englischer Zusammenfassung.)
- KOHL, F. G.: Zur Mechanik der Spaltöffnungsbewegung. *Botan. Beiblatt z. Leopoldina* 1895.
- KOKETSU, R.: Studies on the foliar transpiring power and its daily fluctuation as related to the development of leaves in *Coleus Blumei*. *Botan. Mag.* **40**, 122. 1926.
- KOLKUNOV, W. (1): Zur Frage der Wechselbeziehungen zwischen den anatomischen Koeffizienten und den physiologischen Eigenschaften der Pflanzen. *Russ. Journ. f. exp. Landwirtschaft* **14**, 321. 1913. (Russisch mit deutscher Zusammenfassung.)
- (2): Einige Ergebnisse der Untersuchungen über Dürrewiderstandsfähigkeit bei Kulturpflanzen. *Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung* **10**, 297. 1925.
- KOMMERELL, E.: Quantitative Versuche über den Einfluß des Lichtes verschiedener Wellenlängen auf die Keimung von Samen. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **66**, 461. 1927.
- KONSTANTINOV, P. N.: Über die Transpiration und Dürre-resistenz von Pflanzen. *Journ. of Agronom. Science* **2**, 405. 1925. (Russisch.)
- KOTTE, H.: Turgor und Membranquellung bei Meeresalgen. *Wiss. Meeresuntersuchungen, N. F.* **17**. 1914.
- KRABBE, G.: Über den Einfluß der Temperatur auf die osmotischen Prozesse lebender Zellen. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **29**, 441. 1896.
- KRASNOSELSKY-MAXIMOV, T. (1): Die täglichen Schwankungen des Wassergehaltes in den Blättern. *Trav. du jardin botan. de Tiflis* **19**, 1. 1917. (Russisch.)
- (2): Untersuchungen über Elastizität der Zellmembranen. *Ber. d. Dtsch. Botan. Ges.* **43**, 527. 1925.
- KRAUS, G. (1): Über die Wasserverteilung in der Pflanze. I. Teil 1879. III. Teil 1881.
- (2): Die tägliche Schwellungsperiode der Pflanzen. *Abh. d. naturforsch. Ges. Halle* **15**. 1897.
- KÜMMLER, A.: Über die Funktion der Spaltöffnungen weißbunter Blätter. *Jahrb. f. wiss. Botanik* **61**, 610. 1922.
- KUIJPER, J.: Waarnemingen over de transpiratie van het suikeriet. *Med. Proef. Java Suikerind.* **5**, 573. 1915.
- LANZA, D.: La struttura delle foglie nelle Aloinee ed i suoi rapporti con la sistematica. *Malpighia, Genova* **4**, 145—167. 1890.
- LEE, B. and J. H. PRIESTLEY: The plant cuticle. I. Its structure, distribution and function. *Ann. of Botany* **38**, 525. 1924.
- LEPESCHKIN, W. W. (1): Über die Bedeutung der wasserabsondernden Organe für die Pflanzen. *Flora* **90**, 42. 1902.

- LEPESCHKIN, W. W. (2): Zur Kenntnis des Mechanismus der aktiven Wasserausscheidung durch die Pflanzen. Beih. z. Botan. Zentralbl., Abt. I. **19**, 409. 1906.
- (3): Zur Kenntnis der Plasmamembranen. I u. II. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. **28**, 91 u. 383. 1910.
- (4): Über aktive und passive Wasserdrüsen und Wasserspalten. Ebenda **41**, 298. 1923.
- LIDFORSS, B.: Die wintergrüne Flora. Lunds Univ. Arskr. N. F. Afd. 2., Nr. 13. **2**, 1. 1906.
- LINSBAUER, L.: Untersuchungen über die Durchleuchtung von Laubblättern. Beih. z. Botan. Zentralbl. **10**, 77. 1901.
- LINSBAUER, K. (1): Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegung. Flora **109**, 100. 1917.
- (2): Beobachtungen an Spaltöffnungen. Planta **2**, 530. 1926.
- (3): Weitere Beobachtungen an Spaltöffnungen. Ebenda **3**, 527. 1927.
- LIVINGSTON, B. E. (1): Physical properties of bog water. Botan. Gaz. **37**, 383. 1904.
- (2): Relation of transpiration to growth in wheat. Ebenda **40**, 178. 1905.
- (3): Physiological properties of bog water. Ebenda **39**, 348. 1905.
- (4): Relative transpiration in Cacti. Plant World **10**, 110. 1907.
- (5): Light intensity and transpiration. Botan. Gaz. **52**, 417. 1911.
- (6): The relation of the osmotic pressure of the cell sap in plants to arid habitats. Plant World **14**, 153. 1911.
- (7): The water relations of plants. Carnegie Inst. of Washington, Yearbook **11**, **12**, 60. 1912.
- (8): Relation between atmospheric conditions and soil moisture content at permanent wilting of plants. Ebenda **13**. 1914.
- (9): Studies upon the influence of solar radiation on the rate of transpirational water loss from plants. Ebenda **22**, 288. 1923.
- LIVINGSTON, B. E. and A. H. ESTABROOK: Observations on the degree of stomatal movement in certain plants. Bull. Torrey Botan. Club **39**, 15. 1912.
- LIVINGSTON, B. and L. HAWKINS: The water relations between plant and soil. Carnegie Inst. of Washington, Publ. Nr. **204**. 1915.
- LIVINGSTON, B. E. and R. KÔKETSU: The water supplying power of the soil as related to the wilting of plants. Soil Science **9**, 469. 1920.
- LIVINGSTON, B. E. and J. V. SHIVE: Relation between atmospheric conditions and soil moisture, content at permanent wilting of plants. Carnegie Inst. of Washington, Yearbook **13**.
- LIVINGSTON, B. E. and F. SHREVE: The distribution of vegetation in the United States as related to climatic conditions. Ebenda, Publ. Nr. **284**. 1921.
- LJUNDBSTRÖM, A.: Pflanzenbiologische Studien. I. Die Anpassungen der Pflanzen an Regen und Tau. Mitgeteilt v. d. kgl. Ges. d. Wiss. zu Upsala 1883. Upsala 1884, S. 67.
- LLOYD, F. E. (1): Study of correlation between stomatal action and transpiration in types of desert plants. Carnegie Inst. of Washington, Yearbook **4**. 1905.
- (2): The water relations of Halophytes and Sclerophylls. Ebenda **10**. 1911.
- (3): The water relations of Sclerophylls and similar ecological types. Ebenda **11**. 1912.
- (4): The relation of transpiration and stomatal movement to the water content of the leaves in *Fouquieria splendens*. Plant World **15**, 1. 1912.



- LLOYD, F. E. (5): Leaf water and stomatal movement in *Gossypium* and a method of direct visual observation of stomata in situ. Bull. Torrey Botan. Club **40**, 1. 1913.
- (6): The behavior of protoplasm as a coloid complex. Carnegie Inst. of Washington, Yearbook **15**, 67. 1915.
- (7): The colloidal properties of protoplasm: Imbibition in relation to growth. Transact. of the Roy. Soc. of Canada **11**, 133. 1917.
- LÖV, L.: Zur Kenntnis der Entfaltungszellen monokotyler Blätter. Flora **120**, 283. 1926.
- LÖWENECK, M.: Untersuchungen über Wurzelatmung. Planta **10**, 185. 1930.
- LOTFIELD, J. V. G.: Transpiration and stomatal movements in *Cereus giganteus* and their correlation with variations in stem diameter. Carnegie Inst. of Washington, Yearbook **21**. 1922.
- MAC DOUGAL, D. T. (1): Botanical features on North american desert. Ebenda, Publ. Nr. **99**. 1908.
- (2): The water balance of succulent plants. Ebenda, Publ. Nr. **141**. 1910.
- (3): The water balance of succulents. Ebenda, Yearbook **8**. 1909; **9**. 1910 and **10**. 1911.
- (4): The water relations of desert plants. Popul. sc. month. **79**, 540. 1911.
- (5): The water balance of desert plants. Ann. of Botany **26**, 71. 1912.
- (6): Hydration and Growth. Carnegie Inst. of Washington, Publ. Nr. **365**. 1920.
- MAC DOUGAL, D. T., LONG, E. R. and J. G. BROWN (1): End results of the desiccation and respiration in sukkulent plants. Physiol. Res. **1**, 289. 1915.
- — — (2): The general course of depletion in starving succulents. Carnegie Inst. of Washington, Yearbook **14**. 1915.
- — — (3): Endresultats of desiccation and respiration in succulent plants. Physiol. Research **1**, 289. 1915.
- MAC DOUGAL, D. T. and E. S. SPALDING: The water balance of succulent plants. Carnegie Inst. of Washington, Publ. Nr. **141**. 1910.
- MAC DOUGAL, D. T. and H. A. SPOEHR: Growth and imbibition. Proc. of the Americ. Soc. **56**, 289. 1917.
- MAXIMOV, N. A. (1): Recherches sur la transpiration des plants xerophytes comparées à celles des mesophytes. Journ. soc. botan. de Russie **1**, 56. 1916. (Russisch mit französischer Zusammenfassung.)
- (2): Zur Frage über den täglichen Gang und die Regulierung der Transpiration. Trav. du jardin botan. de Tiflis **19**, 23. 1917. (Russisch.)
- (3): Physiologisch-ökologische Untersuchungen über die Dürre-resistenz der Xerophyten. Jahrb. f. wiss. Botanik **62**, 128. 1923.
- (4): The plant in relation to water. Authorized English Translation by R. H. Yapp. London 1929.
- MAXIMOV, N. A. u. V. ALEXANDROV: Die Wasseranforderung und Dürre-resistenz der Pflanzen. Trav. du jardin botan. de Tiflis **19**, 139. 1917. (Russisch.)
- MAXIMOV, N. A., BADRIEV, L. G. u. W. A. SIMONOV: Intensität der Transpiration bei Pflanzen verschiedener ökologischer Typen. Ebenda **109**. 1917.
- MAXIMOV, N. A., DILANIAN, A. u. A. SILIKOVA: Der osmotische Druck in den Blättern von Xerophyten und Mesophyten aus der Umgebung von Tiflis. Ebenda **19**, 195. 1917. (Russisch.)
- MAXIMOV, N. A. u. L. FREY: Einfluß der Bodenfeuchtigkeit auf die Transpirationskapazität der Pflanzen. Tagebuch d. I. Kongr. d. russ. Botan. in Petrograd 1921, S. 88.

- MAXIMOV, N. A. u. L. N. KOCHANOWSKY: Untersuchungen über die Transpiration der Pflanzen in der subalpinen Zone. *Ebenda* 1921, S. 31. (Russisch.)
- MAXIMOV, N. A. and T. A. KRASNOSSELSKY: Wilting of plants in its connection with drought resistance. *Journ. of Ecology* 12, 95. 1924.
- MAXIMOV, N. A. and V. RYBIN: Non stomatal regulation of transpiration. *Tagebuch d. I. Kongr. d. russ. Botan. in Leningrad* 1921, S. 25. (Russisch.)
- MAXIMTSCHUK, L. P.: Zur Frage über den Zusammenhang zwischen der Transpiration und Zellengröße. *Arb. d. wiss. Selekt. Inst. Kiew* 1, 21. 1923.
- MC LEAN, R. C.: Studies in the ecology of tropical rain forest. *Journ. of Ecology* 7, 5, 121. 1919.
- MAYR, F.: *Hydropoten an Wasser- und Sumpfpflanzen*. *Beih. z. Botan. Zentralbl., Abt. I.* 32, 278. 1915.
- MENDIOLA, N. B.: Effect of different rates of transpiration on the dry weight and ash content in the tobacco plant. *Philippine Journ. of Science* 20, 639. 1922.
- MERKENSCHLAGER, F.: *Tafeln zur vergleichenden Physiologie und Pathologie der Kulturpflanzen*. Berlin: O. Schlegel 1927.
- MEYER, J.: *Zur Kenntnis des osmotischen Wertes der Alpenpflanzen*. Diss. Freiburg (Schweiz) 1915.
- MEZ, C.: *Physiologische Bromeliaceenstudien*. *Jahrb. f. wiss. Botanik* 40, 157. 1904.
- MICHAELIS, L.: Die Permeabilität von Membranen. *Naturwissenschaften* 14, 33. 1926.
- MINA, J. u. A. BUTOVSKI: Wasserbilanz in den Blättern einiger Kulturpflanzen. *Arb. d. wiss. Selekt. Inst. Kiew* 1, 7. 1923. (Russisch mit deutscher Zusammenfassung.)
- MINDEN, M. v.: Beiträge zur anatomischen und physiologischen Kenntnis wassersezernierender Organe. *Bibliotheca Botanica* 9, 46. 1899.
- MIYOSHI, M.: *Botanische Studien aus den Tropen*. *Journ. of Coll. Science Univ. Tokio* 28, 1. 1910.
- MOHL, H. v.: Über das Vermögen der lebenden Pflanze, die Verdunstung des Zellsaftes zu beschränken. *Botan. Zeitg.* 5, 321. 1846.
- MOLISCH, H.: Über den Einfluß der Transpiration auf das Verschwinden der Stärke in den Blättern. *Ber. d. Dtsch. Botan. Ges.* 39, 399. 1921.
- MOLZ, F. J.: A study of suction force by the simplified method. *Americ. Journ. of Botany* 13, 433. 1926.
- MONFORT, C. (1): Die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen als Voraussetzung der „physiologischen Trockenheit der Hochmoore“. *Zeitschr. f. Botanik* 10, 257. 1918.
- (2): *Tatsachen und Probleme der Moorökologie*. *Sitzungsber. d. Naturheilvereins d. preuß. Rheinlande und Westfalens* 1919.
- (3): *Physiologische Grundlegung einer Guttationsmethode zur relativen Prüfung der Wasseraufnahme*. *Jahrb. f. wiss. Botanik* 59, 467. 1920.
- (4): *Die aktive Wurzelsaugung aus Hochmoorwasser im Laboratorium und am Standort und die Frage seiner Giftwirkung*. *Ebenda* 60, 184. 1921.
- (5): *Die Wasserbilanz in Nährlösung, Salzlösung und Hochmoorwasser*. *Zeitschr. f. Botanik* 14, 97. 1922.
- (6): *Physiologische und pflanzengeographische Seesalzwirkungen*. *I. Jahrb. f. wiss. Botanik* 65, 502. 1926.
- (7): *Über Halobiose und ihre Abstufungen. Versuch einer synthetischen Verknüpfung isolierter analytischer Probleme*. *Flora* 121, 434. 1927.

- MONFORT, C. u. W. BRANDRUP: Physiologische und pflanzengeographische Seesalzwirkungen. II. Ökologische Studien über Keimung und erste Entwicklung bei Halophyten. Jahrb. f. wiss. Botanik **56**, 902. 1927.
- MUENSCHER, W. C.: The effect of transpiration on the absorption of salts by plants. Americ. Journ. of Botany **9**, 311. 1922.
- MÜLLER, N. J. C. (1): Untersuchungen über die Diffusion atmosphärischer Gase. Jahrb. f. wiss. Botanik **6**, 478. 1895.
- (2): Über den Durchgang von Wasserdampf durch die geschlossene Epidermis. Ebenda **7**, 191. 1896.
- MÜLLER, D.: Die Kohlensäureassimilation bei arktischen Pflanzen und die Abhängigkeit der Assimilation von der Temperatur. Planta **6**, 22. 1928.
- MUNKELT, W.: Versuche zur Stoffwechselfathologie der Kulturpflanzen. Angew. Botanik **9**, 56. 1927.
- NEGER, F. W.: Spaltöffnungsschluß und künstliche Turgorsteigerung. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. **30**, 179. 1912.
- NESTLER, A.: Untersuchungen über die Ausscheidung von Wassertropfen an den Blättern. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I. **105**, 521. 1896.
- NEUMANN-REICHARDT, E.: Anatomisch-physiologische Untersuchungen über Wasserspalten. Beitr. z. allg. Botanik **1**, 301. 1918.
- NIČOLIC, M. (1): Der Einfluß von Säuren auf Transpiration und Spaltöffnungsbewegung. Beih. z. Botan. Zentralbl. **41**, 309. 1925.
- (2): Über die Beziehungen der Stomatärbewegung zur Lichtintensität. Ebenda **41**, 327. 1925.
- NIELSEN-EHLE, H.: Spaltöffnungsstudien bei schwedischen Sumpfpflanzen. Kgl. Physiogr. Sällsk. Handl. N. F. **25**, 1. 1914.
- NORDHAUSEN, M. (1): Über die Saugkraft transpirierender Sprosse. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. **34**, 619. 1916.
- (2): Zur Kenntnis der Saugkraft und der Wasserversorgung transpirierender Sprosse. Jahrb. f. wiss. Botanik **58**, 295. 1917.
- (3): Weitere Beiträge zum Saftsteigeproblem. Ebenda **60**, 307. 1921.
- NEWTON, R.: The nature and practical measurement of frost resistance in winter wheat. Canada, Coll. Agricult. univ. of Alberta Res. Bull. Nr. 1. 1924.
- PESSIN, L.: A physiological and anatomical study of the leaves of *Polypodium polypodioides*. Americ. Journ. of Botany **11**, 370. 1924.
- PFEFFER, W.: Osmotische Untersuchungen. Leipzig 1877.
- PISAREW, W. E.: Der Weizen im Gouvernement Irkutsk. Arb. d. ostsibirischen landwirtschaftl. Versuchsstation **1**, 71. 1922. (Russisch.)
- POLITZER, G. u. F. SCHEMINZKY, F.: Über die Wirkung elektromagnetischer Strahlen verschiedener Wellenlängen auf die TRAUBESCHEN Zellen. Strahlentherapie **23**, 385. 1926.
- POND, R. H.: The biological relation of aquatic plants to the substratum. Rep. U. S. Fish. Comm. 1903, S. 483.
- PRÁT, S. u. B. MINASSIAN: Über die Stoffaufnahme und Wasserabgabe bei Moosen. Protoplasma **5**, 161. 1928.
- PURIEWITSCH, K.: Physiologische Untersuchungen über die Entleerung von Reservestoffblättern. Jahrb. f. wiss. Botanik **31**, 1. 1898.
- REED, H. S.: The effect of certain chemical agents upon transpiration and growth of wheat seedlings. Botan. Gaz. **49**, 81. 1910.
- REINITZER, F.: Über die physiologische Bedeutung der Transpiration. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I. **83**, 11. 1881.
- RICÔME, H.: Influence du chlorure de sodium sur la transpiration et l'absorption de l'eau chez les végétaux. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **137**, 141. 1903.

- RIEDE, W.: Untersuchungen über Wasserpflanzen. Flora **114**, 1. 1921.
- ROSA, J. T.: Investigation of the hardenig process in vegetable plants. Missouri Agricult. Exp. Station Res. Bull. **48**, 97. 1921.
- RUHLAND, W. (1): Beiträge zur Kenntnis der Permeabilität der Protoplasmahaut. Jahrb. f. wiss. Botanik **46**, 1. 1909.
- (2): Untersuchungen über den Kohlehydratwechsel von *Beta vulgaris*. Ebenda **50**, 200. 1912.
- RYBIN, V.: Über den Einfluß von Mineralsäuren auf die absorptive Tätigkeit des Wurzelsystems. Trav. d. Soc. Nat. de Petrograd **53**, 149. 1923. (Russisch mit deutscher Zusammenfassung.)
- RYSELBERGHE, FR. VAN: Influence de la température sur la perméabilité du protoplasme vivant pour l'eau et les substances dissoutes. Rec. de l'inst. botan. univ. Bruxelles **5**, 209. 1902.
- RYWOSCH, S.: Über die Beziehungen zwischen der Zahl der Spaltöffnungen und dem Bau des Blattes. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. **43**, 67. 1925.
- SABININ, D. A.: Sur l'influence de la réaction du milieu sur la perméabilité du protoplasme. Journ. de soc. botan. de Russ. **6**, 23. 1921.
- SACHS, J.: Über den Einfluß der chemischen und physikalischen Beschaffenheit des Bodens auf die Transpiration der Pflanzen. Versuchsstationen **1**, 203. 1859.
- SALISBURY, E. J.: On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to the woodland flora. Philosoph. Transact. of the Roy. Soc. of London (B) **216**, 1. 1927.
- SAYRE, J. D.: Physiology of stomata of *Rumex patientia*. Ohio Journ. Science **26**, 233. 1926.
- SCARCH, G. W.: Stomatal movement: Its regulation and regulatory rôle. A review. Protoplasma **2**, 498. 1927.
- SCHANDERL, H.: Planta **9**. 1930.
- SCHEIBE, A.: Morphologisch-physiologische Untersuchungen über die Transpirationsverhältnisse bei der Gattung *Triticum* und deren Auswertung für Pflanzenzüchtung und Kulturpflanzenökologie. Angew. Botanik **9**, 199. 1927.
- SCHIMPER, A. F. W. (1): Die epiphytische Vegetation Amerikas. Botan. Mitt. a. d. Tropen **1889**, H. 2.
- (2): Die indo-malaiische Strandflora. Jena **1891**.
- (3): Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena **1898**.
- SCHMETZ, L.: Untersuchungen über den Einfluß einiger Außenfaktoren auf den Stärkeabbau im Laubblatt. Botan. Arch. **10**, 16. 1925.
- SCHORN, M.: Untersuchungen über die Verwendbarkeit der Alkoholfixierungs- und Infiltrationsmethode zur Messung von Spaltöffnungsweiten. Jahrb. f. wiss. Bot. **71**, 783. 1929.
- SCHREIBER, E.: Über die Kutikula der submersen Wasserpflanzen. Österr. botan. Zeitschr. **41**, 87. 1922.
- SCHRÖDER, H. u. T. HORN: Das gegenseitige Mengenverhältnis der Kohlehydrate im Laubblatt in seiner Abhängigkeit vom Wassergehalt. Biochem. Zeitschr. **130**, 165. 1922.
- SEEGER, R.: Versuche über die Assimilation von *Euphrasia* und über die Transpiration der Rianthaceen. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. **119**, 987. 1910.
- SENN, G.: Der osmotische Druck einiger Epiphyten und Parasiten. Verhandl. d. naturforsch. Ges. in Basel **24**, 179. 1913.
- SEYBOLD, A.: Untersuchungen über die Transpirationswiderstände und über die Temperatur ägyptisch-arabischer Wüstenpflanzen. Planta **9**, 270. 1929.

- SHANTZ, H. L.: Drought resistance and soil moisture. Ecology Journ. of 8, 145. 1927.
- SHANTZ, H. L. and L. N. PIEMEISEL: Indicator significance of the natural vegetation of the southwestern desert region. Journ. of Agricult. Research 28, 721. 1924.
- (2): The water requirement of plants at Akron, Colorado. Ebenda 34, 1093. 1927.
- SHARDAKOFF, V. S.: About the physiological meaning of guttation. Bull. de l'inst. d. rech. biol. à l'univ. Perm. 6, 165. 1928. (Russisch mit englischer Zusammenfassung.)
- SHEMESHUSNIKOW, E.: Zur Frage über die Regulierung der Transpiration durch Spaltöffnungen. I. Mitt. d. landwirtschaftl. Versuchsstation zu Rostow-Nachitschewanj. Bull. 148. 1925. (Russisch.)
- SHREVE, E. (1): The influence of atmospheric and soil conditions on the transpiration, water content and anatomical structure of *Parkinsonia microphylla*. Carnegie Inst. of Washington, Yearbook 10. 1911.
- (2): The transpiration of a desert tree (*Parkinsonia*). Ebenda 12. 1913.
- (3): Automatic movements of stems of *Opuntia*. Ebenda 12. 1913 und 13. 1914.
- (4): An investigation of the causes of automatic movements in succulent plants. Plant World 18, 297, 331. 1915.
- (5): The automatic movements and water relations of cacti. Carnegie Inst. of Washington, Yearbook 14. 1915.
- (6): Causes of variations in the transpiring power of cacti. Ebenda 15. 1916.
- (7): An analysis of the causes of variations in the transpiring power of cacti. Physiol. Research. 2, 73. 1916.
- (8): The transpiration power of plants. Carnegie Inst. of Washington, Yearbook 16. 1917.
- (9): Transpiration and absorption by roots of fleshy Euphorbias. Ebenda 18. 1919.
- (10): Seasonal changes in the water relation of desert plants. Ebenda 18. 1919.
- (11): Seasonal changes in the water relations of desert plants. Journ. of Ecology 4, 266. 1923.
- (12): Factors governing seasonal changes in the transpiration of *Encelia farinosa*. Botan. Gaz. 77, 431. 1924.
- (13): Internal factors governing the seasonal changes in the transpiration of *Encelia farinosa*. Carnegie Inst. of Washington, Yearbook 22. 1924.
- (14): Factors governing seasonal changes in transpiration of *Encelia farinosa*. Botan. Gaz. 77, 431. 1924.
- SHREVE, F. (1): Transpiration and water storage in *Staelis ophioglossoides*. Plant World 11, 165. 1908.
- (2): The transpiration behavior of rain forest plants. Carnegie Inst. of Washington, Yearbook 12. 1913.
- (3): The direct effect of rainfall on tropical hygrophilous vegetation. Ebenda 13. 1914.
- (4): A montane rain forest. A contribution on the physiological plant geography of Jamaica. Ebenda, Publ. Nr. 199. 1914.
- (5): The relation of altitude and habitat to the transpiring power of plants. Ebenda, Yearbook 14. 1915.
- (6): The transpiring power of plants as influenced by differences of altitude and habitat. Science, N. S. 43. 1916.

- SKENE, M. G.: The biology of flowering plants. London 1924.
- SMITH, H. B.: Stomatal behavior of plants in the greenhouse in winter. Papers Michigan Acad. Sc. 2, 109. 1923.
- SNELL, K.: Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme der Wasserpflanzen. Flora 98, 213. 1908.
- SPALDING, V. M. (1): Biological relations of certain desert shrubs. I. The creosote bush (*Cocillea*) in its relation to the water supply. Botan. Gaz. 38, 122. 1904.
- (2): Biological relations of certain desert shrubs. II. Absorption of water by leaves. Ebenda 41, 262. 1906.
- (3): Distribution and movements of desert plants. Carnegie Inst. of Washington, Publ. Nr. 113. 1909.
- SPOEHR, H. A.: Photochemische Vorgänge bei der diurnalen Entsäuerung der Sukkulenten. Biochem. Zeitschr. 57, 95. 1913.
- STÄLFELT, M. G. (1): Die Lichtökonomie der arktischen Pflanzen. Svenska botan. tidskr. 19, 102. 1925.
- (2): Die Abhängigkeit der stomatären Diffusionskapazität von der Exposition der Objekte. K. Sv. Vet. Akad. Handl. Ser. III. 2. 1926.
- (3): Die photischen Reaktionen im Spaltöffnungsmechanismus. Flora 121, 236. 1927.
- (4): Die Abhängigkeit der photischen Spaltöffnungsreaktion von der Temperatur. Planta 6, 183. 1928.
- (5): Die physiologisch-ökologischen Bedingungen der stomatären Diffusionskapazität. Sv. Skogsvårds. för. tidskr. 1928.
- (6): Pulsierende Blattgewebe. Planta 7, 720. 1929a.
- (7): Die Abhängigkeit der Spaltöffnungsreaktionen von der Wasserbilanz. Ebenda 8, 287. 1929.
- STEINBERGER, A. L.: Über die Regulation des osmotischen Wertes in den Schließzellen von Luft- und Wasserspalten. Biol. Zentralbl. 42. 1925.
- STEINBRINCK, C. (1): Über elastische Schwellung (Entfaltung) von Geweben und die mutmaßliche Saugwirkung gedehnten Wassers. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 17, 99. 1899.
- (2): Ist die Luftdurchlässigkeit einer Zellmembran ein Hindernis für ihre Schrumpfung? Ebenda 18, 275. 1900.
- (3): Zur Terminologie der Volumveränderungen pflanzlicher Gewebe. Ebenda 18, 217. 1900.
- (4): Über Schrumpfungs- und Kohäsionsmechanismen von Pflanzen. Biol. Zentralbl. 26, 657. 1906.
- STENSTRÖM, K.: Über das Vorkommen derselben Arten in verschiedenen Klimaten, an verschiedenen Standorten mit besonderer Berücksichtigung der xerophil ausgebildeten Pflanzen. Flora 80, 117. 1895.
- STILES, W. (1): Permeability. New Phytologist 13. 1924.
- (2): Evaporation in wind. Ann. of Botany 38, 299. 1924.
- STILES, W. and I. JØRGENSEN (1): Studies in Permeability. I. The exosmosis of electrolytes as a criterion of antagonistic ion action. Ebenda 29, 349. 1915.
- — (2): Studies in Permeability. II. The effect of temperature on the permeability of plant cells to the hydrogen ion. Ebenda 29, 611. 1915.
- — (3): Studies in Permeability. IV. The action of various organic substances on the permeability of the plant cell, and its bearing on ČZAPEK'S theory of the plasma membrane. Ebenda 31, 47. 1917.
- — (4): Studies in Permeability. V. The swelling of plant tissue in water and its relation to temperature and various dissolved substances. Ebenda 31, 415. 1917.

- STOCKER, O. (1): Die Transpiration und Wasserökologie nordwestdeutscher Heide- und Moorpflanzen am Standort. Zeitschr. f. Botanik **15**, 1. 1923.
- (2): Klimamessungen auf kleinstem Raum usw. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. **41**, 145. 1923.
- (3): Die Transpiration und Wasserökologie nordwestdeutscher Heide- und Moorpflanzen am Standort. Zeitschr. f. Botanik **15**, 1. 1923.
- (4): Beiträge zum Halophytenproblem. Ökologische Untersuchungen an Heide-, Moor- und Salzpflanzen des Drass (Vorpommern). Ebenda **16**, 289. 1924.
- (5): Ökologisch-pflanzengeographische Untersuchungen an Heide-, Moor- und Salzpflanzen. Naturwissenschaften **12**, 634. 1924.
- (6): Beiträge zum Halophytenproblem. I. Ökologische Untersuchungen an Strand- und Dünenpflanzen. Zeitschr. f. Botanik **16**, 289. 1924.
- (7): Beiträge zum Halophytenproblem. II. Standort und Transpiration der Nordseehalophyten. Ebenda **17**, 1. 1925.
- (8): Beiträge zum Halophytenproblem. II. Standort und Transpiration der Nordseehalophyten. Ebenda **17**, 1. 1925.
- (9): Der Wasserhaushalt ägyptisch-arabischer Wüsten- und Salzpflanzen vom Standpunkt einer experimentellen und vergleichenden Pflanzengeographie aus. Botan. Abh. 1928, H. 13.
- (10): Das Halophytenproblem. Ergebn. d. Biol. **3**. Berlin 1928.
- (11): Ungarische Steppenprobleme. Naturwissenschaften **17**, 189. 1929.
- (12): Eine Feldmethode zur Bestimmung der momentanen Transpirations- und Evaporationsgröße. I u. II. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. **47**, 126 u. 130. 1929.
- (13): Das Wasserdefizit von Gefäßpflanzen in verschiedenen Klimazonen. Planta **7**, 382. 1929.
- STOKLASA, J.: Die Beschädigungen der Vegetation durch Rauchgase und Fabriksexhalationen. Einfluß des Schwefeldioxyds auf die Transpiration des Pflanzenorganismus. Berlin und Wien 1923, S. 73.
- STRUGGER, S. u. F. WEBER (1): Stärkeabbau in Mesophyll- und Schließzellen. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. **43**, 431. 1925.
- — (2): Zur Physiologie der Stomatanebenzellen. Ebenda **44**, 272. 1926.
- THATCHER, K.: The effect of peat on the transpiration and growth of certain plants. Journ. of Ecology **9**, 39. 1921.
- THODAY, D. (1): A critical examination of SACHS' Method for using increase of dry weight. Proc. of the Roy. Soc. of London (B) **82**, 421. 1910.
- (2): On turgescence and the absorption of water by the cells of plants. New Phytologist **17**, 108. 1918.
- THODAY, D. and M. G. SYKES: Preliminary observations on the transpiration current in submerged water plants. Ann. of Botany **23**, 635. 1909.
- TIMIRIAZEFF, K. A.: Der Kampf der Pflanze gegen die Trockenheit. Moskau 1896. (Russisch.)
- TOMKINS, R. G.: Studies of the growth of moulds. I. Proc. Roy. Soc. Lond. B. **105**, 375. 1929.
- TRANSEAU, E.: The bogs and bog flora of the Huron River valley. Botan. Gaz. **40**, 351. 1905; **41**, 261. 1906.
- TRELEASE, S. F.: Incipient drying and wilting as indicated by movements of coconut pinnae. Americ. Journ. of Botany **9**, 253. 1922.
- TRÖNDLE, A.: Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Proto-plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Botanik **48**, 171. 1910.
- TULAIKOW, N. M. (1): Die Transpirationskoeffizienten der Kulturpflanzen. Russ. Journ. f. exp. Landwirtschaft **16**. 1915. (Russisch.)
- (2): Das Wasserbedürfnis der Kulturpflanzen des südöstlichen Rußlands

- nach den Daten der Vegetationsversuche. (Zusammenfassung der Arb. der südöstl. Versuchsstationen.) IX. Mitt. Ber. d. landwirtschaftl. Landesversuchsstation zu Saratow 3, 1. 1922.
- TURESSON, G.: Erbliche Transpirationsdifferenzen (Ökotypen) zwischen derselben Pflanzenart. *Hereditas* (Lund) 11, 193. 1928.
- ULÉHLA, V.: Die Quellungsgeschwindigkeit der Zellkolloide als gemeinschaftlicher Faktor in Plasmolyse, Plasmotyse und ähnlichen Veränderungen des Zellvolumens. *Planta* 2, 618. 1926.
- URSPRUNG, A. (1): Über die Stärkebildung im Spektrum. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 35, 44. 1917.
- (2): Über die Absorptionskurve des grünen Farbstoffes lebender Blätter. *Ebenda* 36, 73. 1918.
- (3): Über die Bedeutung der Wellenlänge für die Stärkebildung. *Ebenda* 36, 86. 1918.
- (4): Energiekurven des vom Farbstoff grüner Blätter absorbierten Lichtes. *Ebenda* 36, 111. 1918.
- (5): Über die gegenseitigen Beziehungen der osmotischen Zustandsgrößen. *Planta* 2, 640. 1926.
- URSPRUNG, A. u. G. BLUM (1): Zur Methode der Saugkraftmessung. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 34, 525. 1916.
- (2): Zur Kenntnis der Saugkraft. I. *Ebenda* 34, 539. 1916. II. *Ebenda* 36, 577. 1918. III. *Hedera Helix*, abgeschnittenes Blatt. *Ebenda* 37, 453. 1919.
- (3): Über den Einfluß der Außenbedingungen auf den osmotischen Wert. *Ebenda* 34, 105. 1916.
- (4): Über die Verteilung des osmotischen Wertes in der Pflanze. *Ebenda* 34, 88. 1916.
- (5): Über den Einfluß der Außenbedingungen auf den osmotischen Wert. *Ebenda* 34, 123. 1916.
- (6): Dürfen wir die Ausdrücke: osmotischer Wert, osmotischer Druck, Turgordruck und Saugkraft synonym gebrauchen? *Biol. Zentralbl.* 40, 193. 1920.
- (7): Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordruckes der Zelle nebst Anwendungen. *Jahrb. f. wiss. Botanik* 63, 1. 1924.
- URSPRUNG, A. u. C. HAYOZ: Zur Kenntnis der Saugkraft. Weitere Beiträge zur Saugkraft des normalen und abgeschnittenen *Hedera*-Blattes. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 40, 368. 1922.
- VRIES, H. DE (1): Über das Welken abgeschnittener Sprosse. *Arb. d. botan. Inst. Würzburg* 3, 287. 1874.
- (2): Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. *Jahrb. f. wiss. Botanik* 14, 427. 1884.
- VOLCKART, A.: Untersuchungen über den Parasitismus der *Pedicularis*-Arten. *Diss. Zürich* 1899.
- WALTER, H. (1): Plasmaquellung und Wachstum. *Zeitschr. f. Botanik* 16, 353. 1924.
- (2): Protoplasma- und Membranquellung bei Plasmolyse. *Jahrb. f. wiss. Botanik* 62, 145. 1923.
- (3): Der Wasserhaushalt der Pflanze in quantitativer Betrachtung. *Naturwissenschaft u. Landwirtschaft*. H. 6. München-Freising 1925.
- (4): Die Anpassung der Pflanze an Wassermangel. *Ebenda* H. 9. 1926.
- WARBURG, O.: Versuche über Kohlensäureassimilation. (Ausgeführt in Gemeinschaft mit NEGELEIN.) *Naturwissenschaften* 13, 985. 1925.
- WARMING, E. u. P. GRAEBNER: *Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie*. Berlin 1918.



- WEBER, C. A.: Über den Einfluß höherer Temperaturen auf die Fähigkeit des Holzes, den Transpirationsstrom zu leiten. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 3, 345. 1885.
- WEBER, F. (1): Zur Physiologie der Spaltöffnungsbewegung. I. Der Öffnungszustand der Stomata der Blätter von *Aesculus hippocastanum* während einer ganzen Vegetationsperiode. — II. Der Einfluß der Bordeauxbrühe auf den Öffnungszustand der Stomata von *Solanum tuberosum*. — III. Die Wirkung von Salzen auf die Spaltöffnungsbewegung. Österr. botan. Zeitschr. 72, 43. 1923.
- (2): Enzymatische Regulation der Spaltöffnungsbewegung. Naturwissenschaften 11, 309. 1923.
- (3): Zur Physiologie der Spaltöffnungsbewegung. Österr. botan. Zeitschr. 72, 43. 1923.
- (4): Plasmolyseform und Kernform funktionierender Schließzellen. Jahrb. Jahrb. f. wiss. Botanik 64, 687. 1925.
- (5): Die Schließzellen. Arch. f. exp. Zellforsch. 3, 101. 1926.
- (6): Hitzeresistenz funktionierender Stomatanebenzellen. Planta 2, 669. 1926.
- (7): Stomataöffnen welkender Blätter. Ber. d. Dtsch. Botan. Ges. 45, 408. 1927.
- (8): Permeabilität der Pflanzenzelle und künstlicher Membranen (Permeabilitätstheorien). Zusammenstellung der Literatur von 1924—1927. Protoplasma 1, 486—496. 1927.
- WETZEL, K.: Die Aufnahme der höheren Pflanzen gemäßiger Klimate durch oberirdische Organe. Flora 117, 221. 1924.
- WIEGAND, K. W.: Some studies regarding the biology of buds and twigs in winter. Botan. Gaz. 41, 373. 1906.
- WIGGANS, R. G.: Osmotic concentration of the guard cells. Americ. Journ. of Botany 8, 30. 1921.
- WIESNER, J.: Über korrelative Transpiration, mit Hauptücksicht auf Anisophyllie und Phototropie. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I. 114, 477.
- WIKIE, S.: Periodicity in Transpiration. Transact. and Proc. of Botan. Soc. Edinb. 27. 1915/16.
- WINKLER, H.: Über den Einfluß der Außenbedingungen auf die Kälteresistenz ausdauernder Gewächse. Jahrb. f. wiss. Botanik 52, 499. 1913.
- YUNKER, T. G.: The study of the relation of soil moisture to transpiration and photosynthesis in the corn plant. Plant World 19, 151. 1916.
- ZALINSKI, W. R.: Wirkungen hoher Temperaturen auf das Verhalten der Stomata. Tagebuch d. I. Kongr. d. russ. Botan. in Petrograd 1921, S. 63.
- ZALINSKY, R. G.: Einfluß der Bodenfeuchtigkeit auf die Pflanzen in verschiedenen Entwicklungsstadien. Ber. üb. d. Versuchswesen d. Mitteltschernosemgebietes 45. 1922. (Russisch.)
- ZALINSKY, W.: Der osmotische Druck und die Transpiration verschiedener Blätter einer und derselben Pflanze. Protokolle d. Naturforscherges. Kiew 50. 1911. (Russisch.)
- ZOLLINGER: Een togt naar den Salakh. Natuur- en Geneeskundig Archief. Batavia 1844.
- ZSIGMONDY, R.: Kolloidchemie 1 und 2, Leipzig 1925/27.
- ZYCHA, H.: Über den Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität von Blattzellen für Salze. Jahrb. f. wiss. Botanik 68, 499. 1928.

## Namenverzeichnis.

*Kursiv* gesetzte Zahlen geben die Seite der ausführlichen *Literaturangabe* wieder.

- |   |  |   |
|---|--|---|
| Adamkiewicz 544, <i>545</i> .   | Aristoteles 6, 9, 14, 15, 17, 138.                         | Bauer 259, 499, 509, <i>546</i> .                       |
| Adrian 352, 354, 355, 359, <i>371</i> , <i>372</i> , 380, 384, 385, 386, 390, 412 <i>413</i> , <i>414</i> . | Arland 673, <i>713</i> .                                   | Baumert, K. <i>713</i> .                                |
| Agamow 591, <i>712</i> .  | Arlt, T. <i>299</i> .                                      | Bean 64, 111.   |
| Agassiz 247, 427.   | Arloing 531, <i>546</i> .                                  | Beaufort 56, <i>281</i> .                               |
| Ahrens 584, 651.  | Arnold 449, 457, <i>546</i> .                              | Beccari, N. <i>546</i> .                                |
| Aitken <i>713</i> .   | Arnozan 518, <i>546</i> .                                  | Bechterew 544, <i>546</i> .                             |
| Akinson, C. T. <i>287</i> , <i>290</i> .  | Aschersohn 465, 469, 470, <i>546</i> .                     | Becker, J. <i>546</i> .                                 |
| Aldrowandi 6, 9.  | Ashman 384, 391, 406, <i>414</i> .                         | Becker, M. G. <i>720</i> .                              |
| Alexandrow 582, 618, 636, 648, 649, 650, 663, <i>713</i> , <i>723</i> .                                     | Ashmann, R. <i>414</i> .                                   | Bédélian, J. <i>713</i> .                               |
| Allee 267, <i>302</i> .   | Athanassopoulos 10, 43, 44, 146, <i>286</i> , <i>271</i> . | Behning 7.  |
| Allen 307, 309, <i>324</i> , 644, 675, 707.   | Athenaeus 6.   | Belloc <i>294</i> .                                     |
| Aller, R. <i>558</i> .  | Averinzew 217, 225, 228, <i>294</i> .                      | Bèlehcadek 356, 357, <i>414</i> .                       |
| Alm 52, <i>278</i> , <i>299</i> .   | Azuma 339, 340, 348, <i>420</i> .                          | Bellini 9, 17, 21, 29, 38, 47, 48, 52, 54, <i>271</i> . |
| Altmann 513, 516.   | Azzoguidio 15.   | v. Bemmelen 579, 580.                                   |
| Amberson 358, 382, <i>414</i> .   |  | Benecke 24, 30, <i>272</i> , 569, <i>713</i> .          |
| Ambrose 130, 131.   | <b>Bab, H.</b> <i>546</i> .                                | Berg 7, 69, 115, <i>272</i> , <i>281</i> , <i>284</i> . |
| D'Amici 139.  | Babkin 357, 359, 411, <i>414</i> .                         | Bergdolt 706, <i>714</i> .                              |
| D'Ancona 16, 45, 52, 53, 54, <i>271</i> .   | Bach 341, <i>414</i> .                                     | Bergen 692, 694, 707, <i>714</i> .                      |
| Anderson 94, 123, <i>283</i> , 579, <i>713</i> .  | Bächer <i>713</i> .  | Berger 413, <i>414</i> .                                |
| Andrews 319, 320, 321, <i>324</i> .   | Bachmann 566, 569, 579, 580, 582, 583, 650, <i>713</i> .   | Beritoff, J. S. <i>414</i> .                            |
| Antipa 73, 74, 77, 78, 80, 174, 260, <i>271</i> , <i>281</i> .  | Backmund, K. <i>546</i> .                                  | Bernard 349.  |
| Appellöf 307, 308, 311, 312, <i>324</i> .   | Bade <i>299</i> .  | Bernstein 333, 350, <i>414</i> .                        |
| Apstein, C. <i>287</i> , <i>289</i> , <i>293</i> , <i>296</i> .   | Badriew <i>723</i> .                                       | Berry <i>546</i> .                                      |
| Archev <i>271</i> .   | Baglioni 257.  | Bersa, E. <i>714</i> .                                  |
| D'Arcy 239.   | Balls, W. L. <i>713</i> .                                  | Bert 263, 483, 509, <i>546</i> .                        |
| Ardin-Delteil 532, <i>546</i> , <i>552</i> .  | Baird 130.   | Bertham 258.  |
| Arends 640, <i>713</i> .  | Bakke 618, 629, 690, 691, <i>713</i> .                     | Bertin 109, <i>284</i> .                                |
| Arens 678, <i>713</i> .   | Baltzer 52, 54.  | Bertrand 488, 490, <i>554</i> .                         |
| Argutinski 533, <i>546</i> .  | Bandelot 13.   | Berzelius 535.  |
|   | Banu <i>414</i> .  | Bethe 328, 350, 357, 382, 410, <i>414</i> .             |
|   | Baranov, P. <i>713</i> .                                   | Bidder <i>294</i> .                                     |
|   | Barbarini, M. <i>313</i> .                                 | Biedermann, Wilhelm 1, 426, <i>546</i> .                |
|   | Bates, C. G. <i>713</i> .                                  | Biétrix 187, <i>288</i> .                               |
|   |  | Birge 80.   |
|   |  | Birtwistle 171, <i>290</i> , <i>294</i> .               |

- Bishop 10, 23, 272, 331, 333, 335, 349, 353, 356, 382, 385, 400, 414, 417.  
 Blaauw 340, 414.  
 Blackman 612, 714.  
 Blackmann 504.  
 Blagoveshenski, A. W. 714.  
 Blake 294.  
 Blanchard 13.  
 Blegvad 294.  
 Blinks 409, 414.  
 Bloch 9, 16, 123, 272.  
 Blomfield 433, 546.  
 Blum 563, 566, 598, 599, 610, 630, 633, 714, 730.  
 Boeke 120, 172, 272, 287, 294.  
 Bogdan, A. 546.  
 Böhm 577, 654.  
 Bohn 315, 324.  
 Böhnecke 198.  
 Boigey 420.  
 Bolau 159, 160, 287, 289.  
 Bonaveri 15.  
 Bonnet 506.  
 Bonnier 602, 714.  
 Bonns, W. 716.  
 Bookmen 381, 423.  
 Borradaile 319, 320, 324.  
 Boruttau 359, 410, 411, 414.  
 Borzi, A. 714.  
 Bose 404, 592, 414.  
 Bosley 287, 299.  
 Botazzi 263.  
 Bottard, L. 546.  
 Boulanger, S. A. 546.  
 Boulenger 66, 69, 150, 195, 282, 299.  
 Bouman, H. 415.  
 Bouman, H. D. 415.  
 Bounhiol 140, 141, 286.  
 Bourge 140, 286.  
 Bourguignon 346, 415.  
 Boussingault 654.  
 Bouyoucos 647, 714.  
 Bowditch 368, 415.  
 Bowman 45, 154, 156, 170, 189, 219, 247, 248, 249, 272, 287, 293, 294.  
 Boysen-Jensen 681, 682, 683, 714.  
 Boyton 236, 294.  
 Braess, M. 272.  
 Brandrup 697, 725.  
 Brauner 612, 714.  
 Breder 101, 284.  
 Brehm 321, 299, 324.  
 Breemen, van 292, 297.  
 Bremer 365, 415.  
 Brenner 695.  
 Bresca, G. 546.  
 Breytfuß 294.  
 Brice 105, 283.  
 Bridge 299.  
 Brieger 533, 546.  
 Briggs 622, 648, 665, 670, 714.  
 Brinkmann 496, 497, 498, 524, 528, 546.  
 Briscoe 371, 415.  
 Brock 16, 272.  
 Bronk 371, 372.  
 Brookman 369.  
 Brooks 612, 714.  
 Brown 120, 294, 380, 393, 582, 602, 622, 627, 628, 694, 695, 714, 723.  
 Browne 294.  
 Browns, Graham 349.  
 von Brücke, E. Th. 327, 346, 354, 357, 359, 381, 382, 386, 406, 413, 415, 417, 422, 448, 479, 480, 547.  
 Brühl 17, 51, 272.  
 v. Brunn 51, 287.  
 Bubnoff, A. 547.  
 Buchheim 598.  
 Buchheister 553.  
 Budgett 68.  
 Buen 286.  
 Buisine 534, 547.  
 Bullo 17, 272.  
 Burch 382, 419.  
 Burchardt 259, 547.  
 Burck, W. 715.  
 Burgerstein 577, 600, 601, 615, 624, 638, 642, 644, 645, 653, 672, 679, 703, 715.  
 Busckke 519, 547.  
 Buscallioni 577, 580, 601, 615.  
 Butovski, A. 724.  
 Buxbaum 10, 48, 71, 73, 94, 282, 283.  
 Buytendijk 394, 415.  
 Cahn 299.  
 Calábeck 613, 715.  
 Calman 321, 324.  
 Calmels 455, 488, 547.  
 Calandruccio 9, 19, 20, 25, 26, 28, 30, 34.  
 Calderwood 19, 26, 112, 272.  
 Caldwell 622, 623, 652, 715.  
 Camerer 532, 533, 534, 547.  
 Cannon 320, 324, 692, 695, 705, 706, 715.  
 Caparelli, A. 547.  
 Cardot 416.  
 Carlson 369, 381, 395, 401, 410, 411, 416.  
 Carol, W. L. 547.  
 Carossini, G. 547.  
 Carus, F. V. 16, 28.  
 Casali 488.  
 Caspari, W. 483, 558.  
 Catalano, C. 715.  
 Cattie 9, 16, 272.  
 Cawazzani, C. 547.  
 Cayetan, Monti 14.  
 Cerighelli 652, 715.  
 Cetti 139, 141.  
 Chamberlain 262.  
 Chatelanat, H. 282.  
 Chauchard, A. 416, 422.  
 Chauchard, B. 416, 422.  
 Cheesmann 320, 324.  
 Chermезon 697, 715.  
 Chidester 82, 190, 257, 259, 261, 262, 264, 267, 268, 283, 299.  
 Chiodakowsky 547.  
 Cholodny, N. 715.  
 Christiansen-Weniger 688, 715.  
 Churchill 314, 324.  
 Clark 120, 237, 238, 294, 309, 324, 715.  
 Clarke 578, 715.  
 Clapp 671.

- Claus-Grobben 321.  
 Clementz, F. E. 715.  
 Cleve 198.  
 Cligny 123.  
 Clingy 19, 25, 26, 272.  
 Cloëz 488, 491, 549.  
 Clum 628, 715, 716.  
 Cobb 258.  
 Cocco 246.  
 Cohen, L. 386, 416.  
 Cohnheim, O. 547.  
 Collet 111, 126, 238, 284, 293, 294.  
 Colorio 649, 716.  
 Comes 601, 716.  
 O'Connor, J. M. 547.  
 Conseil 145, 286.  
 Contejean 477, 554.  
 Cooker 267.  
 Cooper 391, 416, 716.  
 Copeland 598, 599, 716.  
 Cornelius 265, 299.  
 Correns 537.  
 Cosmann, R. 547.  
 Couch 87, 101, 128, 243, 270, 294.  
 Craib 354, 416.  
 Cramer, Ed. 547.  
 Crehore, E. C. 416.  
 Cremer 328, 360, 361, 416, 417.  
 Cribbs, J. E. 716.  
 Crivelle 15, 272.  
 Crump, W. B. 716.  
 Cruvel 145.  
 Csillac 379, 417.  
 Cugunova 97, 283.  
 Cunningham 63, 89, 121, 135, 153, 272, 287, 294.  
 Cunze, R. 716.  
 Curcic, V. 282.  
 Cuvier 9, 123, 148, 272, 493.  
 Dachnowski 644.  
 Dahl 126, 247, 249, 272, 324.  
 Dahlgren 249.  
 Dallmer 16, 24, 50, 126, 272.  
 Dakin 157, 210, 263.  
 Damant 107.  
 Dambeck 299.  
 Damas 201, 210, 220, 222, 223, 225, 227, 230, 232, 233, 234, 235, 237, 239, 240, 245, 294.  
 Danner, H. 272.  
 Le Danois, E. 145, 236, 238, 286, 294.  
 Daresté 28.  
 Darmstädter, L. 517, 548.  
 Darwin, Charles 319, 417, 593, 601, 603, 605, 609, 615, 624, 627.  
 Dastur, R. 716.  
 Dätz, E. 548.  
 Davis 612, 719.  
 Day, T. L. 66, 69, 98, 104, 137, 196, 222, 261, 282, 300.  
 Dean, B. 300.  
 Deherain 601.  
 Delafield 430.  
 Delbanco, E. 548.  
 Delage 28, 272.  
 Deleano 645, 716.  
 Delf 595, 596, 597, 697, 698, 716.  
 Deloyers 365.  
 Demaresté, E. 13.  
 Dennert 446.  
 Dennig 413, 417.  
 Denny-Brown 357, 417.  
 Deriavine 72, 282, 300.  
 Desoille 347, 398, 420.  
 Detlefsen, E. 716.  
 Detmer 577, 702, 716.  
 Dewitz 476, 548.  
 Dieden 543, 548.  
 Diem, F. 548.  
 Dietrich 677, 706, 707, 708, 709, 710, 716.  
 Dilanian, A. 723.  
 Dillewijn 612, 716.  
 Disselhorst 503, 529, 533, 546, 548.  
 Ditthorn 441, 556.  
 Dittler, R. 359, 386, 403, 410, 417.  
 Dixon, B. 569.  
 Döderlein 140.  
 Dodke, B. O. 716.  
 Doose 175, 287.  
 Downing 382, 358.  
 Drago 140.  
 Drasch 442, 444, 450, 452, 458, 469, 472, 473, 474, 475, 476, 477, 478, 481, 482, 548.  
 Dröscher 24, 51.  
 Du Bois Reymond 331, 394.  
 Duge 310, 324.  
 Duggar, B. M. 716.  
 Duncker 56, 109, 153, 171, 272, 284, 288, 301.  
 Dunn, H. D. 126.  
 Dupuy 542.  
 Dutarte, A. 548.  
 Duval-Jouve 620, 716.  
 Earl 211.  
 Ebbecke 328, 417.  
 Eberdt 593.  
 Eckard, C. 548.  
 Eckström 123, 300.  
 Eddy 81, 282.  
 Edser, T. 294.  
 Edward 195.  
 Edwards 83, 324.  
 Eggeling 465, 466, 467, 468, 505, 548.  
 Ehlers, J. H. 716.  
 Ehrmann, R. 480, 548.  
 Ehrenbaum 13, 19, 26, 38, 47, 50, 51, 69, 87, 96, 98, 99, 101, 105, 112, 118, 119, 120, 122, 123, 124, 127, 129, 136, 138, 139, 140, 141, 145, 152, 153, 155, 156, 160, 172, 174, 175, 177, 185, 189, 193, 195, 196, 217, 225, 228, 233, 237, 238, 244, 245, 247, 249, 272, 283, 285, 286, 288, 289, 294, 295, 300, 301, 308, 310, 312, 324, 325.  
 Eichelbaum 42, 45, 273.  
 Eichholtz 385, 417.  
 Eichhorn 495.  
 Eigenmann 28, 34, 63, 68, 273, 282.  
 Eilenfeldt 355, 360, 417.

- Einstein 604.  
 Eisenberger 372, 373, 423.  
 Ekmann 198.  
 Ekström 75.  
 Ellenberger 503, 506, 535, 548.  
 Ellenhirst 115.  
 Elsner 6, 15.  
 Emery 138, 149, 150, 194, 293.  
 Engelmann 332, 361, 365, 404, 408, 417, 447, 448, 449, 455, 469, 470, 471, 472, 473, 475, 481, 548.  
 Erban, M. 716.  
 Ercolani 15, 273.  
 Eriksson, C. E. 273.  
 Erlanger 347, 349, 352, 353, 356, 359, 382, 385, 387, 397, 398, 399, 400, 404, 406, 407, 412, 413, 417, 419, 423.  
 Ernst, A. 716.  
 Escombe 602.  
 Estabrook, A. H. 722.  
 Esterly 457, 458, 460, 548.  
 Evans, L. 366, 417.  
 Evermann 285, 301.  
 Ewald 530, 549.  
 Ewart 119, 716.  
 Eycleshymer 80, 282.  
 v. Faber 654, 680, 700, 701, 702, 717.  
 Fabre-Domergue 187, 288.  
 Fabricius 104, 123.  
 Facciola 28, 273.  
 Fahlberg 6, 15, 273.  
 Faust, E. S. 488, 489, 490, 492, 548, 549.  
 Favre 533.  
 Feddersen 9, 16, 17, 35, 50, 273.  
 Feldberg, W. S. 556.  
 Ficalbi, E. 549.  
 Field, H. 82, 346, 381, 417.  
 Filatow 258, 300.  
 Fischer, A. 229, 289, 295, 358, 413, 417.  
 Fischer, M. H. 418, 717.  
 Fischl 373, 418.  
 Fish 34, 273.  
 Fleischer 621.  
 Flemming 496.  
 Flood, M. G. 717.  
 Florkin, M. 418.  
 Flury 483, 484, 487, 549.  
 Foettinger 438, 549.  
 Foote 636, 717.  
 Forbes 91, 97, 300.  
 Fornara, D. 487, 488, 549.  
 Franck, F. 544, 549.  
 Fränkel, A. 547.  
 Franz 19, 40, 75, 157, 217, 259, 264, 265, 270, 273, 288, 295, 300.  
 Fredericq 346, 369, 418, 421.  
 Frederique 263.  
 Free 575, 717.  
 Freud 15, 53, 273.  
 Freund, E. 549.  
 Frey 328, 618, 634, 635, 707, 717, 723.  
 Freyer 12, 273.  
 Friedrich, J. 717.  
 Fries 300.  
 Fröhlich 410, 418.  
 Fröschel 340, 418.  
 Fuchs, R. F. 359, 410, 411, 418.  
 Fühner 483, 549.  
 Fuji, K. 374, 383, 411, 418.  
 Fulton 30, 118, 119, 120, 121, 134, 170, 183, 195, 211, 233, 273, 288, 295.  
 Fuller, S. D. 717.  
 Funke 366, 418, 533.  
 Furlani 707, 717.  
 Führth 328, 418.  
 Galtsoff 261, 285.  
 Galvani 15.  
 Gandolfi-Hornoyd 10, 13, 14, 41, 43, 47, 49, 50, 51, 53, 54, 273, 274, 275.  
 Gante, T. 717.  
 Garey 263.  
 Garstang 125, 160, 161, 188, 288, 289, 291.  
 Garten 354, 355, 358, 360, 411, 412, 413, 418.  
 Gaschott 92, 95, 108, 109, 283, 284.  
 Gaskell 401, 418.  
 Gasser 347, 349, 352, 353, 356, 359, 382, 385, 387, 397, 398, 399, 400, 412, 413, 417, 419, 420.  
 Gates, F. C. 717.  
 Gatsch 387.  
 Gaube, T. 534, 549.  
 Gaupp 449, 455, 549.  
 Gaureau 577.  
 v. Gauss-Garady 129.  
 Gay 497, 549.  
 Geay, F. 494, 554.  
 Gegenbaur 446, 498.  
 Gemchougenikow 618, 717.  
 Gemsoe 13, 275.  
 Geneau de Lamartière 707.  
 Gergens 109, 284.  
 Gesner, C. 6, 9, 15, 23.  
 Gessner 717.  
 Giacomini 16, 53, 275.  
 Giddings 618.  
 Giglioli 139.  
 Gilbert 285.  
 Gilchrist 99, 101, 111, 133, 134, 283.  
 Gill 28.  
 Gilson 40, 45, 275.  
 Giltay 679.  
 Goffin 190.  
 Goldschmidt 52, 54.  
 Goldsmith, N. G. 715.  
 Golodetz 520, 549, 557.  
 Golsborough 285.  
 Goltz 530, 541, 543, 549.  
 Goode 64, 92, 111, 123, 130, 134, 140, 285, 295.  
 Goos, H. 717.  
 Görbing 655, 717.  
 Gormley 644.  
 Gortner, R. A. 718.  
 Gotch 370, 382, 419.

- Goubaux 509.  
 Gourret 139, 140, 141, 286.  
 Gräbner, P. 730.  
 Gradmann 694.  
 Grafe 645.  
 Graff 257.  
 Graham 295.  
 Grandbesançon 286.  
 Grantianoff 300.  
 Grassi 9, 16, 19, 25, 26, 28, 30, 34, 50, 52, 53, 54, 65, 275, 276.  
 Gratiolet 488, 491, 549.  
 Gray, J. 717.  
 Greeff 319, 322, 325.  
 Greene 263, 296.  
 Gribojedow 544, 549.  
 Griffon, E. 717.  
 Grimpe-Wagler 301.  
 Groom, P. 717.  
 Groß 502, 503, 549.  
 Grote 300.  
 Gruvel, A. 286.  
 Gudger 104.  
 Guettard 600.  
 Gueylard 109, 284.  
 Guldenstaedt 7.  
 Gundlach 321.  
 Günther 9, 28, 149, 276, 300.  
 Gurney 316, 325.  
 v. Guttenberg 692, 693, 694, 717.  
 Haberlandt, F. 419, 576, 577, 678, 679, 717, 718.  
 Haeckel 86.  
 Haempel 13, 47, 276, 300.  
 Hafkesbring 406.  
 Hagen, F. 718.  
 Hales, Stephan 600.  
 Halket, A. C. 718.  
 Hall, T. S. 276.  
 Hammarsten 441, 549.  
 Hamperl 529.  
 Handowsky 489, 490, 549.  
 Hankinson 78, 91.  
 Hanko 270, 300.  
 Hannig, E. 718.  
 Hansen 412, 419.  
 Hansteen-Cranner 642, 643, 718.  
 Happel 357.  
 Hardaker, P. 718.  
 Harms 319, 325, 462, 496, 549.  
 Harnack 533, 549.  
 Harris 409, 422, 706, 718.  
 Harron, L. G. 282.  
 Hartmann, F. 517, 549.  
 Harvey, E. N. 409, 419.  
 Hase 466.  
 Hasselbring, H. 718.  
 Hathaway 260, 300.  
 Hawkins, L. 722.  
 Hayoz, C. 718, 730.  
 Hecht 505, 550.  
 Heckel 9, 16.  
 Hefford, A. E. 165, 289.  
 Heidenhain 448, 453, 455, 456, 457, 458, 459, 460, 474, 481, 528, 550.  
 Heidrich 229, 295.  
 Heil 677, 718.  
 Heim 52.  
 Hein, W. 276.  
 Heinbecker 331, 385, 400, 412, 419.  
 Heincke, F. 9, 45, 48, 120, 126, 135, 153, 156, 159, 160, 178, 228, 245, 268, 270, 285, 289, 295, 300, 301.  
 Heinen 295.  
 Heinricher 705, 719.  
 Helt, H. 138, 286, 407.  
 Helland-Hansen 198, 202, 295.  
 Hellriegel, H. 601, 647.  
 v. Hempel, O. 467.  
 Henderson 609, 719.  
 Henking, H. 94, 95, 96, 160, 197, 238, 283, 289, 295, 296.  
 Henle 496.  
 Henneguy, M. 416.  
 Henrici, M. 619, 620, 697, 719.  
 Hensche, A. 550.  
 Hensen, V. 289, 296.  
 Henshall 91, 283.  
 Henslow 601, 719.  
 Herbst 315, 321, 325.  
 Herdman 266.  
 Hering, E. 1, 349, 353, 358, 377, 419.  
 Hermann 394.  
 Hermes, O. 9, 16, 17, 24, 50, 63, 276.  
 Herre, A. W. C. T. 276.  
 Herrmann 503.  
 Herrick 312, 325.  
 Herter 257, 300.  
 Hertling 118, 121, 285.  
 Hertwig, G. 52, 321.  
 Herwig 25, 276.  
 Hesse, R. 506.  
 Hesselink, E. 719.  
 Hesselman 706.  
 Heuser, O. 550.  
 Heuser, W. 618, 689, 719.  
 Heuss, E. 531, 550.  
 van der Heyde 354, 366, 419.  
 Heynold 550.  
 Hibbard, P. L. 719.  
 Hickling 236, 237, 296.  
 Hildebrand, P. 276.  
 Hill 328, 333, 335, 347, 348, 419.  
 Hilzheimer, M. 467.  
 Hind, H. J. 123, 126, 130.  
 Hinkelmann 23, 24, 25, 276.  
 Hintner 373.  
 Hirschberg 378, 425.  
 Hjort 6, 28, 31, 86, 111, 126, 171, 197, 198, 199, 202, 210, 221, 224, 225, 226, 231, 240, 246, 276, 289, 296, 301, 322, 323, 325.  
 Hoagland 612, 719.  
 Höber 351, 419, 638, 645, 719.  
 Hochreutmer, P. 276.  
 Hoek 233, 234, 245, 270, 296.  
 Hofer 51, 243, 257, 300.  
 Hofmann, C. 719.  
 van't Hoff 563, 564, 594, 596.

- Hoffmann, P. 359, 366, 386, 387, 388, 393, 403, 412, 419, 506, 550.
- Höfler 563, 565, 566, 585, 610, 719.
- Hohnbaum-Hornschuch, R. 15, 276.
- Holle 620, 637, 719.
- Holmgren, E. 529, 550.
- Holt 87, 98, 102, 112, 120, 123, 136, 150, 152, 196, 235, 238, 285, 289, 293, 296.
- Holtermann, K. 702.
- Homma, H. 550.
- Hopkins 334.
- Hoppe-Seyler 492.
- Horn 651, 719, 726.
- Howes, F. 190.
- Hoyer 441, 550.
- Hsiang-Ch'uan-Hou 509, 515, 550.
- Hubbs, C. L. 149.
- Huber, B. 461, 550, 618, 638, 657, 661, 663, 670, 673, 674, 701, 706, 710, 719.
- Huifeld-Kaas, H. 94, 276, 283, 300.
- Hulett 654.
- Hunt 369, 381, 423.
- Huntsman, A. G. 300.
- Hurynowicz 416.
- Hyman 306, 325.
- Iljin, W. S. 616, 620, 621, 622, 623, 624, 640, 641, 649, 650, 685, 686, 687, 691, 719, 720.
- Inouye 357.
- Irmscher 678, 720.
- Isayama 406, 419.
- Ishikawa 367, 383, 407, 420.
- Iwanoff, B. A. 601, 602, 603, 615, 647, 654, 673, 720.
- Iwanow 663.
- Jacobi 9, 15, 16, 17, 20, 24, 51, 276.
- Jacobson 157, 263, 289, 296.
- Jaeger, S. 300.
- Jaxton 636.
- Jeffreys, H. 720.
- Jenkins, J. T. 300.
- Jensen 111, 112, 285, 293, 296.
- Jespersen 152, 289.
- Jess, P. 550.
- Jinnaka 339, 340, 348, 420.
- Jiresova, M. 550.
- Johannsen, A. C. 28, 127, 153, 157, 160, 162, 169, 183, 188, 211, 229, 259, 263, 276, 285, 289, 290, 296, 300.
- Johansson, N. 720.
- Johnson 83, 283, 550.
- A. 323.
- Johnstone 171, 188, 290, 300.
- de Jonge, D. 514, 550.
- Jord 118.
- Jordan 69, 91, 101, 149, 268, 276, 285, 301, 369, 420.
- Jorgensen 597, 728.
- Joseph, N. 550.
- Judin 390, 420.
- Junghuhn 702, 720.
- Junius 448, 449, 455, 457, 550.
- Jürgensen, E. 550.
- Kahn 373, 418.
- Kamerling 593, 626, 667, 685, 701, 705, 706, 720.
- Kapelkin 437.
- Kast, A. 533, 550.
- Katheriner 89.
- Katz, J. R. 720.
- Kaup 28.
- Kaun 427, 550.
- Kearney, T. H. 720.
- Keeton, R. W. 550.
- Keilhack 153, 290.
- Keith, A. 550.
- Keller 672, 688, 689, 697, 706, 720.
- Kemp 311, 315, 316, 318, 325.
- Kendall 541, 276, 282.
- Kennedy 28.
- Kerl 593, 594, 600, 626, 668, 720.
- Kershaw, G. A. 277.
- Kessler 7, 130.
- Kihlmann, A. O. 720.
- Kindermann, V. 721.
- Kingsley 146, 286.
- Kiock 282, 283.
- Kishinouye 145, 286.
- Kisselew 606, 614, 721.
- Kisser 642, 643.
- Kitahara 147.
- Kittsteiner 531, 550.
- Klaar, J. 524, 550.
- Klein 454, 555.
- Kner 9, 16.
- Knight 585, 624, 628.
- Knipowitsch, N. 117, 190, 222, 293.
- Kobert, E. 551.
- Kochanovsky, L. 721, 724.
- Kodera 339, 420.
- Kohl 577, 593, 601, 603, 615, 678, 721.
- Kohlrausch 333, 396, 420.
- Koketsu, R. 721, 722.
- Kolkunow 688, 721.
- Kölliker 432, 433, 437, 495, 496, 501, 505, 551.
- Kolmer 367, 400.
- Kolossow, A. 551.
- Kommerell, E. 604, 605, 721.
- Konstantinow, P. N. 721.
- Kopstein 319, 325.
- Korkisch 531, 551.
- Kornfeld, W. 551.
- Kormann, B. 536, 551.
- Kossel, A. 551.
- Kossmann, R. 508, 509, 551.
- Kotte, H. 721.
- Krabbe, G. 595, 721.
- Kramp, P. L. 210, 211, 290, 297.

- Krasnosselsky 619, 721, 724.  
 Kraus 73, 282, 582, 690, 721.  
 Krause 496, 522.  
 Kreglinger 547.  
 Krehl 516.  
 Kreindler 347, 420.  
 Krisch 129, 286.  
 Krogh II.  
 Kröyer, H. 24, 29, 277.  
 Krüger 290.  
 Kuijper, J. 721.  
 Krukenberg 518, 519.  
 Krumbach 306.  
 Kükenthal 306.  
 Kulczycki, W. 553.  
 Kümmler 614, 721.  
 Kuntz 101.  
 Kuznitzky, E. 551.  
 Kwanjiro-Kodama 551.  
 Kyle 153, 243, 290, 297, 301.  
  
 Labat 321.  
 Labonté, H. 283.  
 Lacépède 123.  
 Laidlaw, C. G. 624.  
 Lakon 663.  
 Lamais 535, 551.  
 Lanczos 372, 422.  
 Landau 290.  
 Landauer 175.  
 Landois 290.  
 Lang 320.  
 v. Langendorff 386, 420.  
 Langier, H. 416.  
 Langlois 554.  
 Langley 432, 445, 479, 542, 551.  
 Lans 425.  
 Lanza, D. 721.  
 Lapidique 332, 337, 338, 342, 346, 347, 353, 360, 361, 395, 397, 398, 408, 410, 412, 420, 421.  
 Laurentius 491.  
 Lauterborn, R. 175, 290.  
 Lavrand 533, 551.  
 Lawrence 706, 718.  
 Lea, E. 29, 65, 277.  
 Lebedincev, E. 650.  
 Lebram 505, 551.  
 Leclerc 535, 551.  
 — du Sablon 601.  
 Lee 290, 643, 721.  
 Leeuwenhoek 6, 15.  
 Légendre 309, 325, 346, 347, 398, 420.  
 Leguats 320.  
 Leitgeb, H. 601, 614, 624.  
 Leineweber 359, 410, 421.  
 Lenbuscher 518, 519, 551.  
 Lengerken, H. 438, 439, 440, 551.  
 Leonhardt, E. E. 10, 48, 277, 301.  
 Lepeschkin, W. 571, 611, 612, 615, 646, 721, 722.  
 Lepori 53, 277.  
 Leth 17.  
 Leube 534.  
 Levin 357, 421.  
 Lewis 366, 412, 421.  
 Leydig 427, 446, 450, 455, 460, 461, 481, 501, 502, 503, 551.  
 Leyton 331, 421.  
 Liddel 357, 393, 417.  
 Lidforss 598, 722.  
 Lieblein, V. 516, 551.  
 Liebreich 517, 520, 551, 552.  
 Liepmann 501, 552.  
 Lifschütz, J. 517, 548, 552.  
 Lillie, F. R. 394, 396, 397, 421.  
 Limborg, H. 277.  
 Lindes, L. 277.  
 Linné 15.  
 Linsbauer 340, 374, 385, 421, 605, 614, 650, 722.  
 Linser 517, 518, 519, 520, 532, 535, 552.  
 List 442, 552.  
 Livingston, B. E. 574, 622, 627, 628, 647, 652, 680, 692, 707, 722.  
 Lloyd 575, 583, 603, 614, 615, 625, 626, 627, 670, 702, 722, 723.  
 Lo Bianco 149, 150, 247.  
 Lodholz 371, 421.  
 Loeb 82, 257, 259, 261, 263, 301, 552.  
 Loeschke, H. 552.  
 Loewi, O. 368, 377, 421, 491.  
 Loewy, A. 483, 552, 558.  
 Lofffield, J. V. G. 582, 583, 593, 594, 597, 668, 715, 723.  
 Löhner, L. 538, 539, 540, 552.  
 Lombardo, G. 552.  
 Long 694, 695, 723.  
 Lönnerberg, A. J. E. 203, 220, 283, 297.  
 Löw 620, 723.  
 Löweneck 652, 723.  
 Lübbert, H. 7, 52, 277, 290, 299.  
 Lucas 339, 348, 370, 385, 387, 390, 391, 395, 422, 421.  
 Luchsinger 524, 530, 531, 541, 552.  
 Lundberg 24, 277.  
 Lüneburg, E. 552.  
 Lunghetti 508, 509.  
 Lütken 134, 146, 301.  
 Lutz 374, 421.  
 Lyon 257.  
 Lydell, D. 284.  
 Lyundström, A. 722.  
  
**Mackuth, B.** 350, 422.  
 Mc Clendon, J. F. 422.  
 Mc Culloch 134, 195, 247.  
 Mc Dugal 575, 580, 694, 695, 723.  
 Mc Intoch 120, 152, 222, 244, 293, 297, 301.  
 Mc Lean 680, 724.  
 Mc Queen 368, 401, 422.  
 Mc William 368, 422.  
 Maertz 535, 551.  
 Maggi 15.  
 Magnus, A. 6, 15, 386, 388, 422.  
 Maier, H. N. 297.  
 Maige 645.  
 Maillefer 341, 422.  
 Mairet, A. 552.



- Maki 552.  
Malm 126, 136, 245, 249.  
Malmgren, A. J. 9, 277.  
De Man 316, 325.  
Mangin 602.  
Mangold, O. 257.  
Mansfeld 372, 379, 422.  
Marcus 13, 277.  
Maresca 109, 284.  
Marey 379.  
Margolies 501, 552.  
Marion 87, 129, 140, 243.  
Marks, P. 552.  
Marukawa 13, 47.  
v. Martens 321, 325.  
Mars 258.  
Marhsimow 7.  
Masterman 119, 151,  
153, 174, 177, 179,  
180, 182, 183, 186,  
290, 293, 297.  
Matthews, J. D. 105, 399,  
422.  
Maurer 427, 428, 430,  
433, 436, 437, 438,  
439, 498, 552.  
Mavrojannis, A. 552.  
Maximow 648, 657, 663,  
667, 683, 684, 706,  
709, 723, 724.  
Maximow-Yapp 618.  
Maximtschuk, L. P. 724.  
Maxwell, H. E. 301.  
Mayer, P. 441, 633.  
Mayor 266, 403, 410, 422.  
Mayr, F. 724.  
Mazza 16, 52, 53, 54,  
277.  
Meek, A. 9, 23, 27, 38,  
39, 61, 67, 70, 75,  
86, 91, 93, 101, 103,  
105, 111, 114, 115,  
118, 120, 121, 145,  
146, 150, 153, 160,  
189, 193, 195, 221,  
237, 242, 249, 277,  
285, 290, 301, 308,  
313, 335.  
Meisenheimer 463, 464,  
465, 552.  
Meissner 532.  
Melczer 511, 553.  
Mellner 11, 277.  
Mendiola, N. B. 724.  
Merk, L. 441, 442, 443,  
472, 553.  
Merkenschlager 655, 724.  
Metzger 22, 48, 277.  
Metzner 444, 445, 446,  
515, 531, 539, 553.  
Meijer, W. H. F. 394, 422.  
Meyer 598, 724.  
Meyerson, J. 421.  
Meyns, R. 553.  
Mez 705, 724.  
Michael 78.  
Michaelis, L. 724.  
Mielck, W. 119, 156,  
177, 180, 182, 288,  
291, 297.  
Milewsky, N. 291.  
Miller 628.  
Milne-Edwards 308, 320.  
Mina, J. 724.  
Minassian 678, 725.  
v. Minden, M. 724.  
Mines 370, 407, 422.  
Mislawsky 413, 422.  
Miyoshi 680, 724.  
Mladenowitsch 503, 553.  
Möbius 15, 17, 45, 120,  
126, 277, 301.  
v. Mohl, H. 601, 624, 724.  
Mohr 95, 109, 284, 291,  
301.  
Molander, A. R. 291.  
Molin 26, 277.  
Molisch, H. 624, 724.  
Molz, F. J. 724.  
Mondini 15, 277.  
Monfort 655, 672, 681,  
697, 698, 724, 725.  
Monhaghan 188.  
Monod 316, 325.  
Monti 15, 277.  
Montuori, A. 553.  
Moog, O. 553.  
Moore, A. R. 266, 385,  
387, 403, 422.  
Moreau, E. 301.  
Moreira 320, 325.  
Mortensen 291, 311, 325.  
Mosher 78.  
Mosso 263.  
Moura-Campos, F. de  
422.  
Müenschler, L. C. 642,  
725.  
Muhm 342, 421.  
Müller 593, 725.  
— Johann 377, 440, 553,  
558.  
— O. F. 6, 15, 277.  
Munk 544.  
Munkelt 655, 717, 725.  
Münnich 412, 422.  
Murray 86, 197, 322, 323,  
301, 325.  
Naegeli 563.  
Nagel 446, 531.  
Nansen 111, 198, 285.  
Nawrocki 541, 542.  
Negelein 604, 605.  
Neger, F. W. 663, 725.  
Neresheimer 13, 47.  
Nernst 570.  
Nestler, A. 725.  
Netolitzky 493, 553.  
Neumann-Reichardt, E.  
725.  
Newton 636, 725.  
Nicoglu 444, 448, 453,  
454, 455, 457, 459,  
460, 553.  
Nicolai 359, 422.  
Nicolic 605, 644, 646,  
725.  
Nielsen-Ehle 678, 725.  
Nilsson 9, 23, 24, 26,  
109, 149, 277, 285.  
Niewenglowsky, G. H.  
286.  
Nitsche 278.  
Nierenstein 447, 450,  
451, 452, 453, 455,  
458, 459, 460, 482,  
483, 553.  
Nobbe 601.  
Noll, F. 445.  
Nordgaard, O. 291.  
Nordhausen, M. 725.  
Nordmann 130.  
Norquist, O. F. 9, 13, 14,  
16, 17, 25, 27, 41,  
46, 52, 54, 278, 297,  
301, 553.  
Novaro 488, 553.  
Nufer 243, 282, 297.  
Nussbaum 462, 480, 553.  
Nyström 25, 46, 48, 281.

- Oinuma 386.  
 Olavson 149.  
 Olivier, G. 278.  
 Olmstedt, I. M. D. 386.  
 Opiales 6.  
 Orbeli 354, 359, 413, 422.  
 Orlandi 508.  
 Orsenigo 52, 278.  
 Ortmann 320, 325.  
 Herzog v. Ossada 139.  
 Osterhout 409, 422.  
 Ostroumow 541.  
 Ostrovski, M. K. 720.  
 Ostwald 608.  
 Otis, Ch. H. 676.  
 Ott 543.  
 Otterström 297.  
 Owen 355, 359.  
 Oxner 438, 439, 440, 553.  
  
 Packard 16, 278.  
 Paget 42, 278.  
 Paine 612.  
 Pallas, P. S. 130.  
 Palmén 25, 278.  
 Parker, W. N. 257.  
 Parona, C. 286.  
 Parr 260, 301.  
 Parrisius, W. 554.  
 Paris 509.  
 Paspas 356, 357.  
 Patrik-Browne 321.  
 Paulicki 454, 554.  
 Paulini 6, 15, 278.  
 Paulsen, E. 554.  
 Pautanelli 598.  
 Pavesi 139, 140, 286.  
 Pawlowsky, E. 554.  
 Pearse 320.  
 Peirce, G. J. 717.  
 Pikelharing 341, 422.  
 Peletier, Magendie 488.  
 Pereira, I. R. 365, 424, 487, 554.  
 Pertz, D. F. M. 605, 624, 627.  
 Pes 519, 554.  
 Peserico, E. 554.  
 Pessin, L. 725.  
 Pesta 315, 326.  
 Petersen 17, 18, 19, 20, 21, 28, 46, 51, 147, 152, 153, 160, 173, 184, 198, 229, 278, 289, 291, 296, 297.  
 Petit, A. 494, 554.  
 Petrequin 535, 554.  
 Petterson, O. 127, 297.  
 Pézard, A. 423.  
 Pfeffer, W. 563, 564, 565, 571, 725.  
 Philippeaux 509.  
 Phisalix 447, 477, 488, 490, 492, 554.  
 Picot 554.  
 Pictet 261.  
 Piemeisel 648, 695, 727.  
 Pierotti 487, 554.  
 Pietschmann 236, 297.  
 Pilliet 508.  
 Pinkus 499, 500, 511, 520, 521, 524, 527, 554.  
 Pisarew, W. E. 725.  
 Planck 604.  
 Planner, H. 554.  
 Plato 512, 554.  
 Plaut, R. 554.  
 Pléville 123.  
 Plinius 6, 9, 14, 139.  
 Poeppig 321, 322.  
 Pogojeff 437.  
 Politzer 611, 725.  
 Pollaci, G. 577, 580, 601.  
 Pond, I. E. 411, 412, 423, 725.  
 Pool, R. J. 707.  
 Poster 390.  
 Poulsen 310, 326.  
 Powers, E. B. 264, 266, 267, 268, 301, 302, 267, 268, 301, 302.  
 Pràt 678, 725.  
 Pratt 331, 371, 372, 373, 423.  
 Pridoux 266.  
 Prince, E. E. 120, 247, 293, 297, 301.  
 Pringsheim, E. G. 678.  
 Priestley, J. H. 721.  
 Pröscher, F. 487, 555.  
 Pugliese, A. 555.  
 Puriewitsch 645, 725.  
 Purkinje 405.  
 Pybus 293.  
 Querido 365, 423.  
 Quinton 263.  
 Raffaële 34, 98, 99, 111, 194, 237, 278, 284, 285, 293, 297.  
 Ranumler 27.  
 Rammner 37, 278.  
 Ranvier 496, 520.  
 Rathbun 320.  
 Rathke 6, 15, 279, 493.  
 Rauch 95, 284.  
 Rauther, M. 284, 502, 503, 555.  
 Redeke, H. C. 153, 172, 186, 291, 292, 297.  
 Redi 6, 15, 42, 279.  
 Reed 429, 498, 555, 642, 643, 644, 647, 725.  
 Reede, W. 726.  
 Reeves 97, 284.  
 Rees, B. 716.  
 Regan, T. 66, 282, 293, 301.  
 Reibick 156, 157, 158.  
 Reichard 153, 154, 160, 162, 165.  
 Reid, W. 369, 373, 381, 423, 431, 436, 437, 440, 555.  
 Reighard, J. 69, 71, 78, 282.  
 Reinbach 440, 553.  
 Reinganum 654.  
 Reinitzer, F. 725.  
 Reisch 392, 423.  
 Remane, A. 301.  
 Remotti 256, 268, 301.  
 Remmler 360, 423.  
 Renner, O. 563, 565, 569, 570, 571, 573, 574, 576, 622, 627, 628, 654.  
 Retzius, G. 429, 433, 436, 555.  
 Ribbert 504, 555.  
 Richards 410, 423.  
 Richardson 300.  
 Richardson, R. E. 91, 97.  
 Richter 352, 425, 645.  
 Ricôme, H. 725.  
 Ringer 263.  
 Rippel, A. 618.  
 Risso 105, 189, 323.  
 Ritter 535, 555.  
 Rizzolo, A. 423.  
 Robin 34.

- Rodier 263.  
 Roger, J. 555.  
 Röhmman 514, 515, 516,  
 517, 518, 519, 555.  
 Römer, F. 301.  
 Rondelet 6, 15.  
 Roosevelt, B. B. 279.  
 Rosa 636, 726.  
 Rosenberg, O. 355, 360,  
 373, 423, 697.  
 Rosenfeld, G. 518, 555.  
 Roth, E. 301.  
 Rothberger 367, 423.  
 Roule, L. 89, 140, 143,  
 267, 287.  
 Rübel 707.  
 Rudolph 577, 578, 580,  
 581.  
 Ruhland 655, 699, 700,  
 726.  
 Ruppel, W. 555.  
 Russel 228, 259, 297, 301.  
 Rutter, C. M. 263.  
 Rybin 644, 724, 726.  
 Ryder 94, 105, 107, 133.  
 v. Rysselberghe 595,  
 726.  
 Rywosch, S. 726.
- Saalfeld 501, 555.  
 Sabinin, D. A. 726.  
 Sachs, J. 561, 609, 642,  
 726.  
 Saemundson, B. 227,  
 298.  
 Sagemehl 66.  
 Salisbury, E. J. 726.  
 Salviano 6.  
 Sampson 644, 675, 707.  
 Sancassini 15.  
 Sandemann 27.  
 Sandmann 172, 173, 298.  
 Santucci 308, 326.  
 Sanzo 140, 141, 145, 287.  
 Sars, G. O. 123, 126, 298.  
 Saunders, A. R. 86, 628.  
 Saurén 24.  
 Saussure 320.  
 Saxton, B. 717.  
 Sayre, J. D. 562, 640,  
 641, 726.  
 Sarch, G. W. 726.  
 Schäffer 12, 279.
- Schaffer, J. 429, 430,  
 431, 436, 495, 496,  
 498, 499, 500, 501,  
 503, 504, 505, 529,  
 555.  
 Schanderl 670, 690, 726.  
 Scheer 531, 556.  
 Scheibe 689, 703, 704,  
 726.  
 Schellenberg, H. C. 311,  
 613, 326.  
 Schellong 359, 423.  
 Scheminsky 611, 725.  
 Scheuring, L. 136, 157,  
 260, 282, 286, 298, 301.  
 Scheunert, A. 555.  
 Schick, F. 555.  
 Schiefferdecker 495, 496,  
 497, 505, 521, 523,  
 524, 525, 526, 536,  
 537, 555.  
 Schiemenz 9, 10, 257,  
 284, 298, 301, 302.  
 Schilf, E. 556.  
 Schimper, A. F. W. 665,  
 675, 680, 684, 685,  
 700, 702, 705, 709,  
 726.  
 Schlegel 315.  
 Schlieper 263.  
 Schlüser 15, 279.  
 Schmaltz 328, 423.  
 Schmassmann 10, 71,  
 72, 94, 282, 284.  
 Schmetz 633, 640, 641,  
 645, 726.  
 Schmidt, J. 6, 7, 8, 13,  
 19, 26, 28, 29, 30,  
 32, 33, 34, 37, 39,  
 40, 44, 52, 55, 56,  
 57, 58, 59, 60, 62,  
 63, 64, 65, 107, 108,  
 112, 152, 177, 213,  
 216, 220, 229, 233,  
 234, 235, 237, 238,  
 239, 244, 245, 249,  
 259, 279, 280, 284,  
 298.  
 Schmitt 404, 406, 407,  
 423.  
 Schmucker, Th. 646.  
 Schnakenbeck, W. 174,  
 175, 317, 326.
- Schneider, G. 11, 25, 26,  
 46, 52, 94, 95, 280,  
 281, 284, 298.  
 Schneider, K. C. 437, 556.  
 Schnorr 126.  
 Schoch 22, 280.  
 Schönlein 360, 411, 423.  
 Schorn 668, 726.  
 Schreiber, E. 726.  
 Schreiner 429, 430, 433,  
 434, 435, 436, 556.  
 Schreitmüller, W. 11, 78,  
 280, 282.  
 Schröder, B. 427, 556,  
 621, 647, 651, 726.  
 Schtscherbakoff 413,  
 422.  
 Schuberg, A. 556.  
 Schuhmacher 436.  
 Schüller, J. 385, 423.  
 Schultz, A. 280.  
 Schultz, P. 448, 450,  
 455, 478, 556.  
 Schultze, M. 437, 556.  
 Schulz, F. N. 532, 556.  
 Schulze 257.  
 Schulze, O. 556.  
 Schulze, E. 517, 556.  
 Schulze, F. E. 438, 442,  
 443, 556.  
 Schumacher 501, 556.  
 Schweizer Fischerei-Zei-  
 tung 7.  
 Schwendener 593, 613.  
 Schwenkenbecher 533,  
 556.  
 Scott 263, 264, 283.  
 Seale 7, 280.  
 Seeger 705, 726.  
 Seek 449, 455, 556.  
 Selbie 315, 326.  
 Seligo 17, 19, 51, 109,  
 280.  
 Sella, M. 140, 143, 287.  
 Semper, K. 302.  
 Sen, B. 350, 423.  
 Senebier, J. 600.  
 Senn, G. 707, 726.  
 Sennebogen 9, 15, 16,  
 280.  
 de Serres, M. 139, 302.  
 Seurat 319, 326.  
 Seybold, A. 559, 573,  
 581, 616, 618, 627

- 635, 660, 661, 665,  
670, 671, 673, 676,  
677, 683, 685, 687,  
688, 689, 694, 703,  
726.  
Shantz, H. L. 622, 648,  
652, 670, 695, 705,  
720, 727.  
Shardakoff, V. S. 727.  
Sharlit 531, 556.  
Shelford, V. E. 250, 257,  
261, 264, 266, 267,  
268, 302.  
Shemtshusnikow, E.  
727.  
Sherrington 331, 386,  
424, 542.  
Shillitoe, A. 550.  
Shive 652, 722.  
Shreve, E. B. 577, 627,  
637, 651, 668, 669,  
678, 679, 680, 695,  
696, 705, 722, 727.  
Siebert, K. 517, 556.  
v. Siebold, C. T. 6, 9, 15,  
17, 52, 174, 280, 302.  
Siedamgrotzky 503, 556.  
Silikowa, A. 723.  
Simonova 685, 723.  
Sjöberg, H. R. A. 302.  
Skene, M. G. 728.  
Skramlik 405, 406, 424.  
v. Slogteren, E. 605, 645.  
Smirnow 263, 302.  
Smith 165, 171, 282, 290,  
298.  
— H. B. 728.  
— F. 535, 556.  
Smitt 85, 104, 149, 238.  
Snell, K. 728.  
Sotnitschewsky 516, 517,  
556.  
Sowton 386, 424.  
Spalding 695, 723, 728.  
Spallanzani 6, 15, 280.  
Speranskaja-Stepanowa  
E. N. 556.  
Spina 469, 473, 474, 557.  
Spitta 533, 556.  
Spoehr 695, 723, 728.  
Sprinz, O. 557.  
Stahl, E. 580, 624, 645,  
679, 697.  
Stälfelt, M. G. 582, 583,  
584, 585, 587, 588,  
589, 590, 591, 593,  
594, 596, 606, 608,  
619, 624, 625, 629,  
640, 641, 668, 670,  
728.  
Starks 285.  
Stearn 89.  
Steinberger 640, 728.  
Steinbrinck 620, 728.  
Steiner, K. 557.  
Steinhausen 338, 424.  
Steinmann, P. 71, 72, 94,  
257, 282, 284, 302.  
Stella, G. 554.  
Steman 280.  
Stengel, R. 557.  
Stenström, K. 728.  
Stephenson 322, 323.  
Stern 512, 513, 515, 557.  
Steuber, M. 555.  
Steuer 138, 143, 144,  
259, 287.  
Sticker 520.  
Stiles 597, 728.  
Stocker, O. 661, 662,  
663, 664, 665, 669,  
670, 672, 673, 677,  
679, 681, 683, 691,  
697, 698, 699, 706,  
709, 710, 711, 712,  
729.  
Stöhr 505.  
Stoklasa, J. 729.  
Storrow, B. 293.  
Strabo 139.  
v. Strakosch, S. 707.  
Straub 368, 424.  
Stricker, S. 469, 473, 474,  
557.  
Strodtmann 119, 120,  
157, 160, 169, 176,  
210, 263, 288, 295,  
298, 302.  
Strömman 65, 280.  
Strubberg 9, 40, 41, 42,  
43, 44, 215, 280, 299.  
Strugger, S. 640, 643,  
645, 729.  
Strughold 388, 424.  
Studnicka 428, 429.  
Sulze, W. 385, 424.  
Sumner, F. B. 263.  
Sund 223, 299.  
Sundevall 9, 16, 24, 300.  
Surbeck, G. 302.  
Sykes, M. G. 729.  
Symes 370, 424.  
Syrski 9, 15, 129, 280.  
von Szily, A. 557.  
Tachan, H. 557.  
Tait 380, 424.  
Talbert, G. A. 531, 557.  
Talke 456, 557.  
Tanaka, S. 280.  
Tandler 493, 494, 557.  
Tåning 247, 248, 249,  
250.  
Tarchetti 456, 557.  
Tatcher 644.  
Tchahotine 612.  
Tempel, M. 557.  
Théodoresco 646.  
Tereg, J. 533, 557.  
Tereschenko 72, 75, 283.  
Tesch 51, 53, 119, 120,  
124, 172, 186, 280,  
292, 299.  
Thatcher 682, 683, 729.  
Thielemann 194, 216,  
220, 228, 293, 299.  
Thielmann 601, 602, 603,  
615, 720.  
Thienemann, A. 175,  
293.  
Thoday, D. 582, 592, 620,  
729.  
Thompson 135, 225, 239,  
265, 299.  
Tichborne 534, 557.  
Tiemann 359, 423.  
Tierny 369, 381, 423.  
Tigerstedt 544.  
Timofejew 618.  
Timiriazeff, K. A. 729.  
Titschak, E. 284.  
Todd, R. A. 299.  
Tölg 493, 557.  
Tomkins 647, 729.  
Tower, Sheldon 331, 423,  
424.  
Tracy 133.  
Transeau, E. 729.  
Trelease, S. F. 582, 729.  
Trendelenburg 382, 383,  
385, 424.

- Tröndle 611, 612, 615, 729.  
 Trümpy 531, 552.  
 Trybom, F. 17, 25, 26, 46, 47, 52, 280, 281, 293.  
 Tschermak 366, 424.  
 Tschirch, A. 620, 663.  
 Tschlanoff, F. 557.  
 Tulaikow 649, 729, 730.  
 Tumanow, J. J. 618, 619, 633, 634, 635, 636, 637, 649.  
 Turesson 710, 730.  
 Turner 84, 112, 283, 285.  
 Tyndall 645.  
 v. Ubisch, G. 37, 38, 281.  
 v. Uexkill, G. 382, 394, 410, 424.  
 Uttien, H. 719.  
 Ulehla, V. 575, 580, 730.  
 Umrath 330, 348, 355, 358, 360, 374, 384, 385, 387, 389, 391, 394, 401, 404, 408, 409, 424.  
 Unger, F. 600.  
 Unna 520, 532, 557.  
 Ursprung, A. 563, 567, 598, 599, 602, 603, 610, 630, 633, 730.  
 Uyeno 479, 480, 557.  
 Vaillant 27, 42, 281.  
 Valenciennes 123, 139.  
 Vallin 13, 14, 41, 46, 54, 278.  
 Vallisneri 6, 15, 281.  
 Vanhöffen 316, 326.  
 Veach 365, 424.  
 Veil, C. 346, 410, 412, 421, 529, 557.  
 Velley 370, 424.  
 Verrill 320, 326.  
 Verworn 1, 350, 368, 371, 387, 424.  
 Veszi 370, 425.  
 Vetochin 374, 425.  
 Viersma 346, 425.  
 Virchow, R. 16.  
 Voeltzkow 493.  
 Vogel, I. C. W. 281.  
 Vogel, P. 425.  
 Vogt, Carl 427, 300.  
 Volckart, A. 730.  
 Volkens, G. 620.  
 Vollmer 455, 557.  
 De Vries, H. 563, 566, 637, 730.  
 Vulpian 487, 541, 543, 544, 557.  
 Wagler, E. 75.  
 Walter, A. 558.  
 Walter, E. 6, 9, 10, 11, 22, 23, 48, 49, 50, 51, 281, 302.  
 Walter, H. 564, 565, 571, 575, 580, 639, 647, 657, 660, 662, 663, 665, 671, 684, 698, 730.  
 Wang 352, 425.  
 Warburg 604, 605, 730.  
 Ward, H. B. 262.  
 Warming, E. 680, 730.  
 Wastl 350, 390, 425, 480, 558.  
 Wasteney 261, 301.  
 Waymonth 555.  
 Weaver, J. E. 715.  
 Weber, M. 56, 281, 302, 495, 536, 558.  
 Weber, C. A. u. F. 583, 614, 624, 637, 640, 641, 643, 645, 668, 729, 731.  
 Weidmann 501, 552.  
 Weigold 215, 299.  
 Weichselbaum, W. 552.  
 Weiss 449, 558.  
 Wellenberg, J. 558.  
 Wells 261, 264, 266, 267, 302.  
 Welsh 101, 284.  
 Wendt 495.  
 Werner 21.  
 Wetzel 705, 731.  
 van der Wey, G. H. 661.  
 Wiegand, K. W. 731.  
 Wiedemann 96, 284.  
 Wiedersheim, R. 467, 558.  
 Wieland, H. 490, 491, 558.  
 Wiesner 577, 578, 601, 602, 609, 615, 647, 654, 678, 731.  
 Wiggans, R. G. 731.  
 Wikie, S. 731.  
 Wilbrand, E. 554, 558.  
 v. Willemoes-Suhm 319.  
 Willer, A. 95, 284.  
 Willey 319.  
 Williams, H. B. 416.  
 Williamson, H. C. 34, 125, 152, 247, 281, 293, 307, 312, 326.  
 Wilson, W. E. 98.  
 Wimpfheimer, C. 558.  
 Winkler, K. 544, 545, 558, 598, 731.  
 Winterstein, Hans 3, 11, 281, 330, 378, 379, 425.  
 Witchet 130.  
 Withman 247.  
 Witschi 52, 54, 281.  
 Wittich 476.  
 Wollaston 136, 286.  
 Wollebaek 311, 326.  
 Wollny, E. 601.  
 Woltereck, A. 293, 302.  
 Wunder 108.  
 Wundsck 13, 281.  
 Yamada, G. 412, 425.  
 Yapp, R. H. 618, 657.  
 Yarrell, W. 9, 281.  
 Yunker, T. G. 731.  
 Zalesky 481, 491, 492, 558.  
 Zalinsky, R. G. 731.  
 Załinski, W. 618, 731.  
 Zalinski, W. B. 593, 594, 731.  
 Zapp 460, 461, 487.  
 v. Zeynek, R. 517, 558.  
 Zimmermann, W. 503.  
 Zollinger 702, 731.  
 Zottermann 352, 371, 383, 384, 385.  
 Zschokke, F. 460.  
 Zsigmondy, R. 731.  
 v. Zumbusch, L. 516, 558.  
 Zuntz 534, 558.  
 Zwaardemaker 386, 425.  
 Zycha 612, 731.

## Sachverzeichnis.

Die *kursiv* gesetzten Zahlen beziehen sich auf die Seitenzahlen  
von *Abbildungen*.

- |  |  |   |
|--|--|---|
| <p>Aal s. <i>Anguilla</i>.<br/> Aalbündel 23.<br/> Aalfallen 17.<br/> Aallarven 28.<br/> — Eigenbewegung 39.<br/> — Entwicklung, Metamorphose 40ff.<br/> — positiv phototaktisch und negativ heliotaktisch 41.<br/> Aalmutter s. <i>Zoarces</i>.<br/> Abburnus lucidus, Bergwanderung 71.<br/> — — Lebensweise 76.<br/> Abhängigkeit der Transpirationssysteme vom Winde s. Transpiration.<br/> Abramis, Bergwanderung 71, 72.<br/> — ballerus 76.<br/> — blicca 76.<br/> — brama, Laichen, Laichzeit, Wandern 75.<br/> — vimba, Laichen 75.<br/> — saba 76.<br/> — Verbreitung 75.<br/> Abwanderung der Makrele an die verschiedenen Küsten 127ff.<br/> — der markierten Thune aus dem Mittelmeer 144.<br/> Abyssocottus, Tiefenvorkommen 115.<br/> Acanthephyra purpurea, Tag und Nachtfänge 323.<br/> Acanthopterygii 84.<br/> Acathurus 106.<br/> Accessorische Schwimmblassenatmung 68.</p> | <p>Accessorisches Atmungsorgan 102.<br/> — — bei Welsen 80.<br/> Acerina ceruna, Verbreitung, Wanderung, Laichen 96.<br/> — — Schraetzer, Verbreitung, Wanderung, Laichen 96.<br/> Achirus faciatus, Vorkommen 185.<br/> Achselhöhlensekret 537.<br/> Ährenfische s. <i>Atherinidae</i>.<br/> Agonidae, Vorkommen, Lebensweise 115.<br/> Agonus (agonopsis) chilonsis, Vorkommen 115.<br/> — decagonus, Vorkommen 115.<br/> Agonostomus 88.<br/> Agriopus spinifer 111.<br/> Aktionsströme einereinzeln Phrenicufaser 372.<br/> Aktionsstromverlauf, Froschsartorius 384.<br/> Alles-oder-Nichtsgesetz 368ff.<br/> Alligator lucius 493.<br/> Amalopenaeus elegans, Tag- und Nachtwanderungen, Statistik, Fänge 322.<br/> — tinayrei, Tag- und Nachtfänge 323.<br/> — valens, Tag- und Nachtfänge 323.<br/> Ambassiridae 97.<br/> Ambloplites rupestris, Nestbau 91.<br/> Amblyopsidae 83.</p> | <p>Ameiurus nebulosus, Laichen, monogame Brutpflege 79, 80.<br/> Ammodytes 230.<br/> — americanus 190.<br/> — cicerellus, Vorkommen 189.<br/> — dubius 190.<br/> — lanceolatus 259.<br/> — — Verbreitung 190.<br/> — personatus 190.<br/> — tobianus, Vorkommen, Laichen 189.<br/> Ammodytidae 188.<br/> Amphioxus 28.<br/> Amphipnoidae 66.<br/> Amphipnous cuchia, Lebensweise 66.<br/> Amphisilidae 110.<br/> Anabantidae, Verbreitung, Lebensweise 102, 103.<br/> Anacathini 150.<br/> — Allgemeines 197.<br/> Anadrome Wanderbewegung bei Lobotes 92.<br/> Anadromie 54.<br/> Analdrüsen s. Talgdrüsen.<br/> — vom Maulwurf 529.<br/> Analyse des Lichtefflusses 610ff.<br/> Anarrhichidae 192.<br/> Anarrhichas latifrons 194.<br/> — lepturus 194.<br/> — lupus, Vorkommen, Laichen, Wandern 193.<br/> — minor 194.<br/> Anema, Vorkommen 196.</p> |
|--|--|---|

- Anguilla, Alter der abwandernden Aale 27.  
 — Altersbestimmung 13.  
 — Anpassung an den Salzgehalt 24.  
 — an die pelagische Lebensweise, Erweichung des Skeletts 20.  
 — aucklandi 7, 55.  
 — Aufzuchtversuche 54.  
 — Ausbildung des Wanderkleides, Zeitdauer 20.  
 — australis 7, 55, 59.  
 — bathypelagische Entwicklung der Eier 34.  
 — Beobachtung der Wanderstraßen 21.  
 — Bewegungsrichtung der Larve 35.  
 — Entwicklung der Larven 36.  
 — Erklärungsversuch für die Wanderung der Aallarven, WEGENERSche Theorie 37, 38.  
 — Fangstatistik, Weser 22, Tabelle.  
 — — mecklenburgische Seen, Mittelrhein 22, Tabelle.  
 — Farbwechsel, Wanderkleid 17, 19.  
 — Fortpflanzung, Entwicklung 14ff.  
 — fossil 38.  
 — Fundorte der Aallarven 34, Tabelle.  
 — Gewichtsabnahme 26.  
 — Gonaden, männliche, weibliche 15, 53, 55.  
 — — der aufsteigenden Aale in Dalelv und Oberrhein 47, Tabelle.  
 — Größe, Gewicht dänischer Aale 13, Tabelle.
- Anguilla, Größe der Larven 32.  
 — — Alter in Flüssen 12.  
 — — und Verbreitung der Jahresklassen von Aallarven 34, Tabelle.  
 — Größen und Gewichtsverhältnisse an Gelb- und Blankaalen aus dänischen Gewässern 20, Tabelle.  
 — Hochzeitsplätze 17.  
 — Histologisch-physiologische Vorgänge bei der Umwandlung der Färbung 20.  
 — Historisches 14.  
 — hydrographische Bedingungen für das Laichen 31.  
 — japonica 7, 55, 58.  
 — Jungaale, Alter der Montées 49.  
 — — Bergwanderung 49.  
 — — Erscheinen an der Küste 42, 44, 46.  
 — — Gewicht 46.  
 — — Größe 44.  
 — — Länge der an den Trollhättafällen aufsteigenden Aale 46, Tabelle.  
 — — Nahrungsaufnahme 45.  
 — — Pigmentierung 43.  
 — — Verhalten bei den Gezeiten 42.  
 — — Wanderzug der Montées 48.  
 — Laichwanderung 11.  
 — Laichplatz 29, 30, 33, 34, 36, 56, 58.  
 — Laichzeit 30, 31, 32, 33, 34, 36.  
 — Landwanderung 11.  
 — Länge und Geschlechtsverhältnisse der holländischen Aale 51, 52, Tabelle.
- Anguilla latirostris 55.  
 — Lebensfähigkeit, Regenerationsfähigkeit 11.  
 — Markierungsversuche 25.  
 — mauritiana 7, 55.  
 — Meereströmungen im Mittelmeer 43.  
 — Merkmale, permanente, variable 9.  
 — Metamorphose 33.  
 — mossambica 7.  
 — morphologische Veränderung, Vergrößerung der Augen 18, 19.  
 — Nahrung 9.  
 — Orientierung 12.  
 — Ovarialeier, Messungen 24.  
 — reinhardti 7, 55.  
 — rostrata, Vorkommen, Lebensweise 7, 8, 30, 33, 36, 37, 60.  
 — Sexualverhältnisse, Umterminierung 52ff.  
 — Talwanderung 20.  
 — Unterschied der Geschlechter an einer Reihe variabler Merkmale 16.  
 — Urheimat des Aalgeschlechts 38, 56.  
 — Verbleiben in Binnengewässern 13, 14.  
 — Verbreitung der Aallarven 32.  
 — Verbreitungsgebiet 7, 8.  
 — — im Indopazifik 57.  
 — Verhältnis der weiblichen und männlichen aufsteigenden Aale 50.  
 — Verteilung der fünf Anguillaarten der gemäßigten Zone 58.  
 — — — — Einfluß der Temperaturverhältnisse 59.  
 — vulgaris, Vorkommen 7, 8, 30, 32, 33, 35, 36, 37, 55, 60.

- Anguilla vulgaris*, Mengenverhältnisse der Larven 36.  
 — Wandergeschwindigkeit 26.  
 — Wanderlust, gesteigerte 11.  
 — — an Ost- und Nordsee 24, 25.  
 — — lichtscheu 24.  
 — Wanderzeit, Meerwanderung 17.  
 Wanderung Abhängigkeit von den Witterungsverhältnissen 23, 25.  
 — — — vom Wasserstand 24.  
 — — Beginn 25.  
 — Zeitpunkt des Abwanderns 23ff.  
 — Zugrundegehen der Aale nach dem Laichen 34.  
*Anomura* (Thalassinidea) 316.  
 Antennaridae, Vorkommen 247.  
 Ankerkuilen 20.  
 Antiklinentranspiration 580ff.  
 Antiperistaltik am Herzen 401.  
*Antigonia* 105.  
*Apeltes quadratus*, Vorkommen 108.  
*Aphia* 147.  
*Aphredoderus sayanus*, Lebensweise, Brutpflege 90.  
*Apocrytes*, Lebensweise 147.  
*Apodes* 5, 28.  
*Apodichthys* 193.  
 Apogonidae 97.  
 Apokrine Drüsen 497.  
*Archoplites interruptus* 91.  
*Arnoglossus grohmanni*, Vorkommen 181.  
 — *laterna*, Vorkommen 181.  
 — *thori*, Vorkommen 181.  
*Arteidiellus* 113.  
 Aspredinidae 79.  
*Aspro* 97.  
 — *asper*, Verbreitung, Laichen 97.  
 — *jingel*, Verbreitung, Laichen 97.  
 — *streber*, Verbreitung, Laichen 97.  
*Asprocottus*, Tiefenvorkommen 115.  
 Astacidae 306.  
*Astrocopus*, Vorkommen 196.  
*Atherina bleekeri* 87.  
 — *bojeri* 87.  
 — *hepsetus* 87.  
 — *insularis* 87.  
 — *lacunosa* 87.  
 — *mochion* 87.  
 — *presbyter* 87.  
 — *stipes* 87.  
*Atherinichthys notata* 87.  
 Atherinidae, Verbreitung, fossil 87.  
*Aterinops affinis* 88.  
*Atka mackerel* s. *Plerogrammus*.  
 Atyidae 306.  
 Atypisch heterobolische Systeme 407.  
 AUERBACHScher Nervenplexus 388.  
 Aulorhynchidae, Vorkommen 110.  
 Aulostomatidae, Vorkommen 110.  
*Auxis*, Vorkommen 146.  
 Axillargeruch 538.  
 Axonreflex 401.  
 Azidofile Sekret 438.  
*Bairdiella armata*, Vorkommen 101.  
*Balistea capricus*, Vorkommen 106.  
 Balistidae 106.  
 Bandfisch s. *Taeniosomi*.  
 Bandfisch s. *Cepola*.  
 Barbe 71f.  
*Barbus fluviatilis*, Lebensweise, Laichwanderung 74.  
 — *mahecola* 75.  
 — *tor* 75.  
*Barracudas-Sphyracidae* 89.  
 Barsche, Laichen, Schwärmen, Nahrungswanderung 94.  
*Basilychtis* 88.  
*Bathygomos nigripinnis*, Vorkommen 115.  
 Bathydraconidae 195.  
 Bathymasteridae 195.  
*Bathyonus* 191.  
 Batrachidae 191.  
*Batrachus didaktylus*, Vorkommen 191.  
 — *tau*, Vorkommen, Eiablage 191.  
*Batrachocottus*, Tiefenvorkommen 115.  
 — *baikalensis*, Tiefenvorkommen 115.  
*Bdellostoma*, Epidermis 428.  
 Becherzellen bei *Fo-*  
 — *rellenembryo* 442.  
 bei *Plagiostoma* 442.  
 Bechterew-Gribojedowsche Zone 544.  
 Belonidae 84.  
*Belone* fossil 84.  
 — *marinus*, Laichen, Wandern 85.  
 — *vulgaris* (*Rhamphistoma belone*), Verbreitung, Wandern 85.  
 Berycidae 90.  
*Beryx decadactylus*, Verbreitung 90.  
*Betta*, Brutpflege 104.  
*Birgus latro*, Vorkommen, Lebensweise, Wanderung 306, 319.  
 Blankaal 20.  
 Blaue Krabbe s. *Callinectes sapidus*.  
*Bleekeria*, Vorkommen 190.  
 Blenniidae 192.



- Blennius cagnota, Vorkommen 192.  
 — gattorugine, Vorkommen 193.  
 — galerita, Vorkommen 193.  
 — ocellaris, Vorkommen 193.  
 — pholis, Vorkommen 193.  
 — vulgaris, Vorkommen, Lebensweise 193, 259.  
 Boleophthalmus 147.  
 Bonellia 54.  
 Borichthyidae 195.  
 Box vulgaris 100.  
 Brachsen s. Abramis branca.  
 — Markierung 72.  
 Brama rai, Vorkommen, Nahrungswanderung 134.  
 — longipinnis, Vorkommen 134.  
 Brosmius brosmie, Wanderungen 245.  
 — — Laichplätze 246.  
 Brotulidae 191.  
 Brunstauschlag bei Rana esculenta 461.  
 Brunstdrüse der Gemse 505.  
 Brunstveränderungen der Haut der Amphibien, bei Lachs 460.  
 Brunstwarzen 461.  
 Bufidin 488.  
 Bufonin 488.  
 Bufotalin 488ff.  
 Bufotenin 489.  
 Bufotoxin 490.  
 Bürzeldrüse der Ente 513.  
 — der Vögel, Entwicklung, Bau, Funktion 498, 508ff.  
 — Exstirpation 509, 510.  
 — Bildung des Sekrets 512.  
 Bürzeldrüse, chemische Zusammensetzung des Sekrets 514.  
 Bythites 191.  
 Callianassa grondidieri 316, 317.  
 — turnerana, Vorkommen, Wanderung 316, 317.  
 Callichthys 79.  
 Callinectes sapidus, Vorkommen, Wanderung, Fortpflanzung 307, 313, 314.  
 Callionymidae, Vorkommen 196.  
 Callionymus festivus, fluviatilis, lyra, maculatus, opercularis, Vorkommen, Laichplätze 196, 259.  
 Cambarus 305.  
 Campostoma 78.  
 Cancer pagurus, Wanderung der Weibchen 312, 313, 314.  
 Capros aper, Verbreitung 105.  
 Carangidae 135.  
 Carangus 136.  
 Caranx trachurus, Verbreitung, Wanderung, Laichen 135, 136.  
 Carassius carassius, Verbreitung 74.  
 Carcius maenas 315.  
 Cardisoma armutum, carnifex, guanhumii, hirtipes, Verbreitung, Lebensweise, Fortpflanzung, Wanderung 320.  
 Careproctus gelatinasus (C. reinhardtii) 116.  
 Carnegiella, vergrößerte Brustflossen, Fliegen 68.  
 Carpiodes 78.  
 Castoreum 501, 520.  
 Castropelecus, vergrößerte Brustflossen, Fliegen 68.  
 Cataetix 191.  
 Catostominae, Verbreitung, Fortpflanzung 68, 69, 78.  
 Catostomus, Laichwanderung 78.  
 Catosteomi (Gasterosteiiformes) 108.  
 Centrarchidae, Verbreitung 90.  
 Centrarchus macropterus, Lebensweise 90.  
 Centridermichthys 113.  
 Centropominae, Verbreitung, Laichen 99.  
 Cepolidae 102.  
 Cepola rubescens, Vorkommen, Wandern 102.  
 Ceratiidae 247.  
 Cercopithecus callitrichus, Schweißdrüsen 523.  
 — sabaeus 523.  
 Ceruminaldrüsen 497.  
 Chaenichthyidae 195.  
 Chaetodipterus faber, Laichen 105.  
 Chaetodontidae, fossil 105, 106.  
 Chantarus lineatus 100.  
 Characinidae, Verbreitung, fossiles Vorkommen 66.  
 Charanx 259.  
 Chaunacidae 247.  
 Chiasmodon niger 102.  
 Chilkasee, Vorkommen, Wandern 315.  
 Chionoectes opilio 315.  
 Chirolophus galerita, Vorkommen, Lebensweise 193.  
 Chirolophus, Vorkommen 247.  
 Chirostoma 88.  
 Cholesterin 440, 536.  
 Cholesterinfette 517.  
 Chondrostei 252.  
 Chondrostoma nasus 12, 77.  
 Chromides 104.  
 Chronaxie 336, 337, 341, 343, 347, 366.

- Chronaxiewerte 343, Tabelle, verschiedener Pflanzen und Tiere.
- Chrosomus 78.
- Cichlidae 104.
- Cieche 12.
- Citharininae 68.
- Civellis 12.
- Clariiden 262.
- Clariinen, accessorische Atmungsorgane 79.
- Clarius, Landwanderung 79.
- Clinidae 192.
- Cliola 78.
- Clupea longiceps, Fänge 258.
- pallasii 266.
- pilchardus 259.
- sprattus 259.
- Clupeidae 197.
- Cobitidinae, Verbreitung 68, 69.
- Sommerschlaf 73.
- Cobitopsis fossil 84.
- Coelorthynchus australis 247.
- Coenobita, Lebensweise 319.
- cavipes, Lebensweise 319.
- perlata, Lebensweise 319.
- rubescens, Lebensweise 319.
- rugosa 319.
- spinosus, Lebensweise 319.
- Coenobitidae 306, 318.
- Cololabis 86.
- Columbia transmontana, Vorkommen 90.
- Comacchio, größte Aalfangstation 22.
- Comephorus baikalensis, Vorkommen 115.
- dybofski, Vorkommen, Laichen 115.
- Conger, Verbreitung 60.
- balearicus 63, 65.
- — Verbreitung der Larven von 64.
- candilimbatu 65.
- Conger flava 64.
- marginalis 65.
- myriaster 65.
- mystax 63, 65.
- — Verbreitung der Larven von 65.
- Vergrößerung der Augen, Erweichung des Skeletts 63.
- vulgaris 60ff.
- — Laichen, Laichplätze 62.
- — Metamorphose 63.
- — Verbreitung der Larven von 62.
- Congrogadus 192.
- Congromuraena 60.
- Coregoniden 252.
- Coris julis, Vorkommen, Laichen 104.
- Corevina 101.
- Coryphaenidae, Vorkommen 134.
- Corythoichthys 111.
- Cottidae, Verbreitung wichtigster Arten, Winterlaicher 113, 114.
- Cottocomephorus grewingki, Vorkommen 115.
- Cottunculus microps, Vorkommen 113.
- Cottus scorpius, Vorkommen, Artenaufzählung, Laichen 113.
- Couchia 244.
- Crangon crangon, Lebensweise, Nahrungswanderungen 307, 310.
- Criticeps australis, Vorkommen 192.
- Crocodylus madagascariensis 493.
- Crystallogobius nilssonii 147.
- Ctenolabrus rupestris, Vorkommen 104.
- Cuticularsaum der Schleimzellen 428.
- Cybiium maculatum, Vorkommen, Wanderung 131, 133.
- Cycleptus elongatus 78.
- Cyclopteridae 116, Tab.
- Cyclopterus atlanticus 116.
- lumpus, Laichwanderung, Brutpflege 116.
- montagui 116.
- vulgaris 116.
- Cynocephalus mormon, Schweißdrüsen 523.
- Cynoscion regalis, Verbreitung, Laichen 101.
- Cypriniden, Laich- und Nahrungswanderung 71.
- Tageswanderung, Winterschlaf 73.
- Temperaturreize 71.
- Verbreitung 66, 68.
- Cyprininae, amerikanische 73.
- Laichauschläge, Lebensweise 77.
- Verbreitung, Urheimat 68, 69.
- Cyprinodon 82.
- Cyprinus carpio, Lebensweise, Verbreitung, Laichwanderung 73, 74.
- Cypselurus 86.
- Dactylopterus volitans, d. orientalis, Vorkommen 121.
- Daector 191.
- Daicocus petersenii, Vorkommen 121.
- Dallia pectoralis, Vorkommen 84.
- Daumendrüsen, Degeneration, Regeneration 464.
- von Fröschen 463.
- Daumenschwielen bei Fröschen 460ff., 462.
- Danio 75.
- Daras, Landwanderung 79.
- Decapoden, Fortpflanzung, Laichen 306.

- Decapoden, vertikale Verbreitung im Nordatlantik 323, Tabelle.
- Dentex vulgaris* 100.
- Dermocerin 517.
- Dermoolein 517.
- Diaminomonophosphatid 440.
- Diaminophosphatid 440.
- Diastole 383.
- Dickrückige Zunge s. *Solea variegata*.
- Dilatometer - Methode 636.
- Diodon maculatus*, Laichen 107.
- Diodontidae 106.
- Dipnoer 80.
- Dipnoi 66, 252.
- Dircocephali 146.
- Doebel s. [*Squalius cephalus* 77.
- Doradinen, accessori-sche Atmungsorgane 80.
- Dorichthys III.
- Dorsch s. *Gadus callarias*.
- Drepane 106.
- Drüsenbildungen bei Knochenfischen 408.
- Drüsenknospen 456.
- Drüsenzellen bei *Axolotl* 454.
- Duftstoffe s. Schweißdrüsen 536.
- Dytiscus roeselli* 15.
- Earrupa** 98.
- Eberfisch s. *Capros*.
- Echeneididae, Haftscheibe 148.
- Echeneis *naucrates*, Vorkommen 148.
- Eigenrhythmus der Neuronen 365.
- Einwanderung der mit Angelhaken markierten Thune im Mittelmeer 143.
- Einzelnerregung 349 ff.  
— Abhängigkeit tetanisch reagierenden Systems vom primären System 364.
- Einzelnerregung bei elektrischen Fischen 360, Tabelle.
- Ekkrine Drüsen 497.
- Elassomidae, Verbreitung 90.
- Eleginus s. *Sadus* *navigata*.
- Eleidin 520.
- Elektrischer Reiz 330 ff.  
— — auf Pflanzen 374.  
— Reizversuch am Froschsartorius mit Hg-Tropfen 373.
- Elektrokardiogramm von *Octopus*, *Eledone*, *Aplysia*herz, *Helix*herz, *Limulus*, *Maja*, *Astakus* 366.
- Eleotris *dormitor*, Vorkommen 146.  
— *marmorata* 146.
- Elritze s. *Phoxinus laevis*.
- Elvers 12.
- Embiotocidae, Vorkommen 104.
- Embolychthys, Vorkommen 90.
- Energietransformation 330.
- Ehippididae 105.
- Epidermis von *Bdellostoma* 428.
- Epinephelus* 99.
- Eques* 101.
- Erilepsis 98.
- Eriocheir sinensis*, Vorkommen 317.  
— *japonicus* 318.
- Erregungsablauf bei verschiedenen Fasern 367, Tabelle.
- Erregungsleitung 394.  
— in Beziehung zur Chronaxie 398, Tab.  
— Fischherz, Amphibienherz, Rachen-schleimhaut des Frosches, Trachea d. Hundes 405.
- Erregungsleitung bei Frosch, Schlange, *Homarus*, *Maja*, *Bdellostoma*, *Loligo*, *Limulus*, *Octopus*, *Limax*, *Pleurobranchaea*, *Ariolimax* 396, Tabelle.  
— bei Hummer, *Maja*, *Limulus* 395, Tab.  
— Irreziprozität 404 ff.  
— Reziprozität 402 ff.  
— — Versuch bei *Cassiopea*, bei *Pennatula luminescens* 403.  
— Versuch bei *Biophytum sensitivum* 404, 408.  
— — Schildkrötenherzmuskulatur 404.  
— — Wirbeltierherz 407.  
— — Wirbeltierdünndarm 407.
- Erregungsleitungs-geschwindigkeiten in verschiedenen Organen 408—413, Tabelle.
- Erregungssubstanzen 394.
- Erregungsübertragung 365 ff.
- Erregungsvorgang, Fortleitung 393 ff.  
— Crustaceenherz 369.  
— Drüsenzellen 370.  
— Fischherz 369.  
— Gaumenorgan der Schleie 394.  
— Krebssehne 369.  
— Molluskenherz 369.  
— Narkose 378 ff.  
— Wirbeltierherz 368 ff.
- Erregungswelle, Aktionsströme einer einzelnen Phrenicus-faser 372.  
— Ablauf in der Opticus-faser 376 ff.  
— Chronaxie 361, Tab.  
— in der Ösophagus-muskulatur 363.

- Erregungswelle, Verlauf im Zentralnervensystem 375.
- Erythrinus 66.
- accessorische Schwimmblasenatmung 68.
- Escocidae, Lebensweise, Laichen 81, 82.
- Esox luis, Verbreitung, Lebensweise 81, 82.
- masguinongy, reicherti, reticulatus, vermiculatus 81.
- Etheostoma coeruleum, Laichen 97.
- Etheostomidae, Verbreitung 97.
- Eucalia inconstans, Vorkommen 108, 109.
- Eupomotis aureus, Vorkommen 91.
- Exaltationsphase s. übernormale Phase.
- Exocoetidae, Flugfähigkeit 84, 86.
- Exocoetus volitans, circumäquatoriale Verbreitung 86.
- Exonautes 86.
- Expansion des Stieles einer Vorticelle 357.
- Eythynnus (Pelamis) Vorkommen 146.
- Fächerfische s. Histiophoridae.
- Fadenzellen im Schleimsack von Myxine 432, 433, 434ff.
- Faserdickenregel 399ff.
- Femoralorgan 493.
- Fettflosse bei Salmo-  
percae 90.
- Fieraser 194ff., 255.
- Entwicklung 195.
- Wohnungsparasitismus 194.
- acus, Vorkommen 194.
- dentatus, Vorkommen 194.
- Fistulariidae, Vorkommen 110.
- Flotzmauldrüse 536.
- Flugfische s. Exocoetidae.
- Flunder s. Pleuronectes.
- Flußaal, Vorkommen 6, 17.
- Flußkrebs s. Astacidae.
- Fodiator 86.
- Forellenbarsch s. Micropterus salmoides.
- Fortleitung der Erregung s. Erregungsvorgang.
- Französische Zunge s. Solea lascaris.
- Freßaale 12, 20.
- Freßformen bei Barschen 92.
- Froschdorsch s. Raniceps.
- Funchalia woodwardi, Tag- u. Nachtfänge 323.
- Fundulichthys 82.
- Fundulus, Verhalten gegen osmotischen Druck 82, 259, 262.
- heteroclitus, Wanderung, Laichen 82.
- Gadiculus (Gadus) argenteus, Verbreitung, Laichzeit 234.
- — — Laichgebiet 235.
- Gadidae, Einteilung in biologische Gruppen 201, Tabelle.
- Entwicklung 201ff.
- Fischerei 197ff.
- Hauptlaichgebiete 200ff.
- Hauptverbreitung Aufenthaltsort, Laichzeit, Laichplätze 204ff., Tab.
- Laichgebiete 224.
- prozentuale Verteilung der Fänge 200, Tabelle.
- — Zusammenstellung des Fischereiertrages 197.
- Gadidae, Wanderbewegung 200ff.
- Wanderrichtung der Larven 202.
- Gadiden 197ff.
- Gadioformis 197.
- Gadus aeglefinus, Laichgebiete 226.
- — Wachstum und Alter, Tabelle, Wandern, Zusammensetzung der Schellfischschwärme im Skagerrak, Tabelle 227, 228, 230.
- — Wandern, Laichen 225.
- callarias, Größe junger Dorsche an verschiedenen Küsten 214, Tabelle.
- — Laichplätze, Eier, Laichzeit 203, 210, 211, 212, Tab.
- — Laichschwärme, Alter und Zusammensetzung der Dorschschwärme 218ff.
- — Verhalten der Gruppen 214.
- — Verteilung der Dorsche in der Barentssee 216, Tab.
- — Wachstum 217ff. Tabelle.
- — Wanderung, Markierungsvnrnsuche 215ff.
- esmarkii, Laichen, Wanderung der Brut 232, 233.
- luscus, Vorkommen, Laichplätze 224, 234.
- merlangus, Laichen, Laichgebiete 230, 231, 259.
- — Larvenvorkommen, Alter u. Länge 232, Tabelle.
- minutus, Laichgebiet 197, 224.
- — Vorkommen, Laichen 233.

- Gadus navaga*, Vorkommen 225.  
 — *pollachius*, Laichgebiete, Wanderung 224, 259.  
 — *poutasson*, Laichbedingung, Laichgebiete 197, 234, 235.  
 — *saida*, Laichplätze 197, 220.  
 — *virens*, Laichgebiete, Verbreitung 220, 221.  
 — — Wanderung, Markierungsversuche 222, 223.  
*Galathea squamifera* 315.  
*Galeichthys* 79.  
*Gambusia*, lebendig gebärend 83.  
 — *affinis*, Malariabekämpfung 83.  
 Garneelen s. *Palaemon*.  
*Gasterosteus* 108.  
*Gasterosteus aculeatus*, Vorkommen, Brutpflege, Wanderung 108.  
*Gecarcinidae* (*Brachyura*) 306, 318, 320.  
*Gecarcinus lagostoma* 321, 322.  
 — *ruricola*, Vorkommen, Wandern 321.  
*Gecarcoidea lalandei*, Vorkommen, Lebensweise 321.  
*Genypterus* 194.  
 Geotropische Reizzeit s. Reizzeit.  
 Germon s. *Thynnus alalunga*.  
*Gerridae* 100.  
 Geschlechtsgeruch 537.  
 Giftdrüsen bei Amphibien, Kontraktion 477.  
 — — Verhalten bei Anwendung von Induktionsströmen 478.  
 — bei *Bufo* 449.  
 Giftdrüsen bei Kröten und Salamandern 448ff.  
 — bei *Triton* 453, 454.  
 — — *alpestris*, Regeneration 455, 457.  
 — Umwandlung aus einer indifferenten Zelle einer Drüsenanlage 451.  
*Gigantactinidae* 247.  
*Gillichthys mirabilis*, Lebensweise 147.  
*Glandula glomeriformes* s. Knäueldrüsen.  
 — *uropygii* s. Bürzeldrüse.  
 Glas- und Steigaale 12.  
 Glattbutt s. *Rhombus*.  
*Glaucosoma* 98.  
*Gobiesocidae* (*Xenopterygii*) 191.  
*Gobio*, Artenaufzählung, Laichgewohnheiten, Wanderung 147.  
*Gobiodei* 146.  
*Gobius* 259.  
 Goldmakrele s. *Coryphaena*.  
 Goldbrasse s. *Sparus*.  
*Gonaden* 15, 53.  
 Grenzplasmolyse 564, 566, 598, 605ff.  
 Grünaal 20.  
 Guttation 653.  
*Gymnelis viridis*, Vorkommen, Fortpflanzung 190.  
 Gymnotiden 66.  
 Haaranlage 499.  
 Haarbalgdrüsen 496.  
 Haftscheibe bei *Eche-neididae* 148.  
*Halichaeres bivittatus* 104.  
*Halimochirurgus* 107.  
 Halophytentranspiration 666.  
*Haplochilus* 82.  
*Haplomi* 81.  
 Harnstoff 533.  
 Hautdrüsenorgane 497.  
 Hautdrüsen, Bewegungserscheinungen, Innervation, Formänderung 469ff.  
 — Reizversuche 478ff.  
 — bei Reptilien 481.  
 — der Säugetiere, vgl. Betrachtung 495.  
 Hautdrüsensekret 481.  
 — bei Salamander, *Bombinator*, *Bufo vulgaris* 481ff.  
 — chemische Zusammensetzung 485.  
 — von Kröten, Giftwirkung, chemische Untersuchung 486ff.  
 — von *R. esculenta*, Giftwirkung 484ff.  
 — von *Salamandra maculata* und *atra* 491.  
 Hautsekrete bei Fischen 427.  
 Hauttalg bei Menschen 516.  
 Heilbutt s. *Hippoglossus*.  
*Hemibranchii* 108.  
*Hemiramphus* 85, 86.  
 Hepatoide Drüse 505.  
 Heringskönig s. *Zeus faber*.  
 Heterandria 82.  
*Heterobranchus* 80.  
*Heterognathi* 66.  
*Heterosomata*, Lebensweise, Wanderung 150, 197, 203, 261.  
*Hexagrammidae*, Vorkommen 112.  
*Hexagrammus decagrammus*, Vorkommen 113.  
 HILLSche Formel 335, 347.  
*Hippocampus antiquorum*, Vorkommen 110.  
*Hippoglossinae*, Verbreitung, Aufzählung der Arten 151.  
*Hippoglossoides limanodoides* (*Hippoglossus platessoides*),

- Vorkommen, Laichplätze 152.  
 Hippoglossoides vulgaris (Hippoglossus), Verteilung des Heilbuttes in der Nordsee 151.  
 — — Laichen 152.  
 Hirnrindenerregbarkeit bei Schimpansen, Macacus, Katze, Hund 331.  
 Hissche Bündel 365.  
 Histiophoridae 134.  
 Holokrine Drüsen 498.  
 Holostei 252.  
 Homalopterinae, Verbreitung 68, 69.  
 Homarus americanus, Nahrungswanderung 308.  
 — — Vorkommen, Wandern 213.  
 — vulgaris, Vorkommen, Lebensweise 308.  
 — — Wandern 311, 312.  
 HOORWEG-WEISSSES Gesetz 338.  
 Hoplophoridae 322.  
 Hornhecht s. Belone.  
 Hummer, Nahrungswanderungen, Markierung 307, 308.  
 Hundezunge s. Pleuronectes cynoglossus.  
 Hydrocyoninae 68.  
 Hypostomidae 108.  
 Hypotyichus dybowskii, Vorkommen 190.  
 Hysteroecarpus 104.  
 Icelus 113.  
 Ictalurus furcatus 80.  
 Ictiobus bubalus, Laichen 78.  
 — cyprinella 78.  
 — urus 78.  
 Idus idus (melanotus), Verbreitung, Laichen 76.  
 Indifferenzzellen 450.  
 Individualgerüche 537.  
 Inguinaldrüsen 502.  
 Innervation d. Schweißdrüsen bei Pfotenballen der Katze 441.  
 — beim Pferd, Rüsselscheibe des Schweines 541.  
 — Beobachtung beim Menschen, Wirkung bei Einspritzung von Pilocarpin 542.  
 Integument der Wirbeltiere 426.  
 Intersexualität 52.  
 Ionenpermeabilität der Grenzmembran 402, 403.  
 Isobolisches System 368, 407.  
 Isochroniegesetz 395, 408.  
 Jagebarsch 92.  
 Jordanicus 194.  
 Joturus 88.  
 Jugulares 188.  
 Julis 105.  
 Kabeljau s. Gadus callearius.  
 Kapillarelektische Theorie der Erregung 328ff.  
 Karausche s. Carrassius carrassius.  
 Karibenfische 68.  
 Karpaldrüsen 524.  
 Karpfen s. Cyprinus carpio.  
 Katalytische Wirksamkeit der Kernstoffe 430.  
 Kathetostoma 196.  
 Kaulbarsch s. Acerina.  
 Kehldrüse von Molossus 504.  
 Keratohyalin 520.  
 Kirtlandia 88.  
 Kleine Zunge s. Solea lutea.  
 Kliesche s. Pleuronectes limanda.  
 Klivotisdrüse der Maus 511.  
 Kloaken und Stinkdrüsen der Schildkröten 498.  
 Knäueldrüsen 496.  
 Köhler s. Gadus virens.  
 Körnerdrüsen 447, 449, 459, 466.  
 — bei Rana esculenta 447.  
 Kokosdieb s. Birgus latro.  
 Kolbenzellen bei Cyclostom, Thysostom, Anguilla, Leptocephalus, Conger 438, 439.  
 — bei Petromyzon 437.  
 Konstitutionsgeruch 537.  
 Kontraktionskurve, Vorhof vom Froschherz 383.  
 Korallenfische s. Epinephelus.  
 Krautbarsch 92.  
 Krohnus 246.  
 Kuhlia taeniura, Verbreitung 92.  
 Kurve der Längenänderung des Stieles von Vorticella 357.  
 Kutikula, Wasserdurchlässigkeit 577.  
 Kutikulartranspiration s. Transpiration der Pflanzen.  
 Laberus 259.  
 — bergylta, Verbreitung, Laichen 104, 105.  
 — exoletus 104.  
 — melops 104.  
 — mixtus 104.  
 Labridae, Verbreitung, Lebensweise, Brutpflege 104.  
 Labyrinthici, akzesorische Atmungsorgane 102.  
 Lagocephalus laevigatus, Vorkommen 106.

- Lagocephalus, lagocephalus, Vorkommen 106.
- Laichzeit der Fische 30, 31, 32, 33, 34, 36, 118, 125, 146, 234, 238, 247 usw.
- s. bei den Spezies.
- Lammzunge s. Arnoglossus.
- Lampris luna, Vorkommen 134.
- Languste, Nahrungswanderung, Markierung 307, 308.
- Lanolin 520.
- LAPICQUESCHE Regel 398.
- Lappenorgan 15.
- Larimus 101.
- Lates, Verbreitung 99.
- Leander adpersus, Vorkommen, Wanderung 311.
- longirostris, Vorkommen 316.
- styliferus, Wandern 316.
- subsp. fabricii 311.
- tenoipes, Wandern 316.
- Lebistes 82.
- Leiostomus 201.
- Leng s. Molva molva.
- Lepadogaster bimaculatus, Vorkommen, Eiablage 191.
- gonani, Vorkommen 191.
- Lepidopus candatus, Vorkommen, Laichen 133.
- Lepidorhombus bosci, Vorkommen 184.
- whiff (megastoma), Vorkommen 184.
- Lepidotrigla, Vorkommen 117.
- Lepophidium 194.
- Leptocephalen 256, 259.
- Leptocephalus 28, 29, 30, 31, 35, 40, 62, 63, 65.
- andreae 63.
- Leptocephalus brevirostris 28.
- diaphanus 63.
- eckmanni 63.
- grassii 31.
- igolfianus 63.
- inornatus 63.
- lanceolatus 63.
- latissimus 63.
- morrisii 63.
- mystax 64.
- punctatus 63.
- spallanzani 28.
- von Nettastoma melanurum, von Saurenchelys, cancrivorus, von Synphobranchus pinatus 65.
- Leptops 81.
- Leptoscopidae 195.
- Leuciscus, Bergwanderung 71.
- meidingeri, Laichausschlag 77.
- rutilus, Lebensweise 77.
- virgo 77.
- Leucosparion, Vorkommen 147.
- Leyerfisch s. Callionymus lyra.
- Lezithine 440.
- Lichtquantenreaktion auf die Schließzellen 605.
- Limnocottus, Tiefenvorkommen 115.
- megalops, Tiefenvorkommen 115.
- Liparis 117.
- Lippfisch s. Labius.
- Lithogenes 79.
- Lobotes surinamensis, anadorme Wanderbewegung 92.
- Lophiidae 247, 255.
- Lophius, Vorkommen, Laichzeit 247, 248.
- americanus 247.
- piscatorius, Verbreitung der Larven 248.
- — Laichplätze und Vorkommen 247, 249.
- Lophius upsicephalus 247.
- Lophobranchii 110.
- Lopholotilus lopholotilus, Vorkommen, Massensterben 102, 262.
- Loricariidae, Lebensweise 79.
- Lota, Verbreitungskarte 242.
- vulgaris, Verbreitung, Vorkommen, Laichen, Laichwanderung 242, 241 ff.
- Lucocephalus 104.
- Lucifuga 191.
- Lucioperca, Verbreitung, Nahrungswanderung 93, 95.
- sandra, Verbreitung, Laichen 95.
- volgensis, Verbreitung 95.
- Lumpenus 92.
- maculatus, medius, lampretiformis, Vorkommen, Laichen 192.
- Lumpfisch s. Cyclopterus.
- Lycodes, Vorkommen, Fortpflanzen 190.
- Macropodus, Brutpflege 104.
- Macrorhamphosidus scolapax, Vorkommen 110.
- Macuridae, Vorkommen, Wandern 245, 246.
- Maenidae 100.
- Maja squinado 315.
- Makrele 122, 265.
- Malacocottus 113.
- Malacopterygii 66.
- Malapterurus 80.
- Mallotus 230.
- Markierungsversuche an Barbe, Nasen, Aland, Brachsen, Rotaugen 72.
- Mantidactylus 465.

- Megalopa 321.  
 Meeräschen s. Mugilidae.  
 Meeresströmungen 253, 254.  
 — im Mittelmeer 43.  
 Megrin s. Lepidorhombus.  
 MEIBOMSche Drüsen 496, 500, 505, 509, 520.  
 Membrantheorie 250, 350.  
 Mene 136.  
 Menidia 88.  
 Menticirrus 101.  
 Merlang s. Gadus merlangus.  
 Merlucius merlucius 197.  
 — — Fangkurve 237.  
 — — Laichenverbreitung der Eier, monatliche Fänge 237, Tabelle.  
 — — Laichzeit und Entwicklung der Gonaden 238.  
 — — Vorkommen, Wandern 336ff.  
 — productus 236.  
 Merokrine Drüse 505.  
 Merophylltranspiration 597.  
 Micracanthus, Brutpflege 104.  
 Micropogon 101.  
 Micropterus (Grystes) 91.  
 — dolomien, Lebensweise, Brutpflege 91.  
 — salmoides, Lebensweise, Brutpflege 91.  
 Migrationstheorie beim Thunfisch 139.  
 Mimosa, Auslösung von Erregung 330.  
 Minnows 78.  
 Mirgurnus fossilis, Lebensweise, Vorkommen 78.  
 Mola mola, Vorkommen, Lebensweise 107.  
 Molidae, morphologisches 106, 107.  
 MOLLSche Drüsen 497.  
 Molva, Verbreitungskarte 242, 259.  
 — byrkelange (dipterygia), Verbreitung 239, 240, 242.  
 — elongata, Laichgebiet, Verbreitung 239, 240, 242.  
 — molva, Wanderung, Fänge, Verbreitung 239, 240, 241, 242.  
 Mondfisch s. Molidae.  
 Monocanthidae 106.  
 Monocanthus hispidus, Vorkommen, Fortpflanzung 106.  
 Monocentridae 90.  
 Monoptyche Drüse 505.  
 Montata 12.  
 Montée 12, 42, 44ff.  
 MONTGOMMERSche Drüsen 527.  
 Morone americana 98.  
 — interrupta, Laichen 98.  
 — lineata 98.  
 — laprax, Verbreitung, Laichzeit 97.  
 — punktatus, Verbreitung 98.  
 Moschusdrüsen der Krokodile 493, 498.  
 Motella, Onos, Lebensweise, Wanderung, Arten 243, 244.  
 Moxostoma, Laichwanderung 78.  
 Mucigengranula 449.  
 Mucin 441.  
 Muffeldrüsen 536.  
 Mugilidae, Vorkommen, Laichen, Wandern 87ff.  
 Mugil auratus, Verbreitung 89.  
 — capito 89.  
 — cephalus, Vorkommen, Wandern 15, 89.  
 — chelo 89.  
 — curema, Verbreitung 88.  
 Mullidae, Wanderung in gesonderten Schwärmen 100.  
 Mullus barbatus, Verbreitung, Laichen 101.  
 — surmuletus, Verbreitung 100.  
 Mulloides 100.  
 Muraena polyuranodon 65.  
 Muraenedae 30, 34, 65.  
 Muraenoiden 28.  
 Muscularis mamillae, areolae, sexualis 525.  
 Myctophum glaciale, Verbreitung 83.  
 Myomeren 35.  
 Myripristis, Vorkommen 90.  
 Myxine glutinosa s. Schleimzellen.  
 Narkose s. Erregungsvorgang.  
 Naseus 106.  
 Nase s. Chondrostoma nasus.  
 Naucrates ductor, Verbreitung, Laichen, Larven 137.  
 Negativitätsrückstand 357ff.  
 Negativitätswelle, Anstiegszeit, Länge, Untersuchungen bei verschiedenen Pflanzen u. Tieren 358, Tabelle.  
 — und Leitungsgeschwindigkeit der Erregung, Anstiegszeit, Anstiegslänge 358, Tabelle.  
 Nemachilus, Vorkommen 69, 78.  
 Nemichthyidae 34, 65.  
 Neptunia, Auslösung d. Erregung 330.  
 Nerfling s. Idus idus.  
 Nerophis aequorens, Fortpflanzung 110.  
 Nettastoma melanurum 65.  
 Nickhautdrüsen 444.



- Nickhautdrüsen, Formveränderung, Nerven, Verhalten bei Reizung, Sekretion 470 ff.
- Nomeus 137.
- Nototheniiformis 195.
- Notropis 77, 78.
- Noturus 81.
- Nucleoalbumin 440.
- Nucleoproteide 441.
- Ocypode 306.
- Ogcocephalidae 247.
- Ogilbia 191.
- Oncorhynchus 35, 252, 262.
- Onos s. Motella 244, 259.
- cimbricus, Laichen, Wandern 244.
- mustellus, Laichen, Wandern 244, 259.
- Ophichthyidae 65.
- Ophichthys boro 65.
- Ophidiidae 194.
- Ophidium barbatum, Vorkommen 194, 255.
- Ophiocephalidae, Verbreitung, Lebensweise 102, 103, 262.
- Ophiodon elegans 113.
- Opisthromie 404.
- Orcynus orientalis 145.
- thynnus 138.
- Orthogoriscus mola 27.
- Oryias 82.
- Osmerus 35.
- Osmotischer Druck 82.
- Osmotische Zustandsgleichung 562, 564, 566.
- Analyse des Lichteinflusses 613.
- Oosphromenus, Brutpflege 104.
- Ostraciontidae 106.
- Ostrariophysa fossil, heutige Verbreitung 66.
- Ostseegarnele s. Leander acspersus.
- Pagellus acarne 100.
- bogaravea 100.
- centrodontus 99.
- erythrinus 100.
- lithognatus 100.
- owenii 100.
- Palaemon 306.
- carcinus, Vorkommen 318.
- lamarrei, Vorkommen 318.
- malcolmsi, Wanderrung 318.
- rudis, Lebensweise 318.
- Palinurus interruptus 308.
- vulgaris, Wanderrungen 308.
- Paraliparis bathybi, Laichwanderung 117.
- Paraproktische Drüsen 502.
- Parastacidae 305.
- Pareioplitaei 111.
- Pasiphaeidae 322.
- Pasiphae mutidentata, Tag- und Nachtfänge 323.
- sivado, Tag- und Nachtfänge 323.
- Pandalina brevisrostris 315.
- Panadalu borealis, Vorkommen, Lebensweise 311.
- motagui, Vorkommen, Wandern 310.
- Pediculati 247.
- Pelecus cultratus 76.
- Pempheridae 90.
- Penaeidae 307, 322.
- Penaeopsis dobsoni 315.
- Penaeus carinatus, Vorkommen 315, 316.
- Peprilus 137.
- Perca flavescens 92, 94.
- fluviatilis, Verbreitung, Laichzeit 92, 94.
- Percarina maeodica, Verbreitung, Laichen, Fressen 96.
- Percatopus 82.
- Percosoces 84, 87.
- Perciformes 90, 102.
- Percomorphen fossil 150.
- Percopsidae 40.
- Percopsis guttatus, Vorkommen 90.
- Permeabilität der Epidermis 580 ff.
- Temperatureinfluß 595 ff.
- Permeabilitätstheorie 571.
- Periklintranspiration 581.
- Periophthalmus 192, 262.
- Periphthalmus, Lebensweise 147.
- Peristedion 117.
- Petermännchen s. Trachinus.
- Petromyzon s. Schleimzelle.
- Petropedetes 465.
- Petroscirtes heylikeri, Vorkommen 192.
- PFEFFERSche Zellen 595.
- Pfeilhechte s. Sphyraenidae 89.
- Pharyngognathi 404.
- Pholis gunellus, Vorkommen, Fortpflanzung 193.
- Photische Öffnungsbewegung der Stomata von Vicia Faba s. Transpiration.
- s. Pflanzen.
- Reaktion d. Schließzellen 605.
- Photochemisches Wirkungsgesetz 611.
- Phoximes laevis 77 ff.
- Laichgeschäft 69.
- Phrynin 487.
- Phrynosyn 487.
- Phycis, europäische Arten 243.
- Physeter catadon 27.
- Pimelomepoton 105.
- Pimphales 78.

- Piratenbarsche  
s. Aphredoderus.
- Plagioscion 101.
- Plasmolyse 563.
- Platysomatichthys  
hippoglossoides,  
Vorkommen 152.
- Platystoma 79.
- Plectognathen 105, 106,  
107.
- Plerogrammes mono-  
pterygius, Vorkom-  
men, Lebensweise  
112, 113.
- Pleuronectiden 259, 262,  
270.
- Pleuronectes cynoglos-  
sus, Verteilung in  
der Nordsee, Laich-  
chen, Wandern 179,  
180.
- die Hauptwander-  
richtungen der  
Nord- und Ostsee-  
scholle 163, 164ff.
- flesus, Verteilung d.  
Flunder in der Nord-  
see, Laichplätze,  
Laichzeit, Laich-  
wanderung 171, 72,  
174, 175.
- glacialis 171.
- limanda, Vorkom-  
men, Laichplätze,  
Verteilung in der  
Nordsee 176, 177.
- microcephalus, Vor-  
kommen, Laich-  
plätze, Verteilung in  
der Nordsee 178, 179,  
259.
- Metamorphose 157.
- Nahrungswande-  
rung, Wanderung  
158ff.
- quadrituberculatus  
153.
- platessa, Laichzeit,  
Laichplätze 156, 155,  
162.
- stellatus 171.
- Verbreitung der  
Eier 155.
- Pleuronectes, Verbrei-  
tung der Scholle in  
der Nordsee nach der  
Größe 161.
- Verteilung der  
Scholle in der Nord-  
see 153.
- Wanderrichtung der  
Inlandscholle 171.
- Pleuronectinae, Aufzäh-  
lung der Rassen 154.
- Vorkommen 151.
- Plötze s. Leuciscus.
- Podateles 192.
- Poeciliidae 82.
- Pogonias chromis 101.
- Polardorsch s. Gadus  
saida.
- Polybius henslowi, Nah-  
rungswanderung,  
Wanderzeit, Fort-  
pflanzung 307, 308,  
309.
- Polycanthus, Brut-  
pflege 104.
- Polymixidae 90.
- Polynemus, Vorkom-  
men 89.
- Polyprion americanus,  
Verbreitung, Le-  
bensweise 98.
- Polyptyche Drüsen  
498, 505.
- Pomacentridae 104.
- Pomatomus (Cheilodi-  
pterus) saltatrix,  
Vorkommen, Wan-  
dern 137.
- Pomoxis annularis, Ver-  
breitung, Lebens-  
weise 90.
- sparoides, Verbrei-  
tung, Lebensweise  
90.
- Porichthys, Vorkom-  
men 191.
- Portunas puber 309,  
315.
- Portunidae 309.
- Potamorrhaphis 86.
- Potamonidae 305, 306.
- Präputialdrüse der  
Maus 512.
- Präsentationszeiten 340.
- PRATT-EISENBERGER-  
sche Kapillarelektro-  
de 339.
- PRATTSche Porenelek-  
trode 331.
- Prionotus, Vorkommen  
117.
- Prochilodus reticula-  
tus, Wandern in brei-  
ten Schwärmen 68,  
79.
- Promicrops 98.
- Psettiniae 181.
- Pseudochromidae  
102.
- Pseudoplatystoma fas-  
ciatum 79.
- coruscans 79.
- Psychrolutes 113.
- Psychrometerdifferenz  
570, Tabelle.
- Pterygotrigla 117.
- Pulsation der Stomata-  
zellen von Vicia Fa-  
ba 591.
- Pulsationstheorie 592.
- Pygocentrus 66.
- pyraya, Vorkom-  
men 68.
- Pygosteus pungitius,  
Vorkommen 108,  
109.
- platygaster 108.
- sivensis 108.
- tymensis 108.
- Pyrrhulina filamentosa,  
Verhalten bei der  
Eiablage 68.
- Quappe s. Lota vul-  
garis.
- Quellbarkeit des Proto-  
plasmas 639.
- Quellungserscheinung s.  
Transpiration bei  
Pflanzen.
- Quellung von Agar-  
Agar, Beeinflussung  
durch Salze 639.
- Quellungsgrad von  
Agar-Agar 578.
- Quellungskurven 578.

- Rachycentron cana-**  
**drum**, Vorkommen  
 137.  
**Rana esculenta** 461, 483.  
 — *fusca*, Hautgewicht,  
 Hautveränderung,  
 Auszug aus der Haut,  
 Giftwirkung 460,  
 461, 483.  
**Raniceps raninus**, Vor-  
 kommen, Larven  
 244.  
**Raspora** 75.  
**Rassengerüche** 537.  
**Rauhe Scholle** s. *Hippo-*  
*glossoides*.  
**Ranzania macua**, Vor-  
 kommen 107.  
 — *truncata*, Vorkom-  
 men 107.  
**Reaktion der Schließ-**  
**zellen** 562.  
**Refraktärlänge** 386, Ta-  
 belle 7.  
**Refraktärstadium** des  
 Achillessehnenre-  
 flexes 388.  
 — **Atemzentrum** 381,  
 382.  
 — **autogenes** 387.  
 — **Herz von Bdellosto-**  
**ma**, Herz von Mol-  
 lusken, Froschnerven.  
 — — von *Evertibrata*  
 379ff.  
 — **induziertes** 387.  
 — bei Pflanzen und  
 Tieren 385, Tabelle.  
 — **übernormale Phase**  
 392, Tabelle.  
 — **Veränderung** 389,  
 Tabelle.  
**Regalecus glesne**, Vor-  
 kommen 148.  
 — **russelli**, Vorkom-  
 men 148.  
**Regeneration** der  
 Schleimzellen bei  
*Triton cristatus* 457,  
 460.  
**Regionalgeruch**, Ver-  
 such mit Polizeihun-  
 den 538ff.
- Regio sexualis** 537.  
**Reflexion des Lichtes**  
 beim Laubblatt 602.  
**Reizphysiologie** 328.  
**Reizzeit**, geotropische  
 und Zentrifugal-  
 kraft bei Keim-  
 sprossen von *Vicia*  
*Faba* 341.  
**Reizzeit - Intensitäts-**  
**kurve** 332ff.  
**Reizzeit - Spannungs-**  
**kurve** graphische,  
 Ableitung 335.  
 — bei Froschmuskeln  
 339.  
 — der Fußmuskulatur  
 von *Helix* und der  
 Chromatophoren  
 von *Spirogyra* 337.  
 — **logarithmische Dar-**  
**stellung** 338.  
 — des Kaninchen-  
 ureter 332.  
 — **Lage des Chronaxie-**  
**wertes** 336.  
 — **M. adductor** der  
 Hummerschere 339.  
**Remora remora**, Vor-  
 kommen 148.  
**Reziprozität** der Erre-  
 gung s. Erregungs-  
 leitung.  
**Rhegnopteri** 84, 89.  
**Rheobase** s. Schwellen-  
 spannung.  
**Rhodeus amarus**, Brut-  
 parasitismus 71.  
**Rhombus (Psetta) lae-**  
**vis**, Verteilung in  
 der Nordsee, Laich-  
 plätze 183.  
 — **maximus**, Vorkom-  
 men, Verteilung in  
 der Nordsee 181, 182.  
**Rissola** 194.  
**Roccus chrysops (Mo-**  
**rone) multilineata**,  
 Verbreitung 98.  
 — **lineatus** 98.  
**Rockfisch** 98.  
**Rotauge**, Markierung  
 72.
- Rotzunge** s. *Pleuronec-*  
*tes microcephalus*.  
**Rupiscartes**, Lebens-  
 weise 192.  
**Rutte** s. *Lota vulgaris*.  
**Saccopharyngidae** 34,  
 65.  
**Salarias**, Lebensweise  
 192.  
**Salminus brevidens** 68.  
**Salmo salar** 252.  
**Salmoniden** 261.  
**Salmopercae**, Fettflosse  
 90.  
**Samandaridin** 492.  
**Samandarin** 492.  
**Samandrin** 493.  
**Sarcodices odöi**, Eiab-  
 lage 68.  
**Sarda sarda**, Vorkom-  
 men 133.  
 — **chilensis**, Vorkom-  
 men 133.  
**Salzgehalt** und Tem-  
 peraturen im nord-  
 östlichen Atlantik  
 198, 199.  
**Sandaal** s. *Ammodytes*.  
**Sargus (Archosargus)**  
*unimaculatus* 100.  
 — — *probatocephalus*  
 100.  
**Saugdruck** 565.  
**Saugdruckgefälle** inner-  
 halb der Mesophyles  
 610.  
**Saurechelys cancri-**  
**vorus** 65.  
**Scardinius** 77.  
**Schedophilus meduso-**  
**phagus**, Vorkom-  
 men, Laichen 137.  
**Schellfisch** s. *Gadus*  
*aeglefinus*.  
**Schenkelorgane** der  
 Anuren 467.  
**Schenkeldrüsen** der  
 Anuren und der Uru-  
 deln 493.  
 — bei Fröschen 460ff.,  
 465.  
 — der Lacertilier 498.

- Schenkelfalten bei Lacer-  
tilien 467.  
— bei Triton viridescens 468.  
Schied s. *Aspius rapax*.  
Schilbeodes 81.  
Schleie s. *Tinca tinca*.  
Schleimdrüsen 466ff.  
— bei Amphibien, Zusammenfassung 459.  
— der Froschhaut in verschiedenen Zuständen 470.  
— beim Laubfrosch 476.  
— bei *Rana esculenta* 477.  
— bei *Rana fusca* 448.  
— bei Triton 444.  
— bei Triton alpestris, Regeneration 457.  
Schleimfärbung 441.  
Schleimsäcke 429.  
Schleimsack von Myxine 432.  
Schleimsäcke der Myxino-  
niden 498.  
Schleimspeicheldrüse d.  
Säugetiere 445.  
Schleimzellen bei Myxine  
*glutinosa* 429, 431ff.  
— bei Anuren 446.  
— von *Bdellostoma* 428.  
— bei Larven von Landsalamandern 446.  
— bei *Petromyzon fluviatilis* 428.  
— bei Teleostiern 429, 438.  
— bei Urodelen 446.  
— Schleimsekretion 427.  
Schließzellen 562, 589, 591.  
— Einwirkung des Lichtes 601.  
Schnabeldrüsen von *Ornithorhynchus* 527.  
Scholle s. *Pleuronectes*.  
Schwarzbarsch s. *Micropterus*.  
Schweißdrüsen 495ff.  
— beim Affen, beim Hund, bei der Katze beim Mensch, beim Schwein 523.  
— apokrine Duftstoffe 536.  
— apokrine, ekkrine 521, 534ff.  
— Einfluß von Bakterien 540.  
— am Fußrücken 522.  
— in der Haut des Flußpferdes 536.  
— Innervation 541.  
— Knäuel-Elastikafärbung 523.  
— beim Menschen, Muskulatur, Ausbreitung, histologischer Bau 524ff.  
Schweißdrüsensekret 529.  
— physikalische, chemische Eigenschaften 530.  
— Sekretion bei Affen, bei Hund, bei Katze, bei *Planta pedis*, bei Pferd, bei *Vola manus*, beim Igel 529ff.  
— — bei Bleivergiftung 533.  
— — Eiweißgehalt des Pferdeschweißes 534.  
— — Harnsäure 534.  
— — chemische Zusammensetzung des Ohrenschalzes 534.  
Schwellenreiz 330.  
Schwellenspannung 336  
*Sciaenidae*, amerikani-  
sche, Verbreitung, Laichen 101.  
*Sciaena aquila*, Verbreitung 101.  
*Sclerocottus*, Vorkommen 113.  
*Scomber* 265.  
— *colias*, Vorkommen 122.  
— — Verbreitung 131, 132.  
*Scomber scombrus*, Abwandern an die verschiedenen Küsten, Verbreitung, Laichen, Laichzeit 122ff., 132.  
*Scombresocidae* 84, 261.  
*Scombrosox saurus*, Verbreitung, Laichen 85, 86.  
*Scomberiden* 122, 267.  
*Scombriformis* 138.  
*Scopelidae* 83.  
*Scorpaenidae*, Vorkommen 111.  
*Scorpaena dactyloptera*, Vorkommen 112.  
— *porcus* 111, 112.  
— *scrofa* 112.  
*Sebastes* 111, 255.  
— *marinus*, Vorkommen, Wandern, Größe der Larven, Massensterben 111.  
*Sebastobolus* 111.  
*Sebastodes* 111.  
*Sebastopsis* 111.  
*Sebistichthys* 111.  
*Seebarsch* s. *Serranus*.  
*Seehecht* s. *Merluccius merluccius*.  
*Seewolf* s. *Anarrhichas*.  
*Seezunge* s. *Solea vulgaris*.  
Sekretfäden 435.  
Sekretgranula 430, 435.  
Sekretmantel 437.  
Sekretretention 454.  
*Semotilus bullaris*, Eiablage 71.  
*Sergestidae* 322.  
*Seriola*, Vorkommen 146.  
*Serranidae*, Verbreitung 97.  
*Serranus cabrilla*, Verbreitung, Laichen 98.  
— *scriba*, Verbreitung, Laichen 99.  
*Serrasalmo* 66.  
*Serrasalminae* 68.  
*Sesarma* 306.

- Siluridae, fossile Funde, Verbreitung, Brutpflege 66, 79.
- Silurus glanis, Vorkommen, Laichen, Brutpflege 80.
- Smegma 501, 520.
- Soldatenfische s. Myripristis.
- Solea lascaris, Vorkommen 188.
- lutea, Vorkommen, Laichen 188.
- variegata, Vorkommen 188, 259.
- vulgaris, Laichgebiete, Laichplätze 187.
- — Verbreitung, Fangstatistik 185, Tabelle.
- — Verteilung in der Nordsee, Wanderung 186.
- Soleinae 151, 185.
- Solfatarentranspiration 666.
- Sonnenbarsche s. Elasmomidae.
- Sonnenfisch s. Molidae.
- Sparidae, Verbreitung, Lebensweise, Wandern 99.
- Sparus (Chrysophrys) auratus, Verbreitung, Lebensweise 100.
- Spheroides maculatus 106.
- politus, Vorkommen 106.
- Sphyraena picuda, argentea, commersoni, jello, sphyraena 89.
- Sphyraenidae 87.
- Spinachia 35, 108.
- spinachia, Vorkommen, Brutpflege 108, 109.
- Spindelbarsch s. Aspro.
- Squalius cephalus, Lebensweise 77.
- leuciscus 77.
- Squamipinnes 105.
- Stammesgerüche 537.
- STANNIUSsche Signatur 405.
- Steinbarsche s. Centrarchidae.
- Steinbutt s. Rhombus.
- Stellifer 101.
- Stenotomus chrysops, Lebensweise 100.
- (Pagrus), Vorkommen 100.
- Stereolepsis 98.
- Stizostedion canadense 95.
- vitreum, Verbreitung, Lebensweise 95.
- Stomatärtranspiration s. Transpiration der Pflanzen.
- Stomatatranspiration s. Transpiration der Pflanzen.
- Stratum mucosum 427.
- Streifenbarsch s. Roccus.
- Stromateidae 137.
- Strömungen im Mittelmeer 141.
- des Oberflächenwassers im Nordatlantik 202.
- Strongylurus 86.
- Strophantin, Wirkung am Froschherz 491.
- Stygicola 191.
- Süßwasserkrabben s. Potamonidae.
- Symbranchiformis 66.
- Symbranchii 65, 66.
- Synaphobranchidae 34.
- Synaphobranchus pinatus 65.
- Synaptura 185.
- Synentognathi 84.
- Syncythium 449, 450, 452, 482.
- Syngnathidae, Brutpflege 110.
- Syngnathus acus, Fortpflanzung 110.
- Syphonostoma starskii, Vorkommen 111.
- Syphonostoma typhle, Vorkommen, Brutpflege 110.
- SYRSKRISches Organ 15, 16, 53.
- Systellaspis debilis, Tag und Nachtfänge 323.
- Systole 364ff.
- rückläufige 401.
- Systolenaufstiegszeiten 367.
- Tachykardie 530.
- Tachypnoe 530.
- Taeniosomi 146, 148.
- Talgdrüsen 595ff.
- Abhängigkeit vom Haarwuchs 506ff.
- Analdrüsen beim Biber, bei Didelphys, bei Halmaturus, beim Hasen, bei Herpestes, beim Maulwurf, bei Mäusen, bei Meerschweinchen, bei Metachirus, bei Mephis 501, 502, 503, 504.
- Bildung des Sekrets 510, 511.
- Haaranlage 499.
- Haarwurzel 500.
- bei Labia minora 505.
- am Präputialsack beim Hund 501.
- — — beim Wiesel 502.
- Riechstoffe 539.
- Talgdrüsensekret 532.
- Methoden der Untersuchung 518.
- chemische Zusammensetzung 519.
- Umwandlung 502.
- Tantoga onitis 104.
- Taschenkrebs, Markierung 307.
- Telestes 77.
- Tellia 82.
- Temperaturen und Salzgehalte im nordöstlichen Atlantik 198, 199.

- Temperaturreize, Berg-  
 wanderung der Cy-  
 primidae 71, 72.  
 Tetanus 352.  
 Tetragonopterus mexi-  
 canus 66.  
 Tetragonuridae 137.  
 Tetragonurus cuvieri,  
 Vorkommen 137.  
 Tetrapturus imperator,  
 Vorkommen 134.  
 Tetrodontidae 106.  
 Tetrodon cutcutia,  
 Fortpflanzung 107.  
 — fahaca, Vorkommen  
 107.  
 — levigatus 107.  
 Teuthis 106.  
 Thalassoma 105.  
 Thalassophryne 191.  
 Thalassothia, Vorkom-  
 men 191.  
 Thunfisch s. Thynnus.  
 Thunnia, Vorkommen  
 146.  
 Thynnidae 138, 266.  
 — Abwandern d. mar-  
 kierten Thunfische  
 aus dem Mittelmeer  
 144.  
 — Einwanderung der  
 markierten Thun-  
 fische ins Mittel-  
 meer 143.  
 — Nahrungswande-  
 rung abgelaichter  
 Thunfische 145.  
 Thynnus alalonga, Vor-  
 kommen, Laichen,  
 Laichwanderung  
 138ff.  
 — thunnina 138.  
 — vulgaris, Vorkom-  
 men, Wandern,  
 Eier, Laichzeit  
 138ff.  
 Thyristes, Verbreitung  
 132, 133.  
 Tinca tinca, Lebens-  
 weise 74.  
 Tintenbarsch 92.  
 Toxotidae, Vorkommen  
 92.  
 Trachichthys 90.  
 Trachinidae 195.  
 Trachinus draco, Vor-  
 kommen 195.  
 — vipera, Vorkommen  
 195, 259.  
 Trachypterus arcticus,  
 Vorkommen, Lar-  
 ven 148, 149.  
 — iris 149.  
 — ishikawae 149.  
 — rexalmonorum 149.  
 Transferierungsver-  
 suche bei Schollen  
 160.  
 Transitorische Inter-  
 sexualität 54.  
 Transpiration b. Pflan-  
 zen 559ff.  
 — Abhängigkeit von  
 chemischen Agen-  
 zien 637.  
 — — der photischen  
 Öffnungsbewegung  
 der Stomata von  
 Vicia 888.  
 — — — Permeabilität  
 vom Licht 614.  
 — — — Quellung von  
 Agar-Agar bei Son-  
 nenlicht und Höhen-  
 sonne 613.  
 — — vom Wasser-  
 gehalt des Bodens  
 651, Tabelle.  
 — — des Welkens v.  
 Wassergehalt 621,  
 Tabelle.  
 — — vom Winde 616.  
 — abgeschnittener  
 Zweige, Messung mit  
 empfindlichen Wa-  
 gen 673.  
 — bei ägyptischen,  
 arabischen Wüsten-  
 pflanzen 679.  
 — Analyse der Stoma-  
 tareaktion beim Wel-  
 ken 623.  
 — — des Lichtein-  
 flusses 610.  
 — Änderungen der  
 Permeabilitätscoef-  
 fizienten bei ver-  
 schiedener Licht-  
 intensität bei Buxus  
 610, 611.  
 Transpiration, Beein-  
 flussung der Kutik-  
 lular - Mesophyll-  
 transpiration durch  
 chemische Agenzien  
 637.  
 — bei Benetzung der  
 Blattoberfläche 678.  
 — Berechnungen der  
 oberflächenrelati-  
 ven 667.  
 — Bestimmungsme-  
 thoden, differen-  
 tial, integral 674.  
 — Beziehung zwischen  
 photischer Reaktion  
 und Lichtinduktion  
 607, 608.  
 — Bezugseinheiten  
 659ff.  
 — Blattfläche, relati-  
 ver Diffusions-  
 widerstand, relative  
 Feuchtigkeit 693.  
 — pro Blattfläche,  
 Stunde, Tempera-  
 tur, Mediterranflora  
 694.  
 — BUNSEN - ROSCOE-  
 sches Gesetz 608.  
 — bunter Blätter 615.  
 — von Campanula glo-  
 merata, Sanguisorba  
 officinalis, Ajuga  
 laxmani, Phlomis  
 pungens 686.  
 — von Cyperus alter-  
 nus in monochroma-  
 tischem Licht und  
 im Dunkel 602.  
 — Dampfdruckkurve  
 des Hydrogels der  
 Kieselsäure 579.  
 — Dampfdruckisother-  
 men 580.  
 — Dampfdruck-Tabelle  
 570.  
 — Daten zur Xerophy-  
 ten-, Tabelle 690.  
 — Diatometermethode  
 636.

- Transpiration, Diatomerwerte** 637, Tabelle.
- Diffusionswiderstand, Transpirationswiderstand, Gleichung 671.
  - Dürresistenz 636, 667, Tabelle.
  - Echinocactus Wislizeni 695, Tabelle.
  - Einfluß des Lichtes bei Ausschalten der Stomatavariationen durch Verschmieren der Epidermis 609.
  - — auf die Permeabilität, Versuch bei *Rhoeo discolor* 611.
  - — — Versuch an *Mimosa pudica* 612.
  - — des Welkens auf die Blattsysteme 618.
  - — — auf die 635, Tabelle.
  - — — auf den Saugdruck 630, Tabelle.
  - Einschalten von Transpirationswiderständen 687.
  - Einwirkung des Lichtes auf die Schließzellen 601.
  - — — Erwärmungstheorie 602.
  - — von Säuren 644, Tabelle.
  - — von narkotisierenden Stoffen 644 ff.
  - Erhöhung des osmotischen Wertes durch gesteigerte — im Winde 633, Tabellen.
  - — der Zahl der Spalten pro Flächeneinheit durch öfteres Welken 619.
  - der Epiphyten und Parasiten 704, 705, Tabellen.
  - Evaporimeterverdunstung, flächenrelative Transpirationswerte von *Castalia*, *Odorata*, *Typha*, *latifolia*, *Scirpus validus*, *Sirpus americanus*, *Sagittaria latifolia*, *Pontederia cordata* 667.
- Transpiration bei Farnen, bei Hautfarnen** 678.
- bei Flechten und Pilzen 678.
  - der Flora der Hochmoore, Transpirationsschutz 681.
  - Geschwindigkeit des Stärkeabbaus bei frischen und verwelkten Blättern 632, Tabelle.
  - Graphische Darstellung der Sättigungsdefizite der Blätter 669.
  - und Guttation 653, 655, Tabelle.
  - der Halophyten, Flächeneinheit, Gesamtfrischgewicht, Wurzelfrischgewicht 697 ff.
  - der Hartlaubflora 692 ff.
  - der Hygromorphen, — im Tropenklima 675.
  - — Xerophyten, Hygrophilien, Xerophilien 672.
  - Infiltrationsmethode 605.
  - Korrelation mit anderen physiologischen Prozessen 646.
  - Kurve der Reaktion bei wechselnder Beleuchtung 612.
  - kutikuläre 562.
  - Lufttemperatur, Psychrometerdifferenz, Wassergehalt, Eigenschaft der Blätter, Vergleichstabelle, bei Mesophyten, Xerophyten, Schattenpflanzen, unbehaarten und borstenhaarigen Pflanzen 684, 685.
- Transpiration, Lichtquantenreaktion auf die Schließzellen** 605.
- der Mangrove. Vergleichstabelle, 700 ff.
  - Maximal- und Minimalwerte bei zwölfstündiger Transpirationszeit 677, Tabelle.
  - MAXIMOWSCHE Theorie 684.
  - bei Mesophyten 703.
  - Ökologie 656 ff.
  - ökologische Typeneinteilung 668.
  - Ökotypen, *Rellis*, *Melandrium*, *Rumex* 710.
  - bei optimalem Wasservorrat der Gewebe und bestimmtem Dampfdruckpotential 674.
  - von *Opuntia verrucolor* 696.
  - osmotische Zustände beim Welken 630.
  - — Zustandsgleichung 552, 576.
  - photische Öffnungsbewegung der Stomata von *Vicia faba* 607.
  - photochemische Ausbeute in Gegenüberstellung der Quotienten der Lichtwellenlänge 604, Tabelle.
  - Physiologie 561.
  - Porometermethode 605.
  - Produktivität 647, Tabelle 648.
  - gesteigerte Produktivität in welkenden Pflanzen, Tab. 649.

- Transpiration, geringere Produktivität, Tab. 650.**  
 — Quellungserscheinungen 575.  
 — Reaktionssystem, Stomatavariation 590, Tabelle.  
 — relative Transpirationswerte bei Empetrum, Vaccinium, Betula 681.  
 — — — zur Zeit des Evaporationsmaximums 669.  
 — — Werte für Xerophyten, Mesophyten, Hygrophyten Deutschlands 677.  
 — von Rosmarinus officinalis in ätherischer Ölatmosphäre 646.  
 — Sättigungsdefizit der Systeme 691.  
 — Saugdruck 565.  
 — Saugdruckgefälle innerhalb des Mesophylls 610.  
 — Schrumpfen der Membran 620.  
 — der Solfataren, Evaporation, Flächenrelative Transpiration Wurzelfrischgewicht 702, Tabelle.  
 — Sonnen- und Schattenblätter 706ff., Tabelle.  
 — — und Schattenpflanzen 708, 709, Tabelle.  
 — und Schattenexemplare, mittlere Tageswerte, Flächenrelativwerte 707, Tabelle.  
 — — — Kobalindizes, LIVINGSTON-Methode 707, Tabelle.  
 — Spaltöffnungsbewegung von Tradescantia 626.  
 — Spaltöffnungsverlauf bei Pica exselsa bei verschiedenem Wasservorrat der Blätter 668.  
**Transpiration, stomatare 562.**  
 — Stomatamessungen am lebenden Blatt bei Zebrina, Impatiens 605.  
 — Stomatareaktion bei Welken 625, Tabelle.  
 — Stomataapertur 629, Tabelle.  
 — Stomataregulation 628.  
 — Stomatavariation, Messungen 668.  
 — — bei Sumpfpflanzen 678.  
 — Stomataweiten, Messungen mit der Infiltrationsmethode 694.  
 — bei Sukkulenten, Aeonium tabuliformis 699.  
 — — Statice, Gmelini, Fagopyrum, esculentum, Aeonium tabuliformis 700.  
 — — stündliche Transpiration, Mittelwerte 697, Tabelle.  
 — — Versuchsergebnisse bei Echinocactus Wislizeni 692, 694, 695.  
 — summarische Zusammenfassung, 100fach relative Transpiration, Mittelwerte 712, Tab.  
 — — — pro Blattfläche, Stunde, flächenrelative Grenzwerte, aus der ganzen Welt 711, Tab.  
 — tierphysiologische Versuche 612.  
 — Turgescens des Blattes 586.  
 — Veränderung der osmotischen Werte durch Salzwirkung 640.  
**Transpiration, Vergleich verschiedener Pflanzengesellschaften 710.**  
 — Vergleichend Transpiration und Assimilation, steppen- und mesophytischer Pflanzen 650, 651, Tabelle.  
 — Verhältnis der Transpiration zur Wasseraufnahme der Wurzel 644ff.  
 — Verhältnis zum Wasserergehalt 663ff., Tabellen.  
 — Versuch mit dem Spektrophor 603.  
 — Volumensveränderung der Zellwände, beobachtet bei Cestrum, Cocos, Cereus, Sanchezia 582.  
 — Welken, Spaltöffnungszustand zweier Blätter von Phaseolus vulgaris 624.  
 — Welken, Systemveränderung 617.  
 — Welkungsstufen 623.  
 — Widerstandsgleichung, Diffusionswiderstände 689, Tabelle.  
 — Wirkung der Kupferkalkbrühe 642.  
 — — von Salzen 642.  
 — und Wurzelatmung 652.  
 — bei Xeromorphen, flächenrelative Transpirationsdaten und -widerstände 682, Tabelle.  
 — — — relative Transpiration, Gesamtlänge der Nerven, Größe der Epidermiszellen, Zahl der Stomata 688, Tab.  
 — — — relative Werte bei Fagus silvaticus,



- Populus, Senecio silvaticus 681.  
 Transpiration bei Xeromorphen, Stomata 582 ff.  
 — — — theoretische Spekulation 680 ff.  
 — — — Verdunstungskurven von Sonchus oleracens, Diplotaxis Harra, Zilla spinosa, Zyglophyllum corcineum 688.  
 — — — Xerophyten, MAXIMOWSCHE Theorie, SCHIMPERSCHE Theorie, Theorie der Dürresistenz 684.  
 Transpirationsgröße eines Systems im Verhältnis zur physikalisch-physiologischen Leistung 671.  
 Transpirationsprozeß bei Wassermangel 635, Tabelle.  
 Transpirationssekretion von Wasser 653.  
 Transpirationsstärke bei Mesophyten, verschiedene Weizenarten auf verschiedene Einheiten berechnet 704, Tabelle.  
 Transpirationsstärke, Durchschnittsindizes des täglichen Verlaufes 692, Tabelle.  
 — Indizes ermittelt mit Kobaltpapier 691, Tabelle.  
 Transpirationssteigerung im blauen Licht 602.  
 Transpirationssystem, Abhängigkeit vom Licht 599.  
 — — — bei Bellis perennis 600.  
 — — — vom Wassergehalt 575.  
 Transpirationssystem, — kutikuläres 576 ff., Tabelle, 577.  
 — stomatäres, Aufstellen verschiedener Typen 583.  
 — der Regenwaldpflanzen 679.  
 Transpirationssysteme. Abhängigkeit von der Temperatur, Versuche an Medicago sativa 593.  
 — — vom Winde, Versuch bei Leuna minor 616.  
 — Auftrockengewicht 687, Tabelle.  
 — Breitenzunahme der Schließzellen bei Vicia faba 855.  
 — Einfluß der Temperatur auf den osmotischen Wert 598, 599, Tabellen.  
 — — — Versuche an Helianthus, Allium, Spirogyra, Tradescantia, Taraxacum, Quellung der Kartoffel 595, 596.  
 Transpirationsverlauf, Maximum - Minimumgesetz 671.  
 — — des Welkens der Vegetation des Beckenlands 619.  
 Transpirationsverminderung im roten Licht 602.  
 Transpirationswerte von Moorpflanzen 682.  
 Transpirationswiderstände 705, Tabelle.  
 Triacanthidae 106.  
 Trichiuridae 133.  
 Trichiurus atum, T. lepturus, Vorkommen 133.  
 Trichterzellen 448.  
 Triglidae 117, 259.  
 Trigla cuculus 118.  
 Trigla gurnadus, Wanderung, Laichen, Laichzeit, Größe der Jahresklassen, Entwicklung 118 ff.  
 — hirundo 118.  
 — lineata 118.  
 — lyra 118.  
 — obscura 118.  
 Triglops 113.  
 Triodon bursarius, Vorkommen 106.  
 Triodontidae 106.  
 Tripterygium fenestratum, Vorkommen 192.  
 Triton viridescens 467, 468.  
 Trüsche s. Lota vulgaris.  
 Turgordehnung 564.  
 Turgorregulation und -variation 571.  
 Tylosurus 86.  
 Typheogobius californicus, Lebensweise 147.  
 TYSONSCHE Theorie 501.  
**Ü**bernormale Phase am Froschnerven, am Schließmuskel der Krebssehne 390, 391.  
 Uca 306.  
 Ukelei 76.  
 Umbridae 81.  
 — Aufzählung der Arten 82.  
 Umbrina cirrhosa 101.  
 Umkreisungstheorie des Thunfisches 138.  
 Upeneichthys 100.  
 Upeneus 100.  
 Uranoscopus scaber, Vorkommen 196.  
 — japonicus 196.  
**V**AN 'T HOFFSCHEs Gesetz 594.  
 Vasodilatatorische Funktion 401.  
 Vernix caseosa 501, 516.  
 Violdrüse beim Fuchs 505.

- Vorticelle, Kontraktions- und Expansionsphase 357.
- Wanderung bei Decapoden 305.
- Wanderungen der Fische 257ff.
- Einfluß chemischer Reize 262ff.
- Erscheinen an den Küsten 265ff.
- Einfluß von Wind und Meeresströmung 256.
- Ortsgedächtnis 270.
- optische Reize 258ff.
- Strömungsreize 257ff.
- Temperatureinflüsse 260ff.
- des Herings 258ff.
- WEBERSCHER Knochen 66.
- Welken der Transpirationssysteme 617.
- Welkungsphänomene bei Pflanzen 571.
- Welse s. Siluridae.
- Wittling s. *Gadus merlangus*.
- Wohnungsparasitismus bei den Fierasferiden 194.
- Wolfsbarsche s. *Morone*.
- Wollhandkrabbe, chinesische, s. *Eriocheir sinensis*.
- Wollschweiß der Schafe 507, 517, 534.
- Wollustorgane 461.
- Xenomi 84.
- Xenorhynchichthys 88.
- Xerophytentranspiration 666.
- Xiphias gladius, Vorkommen, Wanderung, Laichzeit 27, 146.
- Xyphophorus 82.
- Xyrichthys novacula 105.
- Xystophorus 137.
- Zährte s. *Abramis vimba*.
- Zalembius resacens 104.
- Zanclus 106.
- Zander s. *Lucioperca*.
- Zaniolepis latipinnis 113.
- Zeidae 134.
- Zellensysteme, Verhalten beim Wasserverlust 572, 573.
- Zellfett der Haut 520.
- Zeugopterus mimaculatus, Vorkommen 184.
- norvegicus, Vorkommen 184.
- punctatis 184.
- Zeus faber, Vorkommen, Wandern, Laichen 134.
- Zirkumanaldrüse 497, 503.
- Zoarces 255.
- anguillaris 190.
- elongatus 190.
- viviparus, Fortpflanzung, Verbreitung 15, 188, 190.
- Zungendrüsen bei Amphibien 443.
- ZWARDEMAKERSCHE Kaprylgerüche 539.
- Zwitterdrüsen 458ff.