

WANDLUNGEN DES ARTGEFÜGES

UNTER NATÜRLICHEN UND KÜNSTLICHEN
UMWELTBEDINGUNGEN

BEOBACHTUNGEN AN TROPISCHEN VERLANDUNGSZONEN
UND AM VERLANDENDEN FEDERSEE

VON

J. W. HARMS



1934

JOHANN AMBROSIUS BARTH / VERLAG / LEIPZIG

Alle Rechte vorbehalten.
Copyright 1934 by Akad. Verlagsbuchhandlung Franz F. Heine, Tübingen
Printed in Germany.

Druck von Albert Becht, Tübingen

WÜRTTEMBERGISCHE
GESELLSCHAFT ZUR FÖRDERUNG DER WISSENSCHAFTEN

INHALT

	Seite
<i>I. Der Begriff der Art</i>	1
<i>II. Die Gliederung des Standortes der Tiere</i>	10
<i>III. Grundbedingungen der Lufttierwerdung</i>	12
<i>IV. Artbildung von Lufttieren</i>	20
a) am tropischen Sandstrand	20
b) in der Mangrove	22
1. Die Luftpolychaeten	29
α) Epidermis und Atmungsorgane	30
β) Lokomotionsorgane	33
γ) Sinnesorgane	36
δ) Brutpflege	38
ϵ) Zyklusänderung	38
2. Die Gephyreen	40
3. Anomuren und Brachyuren	52
4. Die Gobiiden	53
a) Allgemeines	53
b) Respirationsorgane	56
α) Kiemen	56
β) Die Haut als akzessorisches Atmungsorgan	60
c) Lokomotionsorgane	64
d) Sinnesorgane	67
e) Brutpflege und Metamorphose	72
f) Versuche zur Artumbildung	81
α) Schilddrüse	90
β) Hypophyse	91
γ) Interrenalsystem und Urniere	93
δ) Sinnesorgane	94
g) Zyklus	94

	Seite
c) Artbildung auf gehobenen Riffen	95
1. Allgemeines	95
2. Individualzyklus von Gecarcoidea lalandei, var. Christmas Island	111
3. Die Coenobitiden	114
a) Allgemeine Zusammenhänge	114
b) Haut und Hautrespiration	119
c) Respirationsorgane	120
d) Lokomotionsorgane	125
e) Sinnesorgane	127
α) Die Geruchsantennen	127
β) Das statotonische Organ	130
γ) Die Augen	135
f) Fortpflanzung und Brutpflege	137
g) Schlußfolgerungen	140
d) Artbildung im Süßwasser und Süßwasserschlamme (Sawah) in tropischen Zonen	146
e) Der Federsee	153
V. Der Artentod	182
1. Aussterben durch Ueberspezialisierung oder Verdrängung durch besser angepaßte Formen	184
2. Das Verschwinden von werdenden Formenkreisen	186
.	
VI. Konsekutive Adaption und Artbildung	188
VII. Anhang: Molarkonzentration	203
Literaturverzeichnis	209
Erklärung der Abbildungen auf Tafel 1—4	212

Die Exklusivität der Wissenschaft gegen die persönliche Insuffizienz des Einzelnen ist nichts anderes als der radikale Ausschluß des Unechten und Uneigentlichen aus dem Leben der Wissenschaft.

(NICOLAI HARTMANN, 1933)

Seiner Exzellenz Herrn Staatsminister a. D.
Dr. jur. FRIEDRICH SCHMITT-OTT
dem Förderer der deutschen Wissenschaft in schweren Zeiten
in Dankbarkeit zugeeignet.

I. Der Begriff der Art.

Im Mittelpunkt biologischer Betrachtungen hat stets das Artproblem gestanden. Die lebende Materie ist uns nur erfaßbar, wenn wir sie systematisch gliedern können, wodurch uns ein Hilfsmittel gegeben ist, die Arten an bestimmten Merkmalen leicht wieder zu erkennen.

Die bisherigen Systeme haben nur die Reifephase der Individuen berücksichtigt. Das ist indessen nur dann berechtigt, wenn die Artcharaktere wirklich in einem oder mehreren gut ausgeprägten Einzelmerkmalen in der Reifephase manifest sind. Da nun aber jeder lebende Organismus als etwas Phasenhaftes, als Individualzyklus (Harms 1924) aufzufassen ist (von der befruchteten Eizelle bis zum physiologischen Tode), so müssen diese Zyklen, wenn sie stets denselben Ablauf zeigen, das Charakteristikum der Art liefern. Reifephase allein genügen dazu nicht. So können sich z. B. Tierarten in der Reifephase durchaus gleichen, so daß der Systematiker sie zu nahe verwandten oder gleichen Arten rechnen würde. Der Individualzyklus erweist aber, daß zwei Gattungen vorliegen, die sich in konvergenter Weise an die gleiche Umwelt angepaßt haben, z. B. die feuchtluftatmenden Salariiden einerseits, und die gleichartig lebenden Boleophthalmen und Periophthalmen andererseits.

Aber selbst bei sogenannten guten Arten ist heute die Art nicht mehr im Linné'schen Sinne als festgeprägtes Gebilde aufrecht zu erhalten, weil sie entsprechend den Umweltbedingungen variiert. So haben sich bei den Vögeln einstweilen dreiviertel aller beschriebenen Arten nur als Rassenkreise erwiesen (Rensch 1929, 1933). Von der Familie der Meisen sind früher im palaearktischen Gebiet 107 Arten und 92 Rassen beschrieben worden. Diese 199 Formen sind jetzt zu 20 Rassenkreisen und 26 einzelnen, nicht in Rassen zerfallende Arten zusammengefaßt.

Nach Rensch ist ein Rassenkreis ein Komplex geographischer Rassen, die sich unmittelbar auseinander entwickelt haben, geographisch einander vertreten, und von denen jeweils die benachbarten miteinander unbegrenzt fruchtbar sind. Damit ist eigentlich der alte Artbegriff schon aufgegeben. Trotzdem wird aber

neben dem Rassenkreis die Art noch beibehalten. Rensch definiert sie als einen Komplex von untereinander unbegrenzt fruchtbaren und morphologisch gleichen, oder nur im Rahmen der individuellen, ökologischen und jahreszeitlichen Variabilität verschiedenen Individuen, deren charakteristische Merkmale erblich sind.

Man pflegt nach Hartert die geographischen Rassen jetzt ternär zu benennen und als Subspezies zu bezeichnen. Die mutmaßliche Stammform oder die zuerst beschriebene „Nominatrasse“ erhält den Speziesnamen doppelt, z. B. *Picus viridis viridis* L., Skandinavien (terra typica). *P. viridis virens* Brehm, Deutschland. Die einander nahestehenden Subspezies werden als Rassenkreis zusammengefaßt. Es fragt sich nun, wie die 3 Begriffe: geographische Rasse, Rassenkreis (= Formenkreis von Kleinschmidt) und Art zu definieren und gegeneinander abzugrenzen sind. Rensch (1929) unterscheidet:

	I). geograph. Rasse	II). Rassenkreis	III). Art
Fruchtbarkeit	der Individuen unbegrenzt.	nur die benachbarten Rassen unbegrenzt fruchtbar.	der Individuen unbegrenzt
Verbreitung:	jede hat ihr besonderes Gebiet.	die Rassen schließen aneinander an.	jede hat ihr besonderes Gebiet.

Plate sagt hierzu kritisch (und ich möchte mich ihm anschließen): „Man sieht sofort, daß bei Rensch I und III identisch sind, denn, wenn er von der Art noch betont: sie „zerfällt also nicht in geographische Rassen“, so gilt dies auch für I. Seine „Art“ ist überflüssig und sein „Rassenkreis“ deckt sich mit dem herkömmlichen Artbegriff, nur hat er den Irrtum begangen, die Fruchtbarkeit in die Definition des Rassenkreises hineinzuziehen und sie auf „benachbarte“ Rassen zu beschränken. Das ist erstens in sehr vielen Fällen nicht beweisbar, und zweitens lehrt die Erfahrung immer wieder, namentlich bei Pflanzen, daß Fruchtbarkeit und geographische Verbreitung nichts miteinander zu tun haben. Damit ist nichts gegen den Begriff des Rassenkreises gesagt, welcher dem der Art untergeordnet ist und lautet: „die untereinander fruchtbaren Subspezies, vorausgesetzt, daß die Mög-

lichkeit einer Paarung gegeben ist.“ Ist eine Subspezies nicht mehr mit den übrigen kreuzbar, so gehört sie zu einer anderen Art. Der Wert des Begriffs „Rassenkreis“ besteht gerade darin, daß er zeigt, daß aus den Formen eines Kreises neue Arten hervorgehen können.“

Will man alle örtlichen Formen zusammenfassen, so ist der Ausdruck „Geotypus“ (Remane) wohl zweckmäßiger.

Plate unterscheidet unter den Geotypen einer Art in der üblichen Weise: 1. Lokalformen auf einem kleinen, von der Umgebung meist nicht scharf abgegrenzten Gebiet; sie sind häufig Oikotypen von charakteristischem Habitus. 2. Geographische Rassen oder Unterarten (Subspezies) auf einem kleineren oder größeren Isolationsgebiet. 3. Morphologisch und geographisch gerichtete Formketten.

Besonders wichtig sind für unsere Betrachtungen die unter 1. erwähnten Lokalformen. Sie entstehen auf einem nicht sehr ausgedehnten Gebiet (Flußtal, Gebirge, Strandzone, Fluß, See, Teich, Insel). Im Laufe der Stammesgeschichte können sie zu nahverwandten Arten werden, etwa in der folgenden Stufenfolge (nach Plate):

1. Die Individuen einer Art erwerben neue Gene.
2. Sie bilden durch vielseitige Kreuzungen die verschiedensten Biotypen (Amphimutationen).
3. Die Selektion erhält diejenigen Biotypen, welche für die wechselnden Regionen des Gebiets besonders geeignet sind als Lokalformen (Standortsformen, Oikotypen, Rassen). Sie sind zuerst noch untereinander fruchtbar, aber mit andauernder Isolation erlischt die sexuelle Affinität.
4. Es entstehen zunächst „biologische Arten“, welche mehr in der Lebensweise als morphologisch differieren.
5. Sie entwickeln sich zu „guten Arten“, die auch äußerlich deutliche Unterschiede aufweisen.

Diese 5 Kategorien gehen selbstverständlich ineinander über und sind daher im praktischen Falle nicht immer scharf zu trennen.

Die geographischen Rassen haben ihre Sondermerkmale wohl stets durch spezifische Umweltreize neu erworben, d.h. sie sind zuerst als Somationen aufgetreten und allmählich erblich geworden. Diese geographischen Merkmale werden also nicht aus den ursprünglich vorhandenen Variationen durch Auslese übernommen, wie das auch Rensch betont.

Wolterecks Nemi-See-Daphnien (*Daphnia cucullata*) z. B., die aus Dänemark eingeführt wurden, beweisen den allmählichen Erwerb einer solchen Erbfestigkeit. Die Art, die südlich der Alpen nicht vorkam, nahm die Form der Nemi-Lokalrassen an. Sie behielt ihre Merkmale auch in Kulturen unter anderen Bedingungen zunächst bei. Erst nach der 15. Generation begann ein allmähliches Nachlassen der Nemi-Merkmale, und nach etwa 40 parthenogenetischen Generationen war sie wieder zur Ausgangsrasse zurückgekehrt.

Neu entstandene Formen treten zunächst meist auf ganz enge Gebiete beschränkt auf, wie die Fischart *Atherina riqueti* im Kanal du Midi (zwischen Garonne und Mittelmeer seit dem Ende des 17. Jahrh.). Sie ist durch Umbildung der im Mittelmeer vorkommenden Art *Atherina boyeri* im Süßwasser entstanden.

In den Laacher See (Eifel) wurden 1866 und 1872 Bodensee-sand-Felchen (*Coregonus fera*) eingesetzt, ebenso in den Weißen See der Hochvogesen. Die Tiere haben schon jetzt eine neue Lokalrasse *Coregonus fera s. benedicti* gebildet (Thienemann), dazu waren nur 7—8 Generationen nötig. Die Abänderungen sind schon sehr stark. Die Larve hat das gelbe Pigment vollständig verloren. Bei ausgewachsenen Tieren hat sich die Zahl der Kiemenreusenzähne fast um das Doppelte vermehrt, die relative Länge derselben ist größer geworden. Ob hier eine Dauermodifikation vorliegt oder eine neue erblich fixierte Form ist nicht zu entscheiden.

Wenn variable Arten sich nun in bestimmter geographischer Richtung unter Aenderung der klimatischen Verhältnisse fortschreitend ausbreiten, so können zuweilen Reihen von Formen entstehen, bei denen die Merkmale allmählich stärker oder schwächer werden. Bei Meerestieren kann der sich ändernde Salzgehalt in derselben Weise wirken. In jedem Gebiet finden wir nur eine Rasse mit einer charakteristischen Merkmalstufe. Alle Rassen einer Kette sind durch gleitende Uebergänge verbunden, indem erstens an den Grenzen von zwei Gebieten die zwei Rassen sich paaren und intermediäre Formen bilden, und zweitens die klimatischen Faktoren selbst sich kontinuierlich ändern. Plate hatte Gelegenheit, 1907 die Cerion-Schnecken des Bahama-Archipels an über 3000 Schalen zu studieren, von denen Pilsbry 79 Arten und ca. 100 Unterarten unterscheidet. Sie leben alle in derselben Weise an den Blättern und Zweigen der Küstensträucher

und am Boden dicht neben dem Strande. Die subfossilen Exemplare derselben Art haben den Typus der westlichsten Varietäten, nur sind sie etwas größer.

Nach Kühn (1932) ist die Art eine natürliche genetische Einheit. Die Gleichartigkeit (der aufeinander in den Individualzyklen folgenden Reifestadien) beruht auf dem Zeugungszusammenhang. „In diesem werden durch den Vorgang der Vererbung von erzeugenden Individuen auf die Erzeugten Bedingungen (Erbanlagen, Erbfaktoren) übertragen, welche bewirken, daß die Nachkommen sich wie die Vorfahren verhalten, dieselbe Reaktionsnorm besitzen, also unter denselben Außenbedingungen sich gleich wie die Vorfahren entwickeln. Die Erscheinungsform, der Phänotypus eines Organismus, wird also durch die Gesamtheit der Erbfaktoren, die seinen Genotypus ausmachen, und durch Außenbedingungen bestimmt.“

Auch Plate sagt (1933), daß die Arten zeitlich, morphologisch und physiologisch langsam fließende Erscheinungen sind. Sie lassen sich daher nicht scharf definieren oder umgrenzen. Die Genetik hat hieran nichts geändert. Man kann nicht den Begriff einer Art in Genen ausdrücken. Da Arten, abgesehen von einigen Ausnahmen, die als Grenzfälle anzusehen sind, sich nicht miteinander paaren, so kann man ihre gemeinsamen und ihre verschiedenen Gene nicht feststellen, und es hat daher keinen Zweck, Gene in die Artdiagnosen aufzunehmen, wie das von manchen Autoren vorgeschlagen wurde.

Alle diese Definitionen schließen die Forderung ein, das Individuum nicht als etwas Stationäres zu fassen, sondern als phasenhaft. Das Individuum als Ganzheit ist eben der Individualzyklus. Diesen Gesamtzyklus müssen wir als elementare Einheit der tierischen und pflanzlichen Lebensäußerung erfassen, um zu erschließen, welche prospektiven Potenzen in ihm bei veränderten Umwelt- und Innenwelteinflüssen liegen (Harms, 1924). Der lebende Organismus ist also etwas Vierdimensionales, eine Raum-Zeit-Gestalt, wie das auch Kühn (1932) ausdrückt.

Die Haupttriebkkräfte zur Realisierung eines Individualzyklus liegen nun erstens in der Erhaltung der Art und zweitens in der Erhaltung des phasenhaften Soma-Zyklus. Die Erhaltung der Art ist durch die Kontinuität des Keimplasmas gewährleistet, jenes einfachsten Phasen-Zyklus in der Kette der sich teilenden, reifenden und sich befruchtenden Geschlechtszellen (Keimzell-

zyklus). Der somatische Individualzyklus ist genotypisch durch die Reaktionsnorm der realisierten Gene bedingt (Erbsstock, Plate 1933). Im somatischen Zyklus beobachten wir eine steigende vervollkommenheit oder schärfere Ausprägung der Merkmale im Reifestadium, das gewöhnlich als Individuum bezeichnet wird. Diese Reifephase wird so zu einer stabilen Phase, morphologisch bedingt einmal durch die Differenzierung von Organen, welche den Geschlechtszellzyklus sichern (Reifung der Geschlechtszellen nur in dieser Phase, Hilfsmittel um die Befruchtung zu sichern: sexuelle Differenzierung, sekundäre Merkmale, Begattungsorgane), zum anderen aber, um in stoffwechsel-physiologischer und funktioneller Hinsicht die bestmögliche Dauereinstellung zur Umwelt zu erlangen. Nur mit steigender Unabhängigkeit von dieser, also Beherrschung der Umwelt, wird das festgefügte Reifestadium erzwungen. Daraus ergibt sich von selbst, daß der Artbegriff nur aus dem Individualzyklus abgeleitet werden kann, d. h. alle Lebewesen mit gleichem Individualzyklus stellen ein gleichartiges Raum-Zeitgebilde dar. Sie sind die niederste lebende Einheit im Organismen-Reich. Sie sind das, was man bisher als Art bezeichnete.

Wenn wir nun das ganze Tierreich in seinen Differenzierungsrichtungen übersehen, so ergeben sich drei charakteristische Individualzyklen (Harms 1924): 1. Phasenindividualzyklus ohne abgegrenzte Reifephase, 2. Individualzyklus mit Reifephase, 3. Individualzyklus mit starrer Reaktionsnorm und festgefügter Reifephase (zellkonstante Tiere).

Die Tiere mit phasenhaftem Individualzyklus sind überwiegend umweltabhängig. Sie sind teilbar und können sich auch unbegrenzt durch Teilung fortpflanzen. Nach der Teilung haben sie die Masse $\frac{1}{2}$, wachsen dann wieder zu Masse 1 heran und teilen sich von neuem in zwei Hälften. Sie haben dabei keine regressive Phase, keinen materiellen Individualtod. Sie sind in hohem Maße regenerations- und regulationsfähig. Ihre Zyklen sind nur in der unveränderten Umwelt konstant; ändert man diese, so ändert sich auch die phasenhafte Organisation.

Ein gutes Beispiel hierfür stellen die *Trypanosomen* dar, weitgehend spezialisierte Flagellaten, mit Blepharoplast hinter dem Kern und undulierender Membran, die sich gleichförmig durch Längsteilung fortpflanzen, solange sie in ihrer Umwelt, dem Wirbeltierblut verbleiben. Züchtet man sie dagegen in einem

Kulturmedium, so fallen sie in den Individualzyklus und in die Erscheinungsform der primitiven *Crithidia* zurück, die zur *Leptomonas*-Gruppe gehört. Auch im Körper des Zwischenwirts, eines blutsaugenden Achordaten, nehmen sie die *Crithidia*-form an (Abb. 1).

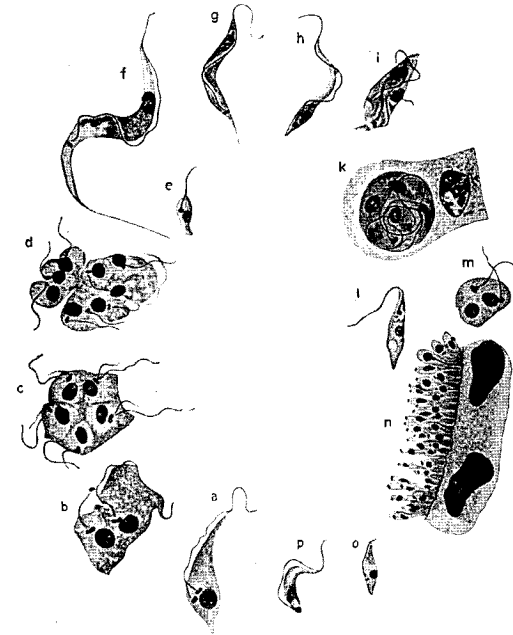


Abb. 1. Entwicklungsgang von *Trypanosoma lewisi*. Zusammengestellt nach Abbildungen von Kühn und v. Schuckmann, Minchin, Yamasaki und Originalfiguren.

a—g in der Ratte, h—p im Floh.

a—d Teilungsstadien im Blut, e crithidiaartige Jugendform, f Blutform mit sehr langem Hinterende, g gewöhnliche Blutform, h veränderte Form im Flohdarm, i freie Teilung im Flohdarm, k Vermehrung in einer Epithelzelle des Flohmagens, l Crithidiaform, m freie Teilung der Crithidiaform, n an der Wand des Enddarms festsitzende Crithidien, o Uebergang zur *Trypanosoma*-form, p infektiöse *Trypanosoma*-form aus dem Flohkot (nach Doflein).

Derartige Tiere sind systematisch nur zu erfassen, wenn man ihren Individualzyklus in Beziehung zur Umwelt studiert. Nur so sind z. B. auch die *Amoebinae* zu verstehen. Eine solche umweltbedingte systematische Einheit würde wohl am besten als *Parazyklus* zu charakterisieren sein.

Wie vorher schon kurz angedeutet wurde, wird mit der Geschlechtsreife auch ein somatisches Reifestadium als äußerlich sicht-

bar ausgeprägter Dauerzustand erreicht. Damit wird eine mehr oder weniger einwandfreie Charakterisierung eines Tieres nur aus seiner Reifephase möglich. Stets weist die Reifephase bei eingegengter Umwelt ja Sonderdifferenzierungen des Somas auf. Mit dieser Einengung und Beschränkung auf einen spezifischen Lebensraum wird nun gleichzeitig auch eine große Unabhängigkeit von der Umwelt erreicht und damit auch eine festere Reaktionsnorm in der progressiven Phase. Abhängig bleiben jedoch alle Tiere von dem Atemmedium. Man unterscheidet danach: Wasseratmer und Luftatmer (Aquapneumonia und Aëropneumonia).

Die Somadifferenzierung wird für die systematische Eingliederung dann besonders günstig, wenn das Reifestadium äußere feste Merkmale besitzt: etwa wie die Schale der Mollusken, das Exoskelett der Arthropoden, die Schuppen der Fische und Reptilien oder die Federn der Vögel und die Haare der Säuger. Auch Innenskelette, wie Knorpel und Knochen sind hierher zu rechnen. Alle diese Merkmale sind aber noch stark der somatischen Variation unterworfen, so daß durch verschiedene Umwelteinflüsse geographische Rassen neu entstehen, die dann einen Rassenkreis ergeben. Auch Saisoneinflüsse sind hierbei von größter Bedeutung (Sommer- und Winterformen). Klima in Verbindung mit Nahrungsspezialistentum kann auf verschiedenen Stadien der Individualzyklen höchst eigenartige Differenzierungen, soweit die Reaktionsnorm das zuläßt, hervorrufen, wie z. B. bei *Sitaris*, dem Bienenwolf. Die eben geschlüpfte Larve (Abb. 2¹) mit gut entwickelten Beinen, Fühlern und Augen muß zu ihrer Fortentwicklung auf eine Biene gelangen, an der sie sich festheftet, um ins Nest getragen zu werden. Sie wird dort madenförmig, fuß- und augenlos (Abb. 2²). Sie ernährt sich von Honig. Diese Larve wandelt sich in eine Scheinpuppe um (Abb. 2³), daraus schlüpft eine madenförmige Larve (Abb. 2⁴), die sich verpuppt (Abb. 2⁵) und den fertigen Käfer ergibt (Abb. 2⁶). Dieser Käfer ist ein Pflanzenfresser.

Besonders stark ist die Umwelt für extrem angepaßte Parasiten eingengt. Hier ergeben sich die eigenartigsten Individualzyklen mit Generations- und Wirtswechsel.

Alle Tiere, die eine gut ausgeprägte Reifephase haben, die aber der Variation weitgehend unterworfen ist, können wir als Variozyklen bezeichnen.

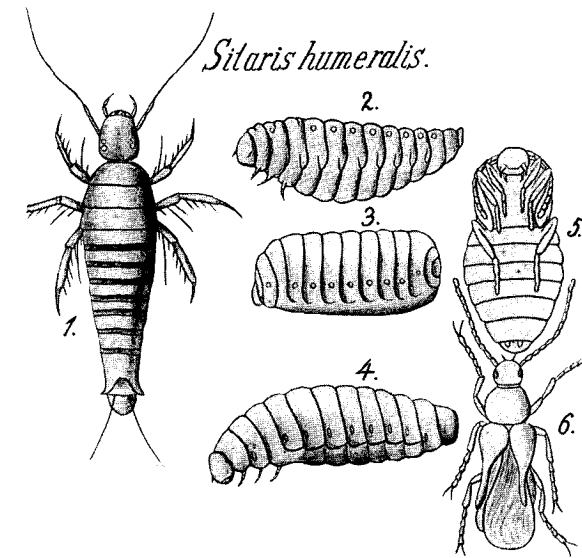


Abb. 2. Hypermetabolie von *Sitaris* nach Fabr. 1. erstes sechsbeiniges aktives Larvenstadium (Triungulinus); 2. die zweite mit Stummelbeinen versehene, madenartige Larve; 3. die folgende Scheinpuppe (Pseudochrysalis); 4. letztes madenartiges Larvenstadium; 5. die eigentliche freie Puppe; 6. Imago.

Als Endstufe eines festgeprägten Individualzyklus haben wir die streng zellkonstanten Tiere zu bezeichnen. Ihre Entwicklung ist determiniert. In der Reifephase zeigen sie, mit Ausnahme der Keimzellen, keine Zellteilung mehr. Sie haben eine individualzyklisch festgelegte Reifephase durch die spezifisch feste Zahl und determinierte Differenzierung ihrer Somazellen. Alle zellkonstanten Tiere sind systematisch ganz scharf zu erfassen, weil ein Variieren in der einmal erreichten Reifephase nicht mehr vorkommen kann, d. h. veränderte Umweltbedingungen können nicht mehr die Zahl der Zellen und ihre spezifischen Differenzierungen ändern, wohl aber noch die Größe der Zellen und ihrer Differenzierungen und damit auch die Größe der Gesamttiere beeinflussen. Wenn man von einer tierischen Art als Begriff noch sprechen will, so wäre dieser nur auf zellkonstante Tiere anzuwenden.

Besser aber würden alle Individualzyklen bei zellkonstanten Tieren als Homiozyklen bezeichnet.

II. Die Gliederung des Standortes der Tiere.

In der Einstellung der Tiere zu ihrer Umwelt spielt nun der Standort (Biotop) eine große Rolle, d. h. also der Lebensraum, der den Tieren Nahrung, Sauerstoff und die Möglichkeit der Fortpflanzung vermittelt. Alle heute bekannten Tiere sind entweder noch Meeresformen oder sind aus dem Meere hervorgegangen. — Omne vivum e mari.

Primäre Meerestiere sind mit dem umgebenden Medium isoton und decken ihren O₂-Bedarf aus dem Wasser. Wenn sich nun primäre Meerestiere an veränderte Umweltbedingungen, wie Brackwasser, Süßwasser, Feucht- und Trockenluft anpassen, so müssen sie Organe zur Regulation des osmotischen Druckes und, sofern es sich um Lufttiere handelt, auch Luftatmungsorgane herausbilden. So kann man schon nach diesen elementaren Gesichtspunkten eine Gliederung der Standortsformen (Harms, 1933) wie folgt, vornehmen:

Gliederung der Standortsformen.

I. Wassertiere (positiv hygrotaktisch).

a) Passiv homoiosmotische (isosmotische, d. h. stenohaline) Tiere: Meerestiere.

1. Planctontische Tiere.
2. Schwimmende Tiere.
3. Auf dem Boden lebende Tiere.
4. Im Boden lebende Tiere.

b) Passiv poikilosmotische (euryhaline) Tiere: wenig angepaßte Brackwassertiere.

Gliederung wie Ia, 1—4.

c) Aktiv poikilosmotische (euryhaline) Tiere: spezifisch angepaßte Brackwassertiere.

Gliederung wie Ia, 1—4.

d) Aktiv poikilosmotische bis aktiv homoiosmotische Tiere: Tiere der Flußmündungen und der Ebbe- und Flutzone.

Gliederung wie Ia, 1—4.

e) Aktiv homoiosmotische Tiere: Süßwassertiere (einschließlich marine Teleostier, Dipnoer? Ganoiden, Selachier, Hemicranioten).

Gliederung wie Ia, 1—4.

II. Lufttiere (positiv aërotaktisch).

a) Aktiv poikilosmotische bis aktiv homoiosmotische Tiere mit unvollkommen ausgebildeten Hautorganen zum Schutz vor Austrocknung (Hautdrüsen): Feuchtlufttiere (relative Luftfeuchtigkeit dauernd nicht weniger als 80—90 %).

1. Fliegende Tiere (z. B. Flugfrösche).

2. Auf dem Boden lebende (laufende und kletternde) Tiere (z. B. Amphibien, Periophthalmen, Asseln, Coenobitiden).

3. Im Boden lebende Tiere (z. B. *Physcosoma lurco*, *Lycastis*, Erdnemertinen, terricole Oligochäten).

b) Aktiv homoiosmotische Tiere mit vollkommen ausgebildeten Hautorganen zum Schutz vor Austrocknung (Chitinisierung oder Verhornung. Zurücktreten der Hautdrüsen): Trockenlufttiere (unabhängig von der relativen Luftfeuchtigkeit).

1. Fliegende Tiere.

2. Auf dem Boden lebende (laufende und kletternde) Tiere.

3. Im Boden lebende Tiere.

c) Sekundär wieder an das Leben im Wasser angepaßte Tiere.

1. Trockenluftatmer (z. B. Limnaeiden, Wale).

2. Sekundär Wasseratmer (z. B. manche Pulmonaten, *Siphonaria*, *Ancylus*, *Oncidien*, Ephemeridenlarven).

Aus dieser Standortstabelle ergibt sich, daß die einschneidendsten Umwandlungen im Gefüge eines Individualzyklus in Para- oder Variozyklen stattfinden, wenn sich ein Tier vom Meer-, Brack- oder seltener Süßwasser an die Luftatmung anpassen muß. Es sei hier gleich vorausgeschickt, daß kein Tier sich anpaßt, sondern daß es angepaßt wird. Der Zwang der Umwelt ist es, der primär seine Individualzyklen herausbildet.

Bezüglich der Herausbildung von luftatmenden Tieren aus wasseratmenden Formen sind nur ganz bestimmte Zonen der Forschung gut zugänglich:

1. Tropische Schwemmlandzonen, mit Mangrove bewachsen, die ständig weiter verlanden.
2. Tropische gehobene Riffe an kleinen Inseln und Küsten von Festländern.
3. Subtropische und gemäßigt-klimatische Verlandungszonen an Meeresküsten unter dem Einfluß des Winters.
4. Verlandungszonen an Süßwasserseen in der gemäßigten Zone unter dem Einfluß des Winters.

III. Grundbedingungen der Lufttierwerdung.

Wir haben bisher als gegeben angenommen, daß Arten im Linné'schen Sinne oder Individualzyklen nicht, wie es das Dogma früherer Zeiten lehrte, konstant sind. Das Fundament der Deszendenztheorie ist ja die Tatsache der Artumwandlung in der Natur. Wichtig ist es nun, die Faktoren zu prüfen, die zu einer Artumwandlung führen. Man nimmt heute an, daß entweder die Chromosomen- oder Genmutation, oder die Plasmonmutation oder Dauermodifikation zu Abänderungen eines Zyklus führen kann. Die Mutation, wobei betont werden muß, daß eine dauernde Plasmonverschiedenheit (Plasmonmutation) bisher nicht beobachtet wurde, hat meist letalen Charakter und ist nicht auf eine neue Umwelteinstellung gerichtet. Nach Rensch können sogar nur wenige Rassen sicher auf Mutationen zurückgeführt werden, und dann handelt es sich stets um kleine, den Gesamtorganismus wenig beeinträchtigende Mutationsschritte. Für die Artbildung ist die Mutation sehr gering einzuschätzen, da dominante Mutanten fast stets homozygot und nicht lebensfähig sind, was ja heute auch schon von den Vererbungsforschern zugegeben wird. Wichtig sind dagegen die Kleinmutationen, die, wenn sie gerichtet auftreten und sich steigern, wohl zur Aenderung des Zyklus beitragen können. In erster Linie aber entstehen neue Zyklen auf dem Wege über Dauermodifikationen, indem eine Nachwirkung einer Umweltinduktion auch in den folgenden Generationen beibehalten wird (Nachwirkungen einer induzierten Reaktionsnorm), ohne daß die Außenfaktoren noch wirksam sind. Die Aenderungen sind indessen noch nicht fixiert, sondern es kann eine allmähliche Rückkehr zur Norm stattfinden. Nie läßt sich die Darwinsche Selektionstheorie ausschalten, denn sie zeigt uns erst, daß diejenigen Individualzyklen, die sich am stärksten befähigt zeigen, auf die neue Umwelt zu reagieren, neue Zyklen ergeben. Für die Entstehung von Variationen sind aber die funktionellen Anpassungen (Lamarckismus) keineswegs zu entbehren, wie das namentlich Plate (1931) und auch Kühn (1932) betont.

Zum Schluß der vorliegenden Arbeit wird an Hand der darzustellenden Befunde näher auf die Faktoren der Zykluswandlungen hingewiesen werden.

Hier sei zunächst darauf eingegangen, welche Voraussetzungen gegeben sein müssen, damit ein wasseratmendes Tier zu einem luftatmenden werden kann.

Hesse führt in seiner ausgezeichneten Tiergeographie (1924) den Ausspruch von Rüttimeyer an: „das Meer ist die große Mutterlauge aller Lebenswelt“. Dieser Satz gilt besonders für die tropischen Meere mit ihrem ungeheuren Formenreichtum. Hier sind heute noch alle Baupläne der tierischen Organisation in typischer Ausprägung vorhanden. Die Tiere leben hier schon deshalb unter besonders günstigen Bedingungen, weil ihr inneres Medium, die Körperflüssigkeit (Blut), mit dem Außenmedium (wenigstens bei allen Evertrebraten) isoton ist. Ihre Haut ist eine semipermeable Membran, die wohl das Wasser durchläßt, nicht aber die darin gelösten Stoffe. Die Körperflüssigkeit der marinen Evertrebraten enthält dieselben Salze in ungefähr gleichem Mengenverhältnis wie das Meerwasser. Ein mariner Krebs oder Polychaet besitzt also die gleiche Molarkonzentration und den gleichen osmotischen Druck wie das Meerwasser. Bei den Selachiern hat das Blut zwar einen geringeren Gehalt an Salzen wie das Meerwasser, es werden aber reichliche Mengen von Harnstoff (2—3 %) beige-mischt, so daß das osmotische Gleichgewicht erreicht wird. Die Knochenfische dagegen sind bezüglich des osmotischen Druckes ihrer Körpersäfte unabhängig vom Meerwasser geworden, ihr Blut hat eine viel geringere Molarkonzentration als jenes (Hesse). Vielleicht sind sie als sekundär wieder ins Meer eingewanderte Formen anzusehen.

Die Süßwassertiere stammen zweifellos von Meeresformen ab. Sie mußten also die Molarkonzentration der Meeresvorfahren in das Brack-, dann in das Süßwasser mitbringen. Tatsächlich besitzen die Süßwasserformen einen höheren osmotischen Druck wie das umgebende Wasser. Die im Anhang folgende Tabelle nach Widmann, die alle Standortsformen der Tiere berücksichtigt, gibt darüber Auskunft.

Wenn marine Tiere sich allmählich an das Süßwasser anpassen, muß durch die semipermeable Körpermembran beständig Wasser in das Tier hineindiffundieren. Die Körperflüssigkeit hat ja eine höhere osmotische Spannung wie das umgebende Wasser. Die Verdünnung der Körperflüssigkeit ist aber nur bis zu einer gewissen Grenze möglich, folglich muß stets Wasser wieder abgegeben werden, oder das Eindringen von Wasser muß durch Veränderung der Hautbeschaffenheit verhindert werden (Schleim bei Schnecken und Fischen). Der erste Weg ist oft beschritten worden, indem durch die Nieren Wasser wieder abgegeben wird.

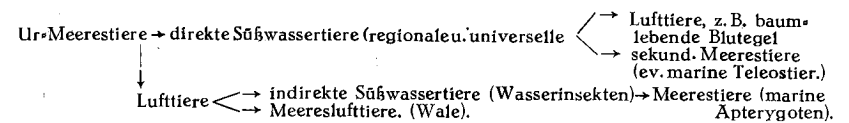
So hat Overton für den Frosch nachgewiesen, daß dieser durch die Haut Wasser aufnimmt und dieselbe Menge wieder durch die Niere abgibt. Die Steigerungsfähigkeit der Nierenfunktion ist nach Hesse eine der Grundbedingungen für die Anpassung an das Süßwasser. Nun ist es nach Schlieper weiter noch wichtig, daß in salzreichem Wasser die Atmung leichter vor sich geht wie im Süßwasser, wofür eine Reihe von morphologischen und ökologischen Tatsachen spricht. Weiterhin hält es Schlieper für wahrscheinlich, daß die Salzkonzentration auch in bezug auf die CO_2 -Bindung für die Atmung eine große Bedeutung hat. Er stellte fest, daß die Menge der Monocarbonate in fallendem Salzgehalt abnimmt durch die Abnahme der Alkalinität. Wo Monocarbonate vorhanden sind, wird Kohlensäure chemisch gebunden, was im Meer- und Brackwasser der Fall ist. Das Süßwasser hat aber so gut wie keine Monocarbonate, es kommt daher nur eine physikalische Lösung des CO_2 in Frage. Ein Kubikzentimeter Süßwasser, das nur Bicarbonat enthält, kann daher weit weniger CO_2 aufnehmen wie die gleiche Menge Salzwasser, das CO_2 chemisch bindet, daneben aber auch noch physikalisch lösen kann.

Bezüglich dieser Auffassung Schliepers, die noch weiterer Begründung bedarf, ist es interessant, die Haut- bzw. die Lungenatmung des Frosches zu betrachten. Der Frosch scheidet an der Luft hauptsächlich durch die Haut CO_2 aus und nimmt durch die Lunge O_2 auf. Auch bei einer unter Wasser gehaltenen *Rana esculenta* findet eine unverminderte CO_2 -Ausscheidung durch die Haut statt (Krogh). Wären jedoch die Ueberlegungen Schliepers richtig, so müßte der Frosch unter Wasser leichter durch die Lungen CO_2 ausscheiden können.

Es gibt nun aber, wie Hesse hervorhebt, nur eine relativ geringe Artenzahl von „primären Süßwassertieren“, d.h. von Tieren, die zweifellos von Meeresbewohnern abstammen, so daß bei ihnen wohl eine spezifisch gleichgerichtete Anpassungsfähigkeit an das Süßwasser angenommen werden muß, denn in den verschiedensten Gegenden sind es wieder Angehörige der gleichen Gattungen und Familien, die den Uebergang von Meer zu Süßwasser vollzogen haben, so *Cottus* und Verwandte, die Gobiiden, Elopiden, Syngnathiden, Selachier, ferner die Krebsgattung *Atya* (Kapverdische Inseln, Westindien, Philippinen, Samoa), die Palaemoniden (Europa, Südamerika, Ost- und West-

afrika). Die Echinodermen, Brachiopoden und Tunicaten dagegen fehlen im Süßwasser vollständig.

Der Begriff „primäre Süßwassertiere“ für aus dem Meer in das Süßwasser eingewanderte Tiere scheint mir nicht glücklich gewählt, denn sekundäre könnten dann doch nur solche Formen sein, die vom Luftleben wieder in das Süßwasser zurückgekehrt sind. Lufttiere können aber die Luft entweder vom Meer oder vom Süßwasser aus erobern haben. Wir würden daher richtiger sagen: Ur-Meerestiere, aus denen dann die direkten Süßwassertiere entstanden sind. Die weitere Gliederung ergibt die folgende Uebersicht:



Die Einwanderung mariner Tiere in das Süßwasser hat sich bereits seit längeren Zeiträumen vollzogen und hat zur Bildung von geschlossenen Formenkreisen geführt (M. Weber: Universelle Süßwassertiere, z. B. Karpfen, Planorbis, Limnaea, Ancylus). Sie dauert aber immer noch (regionale Süßwassertiere) bis in die heutige Zeit an. Weiter ist sehr bemerkenswert, daß die Einwanderung von Meerestieren in das Süßwasser in größerem Maßstabe nur in den Tropen vor sich geht, was auch für die Entstehung von Lufttieren gilt. R. Hesse macht darüber in seiner Tiergeographie genauere Angaben. Ursache sind die starken Regenfälle, die mächtigen Flüsse, und, dadurch bedingt, die weit ausgedehnten Brackwasserzonen mit nur ganz allmählicher Aussüßung. Die großen Schwemmlandschaften liegen nur ganz wenig über dem Meeresspiegel, so daß bei zurückgehender Flut (besonders bei Hochflut) Tümpel bleiben, die durch Regen und Flußwasserbeimischung aussüßen. Die Meerestiere, die schon in der Litoralzone vorkommen, werden dadurch ständig gezwungen, in veränderter Ionenkonzentration zu leben. Ebbe und Flut wirkt sich außerdem bis weit in die großen tropischen Ströme mit wenig Gefälle, oft bis zu 20 und mehr Kilometern aus, so daß auch dadurch die Wanderung der Meerestiere in die Flüsse erleichtert wird. So gibt es heute 22 Süßwasser-Selachierarten, von denen sieben schon ganz auf das Süßwasser beschränkt sind. Besonders viele neu eingewanderte Formen finden sich

in der Umgebung des Golfes von Bengalen, auf den Inseln des malaiischen Archipels, in Madagaskar und dem tropischen Amerika. Direkte Süßwassertiere können natürlich auch in abgeriegelten, allmählich aussüßenden Meeresabschnitten entstehen.

Luftatmende Tiere sind nun stets von Wasserformen abzuleiten. Dabei wird man wohl im allgemeinen annehmen können, daß sie von weniger differenzierten Meerestieren abstammen, obwohl an sich die Möglichkeit, daß auch Süßwasserformen zu Lufttieren werden können, nicht von der Hand zu weisen ist. Jedoch liegen die Bedingungen, wie wir weiter sehen werden, für letztere wesentlich ungünstiger.

Lufttiere sind nun von vornherein in mehrfacher Hinsicht wesentlich begünstigt. Alle Tiere sind bezüglich ihrer Nahrung direkt oder indirekt auf Pflanzen angewiesen. Der Pflanzenbestand des Meeres ist aber beschränkt, nur die Litoralzone und die Oberfläche des Meeres bieten die Möglichkeit für Pflanzenwuchs. Wenn wir annehmen, daß alles Leben aus dem Meere stammt, so müssen auch die ersten Tiere in der Litoralzone entstanden sein. Infolge des geringen Pflanzenwuchses im Meere und im Süßwasser im Verhältnis zu demjenigen auf dem Lande (abgesehen natürlich von der Wüste und den ewigen Eisregionen) bewohnen nur $\frac{1}{5}$ aller Tierarten das Wasser. Das Land bietet, namentlich in tropischen Regionen, Pflanzennahrung in Hülle und Fülle. Daher ist es auch erklärlich, daß die Lufttiere, die sich erst nach der Entstehung der Luftpflanzen bilden konnten, hier besonders günstige Bedingungen fanden. Wir sahen, daß bei der Einwanderung von Meeresformen in das Süßwasser die Respirations- und Isotonieverhältnisse sehr bedeutungsvoll sind. Beim Uebergang vom Wasser- zum Luftleben jedoch fallen diese Faktoren nicht so sehr ins Gewicht. Der Sauerstoffgehalt ist in der Luft weit größer als im Wasser. In einem Liter Wasser sind etwa 3,5—7 ccm O_2 gelöst, 1 l Luft dagegen enthält 207 ccm O_2 . Dadurch haben luftatmende Tiere die Möglichkeit einer viel größeren Energieentfaltung, weil bei genügender Nahrungszufuhr die Verbrennungsprozesse außerordentlich gesteigert werden können. Die Uebergangsformen von Wasser- zu Lufttieren sind daher auch ungemein lebhafter als ihre ihnen sehr nahestehenden Verwandten im Wasser. Es seien nur

die blitzschnellen Ocypoden erwähnt, die eine geradezu insektenähnliche Energieentfaltung haben, weiter die lebhaften Luftinsiedler, die Boleophthalmen und Periophthalmen, die eine enorme Schnelligkeit bei der Flucht entwickeln.

Die Luft bietet ferner infolge ihrer geringen Dichte einen sehr viel kleineren Widerstand bei der Ortsbewegung wie das Wasser. Der feste Boden ermöglicht den Tieren ein kräftiges Abstemmen, wodurch eine große Geschwindigkeit erzielt werden kann. Wichtig ist, daß die Salzkonzentration des Blutes bei luftlebenden Formen konstant gehalten wird, dazu ist vor allem ein genügender Schutz vor Austrocknung, also vor Wasserverlust durch die Haut nötig, da aus der Luft kein Wasser ersetzt werden kann. Die semipermeable Membran der Wassertiere wird also überflüssig. Damit kommen wir auf die Schwierigkeiten zu sprechen, die beim Uebergang vom Wasser- zum Luftleben zu überwinden sind, und die eigentlich nur in den Tropen überwunden werden können.

Nach Hesse haben sich Vertreter einer Reihe von Tierstämmen die Vorteile des Luftlebens zunutze gemacht, wobei manche in den Uebergangsstadien stecken geblieben sind, andere zu großer Entfaltung gelangten.

Für die Protozoen kam eine eigentliche Luftanpassung kaum in Frage. Wir kennen nur Vertreter in recht feuchtem Boden, wie *Amoeba terricola*. Auch sessile Tiere, wie Poriferen, Coelenteraten, Echinodermen, Bryozoen, Tunicaten konnten naturgemäß nicht zu Lufttieren werden. Dagegen kennen wir feuchthäutige Luftplanarien in tropischen Regionen, die heute noch wie typische, wenig abgeänderte Meeres-Turbellarien aussehen. Eine gute Möglichkeit zur Lufttierwerdung war bei den Anneliden gegeben. Aus Wasserformen entstanden ehemals die feuchthäutigen Oligochaeten, ferner die Peripatiden und sämtliche luftlebende Arthropoden. Innerhalb des Polychaetenkreises konnten in jüngster Zeit noch feuchthäutige Erdformen in Sumatra beobachtet werden. Aus ähnlichen Ausgangsformen sind auch wohl die ältesten Lufttiere, die Myriapoden und Insekten, hervorgegangen. Die Crustaceen besitzen eine Reihe von Möglichkeiten zur Luftanpassung, die aber bis heute nur in wenigen Fällen zur Bildung neuer Klassen geführt haben, wenn man nicht die Spinnen über *Limulus* von den Trilobiten ableiten will. Einige Asseln und Flohkrebse (*Orchestia*), Coenobiten und Luft-

krabben sind als spärliche Beispiele einer Luftanpassung von Crustaceen zu nennen.

Unter den Mollusken sind es nur die Gastropoden, wie z. B. die Lungenschnecken (und in den Tropen die Prosobranchier), die Lufttiere wurden. Die an Mangelzweigen beobachteten Ostreen, Anomieu und Cirripeden sind wohl als nicht weiterführende Anpassungen aufzufassen.

Der große Tierstamm der Fische hat unter seinen ursprünglichen Vertretern, den Selachiern, merkwürdigerweise keine Lufttiere geliefert. Die Dipnoi dagegen haben die Stufe gelegentlicher Luftanpassung erreicht, indem sie die paarige Ausstülpung ihres Vorderdarms, die im Wasser als Schwimmblase funktioniert, als Lunge benutzen. Das ist der Weg, den wohl alle heutigen Luftvertebraten einmal in ähnlicher Weise gegangen sind. Ob aber von den Dipnoern die ältesten Amphibien und damit alle Luftwirbeltiere abstammen, bleibt wohl zweifelhaft, höchstwahrscheinlich leiten sie sich von den Crossopterygiern her.

Unter den Teleosteen sind es sowohl Süßwasser- wie Meeresformen, die eine Entwicklung zur Luftanpassung nahmen. Erstere haben aber keine hohe Stufe erreicht, über gelegentliche Luftatmung sind sie nicht hinausgekommen. Sie können noch nicht einmal als feuchthäutige Lufttiere bezeichnet werden. Zu ihnen gehören: der Schlammpeitzger (*Misgurnus*), der Wels (*Saccobranchus*), die Amphipnoiden und die Labyrinthfische (*Anabas*-Arten). Der am besten luftangepaßte Süßwasserfisch ist wohl *Anabascandens*; aber auch er hat nur akzessorische Luftatmung und geht daher selbst in annähernd wassergesättigter Luft relativ leicht an Eintrocknung zugrunde. Viel weiter luftangepaßt sind die aus den Meeresgobiiden sich ableitenden Boleophthalmen und Periophthalmen und die von den Blenniiden sich herleitenden Salariiden.

Jedes Meerestier, das sich zur luftatmenden Form differenziert, wird zunächst stets zu einer Litoralforn der Randzone. Hier findet die periodische Aussüßung des Meerwassers durch Regen und Flußwasser statt. Daher muß zuerst eine aktive Poikilosmie erworben werden, die dann zu einer aktiven Homoiosmie oder Isosmie wird. In der litoralen Zone gelangt das Tier nun aber bei Ebbe leicht in seichte, entweder stark salzige oder ausgesüßte Resttümpel oder gar in schlammige Zonen. Die für Wasser geeigneten Respirationsorgane

können im Schlamm ihre Funktion nicht ausüben. Es tritt so eine Steigerung der schon bei allen Tieren vorhandenen Hautatmung ein, da diese allein den O_2 -Bedarf decken muß. Das ist dann leichter möglich, wenn das Tier diese ungünstige Periode bewegungslos überdauern kann. Gelangen die Tiere in Zonen, wo die Flut sie nur noch selten erreicht, so graben sie sich im Schlamm Gänge, so daß sie in einem Feuchtluftmedium existieren können. In das Grundwasser der marinen Schlammböden können sie nicht ausweichen, weil dieses O_2 -frei ist. Die Tiere werden daher wohl meist das Bestreben haben, ihre Röhren gelegentlich zu verlassen und auf den Schlamm zu kriechen, wo sie Nahrung finden. Kommen die Tiere aber längere Zeit auf die von Wasser freie Bodenoberfläche, so sind sie hier stärkerer Austrocknung ausgesetzt. Sie brauchen nun Schutz gegen Wasserverlust. Es wird daher die für die Wasserformen typische Haut umdifferenziert, entweder durch Ausbildung von Schleimdrüsen, die auf der Körperoberfläche eine Schleimschutzschicht zu bilden imstande sind, oder durch Bildung einer festen Hautbedeckung (Chitin, Schuppen, Verhornung usw.). Nunmehr reicht die Haut infolge ihrer Verdickung nicht mehr für die Respiration aus, und so werden Luftatmungsorgane, meist Tracheen oder Lungen, herausdifferenziert. Die Luftatmungsorgane werden zur Feuchterhaltung in das Innere des Körpers hineinverlagert. (Kiemenhöhlen oder Lungensäcke, Einstülpungen der Haut als Tracheen.)

Bei dem Mediumwechsel Wasser-Luft ist es nun aber ein weiteres Erfordernis, daß auch die Lokomotionsorgane eine Abänderung erfahren. Die Meerestiere haben entweder das gleiche oder ein geringeres spezifisches Gewicht wie das sie umgebende Medium. Im Verhältnis zur Luft haben alle Tiere dagegen ein sehr hohes spezifisches Gewicht, so daß kein Tier dauernd in der Luft schwebend zu leben vermag. Die Lokomotionsorgane der Lufttiere, die zur Fortbewegung auf dem trockenen Boden und in der Luft dienen, werden aus Wasserlokomotionsorganen herausdifferenziert. Nur die Insekten haben neue spezifische Flugorgane, die Flügel als Hautduplikaturen, entwickelt.

Bei dem Mediumwechsel erfolgt auch eine Umdifferenzierung der Wassersinnesorgane, vor allem der Geruchs- und optischen Organe zu Luftsinnesorganen.

Wesentlich bei dem Mediumwechsel ist auch die Umstellung der Fortpflanzungsverhältnisse. Luftatmende Tiere müssen zur Laich-

zeit entweder ins Meer- oder Flußwasser zurückwandern (die meisten Amphibien), oder sie bilden Brutpflege heraus oder werden ovovivipar. Im letzteren Falle müssen sie ihre Embryonen noch ins Wasser bringen (Krebse), oder sie bekommen ein Amnion wie die Sauropsiden, Säuger und Insekten. Im letzten Falle kann sich der Embryo auch vollständig im Körper der Mutter entwickeln (Viviparität, bei Marsupialiern und Placentaliern) und wird sofort bei der Geburt zum Lufttier.

Für alle diese Anpassungen, die entsprechend dem ganz allmählichen Mediumwechsel langsam konsekutiv erfolgen, ist natürlich die Fähigkeit weitgehender somatischer Variabilität der Individuen Bedingung. Es können sich ferner solche Anpassungen nur im gleichmäßig günstigen Tropenklima mit der dort herrschenden hohen Luftfeuchtigkeit vollziehen.

IV. Artbildung von Lufttieren.

a) am tropischen Sandstrand.

An tropischen Küsten mit breitem Sandstrand und stark ausgeprägter Ebbe und Flut fällt dem Beobachter eine große schöne Krabbe (*Ocypode ceratophthalma*) auf, die ein Feuchtlufttier geworden ist. Sie weist Differenzierungen auf, die sie

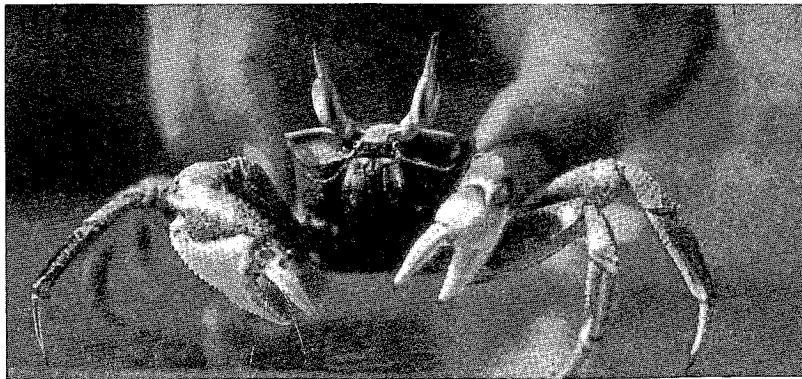


Abb. 3a. Laternenauge von *Ocypode ceratophthalma*
($\frac{2}{3}$ natürlicher Größe).

befähigen, im Luftmedium zu leben. So besitzt sie neben den Kiemen aus der Wand des Kiemenraumes herausdifferenzierte Luftatmungsorgane (Lungen), ferner starke Chitinisierung des Exoskeletts und reiche Kalkeinlagerung zur Festigung desselben. Hautdrüsen bilden ein colloidales Sekret, das gegen Austrocknung und Eindringen von Süßwasser schützt.

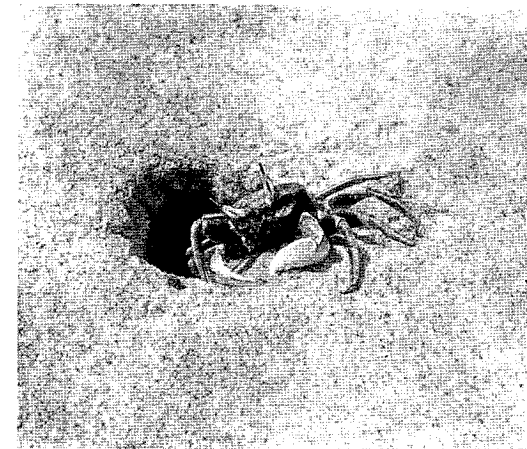


Abb. 3b. *Ocypode ceratophthalma* im Begriff in seine Höhle zu verschwinden ($\frac{1}{4}$ natürlicher Größe).

Die Schreitbeine der wasserlebenden Ursprungsform sind bei ihr zu mächtigen Laufextremitäten geworden. Die Tiere bewegen sich so schnell, daß man sie nur mit Mühe einholen kann. Die auffallendsten Sinnesorgane sind bei *Ocypode* die großen laternenartigen Augen (Abb. 3a, b). Auch ihr statotonisches Organ ist gut entwickelt, es muß sogar Töne wahrnehmen können, da ein Stridulationsorgan schon ausgebildet ist. Die Tiere leben in selbstgegrabenen Röhren (Abb. 3b), die metertief sein können, aber nicht bis an das Grundwasser reichen. Zur Zeit der tiefsten Ebbe kommen diese Krabben bei der Nahrungssuche auf die jetzt wasserfreie Ebbeplatte. Die Weibchen üben Brutpflege aus, die Eier entwickeln sich an ihren Pleopoden bis zu Zoöen, die dann ins Meer, aber nahe dem Ufer, verbracht werden. Als Megalopa-Larven werden die jungen Tiere wieder schwach amphibisch und kommen an die äußere Litoralzone. In weiteren

Häutungen entwickeln sie sich dann von einem Wasserbrachiuren zu einem feuchtluftlebenden Ocypoden.

Wo, wie oft in Ostindien, die Sandküste gegen die äußerste Flutgrenze durch einen etwa 1—2 m hohen Steilhang begrenzt ist, findet sich auf dieser 5—10 m breiten Trockenlandzone eine nahe Verwandte von *Ocypode ceratophthalma*, die Art *cordimana*. Sie ist ein etwas kleinerer Ocypode, der seine Höhle unter einem Ischaemumrasen hat, der meist von Tschemara-bäumen (Casuarinen) beschattet ist. Diese Form ist weitgehender unabhängig vom Meer geworden, insofern als sie ihre Nahrung bereits in ihrem Nestbereich, in der nur mit Süßwasser befeuchteten Trockenlandzone sucht und nur zur Zeit der Ablage der Zoöen noch zum Meer wandert. Sie muß schon als typische Höhlen-bewohnende Luftkrabbe des Festlandes aufgefaßt werden.

Einen ähnlichen Weg der Anpassung an die Luftatmung haben manche Gammariden (*Orchestia* und *Talitrus* z. B.) und auch einige Asseln zurückgelegt. Letztere sind sogar in bezug auf ihre Fortpflanzungsverhältnisse gänzlich unabhängig vom Wasser geworden, insofern als sich ihre Eier bis zum Feuchtluftstadium in einem gegenüber den Wasserformen besser schließenden Brutraum entwickeln. Ihr Individualzyklus läuft also ausschließlich an der Luft ab.

b) In der Mangrove.

Einen sehr interessanten und eigenartigen Lebensraum bildet die Mangrovenzone, die überall dort an tropischen Küsten vorhanden ist, wo die Flüsse auf einer sandigen Flachküste, deren Untergrund meist aus Korallen besteht, reichlich schlammige Sedimente ablagern. Als Beispiel einer jungen, ungestörten Mangrove sei diejenige am Delta des Wai Tonahitu auf Ambon nach Troll geschildert:

„Ambon ist eine kleine Molukkeninsel und gliedert in zwei Halbinseln, die durch die schmale und niedrige, nur etwa 1200 m breite Landenge von Paso miteinander in Verbindung stehen, im übrigen aber durch die Bai von Ambon im Westen und die Bai von Baguala im Osten von einander geschieden sind. Deltabil-dungen der allenthalben von den Bergen herabkommenden Wasser finden sich namentlich in der Umgebung der Innenbai; die bedeutendsten sind das Delta von Ambon, die ihm schräg gegenüber-liegende Alluvialebene von Rumahtiga und das Delta des Wai

Tonahitu. Diese Deltas machen den Eindruck von Ebenen, sind aber doch ziemlich stark geneigt, so daß der Boden, auf dem die Stadt Ambon liegt, von der Küste bis zum Abfall des Gebirgs-landes, eine Strecke von etwa 1 km, um 7 m ansteigt. Der Mangrovegürtel, der dieses Delta einst umgab und von dem noch Rumphius Andeutungen macht, kann also nicht sehr breit gewesen sein und ist bis auf ganz kümmerliche Reste ver-schwunden.

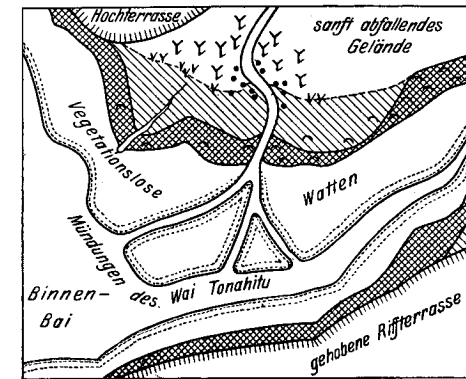


Abb. 4a—g. a. Delta des Wai Tonahitu (Ambon) mit Vegetationsverteilung. Doppelt schraffiert Gürtel von *Sonneratia alba*; dahinter (einfach schraffiert) gemischte Mangrove (*Bruguiera parviflora*, *B. gym-norhiza*, *B. caryophylloides*, *Camptostemon aruense*, *Ceriops Roxburghiana* u. a.

~ *Rhizophora conjugata*, . . *Sonneratia acida*, √ *Nipa fruticans*, Y Y Sagopalme (nach Troll).

Eine ungestörte Mangrove breitet sich heute noch auf dem Delta des Wai Tonahitu (Abb. 4 a, b) aus. Es verdankt seine Ent-stehung dem gleichnamigen Wasserlauf, eigentlich nur einem starken Gebirgsbach, der auf dem Salahutu-Stock entspringt und mit erheblichem Gefälle in die Bai einmündet. Ein älterer Schwemmkegel, der gehoben erscheint und auf dem Negrilama („das alte Land“) liegt, begrenzt im Westen als Hochterrasse den jüngeren Teil des Deltas, das „neue Land“, das etwa 700 m breit und in seiner ganzen Ausdehnung von Mangrove bestanden ist. Deren Tiefenerstreckung ist wegen des starken Gefälles, das der Fluß noch an der Mündung hat, nicht sehr beträchtlich und dürfte mit 300 m, entlang dem Fluß, nicht zu gering angegeben sein.

Trotz dieses verhältnismäßig kleinen Areals läßt sich eine gewisse Zonung der Vegetation unschwer erkennen (Abb. 4a).

Am Rand, überhaupt in den äußeren, seewärts gelegenen Teilen tritt *Sonneratia alba* stark hervor, sie wird stellenweise sogar zur herrschenden Art, namentlich dort, wo der Boden mehr sandig-kiesig beschaffen ist. Daneben trifft man vereinzelt *Rhizophora conjugata* an. Die feineren schlammartigen Sedimente setzen sich hauptsächlich in dem nach Paso hin sich erstreckenden Winkel der Bai ab, und dort, in der stillen Bucht, wächst *Rhizophora conjugata* so üppig, daß sie kaum eine andere Art neben sich aufkommen läßt.



Abb. 4b. *Sonneratia alba*, basal verzweigter Stamm inmitten seines Luftwurzelfeldes, bei Ebbe. Mangrove bei Latéri (Ambon) (nach Troll).

Die sich an den Randgürtel anschließende Zone zeigt die mannigfaltigste Zusammensetzung. Man findet in ihr in buntem Durcheinander Arten von *Bruguiera* (*B. caryophylloides*, *parviflora*, auch *gymnorhiza*), *Ceriops Roxburghiana*, *Camptostemon aruense*, *Carapa obovata*, *Aegiceras majus* und *Avicennia marina* var. *Rumphiana* Bakh.



Abb. 4c. Mündungsgebiet von Belawan-Deli (1929): *Lingula*-Bank mit Jung-Mangrove von *Avicennia marina* var. *alba* auf der höchsten Erhebung bei Ebbe. Im Vordergrund der Rand des Saumwatts mit natürlicher Abflußrinne des Flutwassers. Rechts im Hintergrund Tg. Perling mit alten Beständen von *Avicennia marina* var. *alba* (nach Troll).



Abb. 4d. Nahaufnahme der Mangrovevegetation auf der *Lingula*-Insel 1929.

Am inneren Rande des Mangrovegebietes endlich setzen die genannten Arten aus, an ihre Stelle treten *Bruguiera eriopetala* und vor allem *Sonneratia acida*, die, wie schon Rumphius erwähnt, nie „prope litus“ wächst wie *Sonneratia alba*, sondern „juxta ripas majorum fluminum“. (Von *Sonneratia acida* hat vor Rumphius bereits Reede in seinem „Hortus malabaricus“ (Amsterdam 1682) eine ausgezeichnete Be-



Abb. 4c. Nahaufnahme der Mangelvegetation auf der Lingula-Insel 1933.



Abb. 4f. Nahaufnahme auf der Lingula-Insel 1933, welche die Luftwurzelregion zeigt.

schreibung und Abbildung geliefert, in der namentlich der Bau der Blüten, die Gestalt der Früchte, der Blätter und der Zweigenden hervorgehoben und auch angegeben wird, daß der Baum „in fluminum ripis“ wächst.) Sie ist also derjenige Baum der Mangrove, der die Flußläufe am weitesten landeinwärts begleitet, und deshalb charakteristisch für die inneren Teile der Mangrovebestände. Auf sie folgt meistens ziemlich unmittelbar Sagosumpf, nur stellenweise stößt man auf Gruppen von Nipa-Palmen (*Nipa fruticans*), die sich als lückenhafter Gürtel zwischen den Mangroven und den Sagobeständen einschieben. Während also an der Korallenküste die Mangrove einem sandigen oder felsigen Strand vorgelagert ist, geht sie hier, an der Schwemmlandküste, allmählich über in den Sumpfwald des Süßwassers, wobei die Nipa-formation zwischen der eigentlichen Mangrove, d. h. dem Salz- oder Brackwassersumpf, und dem Süßwassersumpf vermittelt.“



Abb. 4g. Typische alte Mangrove an einem Flußarm bei Pankalan Brandan (Sumatra, Ostküste).

An der Ostküste von Sumatra hat die Mangrovenzone (Abb. 5 unten) oft eine beträchtliche Breite (20—40 km). Sie lagert dem Tertiär auf und nimmt jetzt noch verhältnismäßig schnell an Breite zu. Vor dem Pasar Ikan

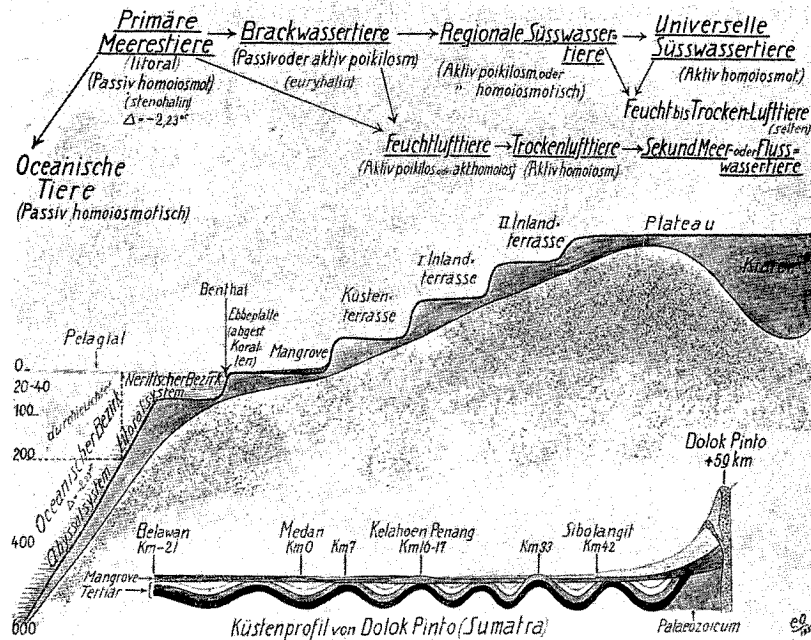


Abb. 5. Oben: Phylogenetische Gliederung der Standortsformen der Tiere. Mitte: Schema der Differenzierungszonen bei einer oceanischen Insel mit periodisch sich bildenden Korallenterrassen. Unten: Schematischer Querschnitt durch die Dolok-Pinto-Küste von Sumatra. (nach Druif).

(Fischmarkt) bei Batavia hat sich die Buschmangrove (*Avicennia*) vom Winter 1926 bis zum Sommer 1929 um 10—40 m in das Meer vorgeschoben. Nach Messungen meiner Mitarbeiter Troll und Dragendorff beträgt die Stärke der Sedimentation 15—36 mm pro Jahr. Besonders klar erkennt man die schnell fortschreitende Verlandung an der sog. Lingula-Insel bei Belawan (Abb. 4c—f).

In der Mangrove Sumatras (Abb. 4g) findet man Feuchtlufttiere aus fast allen Tierstämmen, mit Ausnahme der Coelenteraten und Echinodermen. So läßt sich hier z. B. der Werdegang der Meeres-Turbellarien zu Süßwasser- und Feuchtluftformen fast lückenlos verfolgen, ebenso derjenige der Nemertinen, der Anneliden, der Crustaceen und der Fische. Hier seien nur die drei letzteren Klassen ausführlicher behandelt, weil nur diese bis jetzt genauer untersucht worden sind.

1. Die Luftpolychaeten.

Bei den Luftpolychaeten, den Nereis- wie auch den *Lycastis*-Formen ist eine beträchtliche Verdickung der Cuticula eingetreten, die namentlich am Kopf so mächtig wird, daß sie fast wie die Kopfkapsel der Chilopoden erscheint, mit denen die Tiere zusammen leben. Bei oberflächlicher Betrachtung sind diese Polychaeten überhaupt bezüglich ihrer äußeren Form und der Art ihrer Fortbewegung kaum von feuchtluftlebenden Myriapoden zu unterscheiden.

Die genannten Polychaeten leben in selbstgegrabenen Erdröhren in trockenem Boden, der mit Grasrasen bedeckt ist. Ueber die Hochflutgrenze, die meist nur einmal monatlich (bei Vollmond) vom Meer erreicht wird, dringen sie landeinwärts nicht vor. Die Verteilung der verschiedenen Arten zeigt eine Skizze (Abb. 6, die einen vergrößerten Ausschnitt aus Abbildung 14 darstellt). Danach lebt am

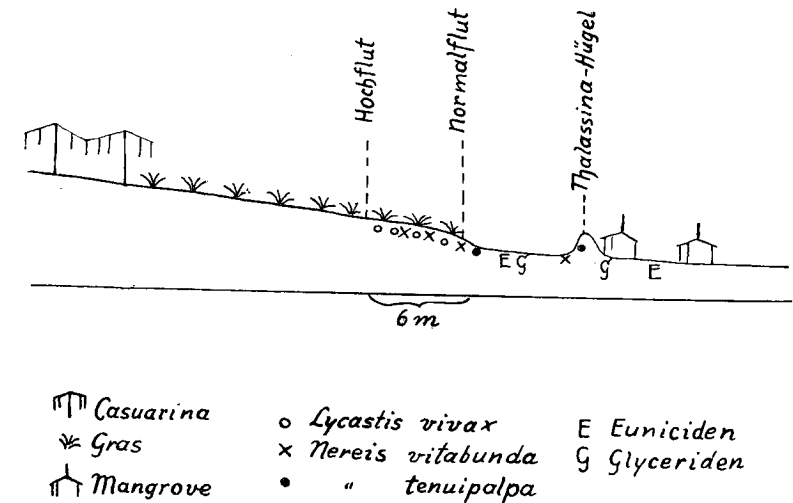


Abb. 6. Vorkommen von Luftpolychaeten bei Perbaoengan (Pantai Tjermin) (nach Pflugfelder).

weitesten landeinwärts *Lycastis vivax*. Pflugf., dann folgt *Nereis vitabunda* Pflugf. und *tenuipalpa* Pflugf. Die beiden letztgenannten Arten kommen auch in *Thalassina*-Hügeln vor (Abb. 6 und 17). In der noch täglich überfluteten Mangrove finden sich Euniciden und Glyceriden.

Im trockenen Boden bei Belawan lebt *Lycastis terrestris* Pflugf., *Nereis vitabunda* Pflugf. und *belawanensis* Pflugf. Nahe der Mündung des Soengei Paloehpandan findet man ferner in der Mangrove in faulenden Nipastengeln als Feuchtlufttier *Lycastis nipae* Pflugf.

α) Epidermis und Atmungsorgane.

Einen wesentlichen Schutz gegen Austrocknung hat die Haut der Luftpolychaeten durch Entwicklung von Körnerdrüsen und eigenartigen geknäuelten Schleimdrüsen (Abb. 7) erhalten, die namentlich seitlich und dorsal sehr mächtig werden. Das Epithel

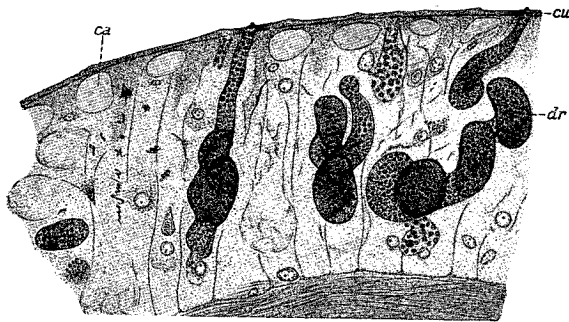


Abb. 7. Schnitt durch die drüsige Haut eines Luftpolychaeten (*Lycastis*art) ca Capillare dicht unter der Cuticula (cu), Knäueldrüse (dr) mit Ausführgängen, die Cuticula durchbohrend. Leitz, Oc. 4, Obj. Ap. 2 mm. Verkl. $\frac{2}{3}$.

ist hier stark verdickt, so daß die Drüsen, welche die Basalmembran der Haut nie durchbrechen, sehr lang werden. In dem dorsalen Kiemenblattbelag, wo, wie weiter unten noch zu schildern ist, hohe Epithelsprossen beobachtet werden, reichen die Schleimdrüsen mit diesen in die Bindegewebsschicht hinein. Im Prinzip haben wir hier dieselben Anpassungserscheinungen an das Leben im feuchten Boden wie bei den Lumbriciden, nur daß letzteren die Knäueldrüsen fehlen.

Die Erdnereidenform hat Hautatmung wie die Lumbriciden, die *Lycastis*-Arten dagegen haben dorsal an den Parapodien plattenartige Anhänge, die durch eigene Muskulatur beweglich sind (Abb. 8). Vom ventralen Hauptgefäß führt in jedem Segment ein Ast in das Atemplättchen hinein. Eine bulbusartige

Schwellung ist jederseits im Gefäß vorhanden. Von diesem Gefäß gehen quer zur Längsachse des Atemplättchens Kapillaren ab, die sich zuweilen noch aufzweigen. Die Kapillaren durchziehen parallel zueinander das Plättchen und liegen unmittelbar unter der hier im Vergleich zu derjenigen des Körpers sehr dünnen Cuticula. Die Kapillaren werden in einem

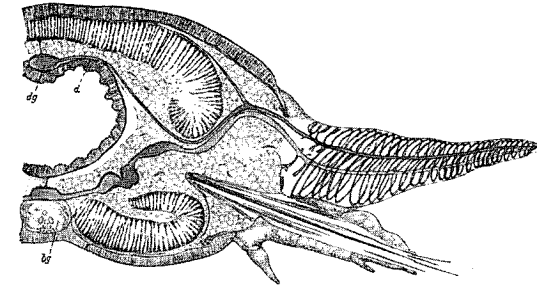


Abb. 8. Blättchen-Kieme am Parapodium von *Lycastis*, Erdpolychaet mit direkt unter der Cuticula gelegenen Capillarnetz in korbformiger Anordnung. d Darm, dg dorsales Gefäß, bg Bauchganglien. Leitz Obj. 3, Oc. 3. Verkl. $\frac{1}{2}$.

Sammelgefäß vereinigt, welches das arteriell gewordene Blut in einem Hauptast in die Dorsalarterien und in einem Nebenast zur Muskulatur leitet. Der Bau der Atemplättchen ist insofern noch bemerkenswert, als Dorsalepithelsprossen, die mit sehr hohen Zellen und einer dünnen Cuticula versehen sind, in das lockere Bindegewebe hineinreichen. Oft verzweigen sich diese Einstülpungen in zwei bis drei Aeste. Sie machen durchaus den Eindruck von ganz primitiven Tracheen. Schleim- und Knäueldrüsen sind in den Atemplättchen reichlich entwickelt.

Diese Ausbildung von epithelialen Einstülpungen mit dünner Cuticulaauskleidung zeigt einen Weg, wie etwa bei *Peripatus* Tracheen entstanden sein könnten, als er sich aus polychaetenartigen Vorfahren zum feuchthäutigen Lufttier entwickelte. Neuerdings ist *Peripatus* auch auf den Sundainseln, allerdings auf der ältesten, Borneo, und von mir auch auf Ambon gefunden worden.

Der am weitesten landeinwärts vom Meer vorkommende Polychaet ist *Lycastopsis amboinensis* Pflugf. Er lebt unter abgestorbenen Palmblättern zusammen mit Tausendfüßlern und *Peripatus* und ist ein ausgesprochenes Feuchtlufttier. Nach Untersuchungen von Lieber (1931) ist die Epidermis nur von einer

relativ dünnen Cuticula bedeckt, die an sich keinen genügenden Schutz gegen Austrocknung darstellen würde. Dieser aber ist gewährleistet durch den Aufenthalt des Tieres im feuchten Medium, sowie durch eine ungemein reiche Entfaltung von Hautdrüsen.

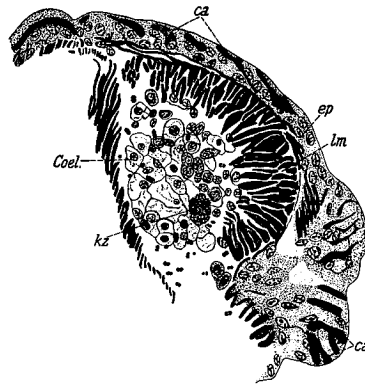


Abb. 9. Teil eines Querschnittes durch die Körperregion 1 mm vor dem Pygidium von *Lycastopsis amboinensis* Pflugf. ca = Kapillaren, Coel. = Coelomocyten, ep = Epidermis, kz = Keimzellen, lm = Längsmuskulatur. Vergr. 280 $\times$ (nach Lieber).

Knäueldrüsen, welche Schleim produzieren, liegen überall zwischen den Stützzellen der Epidermis. Sie sind sehr lang, durchbrechen aber nie die Basalmembran. Ihr Sekret wird durch feine Ausführgänge, welche die Cuticula durchbrechen, nach außen entleert. Die Atmung dieses Feuchtluftpolychaeten erfolgt durch die Haut, Kiemen sind nicht vorhanden, wie sie z. B. bei *Lycastis* vorkommen. Abb. 9 zeigt, wie stark die Epidermis von Kapillaren (ca.) durchzogen ist. Sie verlaufen sehr dicht unter der dünnen Cuticula entlang, wodurch ein leichter O₂-Austausch ermöglicht wird. Besonders starke Verzweigungen der Kapillaren finden sich im erheblich verdickten Teil der Epidermis direkt über dem Dorsalzirrus. Im ventralen Teil der Haut aber, zwischen den Ventralzirren, fehlen Kapillaren überhaupt. Das ist leicht verständlich, da die Tiere mit dieser Partie ja dem Untergrund aufliegen und mit der atmosphärischen Luft kaum in Berührung kommen. Wir müssen *Lycastopsis* also zu den stark feuchthäutigen (hygrophilen) Tieren rechnen, bei denen eine Hautatmung den gesamten O₂-Bedarf decken kann, wie es auch bei den Lumbriciden der Fall ist.

β) Lokomotionsorgane.

Sehr wesentlich ist beim Uebergang vom Wasser- zum Luftleben die Herausbildung von neuen Fortbewegungsorganen. Die Polychaeten benutzen ihre Parapodien zur Lokomotion. Die Erdnereiden bewegen sich genau wie die Scolopender, mit denen sie auch äußerlich große Ähnlichkeit haben.

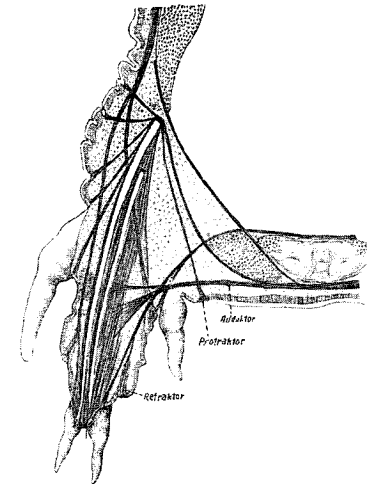


Abb. 10a. Ventral gelagerte Gehparapodien von *Diopatra spec.* (Java) mit spezialisierter Muskulatur. Leitz, Oc. 3, Obj. 3, verkl. 1/2.

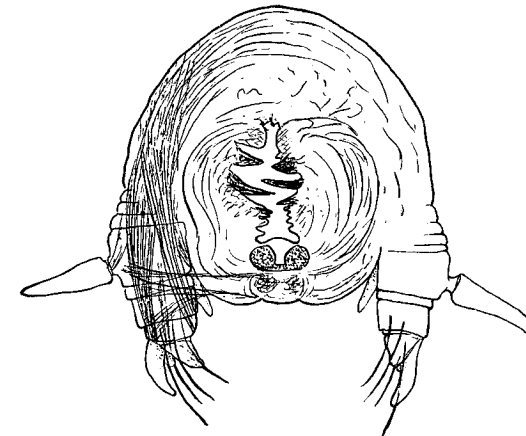


Abb. 10b. Ventral gelagerte Gehparapodien von *Diopatra spec.* (Java) nach dem Leben mit der Cuticula-Ringelung. Leitz, Oc. 3, Obj. 3, verkl. 1/2.

Diopatra, die in Röhren meist noch unter Wasser lebt, bewegt sich am Boden nur mit Hilfe der ersten vier Beinpaare (Abb. 10 a, b), die bereits echte gegliederte Spaltextremitäten darstellen, wie sie die Crustaceen besitzen. Wären Borsten nicht noch vorhanden, so ließen sich kaum Unterschiede gegenüber der hypothetisch postulierten Ursplattextremität der Crustaceen feststellen. Die alte Cuviersche Vereinigung der Anneliden mit den Arthropoden zu den Articulata ist daher nach diesen Befunden mit Recht aufrecht zu erhalten.

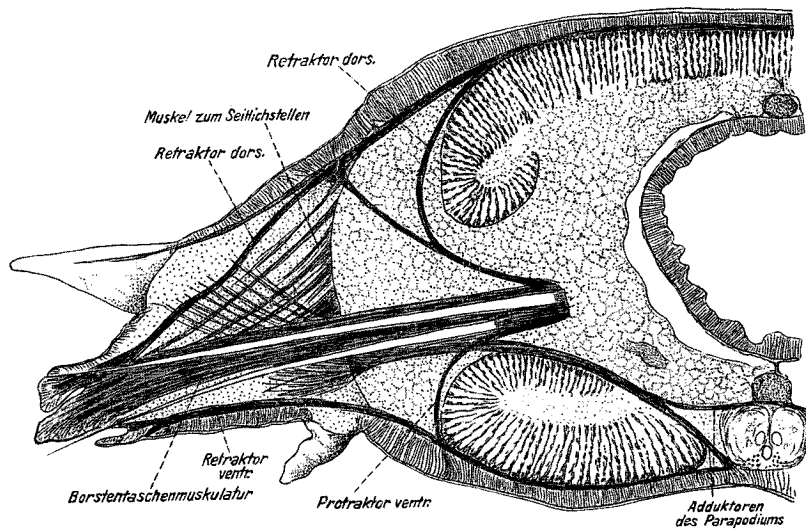


Abb. 11. Parapodien des Luftpolychaeten *Lycastis spec.* mit Muskulatur. Zeiss, Oc. 3, Obj. 3. Verkl. $\frac{4}{5}$.

Bei den *Lycastis*-ähnlichen Luftpolychaeten (Abb. 11), die wie Regenwürmer leben, können folgende Bewegungsarten beobachtet werden:

1. Setzt man ein Tier in dünnen Schlamm, so bewegt sich dasselbe ganz nach Art eines Regenwurms durch Kontraktion des Hautmuskelschlauches und leichte Schängelung. Die Parapodien werden schräg nach außen und hinten gestellt und haben lediglich Steuerfunktion; Eigenbewegung der Parapodien kann in diesem Falle nicht festgestellt werden.

2. Auf fester Unterlage bewegt sich das Tier wie ein Tausendfüßler. Die Parapodien werden senkrecht zur Unterlage auf-

gesetzt und dienen als Hebelwerkzeuge. Die Bewegung der Parapodien erfolgt aus der Ruhelage, d. i. von schräg rückwärts, zur Senkrechtstellung. Dabei kann eine Verkürzung der Parapodien eintreten, wodurch erreicht wird, daß sämtliche Segmente den gleichen Abstand von der Unterlage haben.

Bei rascher Bewegung erfolgt diese Verkürzung der Parapodien meist nicht. Die Folge davon ist, daß die Segmente mit senkrecht gestellten Parapodien sich etwas weiter von der Unterlage entfernen. Dadurch erscheint das Tier in der Vertikalebene leicht geschlängelt. Bemerkenswert ist, daß das Tier in der Horizontalebene, d. h. in der Ebene parallel zur Unterlage, keine schlängelnde Bewegung ausführt.

3. Beim Einbohren in lockere Erde kommen folgende Bewegungsarten zur Anwendung: zunächst erfolgt eine Kontraktion der Längsmuskulatur. Das Kopfende führt einige tastende Bewegungen aus, dann kontrahiert sich die Ringmuskulatur, wodurch sich das Vorderende des Tieres stark verlängert und, da die schräg rückwärts gestellten Parapodien ein Zurückgleiten verhindern, in die Erde eindringt. Die Parapodien dieses Körperabschnittes werden nunmehr seitlich dem Körper dicht angelegt. Die hinteren Körpersegmente üben mit Hilfe ihrer Parapodien weiterhin eine Stemmwirkung aus. Hierzu kommt eine schlängelnde Bewegung des ganzen Körpers. Die wichtigste Funktion haben beim weiteren Einbohren in die Erde die seitlich angelegten Parapodien. Diese werden dabei bis zu einem Höchstmaß verkürzt, sodann extrem verlängert. Dabei wird eine starke Stemmwirkung ausgeübt, wovon man sich überzeugen kann, wenn man das Tier in einer durch starkes Einkrümmen der Finger geschaffenen Höhle hält. Auf die Verlängerung der Parapodien folgt wieder eine starke Verkürzung. Gleichzeitig kontrahiert sich die Leibesmuskulatur, wodurch für die sich erneut streckenden Parapodien neue Angriffspunkte geschaffen werden.

Lycastopsis amboinensis Pflugf. hat nach Beobachtungen von Harms und Pflugfelder eine schlängelnde Vorwärtsbewegung, wobei die Parapodien als Stütze dienen. Das bedeutet also, daß die Bewegung durch die Tätigkeit der Ventralmuskulatur erfolgt, die in ihrem Längsanteil in der Tat auch breiter ist als die dorsale Längsmuskulatur (Abb. 12 V.l.m. und D.l.m.).

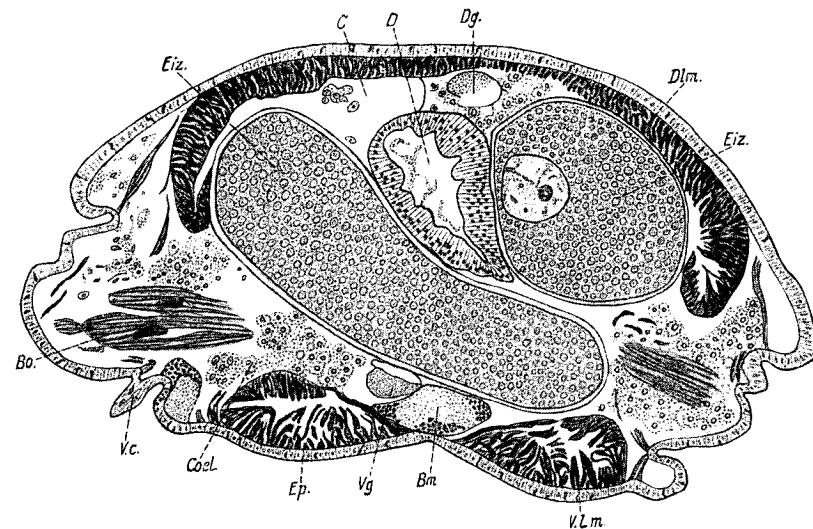


Abb. 12. Querschnitt durch die Körperregion 2 mm vor dem Pygidium eines ♀ von *Lycastopsis*. Bm = Bauchmark, Bo = Borsten, C = Coelom, Coel = Coelomocyten, D = Darm, Dg = Dorsalgefäß, Dlm = dorsale Längsmuskulatur, Eiz = Eizelle, Ep = Epidermis, V. c. = Ventralzirkus, V. l. m. = ventrale Längsmuskulatur. Vergr. 90× (nach Lieber).

γ) Sinnesorgane.

Bei den Luftpolychaeten vermag ich noch so gut wie nichts über die spezifischen Luftsinnesorgane auszusagen. Die halbamphibischen *Diopatra*-Arten haben ein sehr feines Geruchsvermögen, ihre Augen sind dagegen zurückgebildet. Die Tiere wittern vorgehaltenes Krebsfleisch, das sie sehr gern fressen, auf 10 cm Entfernung im Wasser. Sie nehmen es aber nur im Bereich ihrer aus dem Schlamm vorstehenden Wohnröhre an. Die Geruchsorgane, die in Form von Papillen ausgebildet sind, liegen auf den fünf Kopffirren. Bei *Lycastopsis amboinensis* Pflugf. fallen als Sinnesorgane besonders die Ventralzirren (Abb. 13 V.c.) auf. Sie erstrecken sich, wie ursprünglich bei allen Polychaeten, vom ersten bis letzten Körpersegment, zeigen aber in ihrem Bau eine Weiterdifferenzierung gegenüber den anderen Formen. Vom Hauptteil des Zirrus, in welchem die Kerne der Sinneszellen liegen, ist ein kleinerer Zapfen (Za) deutlich abgesetzt, in den feine, faserige Plasmafortsätze von den Sinneszellen führen (Abb. 13). Die Sinneszellen selbst weisen in ihrem Bau keine Besonderheiten auf. Sie sind langgestreckt, mit läng-

lichem Kern und besitzen entsprechende faserige Plasmadifferenzierungen in ihren distalen Teilen, wie sie Pflugfelder (1929) bei den Sinnesknospen der Tentakelgeißel von *Diopatra amboinensis* abgebildet hat. Nur sind die distalen Zellanteile bei *Lycastopsis* länger und bilden in ihrer Gesamtheit einen deutlich abgesetzten Zapfen. Der ganze Ventralzirkus ist von einer Cuticula überzogen, die jedoch im Verhältnis zu derjenigen an anderen Körperstellen erheblich dünner ist. Die Innervierung des Zirrus erfolgt direkt vom Bauchmark aus. Von dort zieht ein Nerv (Abb. 13 N.V.c.) zwischen Epidermis und Ringmuskulatur entlang und bildet dicht vor dem Zirrus ein Ganglion (G.V.c.). Der Ventralzirkus, der durch eigene Muskulatur beweglich ist, stellt wahrscheinlich ein Sinnesorgan für chemische oder taktile Reize dar. Definitives über seine Funktion ließe sich erst nach physiologischen Experimenten aussagen.

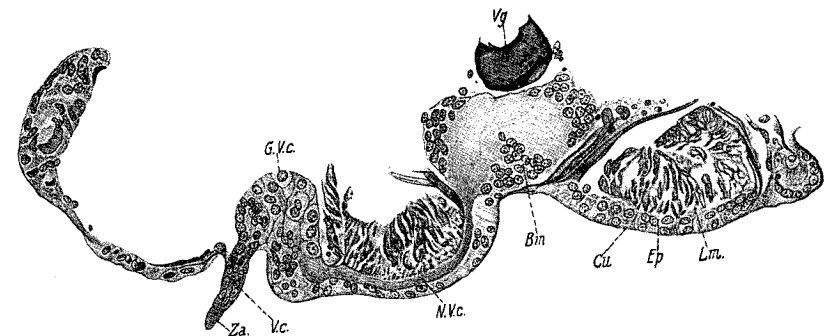


Abb. 13. Ventrale Partie eines Querschnittes durch die Region des Oberschlundganglions von *Lycastopsis*. Bm = Bauchmark, Cu = Cuticula, Ep = Epidermis, G.V.c. = Ganglion des Ventralzirkus, Lm = Längsmuskulatur, N.V.c. = Nerv, der vom Bauchmark zum Ventralzirkus zieht, V.c. = Ventralzirkus, Vg = Ventralgefäß, Za = zapfenartige Differenzierung des Ventralzirkus. Vergr. 470× (nach Lieber).

Wie die übrigen Nereiden besitzt *Lycastopsis* zwei Paar wohlausgebildete Blasenaugen, von denen das vordere Paar erheblich größer als das hintere ist. Die Augen sind dem Gehirn an jeder Seite direkt aufgelagert. Ihr Bau ist relativ einfach: die Epidermis samt Cuticula bildet die Cornea. Eine eigentliche Linse ist nicht ausgebildet, nur ein Glaskörper und ein cutikularer Linsenkörper (Pflugfelder). Darin unterscheiden sich die Augen von *Lycastopsis* vor allem

von denen des *Peripatus*, der bereits eine echte Linse besitzt, dessen Sehorgan demnach eine höhere Differenzierungsstufe darstellt. Das Pigment der Retina ist bei *Lycastopsis* leuchtend blau, ähnlich wie bei *Peripatus*. Die übrigen Sinnesorgane, sowie das Hirn, sind von mir bisher noch nicht eingehender unter dem Gesichtspunkt der Luftanpassung untersucht worden. Ich kann daher noch nichts über deren etwaige Abwandlungen in Anpassung an das Leben auf dem Lande aussagen.

b) Brutpflege.

Unter den *Erdpolychaeten* konnte bisher nur für die *Nereis*-Arten festgestellt werden, daß die Eier an den Dorsalzirren der Parapodien befestigt werden. Aus den daran gefundenen Furchungsstadien ließ sich aber nicht erkennen, wie weit die Entwicklung am Muttertier geht, ob noch eine Metamorphose der *Trochophora*- oder *Nectochaeta*-Larve im Wasser erfolgen muß, oder ob der junge *Polychaet* schon als Lufttier auskriecht.

Die *Diopatra*-Arten, von denen ja die *Singaporeform* bereits bei Ebbe im feuchten Schlamm lebt (auch die übrigen Formen vermögen längere Zeit im feuchten Schlamm zu überdauern), haben bei Flut noch stets Gelegenheit ihre Geschlechtsprodukte abzusetzen. Brutpflege wurde bei einer der *D. amboinensis* nahestehenden Form festgestellt. Für die außerhalb des Wassers an Mangelzweigen lebenden *Ostreen* und *Cirripedien* wird eine Brutpflege wohl kaum in Frage kommen.

Bei *Lycastopsis amboinensis* Pflugf. ist eine Entwicklung im Meer ausgeschlossen, da die Entfernung von dort bis zum Standort zu groß ist. Es käme nur eine Entwicklung im Süßwasser in Frage. Da das Tier aber nach Feststellung am lebenden Objekt und späterer Untersuchung an Schnittserien Rieseneier in sehr kleiner Anzahl besitzt (Abb. 12), so deutet das auf eine direkte Entwicklung im feuchten Medium und nicht notwendigerweise im Wasser hin. Es wäre das eine außerordentlich weitgehende Anpassung an das Luftleben.

c) Zyklusänderung.

Will man sich über den Werdegang der beiden Differenzierungsrichtungen: Süßwasser- und Feuchtluftpolychaeten klar werden, so muß man in Mangrove- und Korallenvor-

landregionen die Anpassungserscheinungen studieren. Die Ausgangsfamilien stellen die *Nereiden* dar, welche sowohl reine Bodenformen als auch solche, die gelegentlich schwimmen, umfassen. Sie halten sich vor allem in der litoralen Zone auf. In Mangroveflachküsten und Korallenvorgelände haben nun die Flüsse eine öfters 10 km lange Mündungszone mit allmählichem Uebergang von Meer- zu Brack- zu Süßwasser. Hier ist ein Vordringen von *Nereiden*, wie auch anderer Meeresformen (*Nemeriten*, *Selachier* usw.) leicht möglich, wenn die passiv homoiosmotischen Meeresformen zunächst die passive Poikilosmie erwerben, dann aktiv poikilosmotisch werden und schließlich die aktive Homoiosmie für leicht brackisches und reines Süßwasser erreichen.

So lassen sich die Funde der Süßwasserpolychaeten der Thienemann-Expedition und des Höhlenpolychaeten *Marifugia cavatica* aus der Herzogowina erklären. Beide von Feuerborn gefundenen *Lycastiden* sind echte Süßwasserformen. *Lycastis ranauensis* Feuerborn wurde im Abfluß des Ranausees (Südsumatra) gefunden. Es gelang Feuerborn, einige dieser Tiere lebend nach Europa zu bringen, wo sie sich in Süßwasseraquarien sehr stark vermehrten. Ihre Larve ist eine *Nectochaeta* mit 3 borstentragenden Segmenten. Der zweite Süßwasserpolychaet, den Feuerborn auf der Thienemann-Expedition fand, ist *Lycastopsis catarractarum* Feuerborn, der nahe verwandt mit *L. amboinensis* ist.

Der Weg von Meeres- zu Feuchtluftpolychaeten verläuft etwas anders als der zu Süßwasserformen. Erstere gehen von den Mangrovezonen aus, die nur noch bei Flut unter Wasser stehen. Sie werden hier mit fortschreitender Aussüßung der Mangrove landeinwärts zunächst passiv, dann aktiv poikilosmotisch und schließlich im Süßwasserboden auch aktiv homoiosmotisch. Die definitive Anpassung an die Feuchtluft wird aber erst durch die abgekürzte Entwicklung erreicht, wie etwa bei *Lumbriciden*. Die von mir (1929) beschriebene *Lycastis*-Art der trockenen Mangrove hat diesen letzten Anpassungsschritt noch nicht getan. Sie kann nur bis zur Springflutgrenze landeinwärts vordringen, weil ihre Eier sich noch im Meerwasser entwickeln müssen.

Die arboricolen Feuchtluftpolychaeten (*L. amboinensis* Pflugf.) gehen von derselben Ausgangsform wie die Erdnereiden aus. Sie benutzen in der Nipa-Zone alte, faulende

Nipa-Stengel (*Lycastis nipae* Pflugf.) als günstigen Aufenthaltsort, der ihnen viel Feuchtigkeit bietet. Dabei sind sie hier auch keinem so starken Wechsel der Salzkonzentration ausgesetzt wie im Schlamm Boden. Weiter können sie dann auch in der oft auf die Nipa-Zone folgenden Kokospalmenregion Unterschlupf in alten Palmenstengeln und besonders in den Blattspreiten finden, wo stets genügende Feuchtigkeit vorhanden ist. Auch faulende Pandanus-Stengel bereiten günstige Lebensbedingungen. So erklären sich die Funde der Nereiden von Thienemann und Feuerborn in der Bananenzone, die an die Kokosregion angrenzt. Hier werden sie von dem Sprühwasser eines Wasserfalles ständig befeuchtet. Aus solchen Süßwasserformen könnten sich auch Feuchtluftpolychaeten herausdifferenzieren. Dafür spricht die nahe Verwandtschaft zwischen *Lycastopsis catarractarum* Feuerborn und *L. amboinensis* Pflugfelder.

Die am weitesten fortgeschrittene, bei Polychaeten bisher beobachtete Feuchtluftanpassung zeigt *Lycastopsis*. Hier ist, wie aus den Schrumpfungerscheinungen und dem raschen Tod der Tiere im Seewasser klar hervorgeht, eine Anpassung an süßwasserfeuchtes Medium erreicht. Ferner spricht die Ausbildung von sehr dotterreichen Rieseneiern (Abb. 12 Eiz.) mit zwingender Notwendigkeit für eine — wenn auch leider nicht beobachtete — abgekürzte Entwicklung, so daß aus den Eiern wohl schon junge Polychaetenlarven in dem feuchten Mulm der Kokosblattspreiten ausschlüpfen.

2. Die Gephyreen.

Diesen so einseitig differenzierten Anneliden, die aus Polychaeten hervorgegangen sind, würde man die Fähigkeit, sich von einem Meerestier zu einem in Erdröhren lebenden Feuchtlufttier zu entwickeln, nicht zutrauen. Dennoch hat ein Sipunculide, *Physcosoma lurco*, diese Anpassung durchgemacht. Ich fand dieses Tier an Sumatras Westküste (Belawan und Perbaengan (Pantai Tjerman) und auf Ambon.

Physcosoma lurco ist ein typisches Feuchtlufttier. Man findet diese Tiere nicht mehr in der Schlamm-Mangrove, die noch regelmäßig überflutet wird, sondern sie treten erst am Rande der Flutzone auf, dort, wo der Boden sich aus dem völlig ebenen Mangroveschlamm zu erheben beginnt (Abb. 14) (bis

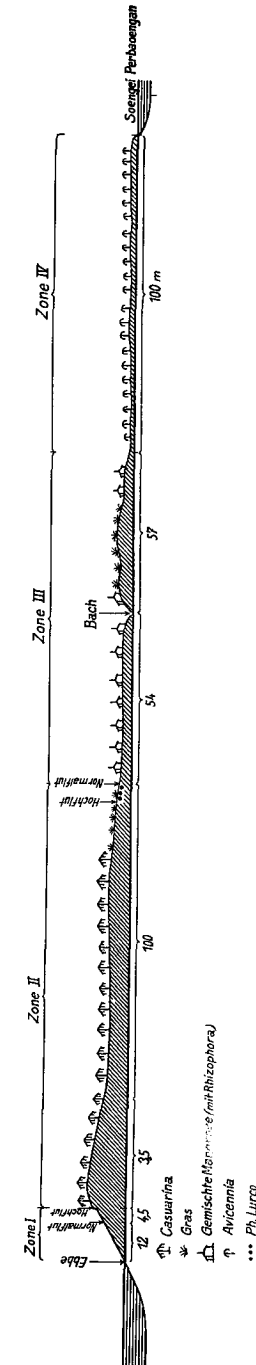


Abb. 14. Schnitt durch die Lagune von Perbaengan (Lurco-Erge) (Pantai Tjerman) (Maßstab 1 : 1000, 6fach überhöht) siehe auch Abb. 6.

3,5 km von der Küste). In der Mangrove findet man sie nur an etwas erhöhten Plätzen, die oft erst durch das Zutun des Menschen entstanden sind (Wegebauten usw.). Häufig bewohnt *Physcosoma lurco* am Rande der Flutzone die Erdhügel von *Thalassina anomala*, deren oft meterhohe Bauten sie der täglichen Flut entziehen. Hier findet man sie in großer Menge, vergesellschaftet mit Luftplanarien, Geonemertinen, Lumbriciden, Erd-Lycastiden, Nereiden, Urinsekten, Käferlarven und Ameisen. Sie lebt in den dicken Erdwänden in selbstgegrabenen luftgefüllten Gängen, ähnlich wie die Physcosomen der Litoralzone in Gesteinsröhren unter Wasser leben. Man findet sie meist senkrecht in ihren Röhren, wobei der Kopf mit dem Tentakelkranz nach oben gerichtet ist.

Während eine Grenze des Vorkommens von *Physcosoma lurco* durch die Reichweite der normalen Ueberflutung gebildet ist, wird die andere Grenze gegen das Land durch die äußere Reichweite der Monatsflut (bei Vollmond) bestimmt (Abb. 14). Der Grund hierfür ist der, daß *Physcosoma* ihre Eier in das Meer ablegen muß, da ihre Brut sich nur hier entwickeln kann. Nach der Metamorphose werden die jungen Tiere allmählich von der Schlamm-Küstenzone auf das trockene Land vorgespült. Da die metamorphosierten Physcosomen kein sehr großes Lokomotionsvermögen besitzen, können sie nur so weit landeinwärts vorkommen, als die Monatsflut sie mitspült. Das Vorkommen von *Physcosoma* ist also auf eine sehr schmale, aber scharf definierbare Zone beschränkt, ähnlich wie das der Luftpolychaeten. Man kann die Lufttierwerdung durch Umweltzwang bei *Physcosoma* also sehr klar verfolgen. Der Gang ist: litorales Meerestier (als solches noch heute beschrieben und morphologisch nicht von der Luftform zu unterscheiden) > Schlamm-tier > Feucht- > Trockenlufttier.

Es ist auffallend, daß *Physcosoma lurco* trotz ihrer scharfen Abgrenzung gegen die Flutzone somatisch ihren Verwandten im Meere sehr ähnlich ist, so daß ihre Herkunft aus dem Meere wohl kaum in Frage zu stellen ist. Heute bevorzugt *Physcosoma lurco* relativ trockene Böden mit einem nicht zu niederen Grundwasserspiegel (0,50—1 m unter der Erdoberfläche), die mit Gras (*Jyschaemum muticum*) bewachsen sind. Solche Fundorte, wie sie im Mangrove-Vorland beispielsweise bei Perbaengan (Pantai Tjermin) vorkommen, bieten

dem Tier außerordentlich günstige Lebensbedingungen. Ich fand *Physcosoma lurco* hier in Riesenexemplaren von 5—6 cm Länge (gemessen ohne Rüssel) in großen Mengen. Jeder Spatenstich förderte etwa drei bis acht Tiere zutage, die oft nur eine Handbreit unter der Grasnarbe saßen (Abb. 15).



Abb. 15. Spatenstich mit zwei *Physcosomen* (siehe auch Abb. 14).

Physcosoma bewohnt selbstgegrabene Erdgänge, die senkrecht verlaufen und unverzweigt sind (Abb. 15). Die Gänge enden in der Zone des Grundwasserspiegels und sind mit Luft erfüllt. Nahe der Erdoberfläche verengen sie sich plötzlich sehr stark, stehen aber doch mit der Außenwelt in Verbindung. In unmittelbarer Nähe dieser Öffnungen beobachtet man häufig Kothäufchen. Eigenartig ist die Beschaffenheit der Röhrenwan-

dungen. Im Umkreis von $\frac{1}{2}$ —1 cm um das Röhrenlumen ist die Erde stark verfestigt und graubraun verfärbt. Diese Veränderung muß durch Sekretion irgendwelcher Art oder durch Kot der Tiere zustandekommen. Sie spricht gegen einen häufigen Wohnungswechsel, da es kaum denkbar ist, daß diese Veränderungen in kurzer Zeit entstehen können.

In den Röhren bewegen sich die Tiere ziemlich gewandt. Das Umkehren darin scheint ihnen leicht zu gelingen, da man sie in den Erdgängen bald mit dem Rüssel nach unten, bald nach oben findet. Letztere Lage wird jedoch zweifellos bevorzugt.

Außerhalb der Röhre vermag *Physcosoma* durch eine Art Spannerbewegung fortzukriechen. Dabei streckt sie ihren Rüssel sehr lang aus, hakt sich damit auf Bodenunebenheiten ein und zieht den Körper nach. Selbst auf glatter Unterlage können auf diese Art verhältnismäßig große Strecken zurückgelegt werden. So hatte ich zu Versuchszwecken *Physcosomen* in einer Glasschale mit feuchter Erde aufbewahrt. Einige Tiere überkletterten während der Nacht nicht nur den glatten Schüsselrand, sondern gelangten sogar bis in die entfernteste Zimmerecke, wo sie am anderen Morgen vollkommen frisch gefunden wurden.

Mit kaum zu übertreffender Klarheit läßt sich noch heute der Weg rekonstruieren, den *Physcosoma lurco* gegangen ist, als sie von einem litoralen Meerestier zu einem Trocken-erd-tier wurde. Dabei ist auffallend, wie wenig sich das Tier morphologisch geändert hat. Das trifft auch für andere Vertreter der vermoiden Typen zu, für Feuchtluft-Turbellarien, Feuchtluft-Nemertinen, Feuchtluft-Polychaeten, weniger schon für Feucht- und Trockenluft-Brachyuren.

Unter den marinen litoralen *Physcosomen* gibt es Formen, die sich in Gestein und Korallengänge einbohren, z. B. *Physcosoma lanzarotae* Harms, und solche, die im Sande unter Steinen oder im Schlamm leben (*Physcosoma granulolum* L.). In der Schwemmlandzone der Mangrove werden nun stets *Physcosomen* in das vordringende Schlammgebiet hineingeraten. Gelangen sie in solche Sedimentationszonen, die infolge von Hebung des Bodenniveaus bei Ebbe trocken liegen und schließlich nur noch von der Monatsflut bedeckt werden, so müssen die Tiere entweder ausweichen oder sich anpassen. Ein Ausweichen ist aber nicht gut möglich, weil die Tiere nur ein ge-

ringes Lokomotionsvermögen besitzen. Am einfachsten wäre es für die sich bohrend fortbewegenden *Physcosomen*, wenn sie durch den Schlamm zum Grundwasser vordringen würden, um in einem feuchten Medium zu bleiben. Doch verbietet sich diese Möglichkeit, weil schon in einer Tiefe von 10—20 cm der Schlamm sauerstofffrei wird. Die Tiere müssen also an der Oberfläche des Schlammes die Ebbezeit überdauern. Da nun aber die Sedimentierungsprozesse in der Mangrovezone sich immer an Flußmündungen vollziehen, so sind die Tiere einem Wechsel der Salzkonzentration ausgesetzt.

Die Meeres-Sipunculiden sind streng passiv homoiosmotisch (stenohalin), d. h. sie leben in Seewasser, das stets gleiche Molarkonzentration hat, und mit dem sie isoton, vielleicht etwas hyperten sind. Die marinen *Physcosomen* sind gegen Aussüßung stark empfindlich, wie dahingehende Versuche ergeben haben. Das erste Erfordernis für eine Neuanpassung muß also eine Toleranz gegen Änderung der Molarkonzentration in der Schlammzone, die durch die Flut stets salzreich, bei Ebbe aber durch den Fluß und vor allem durch die tropischen Regengüsse stark ausgesüßt wird, gewesen sein; wir können diese Erwerbung als passive Poikilosmie bezeichnen, die schließlich zu einer aktiven Euryhalinie wird.

Wie zahlreiche, früher geschilderte Versuche (Harms-Dragendorff 1933) über die Grenzen der Molarkonzentration des Außenmediums unter natürlichen und künstlichen Bedingungen beweisen, ist *Physcosoma lurco* noch heute als Trockenerdtier stark passiv, wahrscheinlich auch aktiv, poikilosmotisch. Die optimale Grenze liegt zwischen $\Delta = -0,6^\circ$ und $\Delta = -1,8^\circ$, ertragen wird aber noch kurze Zeit $\Delta = -0,18^\circ$ als untere Grenze. *Physcosoma lurco* muß zuerst passiv poikilosmotisch geworden sein, um allmählich durch Eigenregulierung immer unabhängiger vom Wassermedium zu werden. Ganz unabhängig konnte *Physcosoma lurco* jedoch nicht werden, da sie ihre Geschlechtsprodukte in das Meerwasser absetzen muß, um sie zur Entwicklung zu bringen. So gerät *Physcosoma lurco* heute nur noch mehrere Male im Jahr bei den großen Mondfluten unter Wasser, wobei sie ihre Eier und Spermatozoen ausstößt.

Eine sehr weitgehende Konvergenz in der Lufttierwerdung in trockener Erde besteht zwischen *Physcosoma* und *Thalas-*

sina anomala, die auch an der Grenze der Mangrove in oft meterhohen, selbstgebauten Erdhügeln in Röhren lebt, welche an den Grundwasserspiegel heranreichen. In den Erdwänden dieser, von der normalen Flut nicht mehr berührten, Hügel findet man auch fast regelmäßig *Physcosoma lurco*. Ihr Hauptvorkommen geht allerdings noch weiter (3,5 km bei Rantapandjang) landeinwärts über die *Thalassina*-Zone hinaus, wie das meine Funde in Grasflächen bei Perbaengan und in Erde bei Belawan, vor allem unter den Wurzeln von *Pluchia indica*, einer Strandcomposite, ergaben.

Jedes Tier sucht eine möglichst gleichförmige Umwelt als seinen Lebensraum. Diese Gleichförmigkeit oder Störungsfreiheit ist besonders für wenig bewegliche Tiere Vorbedingung (z. B. für *Lingula*). So findet man denn auch alle bohrenden Erdformen in ganz bestimmten Zonen (litorale Zone, Schlammzone, Feuchtlandzone, Trockenerdzone).

Physcosoma lurco hat einen Lebensraum inne, wo sie die Bedingungen einer nicht zu trockenen Erde mit Pflanzenwurzeln findet, in dem auch schon Lumbriciden gut gedeihen. Die verschiedenen Zonen ihres Vorkommens unterscheiden sich nur durch den Feuchtigkeitsgehalt. Da *Physcosoma lurco* bei weitem die meiste Zeit in ihrer Röhre in einem Feuchtluftmedium lebt, so kommt die Osmoregulation nur bei Regengüssen oder bei Ueberflutung in Frage.

Auffallend ist, daß die geschlechtsreife *Physcosoma lurco* in der zwischen dem Meer und ihrem jetzigen Standort befindlichen Schlammzone nicht zu finden ist, sondern daß sie in ihrem Vorkommen scharf gegen die Mangrove begrenzt wird. Osmotische Gründe können hier nicht mitspielen, da im Inneren des Schlammes die Salzkonzentration sich wenig ändert. Wahrscheinlich ist die Sauerstoffarmut der Mangroveböden von Einfluß. Wie Troll und Dragendorff (1931) beschrieben haben, sind Mangroveböden praktisch sauerstofffrei.

Wegen der O₂-Freiheit des Mangrovebodens ist das Vorkommen von Tieren hier überhaupt sehr spärlich. In der tiefen Zone sind keinerlei Tiere mehr zu finden. In den oberflächlichen Lagen, die zum Teil Algenbewuchs zeigen, leben Polychaeten und *Echiurus* in wassergefüllten Röhren. Diese Tiere haben infolge ihres guten Lokomotionsvermögens die Fähigkeit, an die Oberfläche zu kommen. Durch die Ueberflutung sind

sie einem täglich wiederkehrenden Wasserwechsel ausgesetzt. Die einzige Vorbedingung, um hier existieren zu können, ist die Fähigkeit der Euryhalinität.

Charakteristisch für alle Mangroventiere ist, daß sie aus der Feuchtschlammzone herauszukommen versuchen. So kriecht z. B. *Anomia* an Nipa-Stengeln hoch, heftet sich dort fest und atmet nur, während die Flut sie überspült. Die Polychaeten (*Nereis*- und *Lycastis*-Arten) gehen vom Schlamm aus besonders häufig an alten faulenden Nipa-Stengeln hoch und leben hier in Röhren, die unten am Wurzelstock mit Wasser, weiter oben mit Luft gefüllt sind. Sie kriechen aber nur so weit an den Stengeln hinauf, als die Flut sie noch regelmäßig erreichen kann.

Bei allen diesen Formen geschieht nun die weitere Luftanpassung so, daß sie immer mehr mit ihren Röhren die unter Wasser liegenden Zonen verlassen und in die darüberliegende Feuchtluftzone, erst teilweise, dann mit dem ganzen Körper, vordringen und sich schließlich nur noch hier aufhalten. Nur bei Flut geraten sie noch ganz unter Wasser (*Lycastis*-Formen). Als weitere Anpassung kann dann der Aufenthalt in luftgefüllten Röhren, mit der Möglichkeit, sich durch Grundwasser oder Regen netzen zu können, angesehen werden. Diese Stufe haben die Erd-Oligochaeten, *Lycastis*, Nemertinen und *Physcosoma lurco* erreicht. Bei letzterer ist wahrscheinlich die Feuchtschlammzone so weit wie möglich als Anpassungszone übersprungen worden. Die metamorphosierenden jüngeren Tiere werden wahrscheinlich mit der Flut sofort an die Grenze der Schlammzone landeinwärts herangetragen, siedeln sich hier an und können dann, in ihren Gängen wandernd oder auch durch die sehr weit reichenden Monatsfluten fortgetragen, mehr landeinwärts vordringen, so daß damit ihr sehr eingegrenzter Standort erklärlich wird.

In feuchter Erde, d. h. in Röhren mit mehr oder weniger wassergesättigter Luft, lebende Tiere haben eine niedrigere Molar-konzentration als trocken lebende Tiere. Diese Konzentration ist für den jeweiligen Standort konstant, so daß man die Tiere standortsgemäß als nahezu stabil homoiosmotisch bezeichnen kann. Die sehr trocken lebenden Tiere, die in Perbaengan (Sumatra) gefunden wurden, haben $\Delta = -1,6^{\circ} - 1,8^{\circ}$, weniger trocken lebende Tiere der Reihe nach: „Ausguck“ bei

Belawan (Sumatra) $\Delta = -1,4^\circ$, Palmenschindelfabrik Belawan $\Delta = -1,15^\circ - 1,3^\circ$; Bahndamm Belawan $\Delta = -1^\circ - 1,2^\circ$, an der Straße Medan-Belawan in der Nipa-Zone $\Delta = -0,87^\circ$.

Läßt man Tiere aus beliebigen Standorten in der Erde des Fundortes austrocknen, so sinkt ihre Molarkonzentration auf $\Delta = -0,6 - 0,8^\circ$ herab. Es muß also mit dem verdunstenden Wasser auch aktiv Salz aus der Leibeshöhlenflüssigkeit abgegeben werden. Wieweit die Molarkonzentration der Tiere verschiedener Fundorte vom Grundwasser abhängt, läßt sich nicht einwandfrei sagen. Jedenfalls leben Tiere aus Perbaengan (Pantai Tjermin) mit hoher Molarkonzentration auch nahe einem Grundwasser mit hoher Salzkonzentration (29,17‰ NaCl), während entsprechend Tiere von der Nipa-Zone in sehr niedriger Konzentration zu finden sind (2–8‰ NaCl).

Die Physcosomen der verschiedenen Standorte sind indessen nicht streng an die Bedingungen ihres Wohnortes gebunden, denn man kann z. B. Tiere aus Perbaengan mit der höchsten beobachteten Molarkonzentration in die Nipa-Zone mit ihrer niedrigen Molarkonzentration versetzen. Sie nehmen dann die für diese Zone charakteristische Depression an. Wie Versuche im Warmhaus des Tübinger zoologischen Instituts erwiesen, konnten die Tiere in ihrem natürlichen Medium, d. h. der Erde ihres Standortes, 1½ Jahre lang gehalten werden, wobei die Erde nur mit Süßwasser angefeuchtet wurde. Wahrscheinlich hätten sie sich noch länger gehalten, doch mußten die Versuche abgebrochen werden.

Wie Versuche mit verschiedenen Salzkonzentrationen zeigten, können sich die Tiere in Erde halten, die sowohl mit Süßwasser, als auch mit Seewasser angefeuchtet wurde, und zwar deshalb, weil die Tiere ja nicht im Wasser, sondern in Feuchtluft leben.

Daraus erklärt sich auch, daß man die Tiere nicht im Wasser halten kann, da sie weitgehend an Luftatmung angepaßt sind. Sobald sie sich in Erdröhren oberhalb des Grundwassers aufhalten können, bleibt der Salzgehalt des letzteren für sie belanglos. Wie Beobachtungen in der freien Natur lehrten, weichen die Tiere dem Wasser möglichst aus. Sie haben also das charakteristische Merkmal aller echten Lufttiere erworben: die Flucht vom Wasser zum Land. Man kann Wassertiere als hygrotaktisch, Lufttiere als aërotaktisch bezeichnen.

Gegen Austrocknung ihres Wohnbodens scheinen die Phys-

cosomen ziemlich unempfindlich zu sein, denn sie vertrugen im Trockenversuch sogar eine Gewichtsverminderung durch Wasserabgabe von 5,5 auf 3,5 g, d. h. 36,36 %. In der Natur werden die Tiere aber wohl stets Gelegenheit finden, sich bei den häufigen tropischen Regengüssen zu netzen. Die relativ starke Homoiosmie der Tiere in ihren verschiedenen Standorten ist hauptsächlich durch die Möglichkeit einer Flüssigkeitsabgabe durch die Haut und die Nephridien bedingt.

Der Harn ist leicht hypotonisch zum Blut (Blut $\Delta = -1,71^\circ$, Harn $\Delta = -1,60^\circ$, Blut $\Delta = -1,78^\circ$, Harn $\Delta = -1,73^\circ$). Dadurch ist die Möglichkeit der Diffusion nach außen gegeben, so daß sich die Tiere einer Aussüßung oder auch dem Austrocknen, d. h. einer Verminderung des Blutvolumens anpassen können. Da die Tiere durchweg hypertonisch zum Medium sind, so ist ein Diffusionsgefälle auch zu salzhaltigem Grundwasser und auch bei Ueberflutung von Brack- und Süßwasser vorhanden.

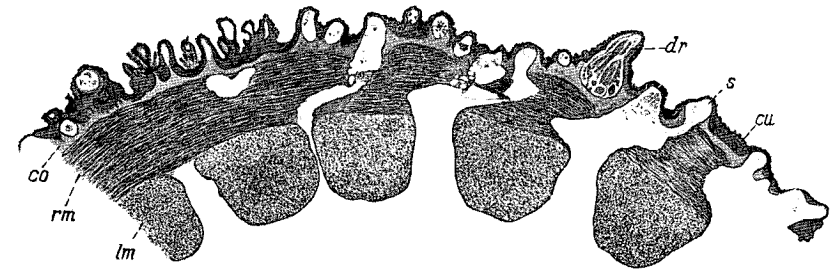


Abb. 16a. Schnitt durch die ventrale Rumpfhaut von *Physcosoma lurco* nach Verbringung in Süßwasser. co = Corium, cu = Cuticula, dr = Hautdrüsen, lm = Längsmuskulatur, rm = Ringmuskulatur, s = Sinus. Vergr. 45×.

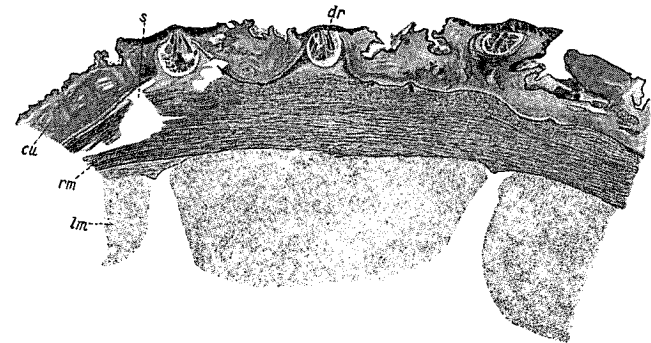


Abb. 16b. Schnitt durch die ventrale Rumpfhaut von einem normalen, in trockener Erde lebenden Tier vom gleichen Fundorte. Figurenerklärung wie 16a. Vergr. 45×.

Eine Rolle bei der Osmoregulation von *Physcosoma lurco* spielt zweifellos auch der Hautmuskelschlauch. Dieser besteht von außen nach innen aus einer, gegenüber den Wasserformen stark verdickten Cuticula mit Paketdrüsen (Abb. 16 a, b), einer Hypodermis und einer Ring- und Längsmuskelschicht. Das vom Hautmuskelschlauch umschlossene, einheitliche echte Cölon ist prall mit Blut gefüllt. In den Hautmuskelschlauch dringen bis an die Epidermis herantretende Sinusse ein. Tiere, die in Süßwasser gesetzt werden, quellen sehr stark, und die Sinusräume erweitern sich (Abb. 16 a), während Tiere, die in starke Salzlösung gebracht werden oder normalerweise eine hohe Konzentration haben, verengte, kaum sichtbare Sinusräume zeigen (Abb. 16 b).

Die Haut ist in erster Linie ein guter Schutz gegen die Einflüsse der Umwelt. Ihr Diffusionsvermögen ist daher bei *Physcosoma* auch wohl nur schwach. Einen Hauptschutz stellt neben der Cuticula namentlich das reichliche Drüsensekret dar, wodurch die Haut feucht erhalten und mit einer Lipoidschicht bedeckt ist, also vor Austrocknung geschützt wird.

Die Osmoregulation muß also unter normalen Bedingungen in erster Linie durch die Nephridien geschehen. Das läßt sich nicht nur durch Bestimmungen der Molarkonzentration erweisen, sondern auch aus dem Füllungszustand der Endblase bei allmählicher Aussüßung der Tiere feststellen. Bei den in Tübingen im Blumentopf gehaltenen *Physcosomen* füllte sich die Endblase bis zu einem Maximum, so daß die beiden Blasen die Größe von kleinen Erbsen erreichten, um sich dann zu leeren und wieder von neuem zu füllen. Weitere Versuche ergaben, daß in stark ausgesüßtem Wasser der Hautmuskelschlauch lebender Tiere bei Verschluß aller Körperöffnungen Wasser aufnimmt, das durch die Nieren ausgeschieden wird.

Man kann nach vorstehenden Beobachtungen *Physcosoma lurco* als ein gut angepaßtes Feucht- bis Trockenlufttier ansehen. Sie erreicht die gleiche Anpassungsstufe wie die Erd-Nemertinen und -Oligochaeten. Der einzige Grund, der sie hindert, weiter landeinwärts als in die von der Hochflut noch gelegentlich bedeckte Landzone vorzudringen, ist die nicht erworbene örtliche Brutpflege, wie sie etwa die Regenwürmer mit der Ablage ihrer Kokons in den Boden herausgebildet haben. Die Brut muß sich bei *Physcosoma lurco*, wie bei vielen tropischen Erd-

formen, stets noch im Meer entwickeln. Die befruchteten Eier gelangen mit der Hochflut in das Meer. Dort entwickelt sich wohl, wie aus dem gegenüber den Meeresformen unveränderten Bau der Eizelle zu erwarten ist, die Trochophora-Larve, die sich nach der Metamorphose bei einer weiteren Hochflut wieder landeinwärts ansiedelt. Ob die Larven bis zum Stadium des ausgewachsenen Tieres die ganze Schlammzone bis zum Trockenland durchwandern, ist noch unbekannt. Wahrscheinlich ist, daß das junge Tier sich zuerst in der Oberfläche des feuchten Schlammes ansiedelt und dann bis zur Trockenzone vorwandert. Ich schließe das daraus, daß es in der Trockenzone unter den Tausenden dort gefundener Tiere nur geschlechtsreife Formen gab, dagegen wurden in der Schlammzone junge Tiere verschiedener Stadien beobachtet.

Ob *Physcosoma lurco* als Varietät auch noch als litorale Wasser- oder Schlammform vorkommt, ist zweifelhaft. Dafür spricht, daß sich die Trockenerdform von der litoralen Form systematisch nicht unterscheiden läßt. Verstärkt ausgebildet sind bei ihr nur die Cuticula, die Drüsen und die Muskulatur. Die Rüsselhaken sind ungleich kräftiger als die der Wasserformen, obwohl auch die Grundform beibehalten worden ist. Die Sinnesorgane sind morphologisch die gleichen. Auch hier haben wir eine Konvergenz zu den Erd-Oligochaeten, die ja mit *Physcosoma lurco* den gleichen Lebensraum innehaben.

Was *Physcosoma lurco* in ihrer Luftanpassung interessant erscheinen läßt, ist, daß hier ein hoch spezialisiertes, rein marines Tier auch zu einer luftatmenden Form werden kann, und daß ohne wesentliche Änderungen des Baues auch für dieses Tier unter dem Zwang der Umwelt ein neuer günstiger Lebensraum am Rande der Schwemmlandmangrove in selbstgebaute, mit Feuchtluft erfüllten Röhren gefunden worden ist.

Für den Werdegang dieser Neuanpassung ist sicher konsequente Adaption und Selektion in gleichem Maße wirksam gewesen. Zu welcher Stufe der Erbfestigkeit im Sinne Plate (1932) *Physcosoma lurco* gehört, läßt sich bei dem Fehlen nachweisbarer somatischer Änderungen schwer sagen, sie kommt jedenfalls einer Blastovariation schon nahe.

„Wir sehen hier wie überall bei Lebewesen keine absoluten Grenzen, sondern gleitende Uebergänge, ganz wie der Lamarckismus es behauptet.“ (Plate, 1931).

3. Anomuren und Brachyuren.

In der Mangrove sind die Bedingungen für die Entwicklung einer Feuchtluftfauna sehr günstig. Von Anomuren hat sich hier die sehr charakteristische *Thalassina anomala* angesiedelt, die in riesigen Erdhügeln (Abb. 17) den Uebergang von Schlamm zu befestigter Mangrove überdauert. Die kegelförmigen Hügel enthalten an ihrer Spitze den Eingang zur Wohnröhre, die bis zum Grundwasser hinunterreicht. Die Tiere können sich so stets netzen. Zuweilen verlassen sie auch ihre Wohnröhren, namentlich bei Flut, um Nahrung zu suchen.



Abb. 17. Erdhügel von *Thalassina* gebaut. Der vordere an einem Baumstamm aufgeworfen. In der Mitte frischer Aufwurf. Mangrovevorland bei Perbaengan (Pantai Tjermin).

Unter den Einsiedlerkrebsen sind es in der Mangrove *Clibanarius* und *Paguristes*, die als Schlammbewohner die Uebergangsstufe zu weiter unten näher zu besprechenden Coenobiten,

den luftatmenden Einsiedlern, darstellen. Von den Brachyuren sind es vor allem *Uca*- und *Sesarma*-Arten, die mehr oder weniger weit angepaßte Feuchtlufttiere sind.

4. Die Gobiiden.

a) Allgemeines.

Diejenigen Formen, die dem Beobachter in der Mangrove am meisten auffallen, sind die von den Wasser-Gobiiden sich herleitenden Bole- und Periophthalmen und die schlammlebenden *Amblyopus brachygaster* Gthr. und *Trypauchen vagina*, Bloch.

Die Familie der Gobiiformes ist durch einen großen Formenreichtum ausgezeichnet. Bei weitem die größte Anzahl der Arten (etwa 600) sind Meeresbewohner. Sie sind durchweg klein, doch gibt es eine Süßwasserform auf Siam, Borneo und Sumatra, die 1 Meter lang wird. Die kleinste Form kommt auf den Philippinen vor und ist nur 12—14 mm lang. Die meisten Arten sind Fleischfresser. Im Meer kommen Gobiiformes überall, mit Ausnahme der Arctis und Antaretis, meist litoral, vor. Die Arten sind systematisch außerordentlich schwer zu bestimmen, da sie auch stark variieren. Es ist daraus schon auf eine große Plastizität zu schließen. Infolge dieser Plastizität konnten Gobiiformes ins Süßwasser vordringen und sich auch in ausgesüßtem Boden halten. So wurden z. B. Gobiiden im Gardasee gefunden. Pellegrin (1933) gibt an, daß auf Madagascar und den benachbarten Inseln (Comoren, Seychellen, Mascarenen) die Mehrzahl der Fische aus marinen Arten des Indischen Ozeans besteht, die in Flüssen aufsteigend, sich mehr oder weniger an das Leben im Süßwasser angepaßt haben. Dazu gehören vor allem die Gobiiden und die Atheriniden (siehe S. 4).

Von der Litoralzone aus konnten die Gobiiformes, namentlich in subtropischen und tropischen Regionen, auch in die Ebbezzone der Korallen- und Schlammküsten vordringen, wo sie die Ebbezeit in Resttümpeln oder auch halbamphibisch überdauern. An Schlammküsten können sie zu typischen Schlammbewohnern werden, wie z. B. *Amblyopus*, *Trypauchen* und *Trypauchenichthys*. Sie nehmen hier aalartige Gestalt an, verlieren ihr Pigment und bekommen rudimentäre Augen. Auch bilden

sie spezifische Sinnesorgane heraus. (Eggert 1930). Eine bemerkenswerte Konvergenz zu diesen beiden im Mangroveschlamm lebenden Gobiiden bildet der zwei Zoll lange, pigment- und schuppenlose *Typhlogobius californiensis*. Er lebt amphibisch unter Steinen in der Ebbezone. Bei jungen Tieren sind noch funktionsfähige Augen vorhanden, die erwachsenen Tiere dagegen haben nur noch Rudimente, die von Haut überdeckt sind.

Die extremsten Differenzierungsreihen einer Luftanpassung stellen die *Boleophthalmen* und *Periophthalmen* dar: beide Gattungen sind mehr oder weniger weit angepaßte Feuchtlufttiere. Sie bilden durch Uebergangsformen eine lückenlose Reihe von den Wasserformen an und stellen zwei konvergente Linien dar. Selbst in Fällen extremster Luftanpassung behalten sie die für beide Reihen typischen und unverkennbaren Merkmale der *Gobiiformes* bei (Abb. 18a, b, c). Die wasserlebenden Gobiiden sind Meeresboden bewohnende Formen. Sie besitzen bereits Organe, die sie durch Weiterdifferenzierung befähigen, Feuchtlufttiere zu werden.



Abb. 18a. Am Grunde des Wassers lebender Gobiide von der Küste Javas. Bewegt sich meist schwimmend. ($\frac{4}{5}$ natürlicher Größe).

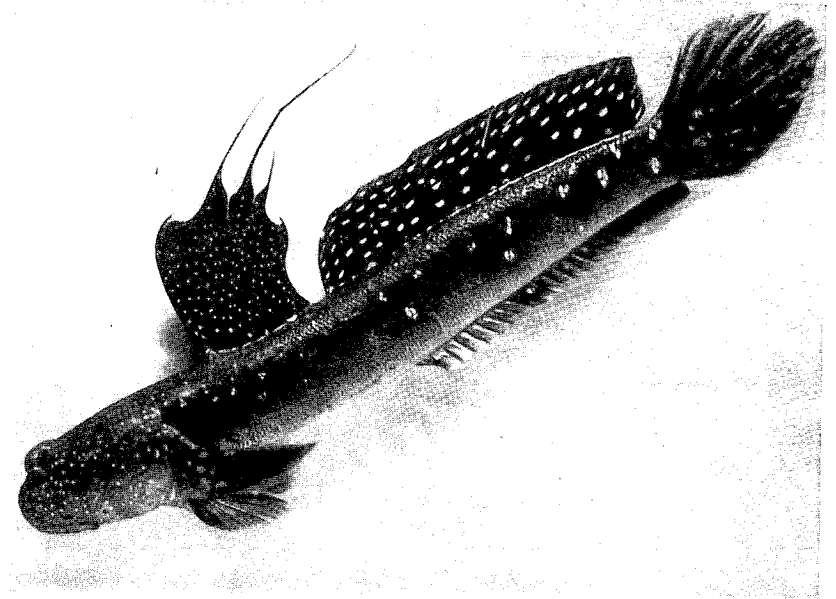


Abb. 18b. *Boleophthalmus boddaerti*. Das Weibchen hat hier im Gegensatz zu *Periophthalmus* die sekundären Geschlechtsmerkmale (Farbe und Flossenfäden). ($\frac{2}{3}$ natürlicher Größe.)

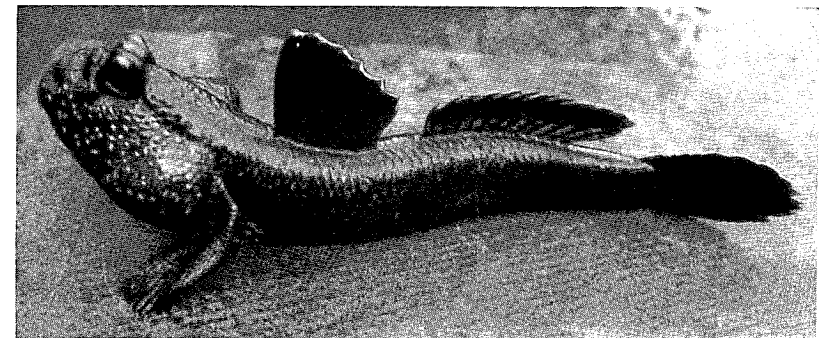


Abb. 18c. *Periophthalmus schlosseri* (Männchen) in Reizstellung (Kampf oder geschlechtliche Erregung). ($\frac{1}{2}$ natürlicher Größe.)

So sind bei den litoralen Grundformen die Bauchflossen bereits Stützorgane dadurch, daß sie ventral tütenartig verschmolzen sind. Cranial an der Basis bildet sich bei ihnen oft eine quere Hautfalte heraus. Durch diese Vereinigung der Bauchflossen ist dem Tier ein stabiles Verharren auf dem Boden gewährleistet. Bei der Fortbewegung auf dem Meeresboden kann diese verschmolzene Flosse außerdem zum Abstoßen verwandt

werden, so daß die Bewegung eine leicht hüpfende wird. Daneben bleibt die normale Schwimmbewegung meist nur als schnelle Fluchtbewegung erhalten. Die Epidermis der litoralen Tiere ist ziemlich dick und von Turgorzellen durchsetzt (Abb. 20a); durch ihre gute Versorgung mit Kapillaren spielt auch schon die Haut als Atmungsorgan eine bedeutende Rolle. In Anpassung an das Leben auf dem Boden ist der Kopf der Tiere abgeflacht. Die Augen sind leicht lateral-dorsalwärts heraufgerückt, wodurch ein größeres Blickfeld gewonnen wird.

Die Reaktionsgeschwindigkeit und das Lernvermögen der litoralen Gobiiden ist im Vergleich zu anderen Fischen besonders gut entwickelt. Nur die Blenniiden kommen ihnen in dieser Hinsicht nahe. Infolge ihrer hohen Intelligenz hat sich bei ihnen auch eine hochstehende Brutpflege herausgebildet, die von Guitel bei *Gobius* studiert wurde.

b) Respirationsorgane.

α) Kiemen.

Wenn wir die Respirationsorgane der Periophthalmen verstehen wollen, gehen wir bei unsern Betrachtungen am besten von einer noch im Wasser lebenden Larve aus, (Abb. 27a) die noch alle Merkmale eines Wassergobiiden aufweist.

Das auf Abb. 27 b, α dargestellte Stadium (in nur einem Exemplar gefunden) war 0,95 cm lang und befand sich im Beginn der Metamorphose; der Exophthalmus war erkennbar, aber noch unvollständig ausgeprägt. Die Kiemen gleichen noch vollständig denen von *Gobius*, indem die Lamellen von einem Epithel mit flachen Deckzellen bekleidet sind, und Drüsenzellen auf den Lamellen nicht vorkommen, während im Epithel des Kiemenblattstammes eingesenkte Eiweißzellen reichlich vorhanden sind. Bei Jungfischen zwischen 0,98 und 1,1 cm Länge beginnen die Kiemenlamellen sich zu verändern. Das Epithel enthält von nun an Drüsenzellen, vor allem eingesenkte Eiweißzellen, daneben aber auch vereinzelte Schleim- und Körnerdrüsen. Besonders am Grunde der Lamelle finden sich Drüsenzellen, während sie außen an den Lamellen fehlen und das Epithel hier nur aus flachen Deckzellen besteht. Die Verdickung des Oberflächenepithels beginnt also in der Nähe des Kiemenblattstammes und schreitet immer mehr nach außen fort. Bei vollständig metamorphosierte Jungfischen von 1,25 cm Länge an, wie auch dauernd bei *P. chrysos-*

pilos (Abb. 19 a), haben sich die Drüsenzellen auf der ganzen Lamellenoberfläche bis zur Peripherie ausgebreitet; wie bei erwachsenen Tieren wechseln bei ihnen meist flache Deckzellen mit eingesenkten Eiweißdrüsen ab, die sich unterhalb der Deckzellen aneinanderlegen und scheinbar eine zweite Schicht bilden (Abb. 19 a).

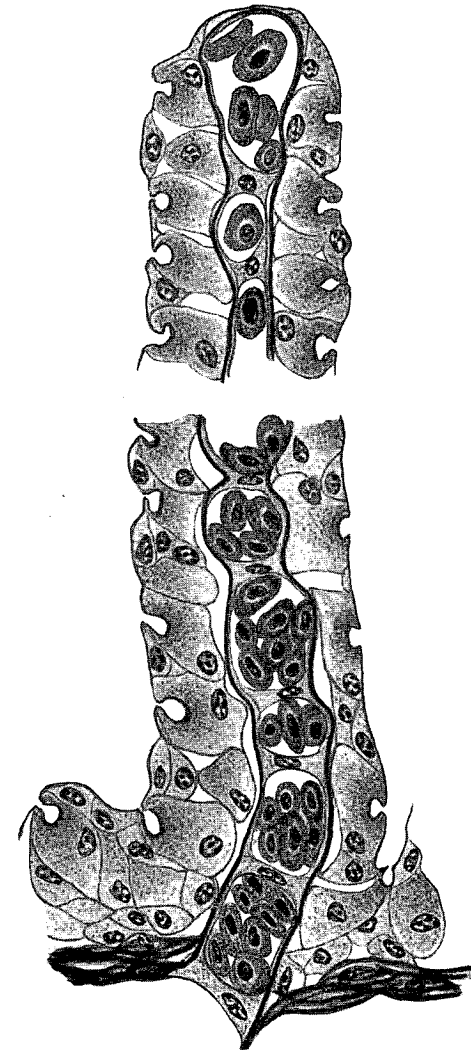


Abb. 19a. Teil eines Längsschnittes durch ein Kiemenblatt von *Periophthalmus chrysospilos* mit eingesenkten Eiweißdrüsen.
Vergr. Zeiss, Oc. 3, Imm. $\frac{1}{12}$.

In diesem Stadium ist auch das Kiemenhöhlenepithel vollkommen ausdifferenziert: die Kapillaren verlaufen an der Basis des zweischichtigen Epithels und reichen bis dicht unter die Oberfläche, während bei Tieren bis zu 1,2 cm Körperlänge es nur aus einer Zellschicht besteht und nicht besonders stark mit Blut versorgt ist.

Alle Periophthalmen sind Feuchtlufttiere, die in ihrer Lebensweise den Fröschen am ähnlichsten sind. Ihre Atmungsorgane hat Schöttle (1931) im Vergleich zu denjenigen der *Gobius*- und *Boleophthalmus*-Arten gründlich untersucht. Morphologisch sind die typischen Wasserkieimen am stärksten bei *Periophthalmus schlosseri argentiventralis* abgeändert, indem ihre Lamellen verwachsen sind (Abb. 19b, c).

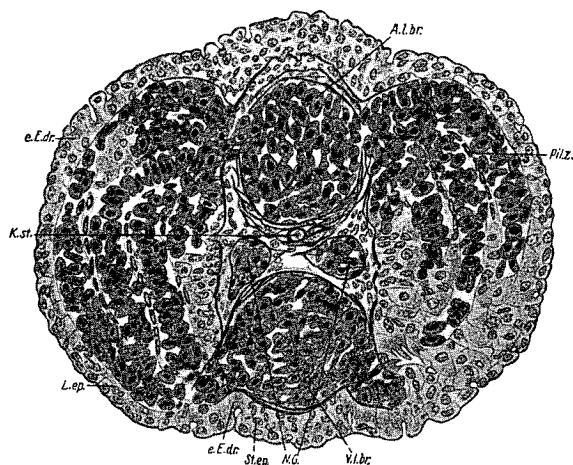


Abb. 19b. Querschnitt durch ein Kiemenblatt von *Periophthalmus schlosseri argentiventralis*. A.l.br. = Arteria laminae branchialis, e.E.dr. = eingesenkte Eiweißdrüse, K.st. = Knorpelstab, L.ep. = Lamellenepithel, N.G. = Nutritive Gefäße, Pil. z. = Pilasterzelle, St. ep. = Stammepithel, V.l.br. = Vena laminae branchialis. Leitz Obj. 7. Oc. 2, auf $\frac{2}{3}$ verkleinert (nach Schöttle).

„Die Kiemen werden meist mit steigender Anpassung ans Luftleben immer stärker modifiziert. Daß jedoch bei schlamm- und luftlebenden Formen die Kiemen auch in ihrer normalen Ausbildung bestehen bleiben können, zeigen *Boleophthalmus viridis* und *Boleophthalmus boddaerti*, von denen besonders der letztere zu einem ausgesprochenen Feuchtlufttier geworden

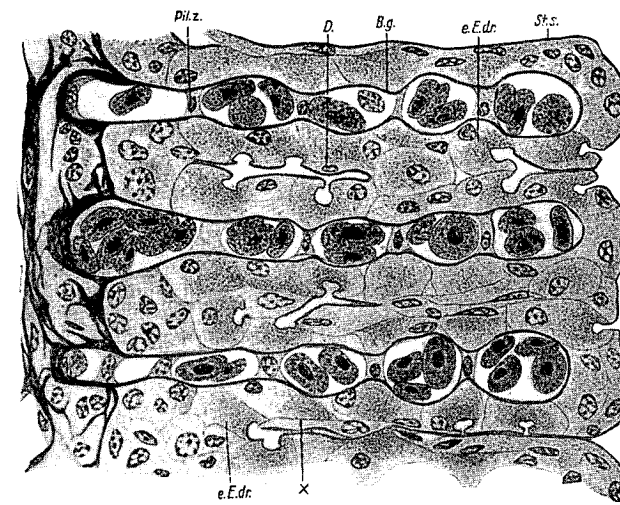


Abb. 19c. Teil eines Längsschnittes durch ein Kiemenblatt von *Periophthalmus schlosseri argentiventralis*. B.g. = Bindegewebe, D. = Deckzelle, e.E.dr. = eingesenkte Eiweißdrüse, Pil. z. = Pilasterzelle, St. s. = Stäbchensaum. Leitz, Imm $\frac{1}{12}$, Oc. 4, auf $\frac{2}{3}$ verkleinert (nach Schöttle).

ist. Beginnende Abwandlung weisen die Kiemenlamellen von *Amblyopus brachygaster* und *Trypauchen vagina* auf. Es ist bemerkenswert, daß bei diesen Arten, die eine ähnliche Lebensweise haben, die Modifikation der Kiemen etwa daselbe Ausmaß erlangt hat, wenn auch in verschiedener Richtung. Innerhalb der Gattung *Periophthalmus* findet sich die höchste Differenzierung der Kiemen nur bei *P. schlosseri*, der zu den ökologisch am stärksten luftangepaßten Formen gehört. Dagegen sind die Kiemen von *P. vulgaris*, einem Rassenkreis, der nach Harms (1928) am weitesten ans Luftleben angepaßt ist, viel weniger spezialisiert. Es ist also in diesem Fall nicht möglich, die Ausbildung der Kiemen in Parallele zu setzen mit dem Grad der Anpassung in der Lebensweise, während dagegen bei einem Vergleich mit *P. koelreuteri*, *P. dipus* oder *P. chrysospilos* mit *P. schlosseri* sowohl Kiemen als auch ökologische Anpassung sich im gleichen Sinn verändern“ (Schöttle 1931).

β) Die Haut als akzessorisches Atmungsorgan.

„Während die Kiemen nur bei den höchst-differenzierten Gattungen der Gobiiformes abgeändert werden, treten akzessorische Atmungsorgane bei allen denjenigen Gobiiden auf, die zu Schlamm- oder Lufttieren geworden sind, sowie auch schon bei einigen *Gobius*-Arten und bei *Apocryptes lanceolatus*, die nie das Wasser verlassen. Diese Tatsache erscheint auf den ersten Blick merkwürdig. Wenn man sich jedoch vergegenwärtigt, daß gerade diejenigen Formen, die in schlammigem Wasser, z. T. in kleinen, bei Ebbe zurückbleibenden Tümpeln leben, eine beginnende Mundhöhlen- oder Hautatmung aufweisen, während andere *Gobius*-Arten, die in klarem Wasser und auf sandigem Grund leben, keine Spur davon zeigen, so liegt der Schluß nahe, daß wir es hier mit einer besonderen Anpassungserscheinung zu tun haben. (Allerdings zeigen nicht alle im schlammigen Wasser lebenden *Gobius*-Arten eine Mundhöhlenatmung (so *G. xanthozoma* und *G. IX*), aber trotzdem kann eine solche auf Grund der verschlechterten Atmungsbedingungen herausgebildet werden).

Die Frage, wie diese im Lauf der Phylogenese entstanden ist, ist nicht ohne weiteres zu beantworten. Es ist ja bekannt, daß viele Fische in schlecht durchlüftetem Wasser an die Oberfläche kommen und Luft schnappen. So wäre es möglich, daß sich im Anschluß an diese „Notatmung“ (Winterstein 1921), wobei zunächst Luftblasen in die Mundhöhle aufgenommen werden, eine stärkere Durchblutung der Mundhöhlenschleimhaut herausbildet. In ähnlicher Weise kann die Haut, die ja stets, wenn auch in geringem Maße, an der Atmung beteiligt ist, stärker durchblutet werden.

Zuerst bildet sich bei beginnender Haut- oder Mundhöhlenatmung in allen Fällen ein Kapillarnetz an der Basis des Epithels aus. Bei Wassergobiiden ist in der Epidermis noch kein Kapillarnetz vorhanden (Abb. 20 a). Wenn ein solches einmal besteht, dann ist es sehr wohl denkbar, daß infolge von immer stärkerer funktioneller Beanspruchung dieses Organs die Ausdehnung des Kapillarnetzes mehr und mehr zunimmt, (Abb. 20 d) und daß schließlich eine Vorwölbung des Epithels eintritt (Abb. 20 b, c). Hierbei kann entweder die Gefäßschlinge in einer Coriumpapille gegen die Epidermis vordringen (so in der Haut von *Boleophthalmus*

thalmus (Abb. 20 c) und in etwas anderer Ausbildung auch bei *Trypauchen vagina*), oder das Kapillarnetz buchtet das Epithel von unten her ein, so daß nur eine dünne Zellschicht das Gefäß vom Außenmedium trennt (Abb. 20 d, e). Diese Ausbildung eines vaskularisierten Epithels wurde in der Gruppe der Gobiiformes von verschiedenen Arten unabhängig erworben, so von *Boleophthalmus viridis* und *B. boddaerti*, von *Amblyopus brachygaster* und *Trypauchen vagina* und von mehreren *Periophthalmus*-Arten (Abb. 20 d, e). Die höchste Differenzierung ist dann erreicht, wenn die Kapillaren sich zwischen den Epithelzellen verzweigen; dieses vaskularisierte Epithel findet sich in der Mundhöhle von *Amblyopus brachygaster*, in der Haut bei sämtlichen *Periophthalmus*-Arten, in der Mund- und Kiemenhöhle und auf den Kiemenbögen jedoch nur bei *P. chrysospilos* und *P. schlosseri*“ (Schöttle).

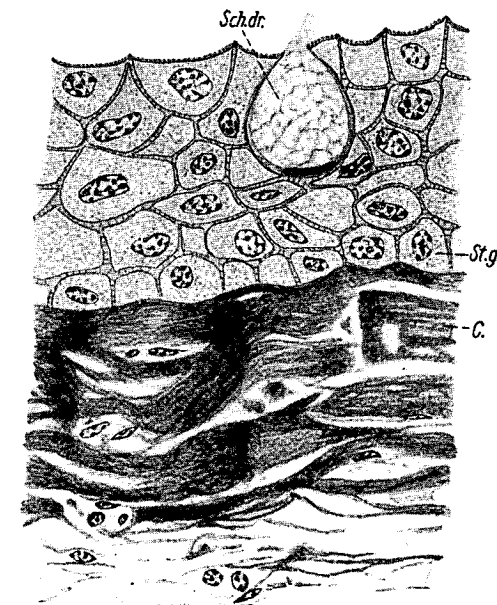


Abb. 20 a—e. a. Querschnitt durch das Mundhöhlenepithel von *Gobius auratus*. C. Corium, Sch.dr. Schleimdrüse, St.g. Stratum germinativum, Leitz. Imm. $\frac{1}{12}$, Oc. 4, auf $\frac{2}{3}$ verkleinert (nach Schöttle).

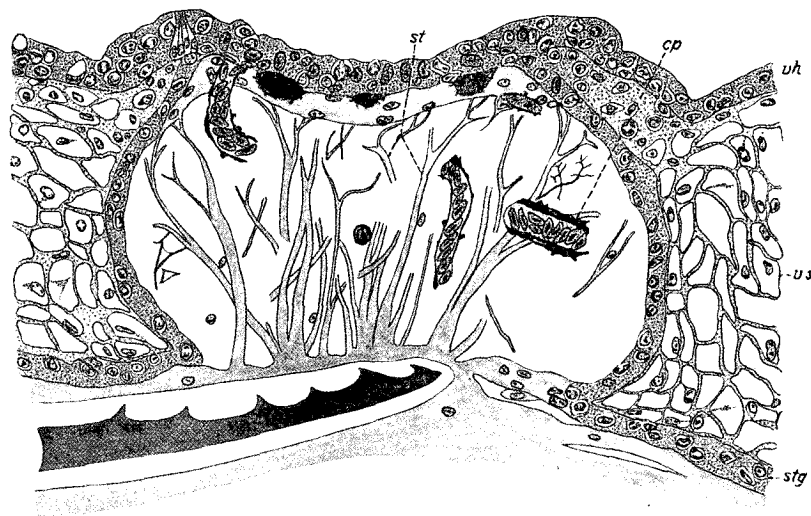


Abb. 20b. Rückenhaut von *Boleophthalmus boddaerti* mit respiratorischen Papillen (rp); verhornende Zellen (vh); vesiculöse Zellen (vs); Stratum germinativum (st.g.) Capillaren (cp.); Stützgewebe (st.); Leitz, Komp. Oc. 1. Imm. $\frac{1}{12}$. Verkl. $\frac{1}{2}$. (Nach einem Präparat von cand. rer. nat Eßlinger.)

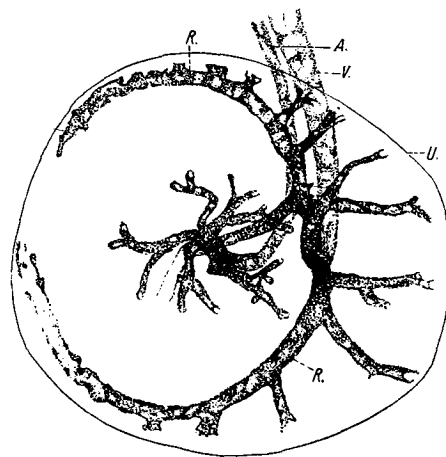


Abb. 20c. Aufsicht auf die Gefäße einer Papille von der medianen Kopfhaut von *Boleophthalmus boddaerti*. A Arterie, R Ringvenen, U. oberer Umfang der Papille. V Vene. Leitz Obj. 3, Zeiß Komp. Oc. 12, auf $\frac{1}{2}$ verkleinert (nach Schöttle).

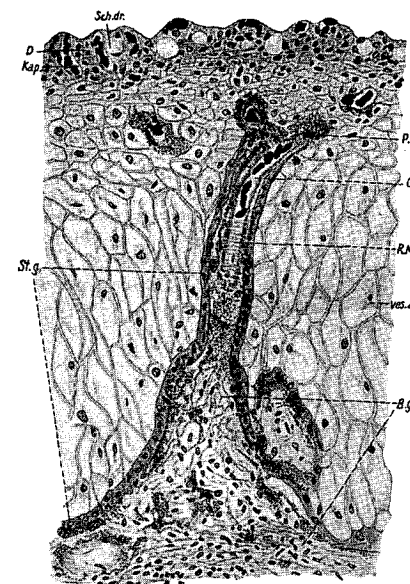


Abb. 20d. Querschnitt durch die Epidermis von der medianen Kopfhaut eines *Periophthalmus schlosseri schlosseri*. Bg. Bindegewebe, D Deckschichten, G. Gefäß, Kap. Kapillare, P. Pigment, R.M. Ringmuskelzellen, Sch.dr. Schleimdrüse. St.g. Stratum germinativum, ves. Z. vesiculöse Zelle. Leitz Obj. 7, Oc. 1, auf $\frac{2}{3}$ verkleinert (nach Schöttle).

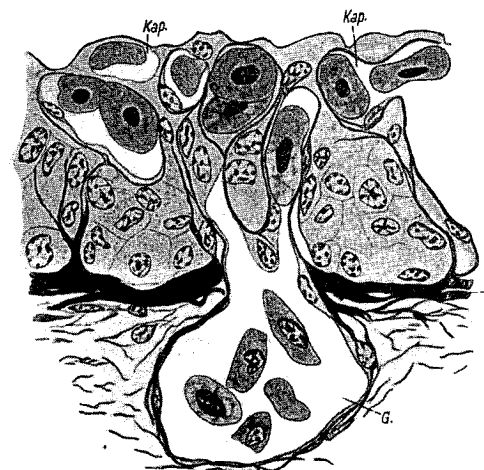


Abb. 20e. Querschnitt durch das Kiemenhöhlenepithel von *Periophthalmus schlosseri argentiventralis*. C. Corium, G. Gefäß, Kap. Kapillare. Leitz Imm. $\frac{1}{12}$. Zeiss Komp. Oc. 12 auf $\frac{1}{2}$ verkleinert (nach Schöttle).

c) Lokomotionsorgane.

Bei den luftlebenden Gobiiden werden die paarigen Flossen als Lokomotionsorgane umdifferenziert, ähnlich wie bei den Salariaiden. Die *Salaria*-Arten haben die kehlständigen Bauchflossen in kräftige, gegabelte Hebelarme umgewandelt. Außerdem haben die Brustflossen gelenkig miteinander verbundene Knochenstücke, die aus dem weniger differenzierten Flossenskelett der Wasserformen hervorgegangen sind. Im übrigen unterstützen die Salariaiden die Hebelbewegung der Flossen durch Schlängelung des Körpers bei Mitwirkung der Schwanzflosse.

Auch die schlammbewohnenden Boleophthalmen (Abb. 18b) bewegen sich in der Hauptsache durch Schlängelung fort, da ihre Flossen wenig zur Stützfunktion geeignet sind. Sie sind noch ähnlich wie bei *Gobius* gebaut (Abb. 18a). Die Periophthalmen (Abb. 18c) sind viel stärker an die Fortbewegung auf dem Lande angepaßt als die Boleophthalmen. Demgemäß ist ihre Brustflosse zu einem Gehwerkzeug geworden, indem sie sich in steigendem Maße bei *Periophthalmus schlosseri*, *chrysospilos*, *dipus* und *argenteolineatus* in ihrer Achse verlängert. Die Brustflossen haben ein Schultergürtelgelenk und ein weiteres, zwischen den Basalia und der eigentlichen Flosse gelegenes Gelenk. Je stärker die Luftanpassung wird, um so mehr wird diese Flosse ein Werkzeug zum Vorwärtsziehen auf dem Lande, wobei rechte und linke gleichzeitig vorgezogen werden. Sie können aber bei Drehungen des Tieres auch zeitlich verschieden benutzt werden. Je mehr die Flosse zum Hebelwerkzeug wird, desto mehr können die Flossenstrahlen zu einem Bündel zusammengelegt werden, wodurch die Flossen in der distalen Achse wesentlich verlängert werden (Abb. 18c). Die Basalia, die bei *Gobius* in der Vierzahl vorhanden und kurz und gedrungen sind (Abb. 21a), werden bei *Boleophthalmus* länger (Abb. 21b), bei *Periophthalmus schlosseri* (Abb. 21c) verschmelzen 1 und 2 und 3 und 4 miteinander, so daß zwischen 2 und 3 eine Lücke gebildet wird, die auch bei *Boleophthalmus* schon vorhanden ist (Abb. 21b). Auch die Ansatzfläche des Schultergürtels wird verbreitert und verlängert; es entsteht eine Lücke in der Crista cleithralis (Abb. 21b, c). Bei *Periophthalmus argenteolineatus* wird die Flosse wesentlich schmaler und länger, und die Verschmelzung der Basalia wird noch inniger. Die Flossenstrahlen erleiden eine

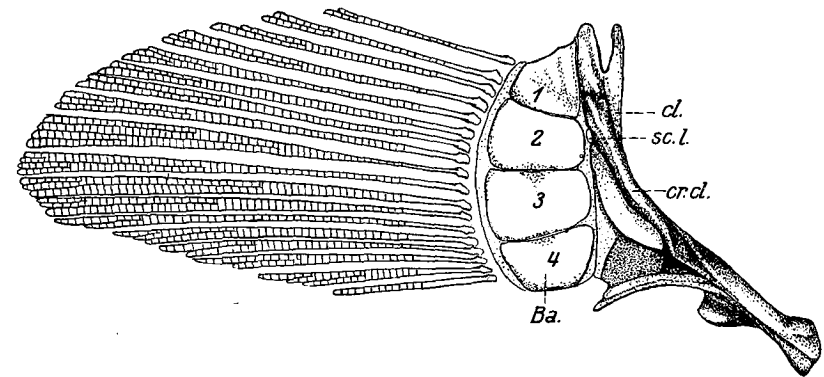


Abb. 21a. Außenseite des Skeletts der rechten Brustflosse von *Gobius caninus* Cuv. u. Val. Ba. Basalia, cl. Cleithrum, cr. cl. Crista cleithralis externa, sc. l. scapulares Loch. Vergr. 2,7 × (nach Eggert).

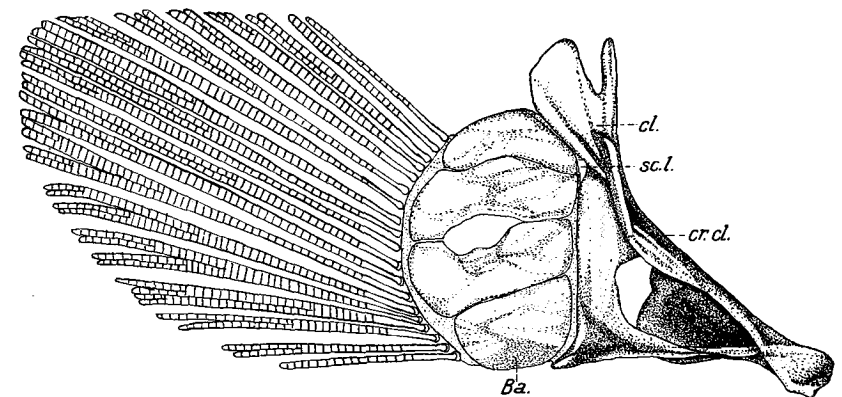


Abb. 21b. Außenseite des Skeletts der rechten Brustflosse von *Boleophthalmus boddaerti* Pall. Ba. Basalia, cl. Cleithrum, cr. cl. Crista cleithralis externa, sc. l. scapulares Loch. Vergr. 2,1 × (nach Eggert).

Verkürzung und geringe Reduktion der Zahl. Mit der Schaffung neuer Ansatzstellen für die Muskulatur tritt eine weitgehende Spezialisierung der Muskeln ein. Als neue selbständige Muskeln sind besonders der *Musculus abductor superficialis* II, der *M. adductor medialis* und die *MM. interradales* zu erwähnen, welche die Drehung des Strahlenfeldes soweit ermöglichen, daß dieses dem Boden zunächst aufliegt, später als Ganzes zusammenge-

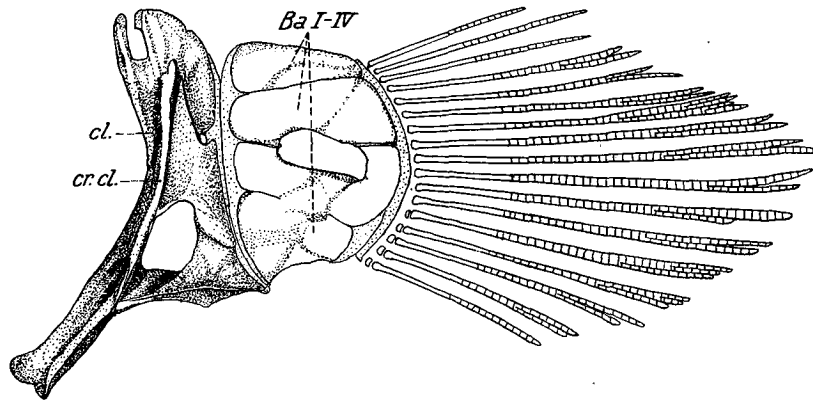


Abb. 21c. Außenseite des Skeletts der linken Brustflosse von *Periophthalmus schlosseri* Pall. Ba I-IV = Basalia I-IV, cl. = Cleithrum, cr. cl. = Crista cleithralis. Vergr. 1,2× (nach Eggert).

faßt, das Tier auf dem Boden stützt, um bei dessen Vorwärtsbewegung einen Widerstand auf dem Boden zu bilden. Zur Stütze des Körpers dienen ferner die Bauchflossen, die Afterflossen und die ventral verkürzten Radien der Schwanzflosse; letztere wird bei der Fortbewegung auf dem Lande bei zusammengefaßten Strahlen im stumpfen Winkel zum Körper nach oben getragen. Alle diese Körperstützen sind stark verhornt.

Die Periophthalmen haben also echte, artikulierte Vorderextremitäten ausgebildet, mit denen sie sich vom Boden zu erheben und fortzubewegen vermögen. Die hinteren Flossen sind entweder auch zu Stützwerkzeugen oder zu Saugnäpfen geworden, mit deren Hilfe die Tiere an Bäumen und Sträuchern heraufklettern können (Abb. 22). Man kann aus dieser Umwandlung der Flossen zu Hebelwerkzeugen die Vorstellung gewinnen, wie aus Fischflossen einst die Extremitäten der Tetrapoden entstanden sein könnten.

Die Brustflossen haben neben der Lokomotion noch eine Reihe von anderen Funktionen. So können sie durch ihr energisches Vor- und Zurückschlagen den Luftwechsel in der Kiemenhöhle fördern. Weiterhin können sie auch zur Säuberung des Kopfes und der Augen dienen.

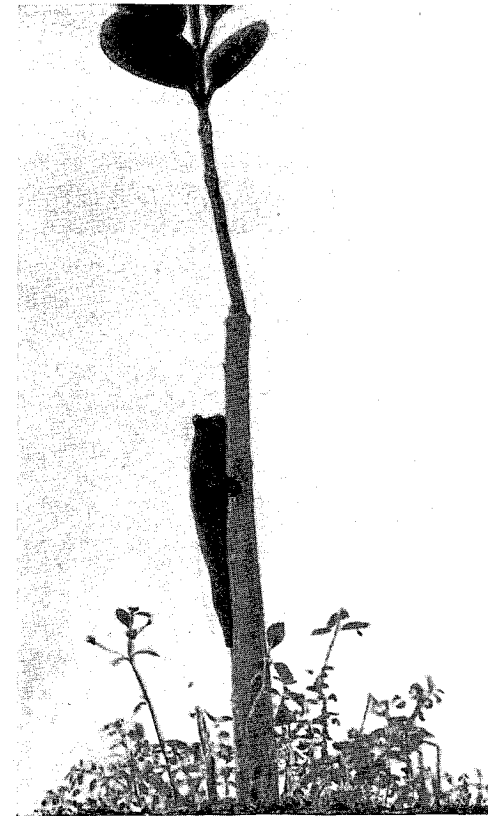


Abb. 22. *Periophthalmus chrysospilos* an junger Mangrovepflanze kletternd. ($\frac{1}{3}$ natürlicher Größe.)

d) Sinnesorgane.

Die luftlebenden Gobiiden haben ihre Seitenlinienorgane zu Drucksinnesorganen umdifferenziert. Sie liegen hauptsächlich an der Ventralseite, besonders der des Kopfes. Die Sinneshaare sind zu einem dicken Sinnesstift verklebt, der in einer Sinnesgrube derart liegt, daß er etwas über die Hautoberfläche hinausragt, wie wir das in genau derselben Ausprägung bei Gymnophionen finden. Dieser Stift (rz) ist vielleicht der Cupula mancher Seitenlinienorgane zu vergleichen (Abb. 23).

Auch bei den Boleophthalmen, die mehr im Schlamm leben als auf dem Schlamme, ist die Entwicklung der Hautsinnesorgane die gleiche wie bei den Periophthalmen. Der Sinnes-

stift wird bei ihnen sogar noch länger; er sitzt dem Sinnesepithel nicht direkt auf, wie bei den Periophthalmen, sondern schwebt auf starren kurzen Sinneshaaren.

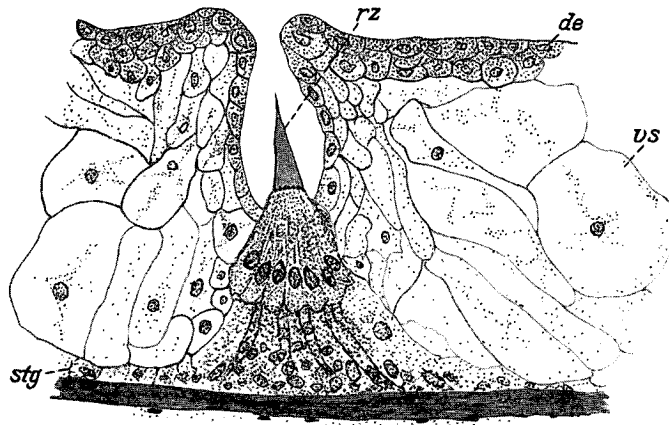


Abb 23. Hautsinnesorgan eines jungen *Periophthalmus argenteolineatus* mit Reizstift (rz); de Deckepithel; vs vesiculöse Zellen; stg Stratum germinativum. Zeiss, Komp. Oc. 1, Imm. $\frac{1}{12}$, Verkl. $\frac{2}{3}$.

Geschmacksknospen sind bei den Boleophthalmen, namentlich aber bei den Periophthalmen, weiter als bei den Wasserformen entwickelt.

Die ganz jungen Periophthalmen haben die gleichen Geschmacksorgane wie die Wasser-Teleostee. Beim erwachsenen *Periophthalmus argenteolineatus* dagegen sind die Geschmacksorgane leicht von den Hautsinnesorganen zu unterscheiden. Die Sinnesknospen, die überall innerhalb der Mundhöhle, namentlich aber an den zahlreichen Falten derselben liegen, sind schmal und elliptisch. Die Sinneszellen sind lang und sehr schwächig, die Sinnesstiftchen liegen in einem Geschmacksporus, der dem Becher der Amnioten zu vergleichen ist. Ob diese echten Geschmacksorgane aus Hautsinnesorganen während der Metamorphose hervorgehen, vermag ich noch nicht zu sagen.

Das Geschmacksvermögen ist bei den Periophthalmen sehr gut entwickelt. Nicht zusagende Nahrung speien sie sofort wieder aus. Sie gewöhnen sich auch an Nahrung, die ihnen sonst nicht erreichbar ist.

Bei den Peri- und Boleophthalmen hat das Wassergeruchsorgan der Gobiiden tiefgehende Umwandlungen erfahren. Dadurch ist es zur Rezeption von chemischen Körpern an der Luft geeignet. Gleichzeitig tritt es in den Dienst der Respiration. Das Geruchsorgan der im Wasser lebenden Gobiiden gleicht demjenigen der übrigen Wasser-Teleostee; das vordere Nasenloch liegt meist dorsal am vorderen Kiefferrand, das hintere unmittelbar dahinter. Die gleichen Verhältnisse zeigen die Periophthalmen vor der Metamorphose.

Die Nase der Boleophthalmen und Periophthalmen hat im Vergleich zu derjenigen der Stammform der Gobiiden eine sehr viel weitere Entwicklung genommen. Die vordere Nasenöffnung sitzt bei *Gobius* auf einer kleinen Papille, die dem späteren Nasenzipfel der Periophthalmen entspricht. Sie führt in einen einfachen Kanal, der median mit primitivem Riechepithel ausgekleidet ist. Eine kleine ethmoidale Ausbuchtung entspricht dem Nasensack der Periophthalmen. Der hintere Ausführungsgang hat niedriges Epithel und mündet caudal von der vorderen Öffnung dorsal nach außen. Ganz ähnlich ist die Nase bei den Larven der Boleophthalmen und Periophthalmen gebaut.

Bei der Metamorphose, wenn die Larve zum Feuchtluftleben übergeht, wandert mit den zunächst seitlich gelegenen Augen auch die hintere Nasenöffnung dorsalwärts und liegt dann dicht unter den Augen. Aus dem kleinen Nasenzipfel des Gobiidengeruchsorgans wird der lange Nasentrichter, der bis an die Mundspalte heranrückt, und auf dessen Spitze die vordere Nasenöffnung liegt. Rauther ist wohl der Einzige gewesen, der das Geruchsorgan von *Periophthalmus koelreuteri* beschrieben hat. Er hat schon beobachtet, daß nur ein kleiner Teil der Nasenhöhle sensorische Funktion hat. An der medianen Wand des kaminartigen Aufsatzes befindet sich das sehr dicke Riechepithel in derselben Ausdehnung, wie wir es schon bei *Gobius* kennen gelernt haben. Dieses Riechepithel erfährt nun bei *Periophthalmus argenteolineatus* eine weitere Differenzierung, indem es sich wie bei Ganoiden und manchen Knochenfischen in Geruchsknospen, die eingesenkt sind, und dazwischen liegendes, indifferentes, einschichtiges Flimmerepithel gliedert.

An die eigentliche Regio respiratoria schließt eine sehr geräumige ventro-dorsale Höhle mit gefaltetem respiratorischem

Epithel, das mit Schleimzellen durchsetzt ist. Diese Höhle mündet in einen kurzen, schräg dorsal verlaufenden Gang dicht unter und etwas seitlich von dem Auge nach außen. Die hintere, oder besser obere, Nasenöffnung ist schlitzförmig und durch einen Sphinctermuskel verschließbar, wie auch die Wände der Höhle eigene Muskulatur haben. An der Umbiegungsstelle der Höhle in den Ausführungsgang mündet noch eine geräumige, flache Höhle hinein, die mit ihren fingerförmigen Verzweigungen bis dicht an das Ethmoid herangeht. Bei den Boleophthalmen liegen bezüglich der Geruchsorgane fast die gleichen Verhältnisse vor wie bei den Periophthalmen.

Das Riechvermögen scheint bei den Bole- und Periophthalmen nicht sehr gut ausgebildet zu sein, worauf schon die hohe Entwicklung der Augen hinweist, die ja fast nie mit einem guten Geruchssinn parallel geht. Immerhin können sie frisches Krebsfleisch, das sie gern fressen, auf eine Entfernung von 5—10 cm noch sehr gut wittern.

Die Periophthalmen haben außerordentlich hochdifferenzierte Cupulae entwickelt, die komplizierter gebaut sind als etwa die vom Meerschweinchen. Sie haben allerdings noch die großen Statolithen der Gobiiden und der übrigen Fische im Utriculus und Sacculus, wenn auch in verkleinertem Maße, beibehalten.

Alle meine Beobachtungen bei Periophthalmen deuten darauf hin, daß sie zu hören vermögen; sie können auch schmatzende Geräusche von sich geben, auf die benachbarte Tiere reagieren. Auf ganz leise, hohe Geigentöne wird ihre Aufmerksamkeit hingelenkt, auch brummende Insekten, die sich in einer geschlossenen Schachtel befinden, erregen ihre Neugier, aber diese Reaktionen sind noch nicht eindeutig genug, als daß ein eigentliches Hören exact bewiesen wäre.

Die Bole- und Periophthalmen haben außerordentlich gut entwickelte Augen, die namentlich bei letzteren extrem weit dorsal auf den Schädel heraufgerückt und nur durch eine schmale Knochenspanne von einander getrennt sind. Im übrigen heben sie sich so stark vom Kopf ab, daß die Partie zwischen den Augen und dem Kopfe nur von einem durchsichtigen Septum gebildet wird. Diese extreme Verlagerung der Augen wird erst während der Metamorphose erreicht, wobei die Augen von rechts und links heraufwandern.

Eine solche Augenwanderung kennen wir sonst nur bei den Plattfischen, wo das rechte Auge auf die linke Seite herüber-rückt. Die Augen bei Bole- und Periophthalmen sind von einer Brille überdeckt, die bei Grundfischen allgemein verbreitet ist und auch der Kaulquappe zukommt. Unter dieser Brille bewegen sich die Augen lebhaft nach allen Seiten, so daß die Tiere sowohl monocular als auch binocular sehen können.

Nach meinen Beobachtungen können kleine Periophthalmen noch Tiere von der Größe einer Termiten (2,5 mm) auf 2—3 m nicht nur erkennen, sondern auch von nicht genießbaren Tieren gleicher Größe, wie etwa einer Ameise, unterscheiden, was unser Auge nicht zu leisten vermag.

Interessant ist auch, daß ihre Linse wie bei echten Lufttieren abgeflacht ist, ihr Index ist $0,97 : 1,11 = 1,14$.

Wie nun Lebendbeobachtungen unter dem Binocular, sowie einwandfreie, gut konservierte Präparate ergaben, kommt *Periophthalmus* tatsächlich eine geringe Accomodation für die Nähe zu. Normal ist das Auge für die Ferne eingestellt, d. h. die Linse ist bei schwach kontrahiertem

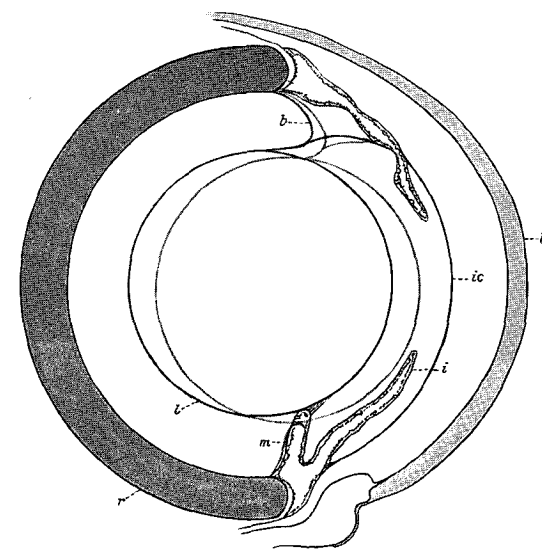


Abb. 24. Schema der Accomodation durch Linsenverschiebung bei *Periophthalmus argenteolineatus*. br Brille, i Iris, ic innere Cornea, b Linsenband, m Linsenmuskel, l Linse, r Retina. Das Drehmoment der Wirkung von Linse und Band wird hervorgerufen durch eine Kontraktion der Linsenmuskeln, wodurch ein Vordrehen der Linse erfolgt.

ventralen Muskel der Retina genähert. Dabei ist die Art der Aufhängung der Linse interessant. Die Linsensehne des Retractor lentis geht ganz flach auf die vordere Linsenwölbung herüber. Das Linsenband dagegen, das etwas weiter caudal und dorsal gelegen ist, setzt flach an dem Linsenhinterrand an, also entgegengesetzt der Sehne. Dabei ist das Band in zwei Zügel gespalten, von denen der vordere an der Mitte der Iris, der hintere an der Basis der Iris ansetzt (Abb. 24). Kontrahiert sich nun der Retractor lentis, so wird nicht, wie man erwarten sollte, die Linse zu der Retina hin und ventralwärts gezogen, sondern sie bekommt ein Drehmoment und wird der Iris genähert, d. h. das Auge wird für die Nähe akkomodiert.

Bezüglich der Wahrnehmung von Farben stellte ich für *Periophthalmus* zwei Maxima, bei $412,5 \mu\mu$ (Grün) und $310 \mu\mu$ (Violett) fest. Das Spektrum ist außerdem gegenüber den Säugern nach der violetten Seite hin verschoben. Es ist also eine gewisse Ähnlichkeit im Farbsehen mit Insekten (Bienen) vorhanden.

e) Brutpflege und Metamorphose.

Die Brutpflege der *Periophthalmen* ist wesentlich verschieden von der der *Gobius*arten, trotzdem läßt sie sich von der bei *Gobius minutus* ableiten. Genauer beschrieben wurde die Brutpflege von *Periophthalmus* schon in meiner Mitteilung 1929 (Seite 277—82), so daß ich darauf verweisen kann, namentlich da ich 1929/30, also ein Jahr lang, in Sumatra und Ambon nichts wesentlich Neues mehr dazu beobachten konnte.

Die häufigsten und am besten beobachteten Arten sind *Periophthalmus koelreuteri*, *schlosseri*, *chrysospilos* und *variabilis* (von Eggert (1929) noch als *argenteolineatus* bezeichnet). Bei *P. koelreuteri* habe ich nie Nestbau beobachten können. In Ambon lebt er auf sandigem Boden. Sein Schlupfwinkel ist dichtes Mangrove-Wurzelwerk, wo er der Beobachtung nicht zugänglich ist. In der Gefangenschaft bot ich ihm gewölbte Dachziegel als Schlupfwinkel. Diese Verstecke wurden sofort angenommen. Irgend welche Nestbauten auf oder im Boden habe ich auch in der Gefangenschaft nie beobachten können. Bei *Perioph-*

thalmus schlosseri dagegen hat jedes Tier über 10 cm Länge sein Nest. Diese Nester, die einen Durchmesser von 1,2 bis 1,5 m haben, sind auch bei Ebbe am Grunde des Trichters mit Wasser gefüllt. Vom trichterartig zugespitzten Grunde führt ein Gang bis an das Grundwasser heran. Wenn die Tiere ungestört sind, sitzen sie am Rande ihrer Nester (Abb. 25 a, b). Bei



Abb. 25 a. *Periophthalmus schlosseri* am Randwall seines mit Wasser gefüllten Wohn- und Bruttrichters.

Gefahr flüchten sie blitzschnell ins Wasser der Nesttrichter und tauchen bis auf den Grund, so daß sie schwer zu fangen sind. Nach einer Weile, wenn sie sich wieder in Sicherheit glauben, kommen sie mit dem Kopf aus dem Wasser hervor, um zu atmen. Schließlich kehren sie wieder auf den Trichterwall zurück. Zur Beutesuche verlassen sie das Nest, um vor, während und nach der Flut das Gelände nach Nahrung zu durchstreifen. Sie fressen Fische, Insekten, Krebse, Anneliden, die sie immer reichlich finden.

Die Brutnester erkennt man daran, daß sie sorgfältiger wie die Wohnnester gebaut sind. An günstigen Standorten, z. B. an manchen Stellen längs des Bahndammes Belawan-Medan (Sumatra) findet man zuweilen im Mangroveboden Nest an Nest.



Abb. 25b. *Periophthalmus vulgaris* an seiner Wohn- und Brutröhre. (natürliche Größe).

20—30 Stück nebeneinander sind auf einer Schlammplatte nicht selten. *Periophthalmus chrysospilos*, *vulgaris* und *variabilis* bauen nach meinen Beobachtungen nur Brutnester. Sie benutzen dazu oft alte verlassene *Uca*- und *Sesarma*-gänge, die sie weiter ausbauen. Ein Nest von *Periophthalmus vulgaris* aus einem Aquarium ist in Abb. 25b dargestellt, ein weiteres von *Periophthalmus chrysospilos* aus der freien Natur in meiner Arbeit (1929) Taf. V, Abb. 8. Diese Nester sind entsprechend der Größe der Tiere kleiner, wie bei *Periophthalmus schlosseri* (4—8 cm). Auch in ihrer Form weichen sie von den Nestern des letzteren ab. Der ringförmige Wall ist meist nicht ganz ge-

schlossen, da häufig an der dem Flußufer zugekehrten Seite eine Mulde aus dem Nest in den Fluß führt (siehe Taf. V, Abb. 8). Die Tiere sitzen oft an der dem Eingang gegenüberliegenden Seite des Walles oder auch im Gange selbst. Brut, die aber bereits abgestorben war, fand ich nur ein einziges Mal an einem Stein am Grunde des Nestes angeklebt. Sonst habe ich trotz größter Aufmerksamkeit nie wieder Brut von *Periophthalmen* gefunden. Dagegen konnte ich die Entwicklung der *Periophthalmen* im Muttertier studieren. Mehrfach habe ich bei *Boleophthalmen* und *Periophthalmen* eine Begattung mit vorangegangenen Liebesspiel beobachtet. Die Entwicklung der befruchteten Eier erfolgt im Ovar, in welchem die verschiedensten Entwicklungsstadien nebeneinander anzutreffen sind. Die reifen Eier sitzen wie Trauben an feinen fibrillären Fäden an büschelförmigen Verzweigungen, die von einem Hauptzweig abgehen. Die Eihülle hebt sich nach der Befruchtung etwas vom Ei ab. Die Furchung und Keimblätterbildung bietet nichts besonderes. Merkwürdig ist nur, daß bis zur Keimstreifbildung keinerlei Kerne wahrzunehmen sind. Erst wenn das Neuralrohr sich bildet, werden sie deutlich nachweisbar. Das älteste Entwicklungsstadium, das ich intraovariell beobachten konnte, war schon ein Jungfisch mit Augenblasen, Herz, Rückenmark, Chorda und Somiten (Abb. 26). Diese Tiere bewegten sich schon schwach innerhalb ihrer Eihüllen, die jetzt stark abgehoben waren. Die Frage,

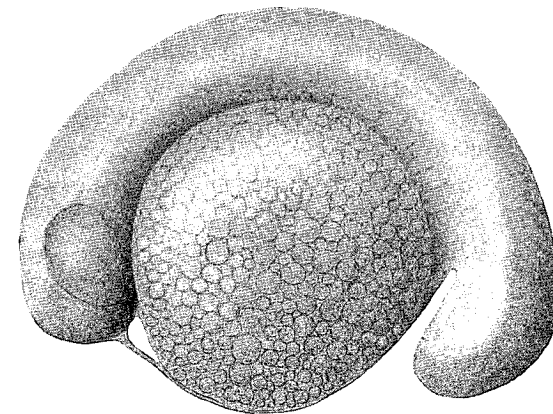


Abb. 26. Nahezu reifer Jungfisch aus dem Ovar von *Periophthalmus vulgaris*. (Zeiss, Obj. A, Oc. 4) $\frac{2}{3}$ verkleinert.

ob die jungen Tiere dieses Stadiums bis zum Schlüpfen im Brutnest angeklebt werden, oder ob die Mutter die fertig ausgebildeten Jungen lebend gebärt, bleibt noch offen. Wahrscheinlicher ist letzteres, da immer nur am distalen Ende des Ovars befestigte Eier reife Jungfische enthalten, so daß die Ablage wohl nicht in Schüben, sondern einzeln erfolgt. Man kann ferner bei hochträchtigen Weibchen beobachten, daß schon beim Fange, wo sie beunruhigt, wohl auch leicht gedrückt werden, kleine Eischübe mit reifen Embryonen aus der Genitalöffnung austreten.

Im Hinblick auf ihre Fortpflanzungsverhältnisse stehen die Periophthalmen sogar wesentlich höher als die Amphibien, insofern als sie wohl vivipar sind, was allerdings bei einigen Amphibien auch schon vorkommt.

Bei den mehr landeinwärts lebenden Formen werden die schlüpfreifen Jungen in trichterförmige Nester abgelegt, die vom Grundwasser aus mit Wasser gefüllt werden. Die erwachsenen Periophthalmen, wie auch ihre Brut, müssen weitgehend unabhängig von der Salzkonzentration des Wassers in ihren Nestern sein, denn der Salzgehalt schwankt darin oft zwischen nahezu Null und 30—40 pro Mille. Die Tiere sind in der Tat aktiv homoiosmotisch. Die Depression ihres Blutes beträgt durchschnittlich (gemessen bei *Periophthalmus schlosseri*) $\Delta = -0,71^\circ$, die ihres Harnes $\Delta = -0,57^\circ$. Diese Werte zeigen, daß sie noch die Konzentration der Meeresfische beibehalten haben, die auch $\Delta = -0,65 - 0,85^\circ$ beträgt.

Bemerkenswert ist bei den Periophthalmen, daß ihre Augen lateral angelegt werden (Abb. 26), um bei der Metamorphose, die bereits 1929 von mir beschrieben wurde, nach dorsal herauf zu wandern. Eine Andeutung dieser Lageveränderung zeigen schon die jüngsten freilebend im Wasser

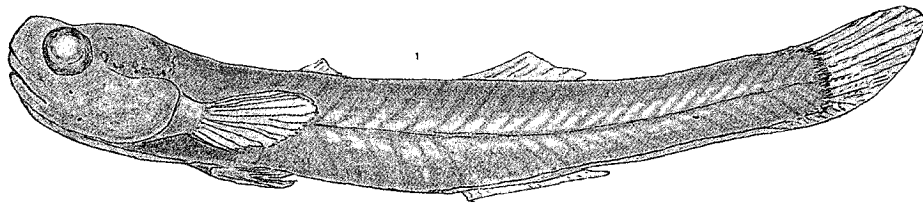


Abb. 27a. *Periophthalmus argenteolineatus* var. F. Tjilatjap. 7 mm langer Jungfisch, Gobiidentyp mit seitlichen Augen und Schwimmbrustflossen.

gefühlenden Larven (Abb. 27a). Bei der Metamorphose wandern die Augen dann soweit dorsal (Abb. 27b, α), daß sie sich in der Mediane sogar berühren. Dabei nimmt ihre Größe stark zu, so daß man wohl von einem Exophthalmus sprechen kann, der durch die gesteigerte Funktion der Schilddrüse zustande gekommen ist.

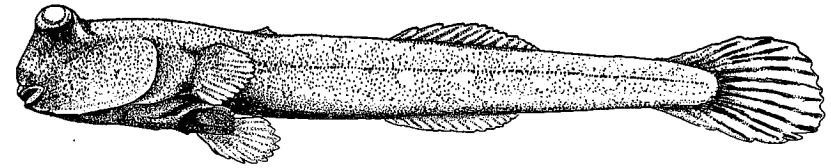


Abb. 27b. α . Jungfisch von *Periophthalmus vulgaris* zu Beginn der Metamorphose. Die Augen wandern dorsalwärts. Die Brustflosse wächst zur Gehextremität aus. Länge: 0,95 cm. Fundort Laboean, 8. 2. 27. Seitenansicht (nach Eggert).

Experimentell durch Wirkung von Thyroxin oder Schilddrüsenpräparate erzeugter Exophthalmus soll noch weiter unten besprochen werden. Die Metamorphose der Periophthalmen wird nun verschieden weit führen, je nachdem die Formenkreise in ihrer Reifephase unabhängig vom Wasser sind oder nicht.

Die Larven der *Periophthalminae* sind also noch typische Grundfische, die in ihrem Bau den übrigen Gobiiden-Larven außerordentlich ähnlich sind. Ihre Augen sind ziemlich groß und liegen seitlich am Kopfe (Abb. 27 a). Ueber der Mundöffnung ist die dorsale Falte nur schwach angedeutet, und die für die erwachsenen Periophthalmen charakteristischen Nasenzipfel fehlen völlig. Die Strahlenfelder der Bauchflosse sind noch bis zum Rande derselben verschmolzen und besitzen eine gut entwickelte Trichtermembran; die Brustflossen sind verhältnismäßig kurz und können noch nicht als Fortbewegungsorgane bzw. zum Stützen verwandt werden. Auf diesem Stadium, das bei *P. vulgaris* Eggert aus Laboean 0,95 cm lang ist (Abb. 27 b, α), gleichen die Kiemen, wie es die Untersuchungen von Schöttle (1931) zeigen, noch vollständig denen der im Wasser lebenden *Gobius*-Arten. Die Kiemenlamellen werden noch von flachen Deckzellen bekleidet, Drüsenzellen sind auf ihnen nicht vorhanden, während Eiweißzellen nur im Epithel des Kiemenblattstammes in größerer Anzahl vorkommen. Die großen Kopfgefäße aber, sowie die hauptsächlichsten Arterien und Venen der Haut und des Mund- und Kiemenhöhlenepithels sind bereits ausgebildet; doch sind

sie noch nicht so stark verzweigt wie bei den erwachsenen Tieren. Ferner ist die Körperhaut bereits stark vaskularisiert, aber fast nur auf der dorsalen Körperseite, bis zwischen die Augen hin, lediglich in der Region des Operculums wenig nach lateral übergreifend.

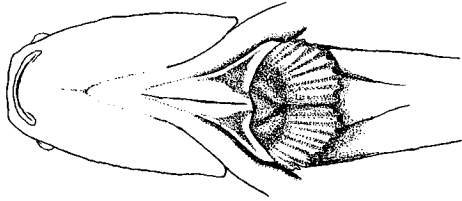


Abb. 27 b. β . Jungfisch von *Periophthalmus vulgaris*, Ventralansicht von Abb. 27 b, α (nach Eggert).

Mit Beginn der Metamorphose, also bei Tieren von 0,95 bis 0,98 cm Länge, setzt die Umbildung der Körperform zu derjenigen der erwachsenen Tiere ein (Abb. 27 b, α , β). Die Augen rücken aus ihrer seitlichen Lage nach dorsal und können nun nach allen Seiten bewegt werden. Die Bauchflossen werden bis zum Grunde getrennt und die Interspinalmembran wird völlig rückgebildet (Abb. 27 c, α , β). Die Brustflossen verlängern sich zu hebelartigen Extremitäten und können als Fortbewegungsorgane benutzt werden. Die dorsale Mundfalte wird tiefer, und es beginnt die Ausbildung der Nasenzipfel. Bei dieser morphogenetischen Veränderung, während der die Tiere fast stets noch im Wasser leben, es aber schon auf kürzere Zeit verlassen, verändern sich auch die Kiemenlamellen. Das Epithel derselben verdickt sich, wobei diese Verdickungen in der Nähe des Kiemenblattstammes beginnen und immer mehr nach außen fortschreiten. Es entwickeln sich vor allem die eingesenkten Eiweißzellen, daneben auch vereinzelt Schleim- und Körnerdrüsen.

Während dieser Metamorphose, die im Vergleich zu derjenigen der Amphibien nicht mit einer Verkürzung des Körpers einhergeht, finden nun wesentliche Veränderungen an der Schilddrüse statt, die denjenigen bei der Metamorphose von *Rana temporaria*, des Aales und von *Pleuronectes platessa* (Sklower 1925, 28, 30) außerordentlich ähnlich sind.

Kurz nach Beginn der Metamorphose wird das zunächst kubische Epithel der Schilddrüse ziemlich flach und stellt seine Funktion

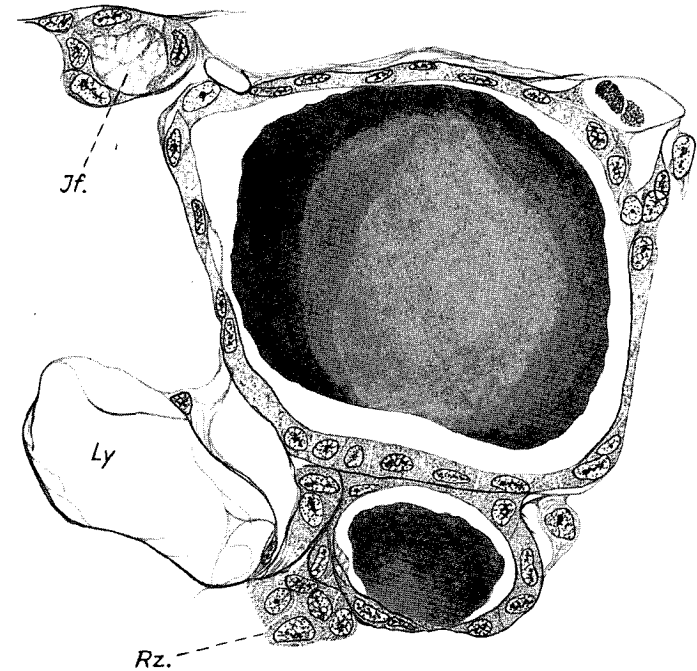


Abb. 27 b. γ . Follikel aus der Schilddrüse von dem Tier aus Abb. 27 b, α , Jf. junger Follikel, Ly. Lymphatischer Raum, Rz. Restzellen. Vergr. Zeiß, Obj. Oel. Imm. 2 mm. Komp. Oc. 15 (nach Eggert).

allmählich ein (Abb. 27 b, γ). Die Kerne sind jetzt rundlich bis länglich-oval und nehmen einen großen Teil der nur wenige Prosekretkörner enthaltenden Follikelzellen ein. Das Kolloid staut sich in den Follikeln, wodurch diese stark aufgetrieben werden und das Epithel, dessen Zellgrenzen nicht immer deutlich zu erkennen sind, stark dehnen. Die zwischen den Follikeln liegenden Restzellen sind zwar mit feinen Prosekretkörnern gefüllt, bilden aber noch keine neuen Follikel und geben auch kein Kolloid ab. Erst mit dem Fortschreiten der Metamorphose lagern sie sich zu kleinen Follikeln zusammen, in deren Lumina eine intensive Kolloidabgabe stattfindet. Dann setzt auch wieder in den alten Follikeln eine Neubildung von Kolloid ein, die am Ende der Metamorphose wieder ihren normalen Umfang erreicht hat.

Zu dieser Zeit besitzen die Follikel ein sehr hohes Epithel

(Abb. 27 c, γ), dessen Zellen einen großen, mitunter bläschenartig aufgetriebenen rundlichen bis länglich-ovalen Kern enthalten.

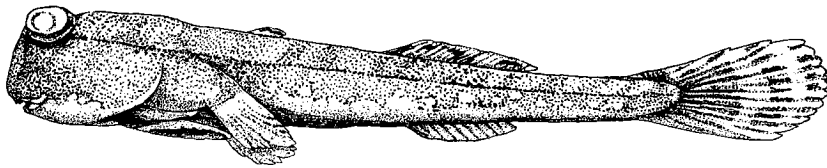


Abb 27c. α . Jungfisch von *Periophthalmus vulgaris* gegen Ende der Metamorphose. Seitenansicht. Länge: 1,2 cm. Fundort Laboean 8. 2. 27 (nach Eggert).

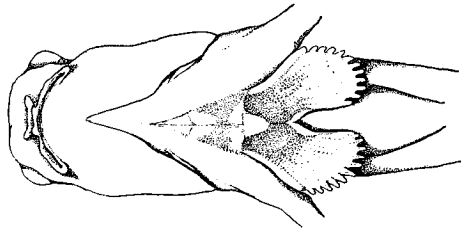


Abb. 27c. β . Ventralansicht desselben Tieres (Abb. 27 c, α) (nach Eggert).

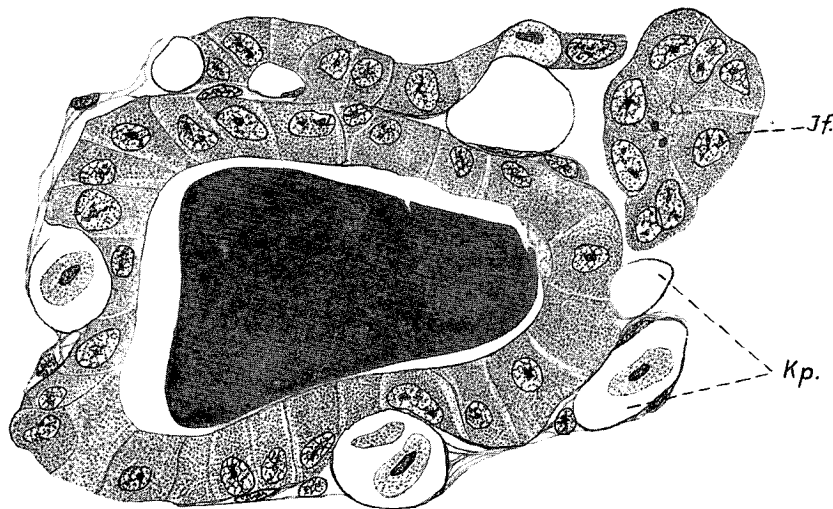


Abb. 27c. γ . Follikel der Schilddrüse desselben Tieres (Abb. 27 c, α) Kp. Kapillaren. Jf. junge Follikel. Vergr. wie Abb. 27 b, γ (nach Eggert).

Diese Kerne liegen meistens basal, bisweilen auch in der Mitte

der dicht mit Prosekretkörnern gefüllten Zellen, die oft durch schmale Hohlräume von einander getrennt sind. Auffallend sind ferner die zahlreichen Kapillaren, die an das Follikel-epithel herantreten und dieses häufig sogar stark eindellen.

Dieses Aussehen behalten die Follikelzellen auch nach der Metamorphose bei, wenn die Tiere völlig zur amphibiotischen Lebensweise übergegangen sind, wobei zunächst auch noch eine Vermehrung der Follikel durch Neubildung aus Restzellen stattfindet.

Da die Metamorphose bei den Periophthalminae durch Zusatz von Thyreoidin (Merck) bzw. durch Schilddrüsenfütterung — ähnlich wie bei den Amphibien — jederzeit beschleunigt werden kann, so ist es wahrscheinlich, daß auch bei diesen Tieren die Schilddrüse während der Metamorphose einen Stoffwechselnennenden Reiz auf den larvalen Organismus ausübt, in korrelativer Mitwirkung der Hypophyse und vielleicht anderer inkretorischer Drüsen. Aus Versuchen und aus dem histophysiologischen Verhalten der Schilddrüse ist zu schließen, daß zu Beginn der Metamorphose eine Hyperthyreoidisierung des gesamten Organismus stattfindet, welche im Zusammenwirken mit den übrigen, den Gesamtstoffwechsel bestimmenden Faktoren die Metamorphose auslöst. Dabei ist auffallend, daß sowohl während, als auch nach der Metamorphose in der Schilddrüse der Periophthalmen noch eine gewisse Stauung des Kolloids vorhanden ist, die nach Fixierung mit Susa und Färbung mit Azan (nach Heidenhain) in dem roten Farbton zum Ausdruck kommt, den das Kolloid dabei annimmt.

f) Versuche zur Artumbildung.

Seit den Untersuchungen von Gudernatsch wissen wir, daß die Schilddrüse die Metamorphose der Amphibien induziert und lenkt. Später beginnt dann die Wirksamkeit des als wichtiges, übergeordnetes Organ erkannten Hypophysenvorderlappens, wobei die Schilddrüse immer mehr zum allgemein stoffwechselherrschenden Organ wird (Häutung, Mauser usw.). Es lag nun nahe, bei den verschieden weit vom Seewasser unabhängig gewordenen Formenkreisen der Periophthalmen zu versuchen, diese noch mehr, als das am Standort der Fall ist, vom Wasser unabhängig zu machen, d.h. sie experimentell aus Feuchtlufttieren zu Trockenlufttieren zu differenzieren. Zwei Wege schienen

zu diesem Ziele zu führen: einerseits allmähliche Wasserentziehung, andererseits Transplantation von Schilddrüse oder Gaben von Thyroxin.

Die ersten Versuche dieser Art stellte ich 1926/27 in Java in einem Gewächshaus des Fremden-Laboratoriums in Buitenzorg an. Sie sind in meiner 1929 herausgegebenen Mitteilung (S. 387 bis 392) bereits erwähnt worden.

Diese Versuche nahm ich 1929 auf Sumatra und Amboina in größerem Maßstabe wieder auf. Folgende Arten wurden zu den Versuchen auf Sumatra verwandt:

1. *Gobius spec.* IX¹⁾ von der Lingula-Insel bei Belawan; er lebt dort bei Ebbe in kleinen, flachen Resttümpeln. Bei Beunruhigung fliehen die Tiere kurze Strecken über den feuchten Schlamm in den nächsten Tümpel.
2. *Eoleophthalmus boddaerti* Pall. Rasse aus Mangrove-Schlamm bei Belawan.
3. *Periophthalmus vulgaris* Eggert. Rassen von Belawan.
4. *Periophthalmus variabilis*. Eggert. Rassen von Belawan.
5. *Periophthalmus chrysospilos* Blk. Rassen von Belawan.

Auf Amboina:

6. *Periophthalmus koelreuteri* Pall., lebt am Strand der Ambon-Bai.

Die erste Wirkung bei Periophthalmen, die man nach Schilddrüsen- oder Thyroxinbehandlung, nicht aber bei Gewöhnung der Tiere an ein trockenes Medium, beobachten kann, ist ein sehr stark ausgeprägter Exophthalmus, der 10—12 Tage nach Beginn der Versuche seinen Höhepunkt erreicht. Etwa 8 Tage nach der Behandlung bekommen die Tiere großen Hunger, so daß man sie kaum sättigen kann. Nach 10—12 Tagen beobachtet man ferner eine leichte Verlängerung der Vorderflossen, die hauptsächlich zum Gehen verwandt werden. Die Haut wird nun resistenter und trockener, sie zeigt eine beträchtliche Verdickung der Epidermis. Die Schilddrüse erscheint bei Lebend-Beobachtung an betäubten und dann secierten Tieren als ein sehr kompaktes Organ (Abb. 32), während sie normalerweise aus einzelnen Follikeln entlang der Vena jugularis besteht (Abb. 31). Die Follikel ent-

1) noch nicht bestimmt.

halten bei den behandelten Tieren Kolloid von zäher Konsistenz.

Auffallend ist auch das intensive Hervortreten der Körperfarben, namentlich an der bunten Rückenflosse des Männchens. Im Gegensatz zu den Kontrolltieren, die in der Nähe ihres Wasserbeckens auf feuchtem Boden bleiben, entfernen sich die Versuchstiere immer weiter vom Wasserbecken, sie gehen sogar schon nach 14 Tagen auf ganz trockene Erde, wo sie bis zu einer halben Stunde bleiben, um dann erst wieder für kurze Zeit in das Wasser zurückzukehren.

Setzt man Kontroll- und Versuchstiere auf trockenen Untergrund, so fliehen erstere sofort in das Wasser, oder wenn man sie daran hindert, beginnen sie zu toben, werden dann lethargisch und sterben schließlich den Erstickungstod. Die Versuchstiere dagegen gehen nach halbstündigem Aufenthalt auf trockenem Boden langsam wieder zum Wasserbecken zurück, tauchen, um aber wieder rasch an die Oberfläche zu kommen, und atmen dann 10—12 Mal sehr heftig durch Erweiterung und Verengung der Kiemenhöhle. In den folgenden Tagen, bis 17 Tage nach Versuchsbeginn, sind die Tiere träge, halten sich viel im Wasser auf, fressen nicht und magern stark ab. Die auf kleinem Raum in Glasaquarien gehaltenen Tiere zeigten diese typischen Depressionen stärker als die Freilandtiere. 18 Tage nach Versuchsbeginn starben in den Aquarien 5 von 15 Tieren, im Freilandbecken jedoch nur ein Tier von 15. Die Sektion ergab sehr starke bis vollständige Atrophie der Schilddrüse. Der Exophthalmus war bei diesen Tieren besonders stark ausgeprägt. Der Tod nach Schilddrüsentransplantation oder Thyroxinbehandlung erfolgt durch Ueberdosierung, wie dosierte Injektionen in die Bauchhöhle zeigten. Injiziert man $\frac{1}{200}$ der Tablette 0,001 gr Thyroxin (0,5 cm einer 0,01 Lösung der Tablette 0,001 gr in Wasser) oder noch stärkere Dosen, so tritt der Thyroxintod nach 12—14 Tagen ein. Wird die Depression überwunden, was bei nicht zu starker Dosierung immer der Fall ist, so beginnen die Tiere wieder stark zu fressen, halten sich aber zunächst noch viel im Wasser auf. Erst 5—6 Tage nach beendeter Depressionsphase gehen die Tiere in verstärktem Maße auf das Land.

Bei gleichartigen Versuchen an *Boleophthalmus boddaerti* war kein so weitgehender Erfolg wie bei den Periophthalmen zu erzielen. Die Tiere gingen wohl mehr als normalerweise auf trockenen Boden, machten jedoch keine

weiteren Wanderungen. Wahrscheinlich hängt das aber mit ihrer Gewohnheit zusammen, sich nie sehr weit von ihren Schlammröhren zu entfernen. Ihr Fluchtrefflex führt sie auch im Freien stets in eine bereits vorhandene Röhre, oder sie graben sich schnell in den Schlamm ein.

Einen überraschenden Erfolg erzielte ich mit *Gobius spec. IX* von der Lingula-Insel. Die Tiere wurden am 7. II. 29 in zwei Becken mit Wasser, dem Thyroxin zugesetzt wurde, verbracht. Am 3. III. 29 befanden sich die Tiere am Land, auf und unter Steinen und unter Glasschalen. (Sonnig, 32,5° C., 90 % Luftfeuchtigkeit). Wurden die Tiere wieder in ihr Wasserbecken zurückgesetzt, so kamen sie nach kurzer Zeit wieder an Land und versteckten sich unter Steinen usw. Die Haut dieser Tiere war feuchtglänzend und resistenter als normalerweise. Kiemenhöhlenatmung wurde bei ihnen nicht beobachtet. Sie müssen also wohl Haut-Luftatmung haben. Die Tiere waren außerhalb des Wassers sehr unbeholfen und konnten offenbar keine Nahrung aufnehmen. Jedenfalls wurden sie nie beim Fressen beobachtet. Bis zum

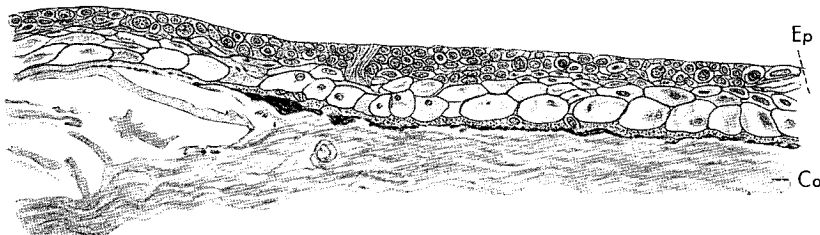


Abb. 28a. Haut von *Periophthalmus chrysospilos*. Normaler Zustand. Dorsale Kopfhaut. caudal: links. Vergr. 300 $\times$.

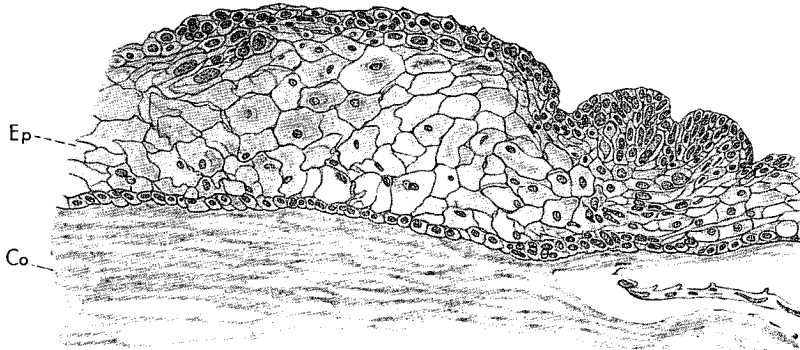


Abb. 28b. Haut von *Periophthalmus chrysospilos* vom 18. I. bis 1. 5. 29 mit Thyroxin behandeltes Tier. Ep Epidermis, Co Corium. caudal: rechts. Vergr. 300 $\times$.

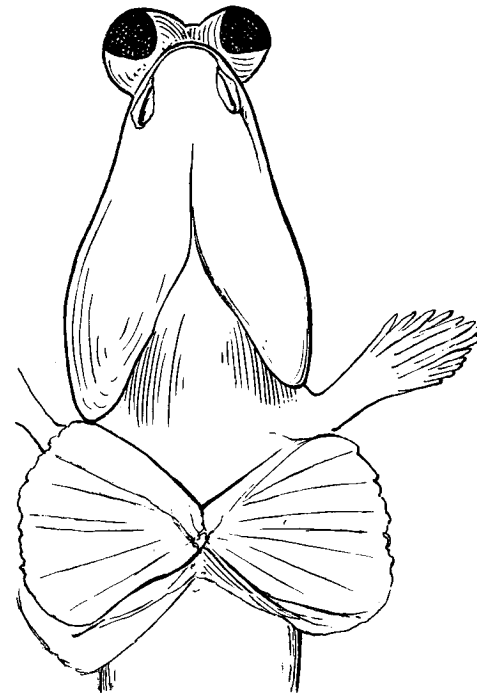


Abb. 29a. *Periophthalmus variabilis*, normal. Nach dem Leben gezeichnet.

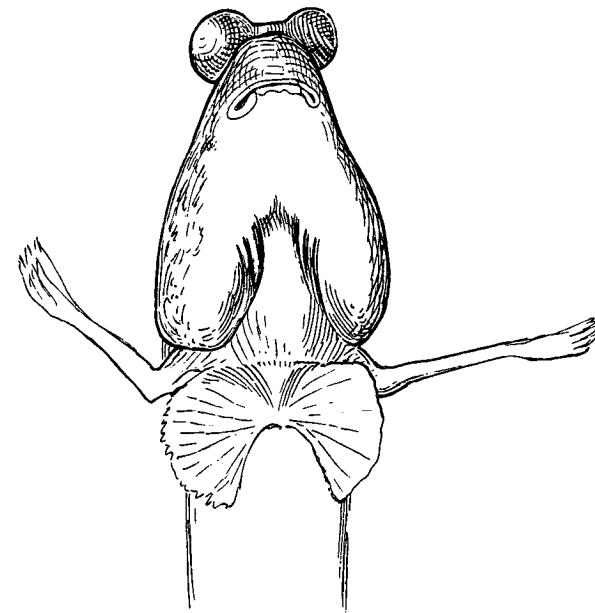


Abb. 29b. *Periophthalmus variabilis* mit Thyroxin behandelt. Dauer des Versuches: 18. I.—1. IV. 29. — Nach dem Leben gezeichnet.

26. III. 29 blieben sie am Leben. Da sie stark abgemagert waren, ist anzunehmen, daß sie den Hungertod gestorben sind.

Bei allen Versuchstieren, besonders gut aber bei *P. chrysospilos* läßt sich ein Resistenterwerden der Haut beobachten (Abb. 28 a, b). Beim normalen Tier ist sie sehr zart und reißt leicht ein. Einige Monate nach der Beeinflussung ist das nicht mehr der Fall. Auffallend ist ferner bei den Versuchstieren die Verkleinerung der Mundöffnung und die Rückbildung der Hautlappen an den Lippen und Mundwinkeln, wie das Abb. 29 a, b zeigt. Die Zähne werden größer und gelblich, während sie normalerweise weiß und fast durchscheinend sind. Die Mundhöhlen-Schleimhaut wird fester und die Falten verschwinden. Die Ventralseite der Kopf-Kiemenpartie wird gedrunken, und die bei normalen Tieren nahe an den Unterkiefer herantretenden konvergierenden Falten der Kiemendeckel (Abb. 29 a) verschwinden beim behandelten Tier vom Kinn ab bis nahezu an die Kiemebasis (Abb. 29 b). Die Kiemendeckel selbst werden gedrunken, die Deckelöffnung dadurch wesentlich verkleinert (Abb. 29 b). Die beim normalen Tiere sehr große Erweiterungsmöglichkeit der Kiemendeckel (Abb. 29 a) wird dadurch eingeengt (Abb. 29 b). Die Luftatemfrequenzen nehmen bei den Versuchstieren zu, namentlich in den ersten Wochen der Beeinflussung atmen sie sehr heftig, wenn sie nach dem Tauchen aus dem Wasser herauskommen. Bald tritt bei ihnen auch eine deutliche Reduktion der Kiemen auf, oft bis zur halben Strahlenlänge. Die histologischen Veränderungen dabei sollen in einer besonderen Arbeit beschrieben werden.

Sehr auffallend sind ferner die Veränderungen an den Flossen. Die als Schmuckflosse bezeichnete Rückenflosse, die besonders beim Männchen sehr farbenprächtig ist, bleibt in ihrer Gestalt zwar unverändert, ihre Farbe dagegen wird sehr viel intensiver, wie denn überhaupt die Färbung des ganzen Tieres sehr viel lebhafter wird. Die funktionell in Anspruch genommenen Flossen, so After- und Schwanzflossen, Brust- und Bauchflossen, erhalten an den Stellen, wo sie den Boden berühren, eine stärkere Epithelialisierung. Die Schwanzflosse wird durch Verkürzung der ventralen Strahlen gedrungener und kräftiger. Die Schwanzspitze wird im Winkel von 40° dorsalwärts gestellt (Abb. 30). An allen Flossen, besonders gut erkennbar an den verwachsenen Bauchflossen und an den als Hebelwerkzeug

ausgebildeten Brustflossen, bemerkt man bei durchscheinendem Licht eine viel stärkere Verkalkung der Flossenstrahlen wie bei den Kontrolltieren. Während sie bei normalen *P. chrysospilos* durchscheinend sind, sind sie bei den Versuchstieren weißlich getrübt und wesentlich dicker.

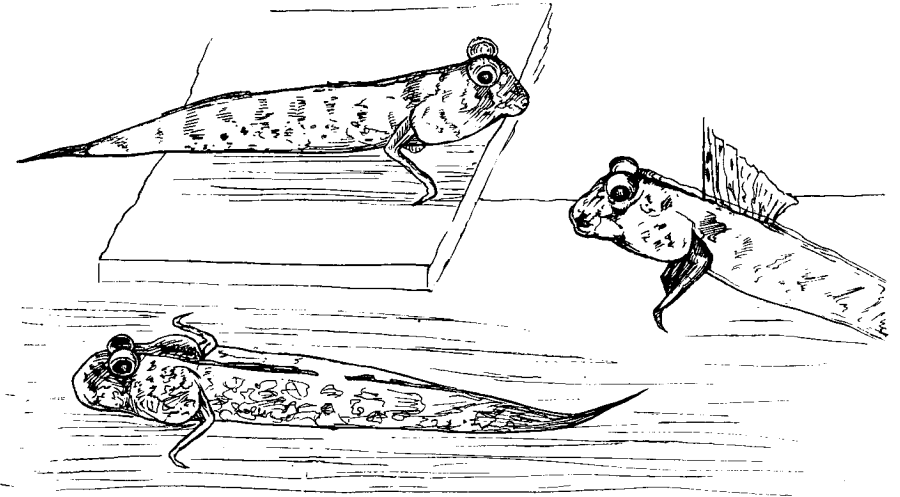


Abb. 30. Mit Thyroxin behandelte *Periophthalmus vulgaris* in versch. Stellungen nach dem Leben skizziert. Vordere Flosse als dreiteiliger Hebel umgebildet.

Besonders auffallend ist die Verlängerung der Brustflossen, die zuerst bei *P. vulgaris* und *P. variabilis* beobachtet wurde. Gegenüber den *Gobius*-arten sind ihre Brust- und Bauchflossen weitgehend umdifferenziert und für die Fortbewegung auf trockenem Boden geeignet (Abb. 30).

Besonders groß ist bei *Periophthalmus chrysospilos* die Abänderung, wenn man junge Tiere, die am stärksten amphibisch, direkt in der Ebbezone, leben, zu den Versuchen verwendet. Sie besitzen noch ähnlich gebaute Brustflossen wie die im Wasser lebenden *Gobius*-Arten. In Konvergenz zu allen auf trockenem Boden sich fortbewegenden Tetrapoden wird hieraus eine Dreihebel-Extremität differenziert (Abb. 30), die das Tier nun viel stärker vom Boden hebt und es so befähigt, sich selbst auf trockenem Boden laufend zu bewegen. Die Bauchflossen als Stütz- und Nachschuborgane werden zunächst nicht so stark umgewandelt. Aus den folgenden Diagrammen I und II ist

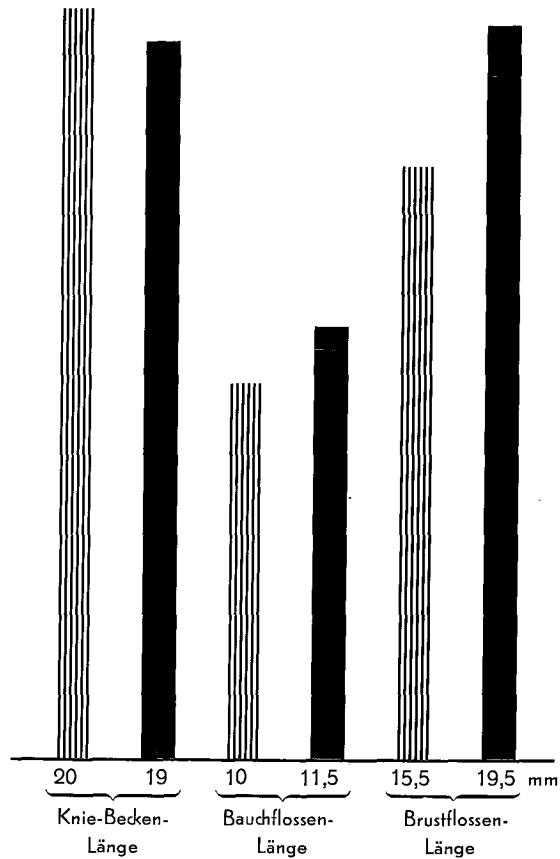


Diagramm 1.

Periophthalmus chrysospilos. Verkürzung der Kopfkienregion und Wachstum der paarigen Flossen. Kontrolle 84 mm, Versuchstier 88 mm lang. Dauer des Versuchs: 20. I.—1. V. 29. (Medan-Sumatra). (Gestreifte Säule = Kontrolle, schwarze Säule = Versuchstier.)

das Wachstum der Flossen im Vergleich zu normalen Tieren deutlich zu verfolgen.

Auch bei den erwachsenen, extrem ans Trockene angepaßten *Periophthalmen* erfolgte bei meinen Versuchen noch ein Wachstum der Flossen, und zwar innerhalb von 4 Wochen (siehe Diagramm II) um $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{3}$ der ursprünglichen Länge.

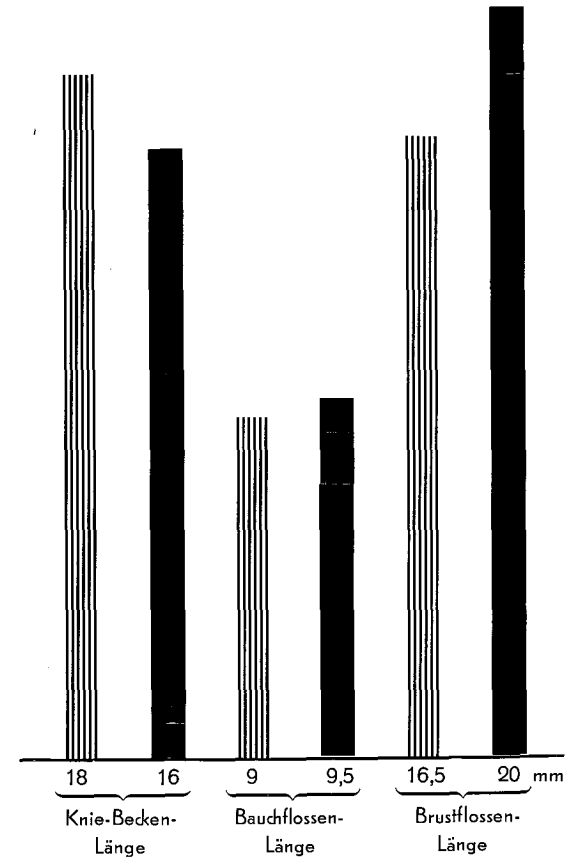


Diagramm 2.

Periophthalmus vulgaris. Maße von einem Tier von 88 mm Länge vor und nach dem Versuch. Dauer des Versuchs vom 1.—28. III. 29. in Medan-Sumatra.

Diese Abänderungen an jungen und erwachsenen Tieren müssen durch Stoffwechsel-beherrschende Organe ausgelöst werden. Daher müssen tiefgehende Veränderungen zunächst an der Schilddrüse (Abb. 31, 32), Hypophyse und Nebenniere bei den Versuchstieren erfolgt sein, bevor diese Organe den Gesamtorganismus in der geschilderten Weise beeinflussen konnten.

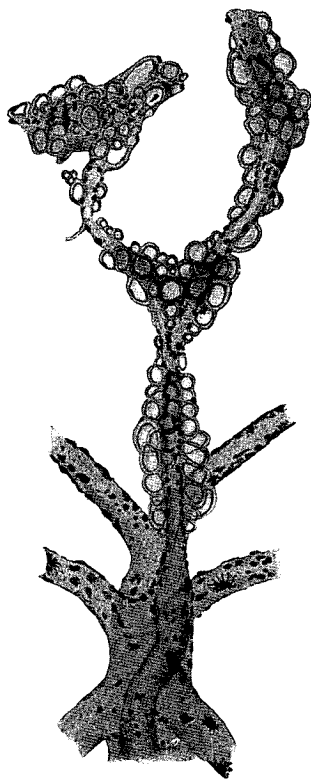


Abb. 31. Normale Schilddrüse von *Periophthalmus vulgaris*. Zeiss, Obj. 1, Oc. 1, $\frac{2}{3}$ verkleinert.

α) Schilddrüse.

Die Schilddrüse ist das wichtigste Stoffwechsel-beherrschende Organ bei den Wirbeltieren. Sie reguliert die Metamorphose und den Jahreszyklus. Bei *Periophthalmen* nun, die zwangsweise an eine trockene Umwelt angepaßt wurden, oder Thyroxingaben (auch Transplantate von Schilddrüsen) bekommen hatten, beobachtete ich zuerst eine Umwandlung des normalen Stauungskolloids in eine körnige Masse, wobei die Follikel außerordentlich aufgetrieben wurden, so daß sie oft die Größe eines Stecknadelkopfes erreichten. Das Epithel wurde namentlich in der den Gefäßen anliegenden Partie sehr hoch. Andersson'sche Vakuolen waren reichlich vorhanden. Das körnige Sekret wurde dann resorbiert. In dieser Phase trat der verstärkte Exophthalmus auf und begannen die Umdifferenzie-

rungen, welche eine Trockenluftatmung ermöglichten. (Haut, Kiemen usw.). Als das körnige Kolloid nahezu resorbiert war, begann eine lebhafte Neubildung.

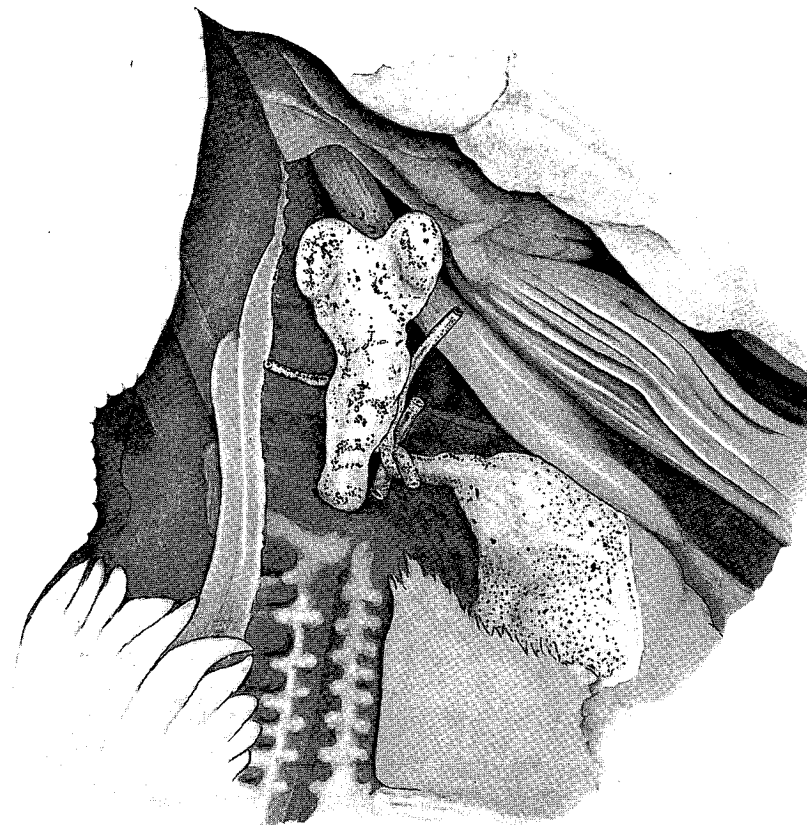


Abb. 32. Organisierte Schilddrüse von *Periophthalmus koelreuteri* nach 3jährigen Thyroxin-Versuchen im Laboratorium Tübingen. Vergr. wie Abb. 31.

β) Hypophyse.

Aus den Untersuchungen von Allen, Swingle, Hogben und besonders Klatt (1931) geht hervor, daß die Hypophyse bei der Metamorphose der Amphibien eine wichtige Rolle spielt. Wird z. B. bei einer Molch-Larve auf einem jugendlichen Stadium (20 mm Körperlänge) die Hypophyse total extirpiert, so unterbleibt die Metamorphose. Das Wachstum aber geht weiter,

und es entstehen Riesenlarven. Implantation von Hypophyse, besonders des Vorderlappens, setzt bei solchen Riesenlarven die Metamorphose wieder in Gang.



Abb. 33 a. Hypophyse eines normalen *Periophthalmus chrysospilos* vom 18.1.29. Links Vorderlappen, rechts Hinterlappen. Ventralseite oben. Vergr. 184 $\times$.



Abb. 33 b. Hypophyse eines vom 18.1. — 1.5.29 in Medan mit Thyroxin behandelten *Periophthalmus chrysospilos*. Links Vorderlappen, rechts Hinterlappen. Ventralseite unten. Vergr. 184 $\times$.

Bei allen Wirbeltieren ist das Wachstums-beherrschende Organ der Vorderlappen der Hypophyse. Es ist nun auffallend, daß mit dem Wiedereinsetzen des Wachstums bei mit Thyroxin behandelten, schon erwachsenen *Periophthalmen* die Hypophyse sich so stark vergrößert, daß man die Zunahme schon mit bloßem Auge feststellen kann, obwohl das Organ natürlich sehr klein ist. In Abb. 33 a, b sind Schnitte durch die Hypophyse eines normalen *Periophthalmus chrysospilos* (a) und eines frisch-gefangenen, mit Thyroxin behandelten Versuchstieres (b) dargestellt (Körperlänge 6,2, bzw. 6 cm.) Die Versuchsdauer betrug 14 Wochen. Das Versuchstier war weitgehend zur Trockenluftform differenziert. Seine Brustflossen waren durch Verkalkung der Flossenstrahlen versteift und hatten an Länge zugenommen (von 12 mm auf 14 mm). Vergleicht man die beiden Hypophysenlängsschnitte (Abb. 33a, b), so fällt beim Versuchstier sofort die enorme Vergrößerung des Vorderlappens auf, der mindestens um das Dreifache zugenommen hat. Dieser Befund steht aber nicht einzig da, sondern konnte an allen beeinflussten Tieren beobachtet werden. Er liefert daher wohl den einwandfreien Beweis eines Zusammenhanges zwischen Wachstum und Hypophysen-Vorderlappen. Vielleicht ist ähnlich wie bei dem Klattschen Versuch die Hypophyse die Ursache für die erzwungene Metamorphose im erwachsenen Zustande.

γ) Interrenalsystem und Urniere.

Die Urniere ist bei den Versuchstieren viel stärker durchblutet, ihre Kanälchen sind kleiner und ihr Zellplasma ist dichter wie bei den Kontrolltieren. Während das Parenchym bei den Kontrolltieren überaus locker, wie für Fische typisch ist, erscheint es bei den Versuchstieren viel kompakter. Auffallend ist ferner die Zunahme des Interrenalgewebes, besonders eindeutig bei behandelten *Periophthalmus chrysospilos*, während eine Zunahme des chromaffinen Gewebes kaum festzustellen ist. Die durch die Versuche erzielten Veränderungen an den Urnieren sind derart groß, daß man nach Schnitten Versuchs- und Kontrolltier ohne Weiteres zu verschiedenen Arten rechnen würde.

Diesen bedeutenden Umdifferenzierungen von inkretorischen Organen geht eine Abwandlung des Gesamtorganismus parallel, wodurch auch das Situsbild verändert wird. So werden sämtliche Eingeweide kompakter, das Mesenterium fester. Die

Muskulatur des Enddarms wird stärker ausgebildet, und die reich gefaltete Schleimhaut der Kontrolltiere wird wesentlich vereinfacht. Stets läßt sich auch eine mächtige Vergrößerung der Leber feststellen.

d) Sinnesorgane.

Da die Sinnesorgane der Feuchtluft-Periophthalmen — abgesehen vom Gehörorgan — bereits zu Luft-Sinnesorganen differenziert sind (siehe Harms 1929), so war bei den Versuchstieren kaum eine weitere Veränderung derselben zu erwarten. Nur am häutigen Labyrinth wird, namentlich bei *Periophthalmus chrysospilos*, der noch sehr große, für Fische typische Hörstein wesentlich verkleinert. Das bedeutet eine Differenzierung in der Richtung der luftatmenden Vertebraten, welche überhaupt keine geformten Hörsteine mehr aufweisen.

Die hier geschilderten Versuche an Gobiiden haben den Beweis erbracht, daß eine in der freien Natur angebahnte Aenderung eines Individualzyklus experimentell weiter getrieben werden kann, wenn man die Umwelteinflüsse steigert. So kann also experimentell eine Modifikation erzielt werden, wodurch ein erwachsenes Tier eine neue, zweite Reifephase bekommt. Da die Tiere auf diesem Stadium auch ihre Fortpflanzungsfähigkeit beibehalten und Embryonen im Ovar zeigen, so könnten sie auch in weiteren Generationen den neuherausgebildeten Typus beibehalten, so lange sie unter den neuartigen Umweltbedingungen leben. Es bestände also hier die Möglichkeit, eine Dauermodifikation zu erzielen.

g) Zyklus.

Bei den wasserlebenden Gobiiden ist der Individualzyklus folgendermaßen: Ei > Entwicklung bei Brutpflege > Reifephase > regressive Phase. Die Periophthalmen haben einen wesentlich abgeänderten Zyklus. Er beginnt mit der intraovariellen Entwicklung bis zum Larvenstadium, das in das Wasser des Brutnestes entlassen wird. Hier geht die Entwicklung bis zum Wasser-Gobiusstadium weiter. Darauf erfolgt die Metamorphose zum Lufttier. Es wird also die Phylogenese während des Individualzyklus wiederholt, indem alle Vorstadien in konservativer Weise durchlaufen werden. Die Reifephase, d. h. das Lufttierstadium, ist hier noch nicht starr fixiert, da man durch eine erneute,

künstlich gesetzte Metamorphose ein stärker an Trockenluft angepaßtes Stadium erzielen kann.

c) Artbildung auf gehobenen Riffen.

1. Allgemeines.

Der Entstehung nach unterscheidet man kontinentale und ozeanische Inseln. Erstere liegen nahe an Kontinenten und standen einmal mit ihnen durch eine Landbrücke in Verbindung. Die ozeanischen Inseln, die meist kleiner sind als die kontinentalen, sind selbständig im Meer durch Vulkaneruption oder tektonische Hebung mit Riffbildung oder durch beide Vorgänge entstanden. Auf einer kontinentalen Insel finden wir die vom Festland übernommenen Tiere und Pflanzen neben neuentstandenen. Ozeanische Inseln dagegen haben nur neuangesiedelte Formen, die entweder aktiv oder passiv, schwimmend, fliegend oder von Wellen und Wind über das Meer getragen, dahin gelangt sind. Bestimmte Tiere sind daher von einer Ansiedlung auf ozeanischen Inseln ausgeschlossen, nämlich solche, für die der Luftweg nicht in Betracht kommt, und auf die das Meerwasser tödlich wirkt, z. B. die meisten Süßwassertiere und Amphibien. Auch Säuger, für die eine Uebersiedlung auf Treibholz nicht in Frage kommt, z. B. Insektivoren, sind ausgeschlossen.

Die Zusammensetzung der Tierwelt auf einer ozeanischen Insel erscheint auf diese Weise zufallsbedingt, die Fauna ist unvollständig, während sie auf kontinentalen Inseln viel geschlossener wirkt.

Die Besonderheiten der Insel fauna beruhen auf folgenden Bedingungen: Isolation, Beschränkung des Lebensraumes, eigenartigen Klima, einseitiger, oft reicher Nahrung und Fehlen von Feinden.

Bei der Artbildung auf Inseln spielt die Dauer der Isolierung die Hauptrolle. Alle älteren kontinentalen sowie ozeanischen Inseln haben viel mehr endemische Arten, Gattungen und, unter Umständen, selbst Familien wie jüngere Inseln. Auf den Britischen Inseln z. B. ist schon eine, allerdings nur für genaue Beobachter, erkennbare Divergenz in der Vogel- und Säugerwelt gegenüber derjenigen von Mitteleuropa ausgeprägt. Die viel früher isolierte Tierwelt von Madagaskar ist von der des afrikanischen Festlandes bereits so verschieden, daß z. B. unter den Säugern, abge-

sehen von den wahrscheinlich später eingewanderten Arten von *Potamochoerus*, *Hippopotamus* und *Crocidura*, alle nicht fliegenden Arten zu Gattungen und (außer *Fossa*) auch zu Unterfamilien und Familien geworden sind, die sonst nirgends vorkommen.

Für manche Tiergruppen lassen sich die Entstehungsmittelpunkte noch heute deutlich nachweisen. Die Schneckenfamilie der Achatinelliden kommt z. B. nur auf den Hawaiischen Inseln vor; es gibt dort eine Anzahl von Gattungen, die wieder nur auf einzelne Inseln beschränkt sind. Angehörige dieser Familie findet man sonst nirgends, weder lebend noch fossil. Sie hat sich wohl sicher aus der polynesischen Gattung *Partula* entwickelt.

Ganz allgemein spielt die Festlandbildung auf der Grundlage von Korallenformationen eine große Rolle in der Erdgeschichte. Hier sollen nur solche Festländer behandelt werden, die erdgeschichtlich jung sind und sich aus kleinen Inseln (Atollen), möglichst entfernt von Kontinenten oder größeren Inseln, entwickelt haben (ozeanische Inseln). Besonders geeignet erscheint mir als Beispiel die Weihnachtsinsel (*Christmas Island*), ein früheres Atoll im Indischen Ozean. Zum Vergleich sei noch ein ganz junges Atoll, die Cocos-Inselgruppe und eine ältere Festlandbildung auf Korallengrundlage, *Amboina*, berücksichtigt.

Zunächst sei eine kurze Beschreibung des allgemeinen geographischen und biologischen Zustandes der Weihnachts-Insel gegeben.

Die Weihnachtsinsel ($10^{\circ} 25'$ Breite und $105^{\circ} 42'$ Länge) liegt 190 engl. Meilen südlich von Westjava und 900 engl. Meilen von Australien entfernt. 550 Meilen südwestlich von ihr liegen die Atolle Cocos und Nord Keeling. Die Weihnachtsinsel ist seit 1666 bekannt. Sie war bis 1888 nie von Menschen bewohnt. 1888 wurde sie von England in Besitz genommen. Die Insel ist etwa 161 qkm groß, ihre größte Höhe beträgt 1300 Fuß = 430 m.

Es war eine ausgezeichnete Idee von Sir John Murray, daß er das Britische Museum in London veranlaßte, auf seine Kosten eine wissenschaftlich gründliche Untersuchung der Insel vorzunehmen, bevor sie durch Siedlungen von Eingeborenen und Europäern ihre Unberührtheit verlor. So wurde C. W. Andrews, Geologe am Britischen Museum, 1897/98 beauftragt, die Insel geologisch und biologisch zu erforschen. Die Monographie, die er (London 1900) auf Grund seiner Ergebnisse herausgab, ist

gründlich und vorbildlich. Sie gibt ein nahezu vollkommenes Bild von dem Charakter dieser unberührten, typisch ozeanischen Insel. Murray schreibt in seinem Vorwort zu dieser Monographie, daß er Sorge tragen würde, daß die Insel nach der Einwanderung von zivilisierten Menschen und eingeborenen Arbeitern und der damit verbundenen Einführung von vorher nicht vorhandenen Tieren und Pflanzen wieder erforscht würde. So war es mir nun möglich, durch das Entgegenkommen von J. C. Murray, dem Sohn von Sir John Murray, und mit Unterstützung des Britischen Museums diese biologisch so interessante Untersuchung vornehmen zu können.

Die Insel bietet dem Menschen keine ausreichenden Lebensbedingungen. Daß sie trotzdem, wenn auch nur spärlich, besiedelt wurde — $\frac{4}{5}$ der Insel sind heute noch unberührt —, hat seinen Grund in dem Vorkommen von ausgedehnten Phosphatlager. Die Besiedlung begann 1888 in der Flying Fish Cove durch Mr. G. Clunies Ross von Cocos-Keeling mit seiner Familie und einigen Malaien. Sie bauten Häuser, gruben Brunnen und legten die ersten Plantagen, Kaffee-, Kokospalmen-, Bananen-, Papaya- und andere Pflanzungen an. Erst 1895/96 wurden von Sidney Clunies Ross auf dem Plateau der Insel die mächtigen Phosphatlager entdeckt. Malaien- und Chinesenkulis wurden in den nächsten Jahren in der Flying Fish Cove angesiedelt. Vor etwa 20 Jahren wurde die Siedlung auf South Point ausgedehnt, wo jetzt die Phosphatlager im Tagabbau ausgebeutet werden. Im Jahre 1933 waren etwa 18 Europäer, 35 Sikhs als Polizisten und etwa 800—1000 Kulis (Malaien und Chinesen) ansässig.

Die Insel zeigt einen außerordentlich charakteristischen terrassenförmigen Aufbau (Abb. 34). Die nur durch wenige sandige Buchten und Flußmündungen unterbrochene Steilküste (Abb. 35) folgt auf ein bei Ebbe trocken fallendes Riff, das zoologisch außerordentlich reich an Formen ist (Abb. 36). Die Steilküste besteht aus sehr schwer begehbaren Kalkklippen, die etwa 5-15 m hoch sind (Abb. 37). Sie sind durch die heftige Brandung stark unterwaschen. Von der Klippe aus gelangt man auf die erste Küstenterrasse, die oft dicht mit zerklüfteten Korallenfelsen bedeckt ist. Sie ist dicht bewaldet. An der Küste findet man *Hibiscus*, *Gyrocarpus*, *Pemphis*, *Scaevola*, *Datura*, *Euphorbia hypericifolia*, *Pandanus*, *Barringtonia* (Abb. 35, 36, 38).



Abb. 34. Blick von der Terrassenküste auf Low Point der Ostküste. Zeigt die Küsten-, die erste und zweite Inland-Terrasse und das Plateau.



Abb. 35. Steilküste und Küstenterrasse von der Dolly Beach aus gesehen. Ostküste der Insel.



Abb. 36. Küstensaumriff bei Ebbe in der westlichen Flying Fish Cove (Bucht).



Abb. 37. Steilküste mit ausgewaschener Korallenformation.



Abb. 38. Dicht bewaldete Küstenterrasse.

Weiter landeinwärts ist dichter Urwald, der auf der ganzen Insel fast die gleiche Zusammensetzung hat, so daß er auf die Dauer ziemlich monoton wirkt. Die häufigsten Formen sind: *Inocarpus edulis*; *Randia densiflora*; *Sideroxylon sundaicum*; *Hoya aldrichii*; *Ehretia buxifolia*; *Pisonia excelsa*; *Hernandia peltata*; *Macaranga tanarius*; *Celtis cinnamomea*; *Ficus retusa*, L.; *Laportea murrayana*; *Dendrobium crumenatum*, Sw.; *Arenga listeri*; *Pandanus*.

Auf diese Küstenterrasse folgt die erste Inlandterrasse mit Steilhang, darauf eine etwas schmalere zweite Terrasse mit Klippen und dann das zentrale Plateau. Auch auf dem Plateau findet man noch ausgedehnte Riffe und oft bis zu 5 m hohe nadelscharfe Säulen aus Korallengestein. Das ganze Plateau ist mit dichtem Urwald bedeckt.

Auf allen Terrassen, auch auf dem Plateau, kommt ein rötlich-brauner lehmiger Boden vor. Hevea, Kaffee, Tabak, Baumwolle hat man hier vergeblich anzubauen versucht. Gut gedeiht in den Buchten die eingeführte Kokospalme, Zitrone, Banane und besonders Papaya, letztere wächst sogar an manchen Stellen wild. Die endemische Flora ist relativ artenarm (ca. 200, davon nur

20 auf die Insel beschränkt), aber sehr wüchsig. Die zu Andrews' Zeiten häufige *Cycas circinalis* ist fast verschwunden. Ich sah nur noch ein sterbendes Exemplar.

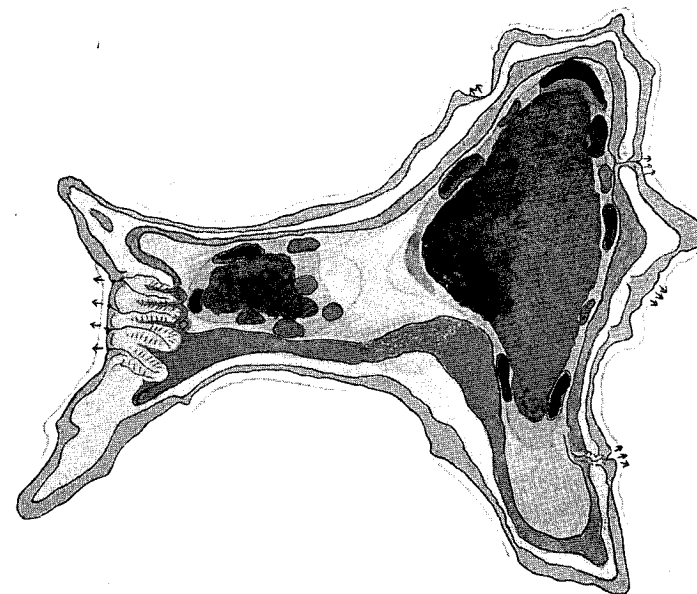


Abb. 39. Hypothetische Entstehungsgeschichte der Christmas-Insel. In der Mitte, dunkel getönt, die beiden Vulkantrichter mit umgebendem Krater- und hellem Plateau. Daran anschließend, dunklerer Saum: die zweite innere Terrasse. Der nächste hellere Saum ist die erste Inlandterrasse; darauf folgt, dunkler getönt, die Küstenterrasse. Die schwach getönte, unterbrochene Linie rings um die Insel herum deutet das Saumriff an. Die Pfeile zeigen die Richtung der Lavaströme. An diesen Stellen befinden sich namentlich an der Westküste, auch kleine Flüsse. (Maßstab: 1 : 200 000.)

Die Entstehungsgeschichte der Insel haben wir uns folgendermaßen vorzustellen:

Die Grundlage der Weihnachtsinsel stellt ein Peak dar, dessen Fuß jetzt etwa 4000 m tief im Meere liegt. Ihr ältestes Gestein besteht aus Basalt und Trachyt. Im frühen Tertiär muß vulkanische Tätigkeit angenommen werden, wobei sich wahrscheinlich zwei Krater gebildet haben (Abb. 39). Bei den Ausbrüchen entstand ein mächtiges Lager von vulkanischen Aschen (Pelagonit-Tuffe). Auf der Grundlage dieser beiden Krater entstanden zwei Atolle mit Lagunen. Durch mächtiges Wachstum von Korallen und eine allmähliche Senkung und Wiederhebung des Peaks

bildete sich dann das für die Insel charakteristische Plateau, worauf eine miocäne Ablagerung von *Orbitoides*-Kalkstein hindeutet, der von Riffen und Kalkstein-Detritus überlagert ist. Die vorübergehend vorhandenen zwei Atolle wurden durch die Plateaubildung zusammengeschweißt und mit Sedimenten ausgefüllt. Dabei bildeten sich wahrscheinlich auch die Phosphatlager im Osten und Westen der Insel (Kalk-, Alaun- und Eisenphosphat). Das Sediment in den früheren Kratern liegt sehr tief (bis 50 m erbohrt) und ist sehr locker. Die Leitfossilien im Gestein des Plateaus *Lithothamnion* und *Polytrema* deuten auf frühes Miocän hin.

Drei mächtige Hebungen haben dann der Insel die heute charakteristische Terrassenform (Abb. 34) gegeben, dazwischen lagen mehr oder weniger lange Ruhepausen, wie die Korallenfauna klar ergibt.

Zunächst bildete sich um das gehobene Plateau herum ein Saumriff, das bei einer erneuten Hebung des Plateaus bei Ebbe wasserfrei wurde, dadurch starben die Korallen ab, und es wurden zwischen den Stöcken Sedimente angelagert. Nun hob sich das Plateau wieder weiter, so daß ein wasserfreies Küstenriff entstand. Dadurch wurde eine Inlandterrasse geschaffen, die heute der zweiten Inlandterrasse der Weihnachtsinsel entspricht. Nach dieser Hebung folgte eine Periode der Ruhe, während welcher ein neues Saumriff entstand. Dieses wurde wieder gehoben und bildete die erste Inlandterrasse. Eine dritte Hebung hat die heute noch vorhandene Küstenterrasse der Insel geschaffen.

Die Insel ist, wie überhaupt der Sunda-Archipel, noch nicht zur Ruhe gekommen, wie die vulkanische Tätigkeit und die häufigen Erdbeben zeigen. Augenblicklich scheint die Insel sich wieder zu heben. Ein neugebildetes Saumriff fällt heute schon wieder bei Ebbe wasserfrei. Die Insel ist schon so weit gehoben, daß die Korallenfauna dieses Riffs abgestorben ist, weil das Wasser selbst bei Flut zu flach für das Wachstum dieser Tiere ist. Bei fortdauernder Hebung würde dieses Saumriff zu einer weiteren Küstenterrasse werden.

Sehr bemerkenswert ist, daß die Formation der Südküste Javas der von Christmas-Island sehr ähnlich ist. Auch die Orbitolites des späteren Eocaens sind die gleichen. Ich halte es nicht für ganz ausgeschlossen, daß Java und die Christmas-Insel einmal miteinander in Zusammenhang gestanden haben, wodurch sich auch

faunistisch manche Sonderheiten ohne weiteres erklären ließen.

Diese eigenartige Entstehungsweise läßt die Insel für ein Studium der Artwerdung besonders geeignet erscheinen. Bei den allmählichen Hebungen war die Möglichkeit gegeben, daß sich Meerestiere von den Korallenflächen der Küste aus auf der Insel ansiedelten und zu Lufttieren wurden (siehe S. 15). Weiterhin konnten sich in den Flußläufen direkte Süßwasserformen aus eingewanderten Meerestieren herausbilden. Interessant ist eine so junge Insel außerdem durch ihren Bestand an spezifischen Formen, welche sich von Arten herleiten, die zur Zeit der Verbindung mit dem Festland eingewandert sind.

So wird das Studium der Fauna auf der Weihnachtsinsel geradezu zu einem biologischen Erlebnis. Zunächst fallen die wenigen Arten auf, die dafür in ungeheuren Mengen vorkommen, ferner die geringe Scheu vor dem Menschen, die sowohl bei Wirbeltieren wie bei Wirbellosen beobachtet werden kann. Eine Amsel (*Merula erythropleura*) z. B., die über die ganze Insel verbreitet ist, ist so zutraulich, daß sie beim Zerlegen eines alten Baumstammes hinzufliegt und die Insektenlarven direkt vor der Hand des Menschen wegfrißt. Der ebenfalls sehr häufige *Zosterops natalis* ist leicht mit dem Schmetterlingsnetz zu fangen. Die häufigste große Krabbe *Gecarcoidea lalandei* var. *Christmas Island* ist oft in solchen Mengen auf Pfaden und in Lichtungen des Waldes zu finden, daß man nicht vorwärtskommt, ohne Tiere zu zertreten (Abb. 43a). Nur in der Nähe der Siedlungen sind die Tiere scheuer geworden, obwohl man sie auch dort noch leicht fangen kann.

Die Zusammensetzung der Fauna ist sehr eigenartig. Von Säugetieren waren beim ersten Besuch Andrews' auf der Insel (1898) nur fünf Arten vorhanden. Ein kleiner Fliegender Hund, *Pteropus natalis*, hatte sich nach Angaben von Andrews bis 1908 sehr stark vermehrt, wohl infolge des Anbaues von Fruchtbäumen. Ich fand ihn jetzt als Tagtier über die ganze Insel verbreitet. An fast jeder Papayastaude mit reifen Früchten hielten sich 1—3 Tiere auf. Auch sie sind sehr zahm; man kann den Baum, auf dem sie sitzen, bis auf die Erde abbiegen und die Tiere dann mit der Hand greifen. Der nächste Verwandte dieser Art bewohnt die Insel Lombok. Eine zweite neue Art, die anscheinend auch auf die Insel beschränkt ist, wurde jetzt dazu entdeckt. Eine winzig kleine

Fledermaus, *Pipistrellus murrayi*, ist ebenfalls endemisch und über die ganze Insel verbreitet. Sehr interessant ist eine Spitzmaus (Insectivora) *Crocidura fuliginosa* var. *trichura*. Ihre nächsten Verwandten kommen in Indochina vor. Dieses Tier war 1898 auf der Insel noch außerordentlich häufig und keineswegs scheu. Zehn Jahre später fand Andrews es nicht mehr. Es ist durch die eingedrungene norwegische Ratte so gut wie ausgerottet. Ich habe nur ein Tier auf der Südseite der Insel, wo die Ratte noch selten ist, erbeutet, und einige wenige gesehen. Tiergeographisch ist diese Spitzmaus dadurch bedeutungsvoll, weil sie wohl am besten die Landverbindung mit Java beweist, denn Insektivoren können nicht mit Treibholz über See gelangen, da sie in kurzer Zeit an Nahrungsmangel sterben würden.

Das merkwürdigste Tier der Insel ist eine Grabratte, *Mus nativitatis*. 1898 war sie noch sehr häufig und über die ganze Insel verbreitet. 1908 fand Andrews sie nicht mehr. Ihr Aussterben wird von Mc. Dougal (damals Arzt auf der Insel) auf Trypanosomiasis zurückgeführt, die von der eingeschleppten Wanderratte übertragen war. Mc. Dougal sah auch kranke Tiere. Ich fand nur auf der Südseite der Insel und an der Dolly Beach an der Ostküste noch einige wenige Exemplare. Auch die fruchtfressende Ratte, *Mus macleari*, war schon 1908 (Andrews) nahezu ausgestorben. In South Point habe ich neben *M. nativitatis* auch Mäuse angetroffen, die noch nicht bestimmt sind. Eine Herde Makakken, die früher einmal ausgesetzt wurde, hat sich wegen Mangel an geeigneter Nahrung nicht gehalten.

Auch die Vogelfauna ist relativ arm an Arten. Von Küstenvögeln fallen die schönen Fregattvögel auf, die Tölpel (Abb. 40) und zwei Tropikvögel, von denen die eine Art, *Phaethon fulvus* nur auf der Insel vorkommt. Alle Brutvögel des Waldes sind endemisch und gute Arten geworden. Auf hohen Bäumen lebt die Fruchttaube *Carpophaga whartoni*, *Asturnatalis* (Kl. Habicht) und *Merula erythropleura*, am Boden die schöne grüne und braune *Chalcophaps natalis*. Neu eingebürgert ist der Reisvogel Javas *Munia orizivora* L., der sich aber nicht über die menschlichen Siedlungen hinaus verbreitet hat.

Die Eidechsenfauna ist spärlich, nur 5 Arten sind vorhanden, von denen 3 endemisch sind, 2 sind javanische Formen. An

Schlangen war ursprünglich nur *Typhlops exocoeti* vorhanden. Jetzt ist auch der Zwergtyphlops mit Erde aus Singapore eingeschleppt worden.

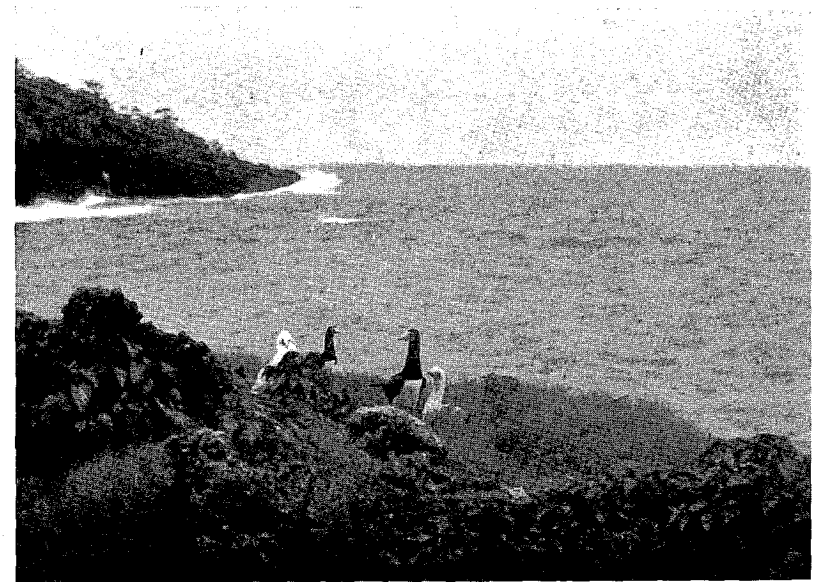


Abb. 40. Küstenterrasse mit zwei Weibchen von *Sula sula* (Tölpel) in der Mitte, rechts und links zwei Dunenjunge. (Westküste). An der gegenüber liegenden Küste der Wasserfall des Anderson-Flusses.

Amphibien sind auf der Insel nicht vorhanden. Süßwasserfische waren bisher nicht bekannt. Es gelang mir, in den wenigen vorhandenen Flüssen eine ziemlich große *Gobius*art nachzuweisen, vielleicht gibt es noch eine kleine Art, die von der größeren abzugrenzen ist. Das ist jedoch ohne genaue Untersuchung noch nicht ganz sicher zu sagen. Die Wasserfauna ist sehr artenarm, Protozoen sind außerordentlich spärlich, Ostracoden häufiger, Phyllopoden und Copepoden spärlich, Muscheln fehlen, Schnecken sind spärlich, häufiger ein bis zwei Arten von Garneelen und 2 Süßwasserkrabben (*Sesarma*).

Sehr interessant in bezug auf ihre Besiedlung sind die fünf Flüsse an der Westküste (nur vier waren bisher überhaupt oberflächlich bekannt) (Abb. 39). Von diesen Flüssen mündet der größte (Anderson-Fluß) mit 5 m hohem Wasserfall ins Meer (Abb. 40) und hat auf der ersten Inlandterrasse einen wunderschönen Quellteich (Abb. 41). In diesem See und Fluß war nicht ein einziges



Abb. 41. Quellsee des Anderson-Flusses.



Abb. 42. Flußmündung an der Westküste.

Tier, weder Fisch noch Krebs, außer kleinen Ostracoden, zu finden. Die benachbarten Flüsse dagegen, nur 1—2 km von ihm

entfernt und durch Bergrücken getrennt, münden direkt in das Meer (Abb. 42). Bei diesen ist also eine Uebergangszone vom Meer zu Brack- und zu Süßwasser vorhanden. Es besteht also hier die Möglichkeit, daß sich Meerestiere anpassen können, und tatsächlich wurden hier die oben erwähnten Tiere gefunden. Ihre nahe Verwandtschaft mit Meeresformen und ihre z. T. noch erhaltene aktive Poikilosmie sprechen dafür, daß es direkte Süßwassertiere sind. Ich beobachtete sogar einmal, daß eine Muräne in einen Fluß einwanderte. Bemerkenswert ist auch das Vorkommen von Süßwasseraalen in einem Quellbecken an der Ostküste (Wasserfall).

Von Singapore aus sind in den letzten Jahrzehnten neben anderen Arthropoden auch große Skolopender eingeschleppt worden, die sich bereits zwischen erstem und zweitem Besuch Andrews' sehr stark vermehrt hatten und die manche Myriapoden zum Aussterben gebracht haben. Im übrigen ist es noch nicht möglich, ein vollständiges Bild von der wirbellosen Tierwelt zu geben, bevor unsere reichhaltigen Sammlungen bestimmt sind.

Eine Beobachtung möge an dieser Stelle noch erwähnt werden. Schon Andrews hatte festgestellt, daß im April-Mai und im Oktober große Scharen von Libellen (2 Arten, die in den Tropen sehr weit verbreitet sind) plötzlich auftauchten, die mit günstigen Winden von den benachbarten Inseln Java, Sumatra, Australien, herüberkamen. Auch Wood Jones (1909) berichtet von dem sporadischen Auftreten von *Pantula flavescens*, *Tramea rosenbergii* und *Anax guttatus* auf den Kokosinseln. Diese Arten kommen auch auf die Weihnachtsinsel herüber. Ich sah solche Schwärme überall auf der Christmas-Insel und auf Cocos. Die Tiere kopulieren, sie legen auch gelegentlich Eier ab, aber eine Entwicklung kommt nicht zustande. Woran das liegt, ist schwer zu sagen. Wahrscheinlich finden die gefräßigen Libellenlarven in den wenigen Flüssen der Christmas-Insel nicht genügende oder geeignete Nahrung. Auf Cocos ist eine Entwicklung aus Mangel an Süßwasser überhaupt nicht möglich. Erstaunlich ist, daß die Odonaten den Schwärmflug jetzt durch 35 Jahre hindurch ausführen (nach Mitteilungen von Herrn Jackson auf der Christmas-Insel), obwohl eine Brut nicht zustande kommt.

Die eigentlichen Charaktertiere der Insel sind *Gecarcoidea*

lalandei var. Christmas Island (Abb. 43 a,b) und *Birgus latro* (Abb. 44). Beide sind auf der Insel als Tagtiere und Trockenlufttiere anzutreffen, selbst auf dem Plateau. Die Flußufer sind von einer anderen Krabbe, *Cardisoma hirtipes*, bewohnt. *Gecarcoidea*, *Birgus* und auch *Hirtipes* wandern

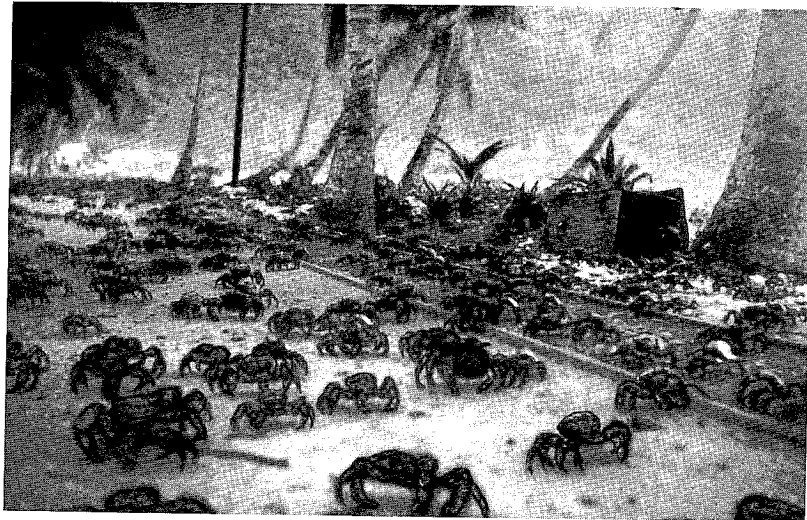


Abb. 43 a. Massen von *Gecarcoidea lalandei* var. Christmas-Island, die zur Brutzeit an die Flying Fish Cove (Bucht) wandern. Hier befindet sich auch die Siedlung der Europäer und Eingeborenen.



Abb. 43. b. *Gecarcoidea* in natürlicher Größe, die Lungengefäße zeigend.



Abb. 44. *Birgus latro*, an einem Baum herunterkletternd.

zur Brutzeit ans Meer, um dort ihre Zoöalarven abzusetzen. Erstere machen noch unverfälscht alle phylogenetischen Stadien in ihrer Individualentwicklung durch. Besonders interessant ist das bei *Birgus latro*. Auf der Christmas-Insel gelang es mir zum erstenmal, die Entwicklung von *Birgus* lückenlos festzustellen, die weiter unten geschildert werden wird.

Zum Vergleich mit diesem alten gehobenen Atoll auf vulkanischer Grundlage war es nun interessant, noch ein junges riesenhaftes Atoll zu studieren, die Cocos-Inselgruppe. Die weite Lagune wird von ca. 25 schmalen, sichelförmigen Inseln umsäumt (Abb. 45), von denen nur eine bewohnt ist, eine andere eine Kabelstation hat. Die höchste Erhebung der Cocos-Inseln mißt etwa 10—15 m. Die Flora besteht aus Kokospalmen, auf den größeren Inseln auch schon aus Strand-Dikotyledonen, die meist aus Australien oder von den Sundainseln stammen, sofern sie nicht vom Menschen eingeschleppt sind. Die Tiere dieser Inseln sind typisch mariner Herkunft: Brachyuren und Anomuren. Nach Wood Jones sind drei Luftbrachyuren vorhanden (*Gelasimus* sp., *Cardisoma hirtipes* und *Gecarcoidea lalandei*) neben 13 Korallenformen, die z. T. schwach amphibisch leben können. Man findet weiter *Birgus* und drei Coenobitenarten. (*C. clupeatum*, *rugosum*, *perlatus*) und drei weitere litorale Anomuren.

In geologischer und biologischer Hinsicht schließen sich der jungen Cocos-Inselgruppe und der älteren Weihnachtsinsel die Inseln Ambon und Ceram sehr gut an. Die Flysch-Formation (marines Eocän) hat hier eine große Ausdehnung.

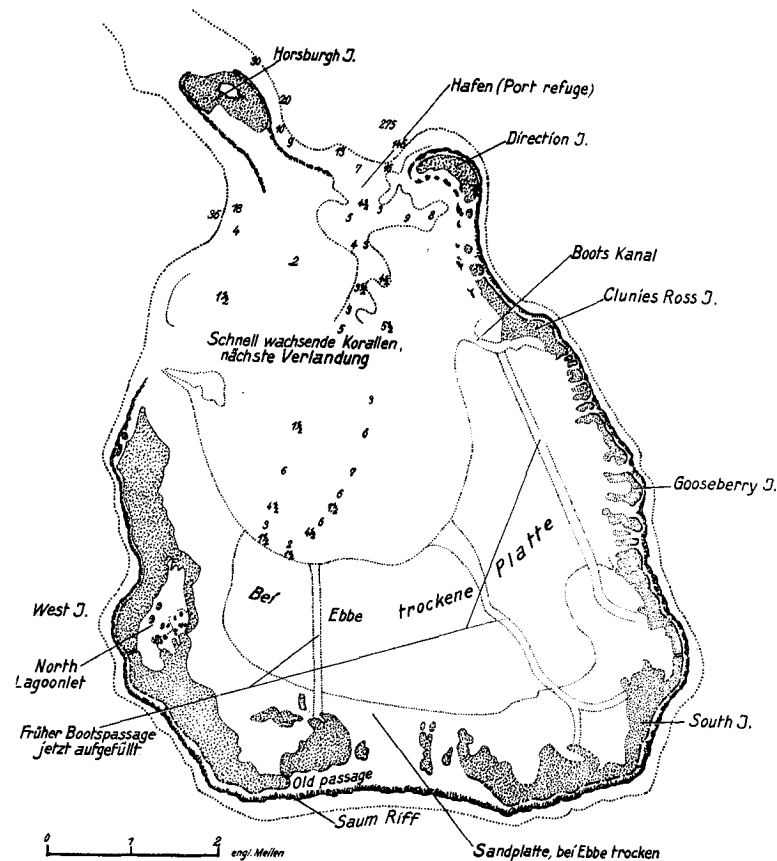


Abb. 45. Cocos- oder Keeling-Inselgruppe nach einer Admiralitätskarte.

Darüber findet sich das tiefere Noricum mit bituminösen Kalksteinen, die neben anderen Mollusken auch Ammoniten (*Neotibetites*) enthalten. Entsprechend ihrem höheren Alter und der Größe der Insel Ambon ist auch die Fauna eine viel ältere, die z. T. aus australischen Formen (Beuteltieren), z. T. aus Neusiedlern besteht. Von Luftarthropoden kommt hier *Peripatus* vor. Die für die Christmasinsel typischen Luftcrustaceen sind hier ebenfalls vorhanden: *Birgus*, *Coenobita*, *Gecarcoidea*, daneben aber auch zahlreiche *Metasesarma*- und in Mangrovebezirken lebende *Uca*- und *Sesarma*-arten. Da auch größere Flüsse vorkommen, so ist auch eine spezifische Süßwasserfauna vorhanden. Auch Feuchtlutpolychaeten, z. B.

Lycastopsis amboinensis, kommen vor, die auf der Christmasinsel vermisst werden.

2. Individualzyklus von *Gecarcoidea lalandei*, var. Christmas Island*).

Den Werdegang eines Trockenluft-atmenden Krebses zeigt als Beispiel für die Brachyuren am eindeutigsten *Gecarcoidea lalandei*. In seinem Individualzyklus sind noch alle phylogenetischen Phasen unverfälscht ausgeprägt: Meerestier > litorales Tier > Strandtier > Höhlentier mit Feuchtluftatmung > freilebendes Feuchtlufttier > Trockenlufttier.

Gecarcoidea lalandei ist der am vollkommensten an Trockenluft angepaßte Brachyure, der schon von Andrews als *Gecarcinus lagostomus* auf der Weihnachtsinsel im Indischen Ozean beschrieben ist. Dieser Krebs bewohnt in solchen Mengen die Insel, daß er geradezu als das Charaktertier bezeichnet werden muß (Abb. 43 a). Er ist ein ausgesprochenes Tagtier, nur in den heißen Mittagsstunden zieht er sich in seine Höhlen oder sonstige schattige Stellen, Felsnischen usw. zurück. Auch bei andauerndem Regen bleibt der Krebs in seinem Versteck. Er bewohnt sowohl die Küsten- und Inlandterrassen als auch das Plateau der Insel. Oft ist *Gecarcoidea* in solchen Mengen zu beobachten, daß man bei Märschen nicht vermeiden kann, Tiere zu zertreten, zumal sie sehr wenig scheu sind. Nur an den sumpfigen Ufern der wenigen Flüsse der Insel scheint *Gecarcoidea* zu fehlen. Dort findet man eine biologisch und morphologisch *Gecarcoidea*-ähnliche große Krabbe, *Cardisoma hirtipes*, eine von Andrews als *Cardisoma carnifex* (Herbst) aufgeführte Form.

Alljährlich zu Beginn der Regenzeit wandern die Tiere an die Küste. Andrews beobachtete das im Jahre 1898 im Januar. Nach Angaben von Dr. Williams (Settlement Christmas-Island), der mir seine Aufzeichnungen gütigst zur Verfügung stellte, begannen im Jahre 1932 die Krabben schon am 29. X. ihre Wanderung zur See. Zuerst wandern die Männchen, die bereits am 4. XI. an der Küste beobachtet wurden. Am 23. XI. waren die Weibchen ebenfalls angelangt. Beide Geschlechter bleiben dann 8—14 Tage an der Küste, die dadurch mit Krabben geradezu übersät ist. Es erfolgt die Begattung und die Anheftung der Eier an die Pleopoden. Nach 8—10 Tagen schütteln

*) In meiner kurzen Mitteilung (1933) noch als *Gecarcinus lagostomus* M. Edw. bezeichnet.

die Weibchen bereits die Zoöen in der See, nahe der Küste, zwischen Steinen ab (Andrews). Bei *Cardisoma hirtipes* konnte Dr. Barth, mein Reiseassistent, das Abschütteln der schlupffreien Zoöen an der Dolly Beach an der Ostküste der Weihnachtsinsel in der Nacht vom 23. zum 24. II. 33 beobachten. Nach Dr. Williams erfolgte im Jahre 1932 eine zweite Wanderung von *Gecarcoidea* am 20. XII. an die See (Flying Fish Cove). Am 30. XII. 32 kamen junge Krabben in großen Scharen an Land; offenbar stammten sie aus der ersten Brutperiode. Die Küstenterrasse war so dicht mit diesen wandernden Krabben bedeckt, daß sie wie mit einem bräunlich-roten Teppich belegt erschien.

Bei meiner Ankunft auf der Insel am 18. I. 33 fand ich noch zahlreiche junge Krabben dieses ersten Stadiums. Sie leben in der Erde zwischen Wurzelwerk und unter Steinen. Sie sind zuerst typische Feuchtlufttiere und den Erwachsenen auch morphologisch noch sehr wenig ähnlich. Vor allem ist der beim erwachsenen Tier mächtig vorgewölbte Lungen-Kiemenraum bei ihnen noch sehr wenig ausgeprägt. Auch der künftige große kaudale Lungenlappen, der bis über die Kiemen herüberreicht und kontraktile ist, kann jetzt nur in der Anlage beobachtet werden. Die Tiere haben noch durchaus den Vierecks-Krabbentypus. Ihre weitere Entwicklung wurde an einem großen Material verfolgt.

Das Feuchtluftstadium dauert bis zu einer Carapaxlänge von 12–14 mm. Bis zu diesem Zeitpunkt leben die Tiere in der Erde verborgen. Dann folgt ein Uebergangsstadium, wo die Tiere an die Oberfläche kommen, aber noch in der Nähe ihrer Höhlen bleiben. Bei Beunruhigung ziehen sie sich schnell in diese zurück (14–30 mm Carapaxlänge). Das letzte Stadium ist die Trockenluftform. Die Tiere haben jetzt ihre voll ausgebildeten Lungen. Verhindert man die Luftatmung in diesen Lungenräumen, so sterben die Tiere nach wenigen Stunden an Asphyxie. Die Trockenlufttiere sind sehr wenig scheu, und sind geradezu als phlegmatisch zu bezeichnen. Sie wehren sich kaum beim Fange. Die großen Tiere von 60–75 mm Carapaxlänge ziehen sich selten in Erdhöhlen zurück. Sie sitzen nachts in Felsnischen, in Wurzelwerk usw. Die Scheren (Abb. 46) erreichen beim Trockenlufttier eine gewaltige Länge im Vergleich zum Feuchtlufttier. Einige Maße von lebenden Tieren (♂) im Vergleich zu Abb. 46 mögen das veranschaulichen:

Carapaxlänge: Länge der ganzen Schere (in mm ausgedrückt):	75	: 226	= 1 : 3
	70	: 175	= 1 : 2.5
	22	: 34	= 1 : 1.6
	11.5	: 15.25	= 1 : 1.3
	8	: 8.5	= 1 : 1.06
Carapaxlänge: Länge der Scherenbasis (p) (in mm ausgedrückt):	70	: 70	= 1 : 1
	22	: 14	= 1 : 0.6
	11.5	: 8	= 1 : 0.7
Carapaxlänge: Länge des distalen Scherenteils (d) (in mm ausgedrückt):	70	: 105	= 1 : 1.5
	22	: 20	= 1 : 0.9
	11.5	: 7.25	= 1 : 0.6
Länge der Scherenbasis (p): Länge des distalen Scherenteils (d) (in mm ausgedrückt):	92	: 128	= 1 : 1.4
	70	: 105	= 1 : 1.5
	14	: 20	= 1 : 1.43
	8	: 7.25	= 1 : 0.9

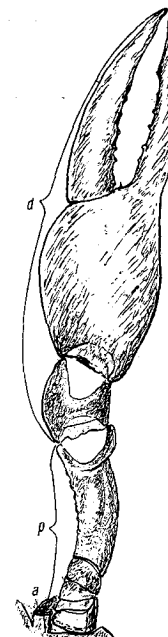


Abb. 46. Linke Schere von *Gecarcoidea lalandei*, Trockenlufttier, ventral gesehen (Tier 70 mm Carapaxlänge). a = Autotomiestelle, d = distaler, p = proximaler Scherenbeinteil. $\frac{1}{2}$ natürlicher Größe.

Während also die Schere bei Tieren von 8 mm Carapaxlänge (zweites Feuchtluftstadium) ungefähr die gleiche Länge wie der Carapax hat — beim ersten Feuchtluftstadium ist sie sogar kürzer — wächst sie bei Stadien von 8–30 mm Carapaxlänge stärker als der Carapax, etwa um ein Drittel mehr. Die voll ausgewachsenen Trockenlufttiere dagegen haben Scheren, die bis um das Dreifache länger sind als der Carapax (siehe Tier von 75 mm Carapaxlänge). Die gleichen Verhältnisse bestehen zwischen Carapaxlänge und der größten Körperbreite. Bei Feuchtlufttieren ist dieses Verhältnis nahezu 1 : 1. (Viereckskrabben-Typus.) Bei den Uebergangstieren nimmt die Breite beträchtlich zu, weil sich jetzt der Kiemen-Lungenraum immer mehr durch bauchige seitliche Ausbuchtungen vergrößert. Das Verhältnis wird 1 : 1.3 und schließlich bei Trockenlufttieren 1 : 1.5. Dabei ist nur die Achsenbreite gemessen worden. Eine Berücksichtigung der Oberfläche des Kiemen-Lungenraumes oder des Volumens

würde noch extremere Werte ergeben.

Carapaxlänge: Größte Querachse . .	8 mm :	8.5 mm	=	1 : 1.06
	11.25 " :	14.5 "	=	1 : 1.3
	62 " :	87 "	=	1 : 1.4
	75 " :	109 "	=	1 : 1.5

Mit diesem überraschenden Individualzyklus, der eine Wiederholung der Phylogenie darstellt, geht nun eine eigenartige Geschlechtsdifferenzierung parallel. Die Feuchtlufttiere bis 8 mm Carapaxlänge sind bezüglich ihrer sehr kleinen Pleopoden sexuell noch indifferent. Ihr Abdomen erscheint nach dem männlichen Typus gebaut, so daß man glauben könnte, alle Tiere seien Männchen. Erst in der zweiten und dritten Periode des Feuchtluftstadiums (bis zur Carapaxlänge von 14 mm) differenzieren sich die männlichen und weiblichen Pleopoden (Begattungsorgane und Oostegiten), das Abdomen behält aber noch den männlichen Typus. Erst vom Uebergangsstadium von 14—15 mm Carapaxlänge an differenzieren die Weibchen auch das breite für sie typische Abdomen heraus. Bei Tieren von 25 mm Carapaxlänge hat dasselbe die halbe, bei Tieren von 30 mm Carapaxlänge schon die dreiviertel Breite des ausgebildeten weiblichen Abdomens.

Wie die vorläufige Untersuchung der Keimdrüse in den vorgenannten Altersstadien ergibt, gehören die Tiere zu den spätdifferenzierenden Formen mit männlicher Präponderanz.

3. Die Coenobitiden.

Während nun Gecarcoidea den gradlinigen Weg der Anpassung an die Trockenluftatmung einschlägt, erreicht *Birgus latro* diese Endphase auf dem Umweg über das Coenobitenstadium.

Die Coenobiten haben bezüglich ihrer Phylogenie bisher nicht das Interesse gefunden, das sie verdienen. Das kommt wohl daher, daß sie als tropische Tiere mehr Sammlungsobjekt geblieben und weniger biologisch oder gar experimentell studiert worden sind. Bei *Birgus* kommt noch die Schwierigkeit des Fanges und seiner Haltung hinzu.

a) Allgemeine Zusammenhänge.

Gehen wir zunächst etwas näher auf den Werdegang der Anomuren ein: Nach K. Beurlen (1930) ist unser Wissen über

die Herkunft und Entwicklung der Thalassiniden, die nächste Verwandte der Paguriden sind und auch typische Anomurencharaktere haben, noch lückenhaft. Sie lassen sich bis in die Lias zurückverfolgen. Da man aber nur Scheren, nie Carapaxreste findet, müssen sie wohl damals schon sehr weichhäutig gewesen sein. Ihre fossilen Scheren findet man stets in den Sedimenten der Riffablagerungen. Es ist daher anzunehmen, daß sie früher wie heute an der Grenze der Ebbezone im trocknen Mangrovenschlamm gelebt haben, der hier schon oft mit Sand durchmischt ist.

Die eigenartige Lebensweise der Thalassiniden wird erst verständlich, wenn man ihre Umwelt-Verhältnisse näher studiert. Die Tiere bauen bis über 1 m hohe Erdpfymiden mit einer Oeffnung an der Spitze (Abb. 17), wodurch sie die Möglichkeit haben, sich über dem Grundwasserspiegel aufzuhalten. Dieser wechselt beträchtlich in ihrer Zone, die nur von der Monatsflut erreicht wird, sonst aber trocken liegt. Das Grundwasser ist sauerstofffrei, die Tiere vermögen also darin nicht zu leben. Da sie wenig Schutz gegen Austrocknung erworben haben, benutzen sie das Grundwasser, um sich damit zu netzen und um es durch Mischen mit der atmosphärischen Luft für die Atmung tauglich zu machen.

Die zahlreichen Sauerstoffmessungen im Grundwasser wurden von Dr. Dragendorff, meinem chemischen Mitarbeiter auf der Expedition 1932/33, ausgeführt und ergaben immer den O_2 -Wert = 0.

Bei Flut erhöht *Thalassina* meistens den Kegel der Pyramiden: man beobachtet nach Rückgang des Wassers nämlich, daß frischer, feuchter Schlamm am Rande der Oeffnung ausgeworfen ist (Abb. 17). Die Erdhügel sind Fundgruben für sehr viele feuchthäutige Tiere: Planarien, Nemertinen, Sipunculiden, Nereiden, Oligochaeten, Brachyuren, Apterygoten usw.). Die Thalassiniden scheinen sich, wie aus dem Vergleich der fossilen Funde mit den heute lebenden Formen hervorgeht, seit dem Jura kaum geändert zu haben, sowohl was ihre Lebensweise als auch ihre Artcharaktere betrifft. Wir müssen sie also wohl als den Urtypus der Anomuren ansprechen (Tafel 1, Abb. 3a, b). Die primitiven Axiiden, wie die Thalassiniden, haben noch einen einheitlich gegliederten Carapax, der durch die mediane Linea thalassinica rostralwärts in zwei Hälften zerlegt wird. Die von

ihnen abzuleitenden höher differenzierten Paguriden sind, durch die Asymmetrie der Schneckenschale bedingt, stark abgeändert (Taf. II, Abb. 5, 7 a, b). Auch sie haben im Jura schon ihre heutige Differenzierungshöhe erreicht. Ihre Entwicklung, die von Thompson (1903) beschrieben wurde, ist stark abgekürzt, indem das Mysisstadium unterdrückt worden ist. Die primitiven Paguriden (Pylocheliden) sind noch heute symmetrisch (Taf. I, Abb. 4 a, b).

Eupagurus longicarpus, an dem die Untersuchungen angestellt wurden, hat eine Rechtsasymmetrie, die nicht allein alle Organe des Abdomens betrifft, sondern sich auch auf die Thoraxregion erstreckt, so daß kaum ein Organsystem unverändert geblieben ist, oder nicht wenigstens eine Verlagerung erfahren hätte.

Der Reiz, den die Schale auslöst, ist nicht absolut notwendig, damit die Metamorphose beendet wird, hat auch keinen Einfluß auf ihren Beginn, denn wie Thompson nachwies, bekommt die Glaucothoë auch dann den Charakter des erwachsenen Paguriden, wenn sie nie eine Schale angenommen hat. Trotzdem ist das Annehmen der Schale auch heute noch von großer Bedeutung, denn die Länge der Glaucothoëperiode ist abhängig von dem Zeitraum zwischen der letzten Zoëhäutung und der Annahme der Schneckenschale. Unter normalen Bedingungen sind hierzu etwa 5 Tage nötig. Erhält das Tier jedoch keine Schneckenschale, so beträgt die Glaucothoëperiode 6—7 Tage.

Es ist bemerkenswert, daß der asymmetrische Grundbauplan bei den heute lebenden Paguriden schon in der Ontogenese, vor Annahme einer rechtsgewundenen Schneckenschale, im Erbgang fixiert ist.

Wie bereits in meiner ersten Mitteilung (1929) gesagt wurde, geht die eigentliche Metamorphose der Coenobiten in der Ebbezone vor sich, was ich 1929/30 wieder beobachten konnte. Als äußerlich hervortretendes Kriterium für die erfolgte Metamorphose ist die Umwandlung der Wasserantennula in die für Coenobiten, einschließlich *Birgus*, typische Landantennula aufzufassen.

Wenn wir den divergierenden Entwicklungsgang der Anomuren zu den Thalassiniden einerseits und zu den Paguriden andererseits verstehen wollen, so ist zunächst die allen Anomuren innewohnende Tendenz zu berücksichtigen, sich zum Schutze zu verstecken oder einzugraben. Solange die Axiiden und Thalassiniden

auf sandig-schlammigem Boden lebten, gruben sie sich hier zum Schutze Röhren. Die für die heutigen Thalassiniden typischen Erdpfaffen aber entstanden erst allmählich in Anpassung an die trockene Mangrovezone. Die Reihe der Paguriden entwickelte sich auf litoralem Meeresboden mit Korallen- und Felsformationen; hier war ein Eingraben unmöglich. Zu ihrem Schutze kamen nun in erster Linie Hohlräume im Gestein in Betracht, wie sie auch heute noch von *Cancellus* und *Pagurus guttatus* Olivier aufgesucht werden, welche Tiere keine Schneckenschalen mehr zur Verfügung haben. Diese Arten waren ursprünglich auch rechtsgewundene Paguriden, sind jetzt aber wieder fast symmetrisch geworden. Die Schlupfwinkel im Gestein haben nun aber den Nachteil, daß die Tiere zur Nahrungssuche ihre Wohnung verlassen müssen und so zeitweise gefährdet sind. Einen viel besseren, weil dauernden Schutz bieten daher die zahlreichen, in allen Größen auf Korallen- oder Felsgrund vorhandenen, leeren Schneckenschalen.

Nun sind die Urformen der Paguriden zweifellos auch symmetrisch gewesen, wie das die Entwicklung zeigt, und wie es auch heute noch die Pylocheliden oder Pomatocheliden der Tiefsee sind, die mit ihrem Abdomen in Dentaliumschalen oder Bambusrohr stecken. Ihr Abdomen hat noch verkalkte Terga, und sämtliche Pleopoden rechts und links sind erhalten (Taf. I, Abb. 4 a, b). Die Pomatocheliden, die wir seit dem Jura kennen, sind nach Beurlen wahrscheinlich noch nicht als Paguriden aufzufassen, diese sollen erst im Tertiär entstanden sein. Jedenfalls sind sie früher nicht einwandfrei nachzuweisen. Die Paguriden sind zweifellos erst durch das Bewohnen von rechtsgewundenen Schneckenschalen, entsprechend den Windungen der Schale, asymmetrisch geworden, und die Vergrößerung der linken Schere rührt wohl daher, daß diese immer mehr zum Verschluss der Schalenöffnung benutzt wurde.

Die Rechts-Asymmetrie, die besonders das Abdomen betrifft, kann noch keine sehr alte Erwerbung sein, denn sie ist noch nicht soweit genotypisch eingefahren, daß nicht auch eine Links-Asymmetrie erzielt werden könnte, wie das Thompson bei *Eupagurus* zeigte, dem er links-gewundene Schalen gab.

Ebenso wie der schon erwähnte, in Felsspalten in der Ambonsee lebende *Cancellus*, können die asymmetrischen Paguriden auch wieder symmetrisch werden. So ist es z. B. bei den Para-

paguriden, die sich sekundär an das Leben in Dentaliumschalen angepaßt haben, die sie im tropischen Meer nahe der Küste reichlich finden (Taf. II, Abb. 6). Die frühere Asymmetrie ist jedoch noch deutlich an dem Fehlen der rechtsseitigen Pleopoden zu erkennen.

Die Lomisiden und Lithodiden haben sich wieder unabhängig von Schalen gemacht, sie sind im Meer freilebend geworden und haben den Krabbenhabitus angenommen. Ihr Carapax ist kräftig entwickelt, das Abdomen wird untergeschlagen wie bei *Birgus* getragen. Sie stellen daher eine Konvergenzentwicklung zu *Birgus* dar, wie sie in den verschiedenen Medien Wasser und Land, nicht besser vorstellbar ist. Boas (1880) sagt darüber: „Es ist klar, daß *Lithodes*, ein modifizierter *Pagurus*, genauer, eine Form ist, die von der Untergattung *Eupagurus* her stammt, mit anderen Worten, ein Einsiedlerkrebs, welcher sich wieder einem freieren Leben angepaßt hat. Eine ganz analoge Erscheinung ist die Gattung *Birgus*, sie stellt eine modifizierte *Coenobita* dar und hat es ebenfalls aufgegeben, den Schwanz mit einem Schneckengehäuse zu schützen.“

Speziell interessant ist der Schwanz von *Lithodes*. Er gehört in die Reihe der Gebilde, die nur dem Phylogenetiker verständlich sind. Diesem ist es leicht erklärlich, daß ein *Eupagurus*-Schwanz, welcher nicht mehr den Schutz einer SchneckenSchale besitzt, zu einem so wunderbaren, aus alten und neuen Lumpen zusammengefügten Gebilde wie der *Lithodes*-Schwanz modifiziert werden kann, modifiziert werden muß. Den Schwanz von *Lithodes* als ein spezielles, unabhängiges Produkt eines intelligenten Schöpfers zu betrachten, ist geradezu Unsinn; eine solche Ansicht verdient keine wissenschaftliche Beachtung und macht, wie Darwin für einen ähnlichen Fall sagt, „aus den Werken Gottes nur Täuschung und Nachäfferei.“

Die Lomisidae und Lithodidae, ebenso wie die Coenobiten und *Birgus*, sind uns fossil unbekannt. Sie sind wohl, wie das auch Beurlen annimmt, ganz junge Formen. Der in Erdhöhlen und frei lebende *Birgus*, z. B., der größte luftlebende Krebs mit einem sehr kräftigen Panzer, müßte fossil sicher gut erhalten sein, zumal da er auch bei seinen Wanderungen in Sedimentierungszonen gerät. Die Anomuren zeigen also zwei verschiedene Faciestypen: die Thalassiniden

auf Sedimentboden oder Mangroveschlamm und die Paguriden auf Geröll der Korallenzone. Die verschiedenartige Umwelt war es also, welche diese Formen divergente Entwicklungsrichtungen einschlagen ließ.

Es läßt sich nun einwandfrei beweisen, daß der phylogenetische Werdegang von *Birgus latro* aus der Kenntnis der Paguriden und Coenobiten zu verstehen ist.

Die typischen Anpassungsmerkmale erkennt man beim Vergleich der am meisten abgeänderten Organe mit denjenigen der Ausgangsform, wie weiter oben bei anderen Formen schon geschildert wurde.

b) Haut und Hautrespiration.

Infolge der Anpassung an das Leben in der SchneckenSchale haben die Paguriden wie auch die Coenobiten ein weichhäutiges Abdomen. Die dorsalen Chitinschilder sind sehr klein. Die Abdominal-Haut dient bei den Coenobiten in erster Linie zur Feuchtluft-Respiration. Der Cephalothorax aber und die Extremitäten sind bei den Coenobiten besonders stark chitiniert und mit Kalk inkrustiert. *Birgus* weist auf dem SchneckenSchalen- oder Coenobitenstadium noch die gleichen Verhältnisse auf, nur sind seine Abdominalschilder auf diesem Stadium schon größer (Taf. II, Abb. 7a, b und Taf. III, Abb. 13). Bereits als *Glaucothoe* (Taf. I, Abb. 2a, b) ist er an den größeren Abdominalschildern, besonders dem ersten, zu erkennen. Hier ist also bereits ein für *Birgus* spezifisches Merkmal genotypisch ausgeprägt.

Verläßt *Birgus* die SchneckenSchale, so werden mit der symmetrischen Ausgestaltung des Abdomens nunmehr auch die Schilder so groß, daß sie als dorsale segmentartige Platten dicht an einander schließen und das ganze Abdomen dorsal bedecken.

Beim erwachsenen *Birgus* sind die Tergite 1—5 mal so stark verbreitert, daß zwischen ihnen nur noch schmale Intersegmentalhäute übrigbleiben (Taf. II, Abb. 9a, b), das Abdomen ist also dorsal völlig geschützt. Das erste Abdominalschild ist schwach gewölbt und vorn abgerundet. Es hat die Form eines Kreissektors und paßt vorn in die konkave Rundung des Lungenpanzers hinein. Auch das zweite Schild ist vorn stark gewölbt, es ist viermal so breit als das erste. Der fünfte Tergit hat etwa die Form des ersten. Die Tergite 2—5 haben kleine Pleuralstücke, an die beim Weibchen linksseitig die Oostegiten ganz wie

bei den Coenobiten ansetzen. Nach hinten sind im Ansatzwinkel noch kleine Intercalarstückchen eingeschoben. Die dorsalen Schilder des 6. Segmentes und des Telsons gleichen auffallend denen der Coenobiten. Selbst die Asymmetrie der Extremitäten des 6. Segmentes ist noch vorhanden, wenn auch die Größenunterschiede nicht mehr erheblich sind.

Ventral und seitlich bleibt das untergeschlagene Abdomen auch bei *Birgus* noch weichhäutig und dient auch hier der Hautatmung. Es wird durch stark entwickelte Drüsen feucht gehalten.

Bei den Coenobiten ist das Abdomen glatt und das Chitin sehr dünn. Bei *Clupeatus* befinden sich vorn-seitlich am Abdomen zwei ovale Wülste, die Blutsinusbildungen darstellen. Wie Bouvier (1890) schon fand, wird die Respiration bei den Coenobiten überwiegend vom Abdomen durch Hautatmung besorgt, auch die Seitenwülste von *Clupeatus* haben eine respiratorische Funktion. Wenn das Tier sich bewegt, liegen diese Seitenwülste frei vor dem Eingang zur Schneckenschale. Bei *Birgus* spielt die abdominale Hautatmung eine geringere Rolle. Da das ungeschützte Abdomen dorsal stark gepanzert wird, ist diese Fläche ganz der Hautatmung entzogen. Auch ventral ist die Chitinbedeckung hier wesentlich stärker als bei den Schalencoenobiten. Das Abdomen von *Birgus* ist ferner zum Schutze mit ziemlich dicht stehenden, einige Quadratmillimeter großen Chitinpapillen, die mit Härchen versehen sind, bedeckt, so daß nur die Partie zwischen den Papillen für die Hautatmung in Betracht kommt.

c) Respirationsorgane.

Es wurde schon gesagt, daß bei den luftatmenden Coenobiten und, in geringerem Maße auch bei *Birgus*, das Abdomen eine Rolle bei der Atmung spielt. Daneben aber kommt es zu einer Umdifferenzierung der inneren Fläche des Branchiostegiten zu einem Luftatmungs-Organ, das meist — nicht sehr glücklich — als Lunge bezeichnet wird. Gleichzeitig werden die Kiemen rudimentär und dadurch, wie experimentell nachgewiesen werden konnte, auch belanglos für die Gesamtatmung. Schon bei den wasseratmenden Formen dienen die inneren Branchiostegalmembranen zur Atmung, bei den Feuchtluft-Coenobiten werden sie durch reichere Ausbildung von Lakunen als Atmungsorgane noch geeigneter. Bei *Birgus* ist die Branchiostegalmembran zuerst wie bei Paguriden, dann wie

bei Coenobiten differenziert, bevor sie die für den erwachsenen *Birgus* typische Ausprägung bekommt. Es ist bemerkenswert, daß schon die Zoöa eine Branchiostegalmembran mit mächtigen Lakunen zwischen den Pfeilerzellen besitzt. Bereits in der Schneckenschale wächst die seitliche Falte des Kiemendeckels weiter aus, so daß eine geräumige Höhle geschaffen wird, außerdem kommt es durch seitlichen Zuwachs zu der für *Birgus* charakteristischen Felderung des Kiemendeckels. An der dorsalen und ventralen inneren Wand des Deckels bilden sich jetzt durch Ausbuchtung der Lakunen knötchenartige Erhebungen, welche sekundär sprossen, so daß schließlich der ganze Innenraum der Kiemenhöhle mit traubigen Zotten bedeckt ist (Abb. 47).

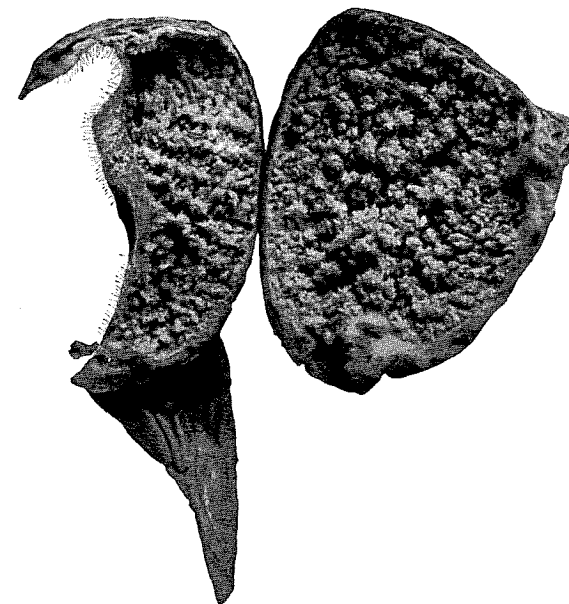


Abb. 47. Photographie der aufgeschnittenen Lungenhöhle von *Birgus* mit den traubchenartigen Zotten. (natürl. Größe.)

Die Lunge von *Birgus* ist, wie das auch schon Semper angibt, wirklich ein Luftatmungsorgan. Semper sagt, er habe bei lebenden Tieren stets Luft in ihr gefunden. Die Bäumchen der Lungendecke, wie auch der Lungenhöhlenboden, fühlen sich immer feucht an. Diese Feuchtigkeit wird einestheils durch zahlreiche Drüsen in den Lungenbäumchen erzeugt (Abb. 48), daneben wird aber noch Wasser beim Trinken zugeführt. Das Drüsen-

sekret mischt sich mit dem Wasser zu einer schleimigen Flüssigkeit, die nicht leicht verdunstet. *Birgus* trinkt in der Regel alle 3—4 Tage bei einer Luftfeuchtigkeit von 90 %, bei trockener Luft natürlich häufiger. Das Trinken aus Flüssen konnte ich auf der Weihnachtsinsel beobachten, da er hier nicht scheu ist. Während der Trockenzeit trinkt er Tautropfen.

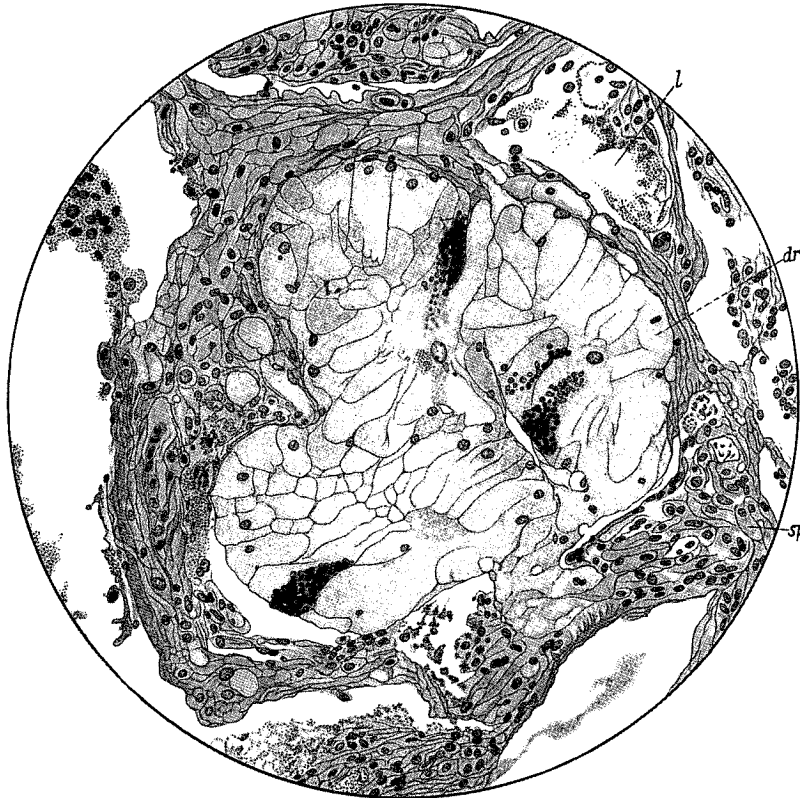


Abb. 48. Leydig'sche Drüsen von einem Lungenbäumchen von *Birgus latro*.
l Lacune, dr Drüse, sp spongiöses Gewebe der Lunge.
Vergr. Zeiss, Oc. 4, Obj. C. $\frac{2}{5}$ verkl.

Den einwandfreien Beweis, daß die Lungenbäumchen als Luft-respirationsorgane dienen, hat schon Semper (1878) erbracht, indem er den Lungenkreislauf mit Hilfe von Injektionen darstellte. Ich habe diese Versuche mehrfach wiederholt und dabei festgestellt, daß die Lunge jederseits von vorn her aus der Tiefe des Kopfstirnteiles, wo sich ein Sinus befindet, von je einem großen Gefäß (Abb. 49 La) mit Blut versorgt wird. Dieses

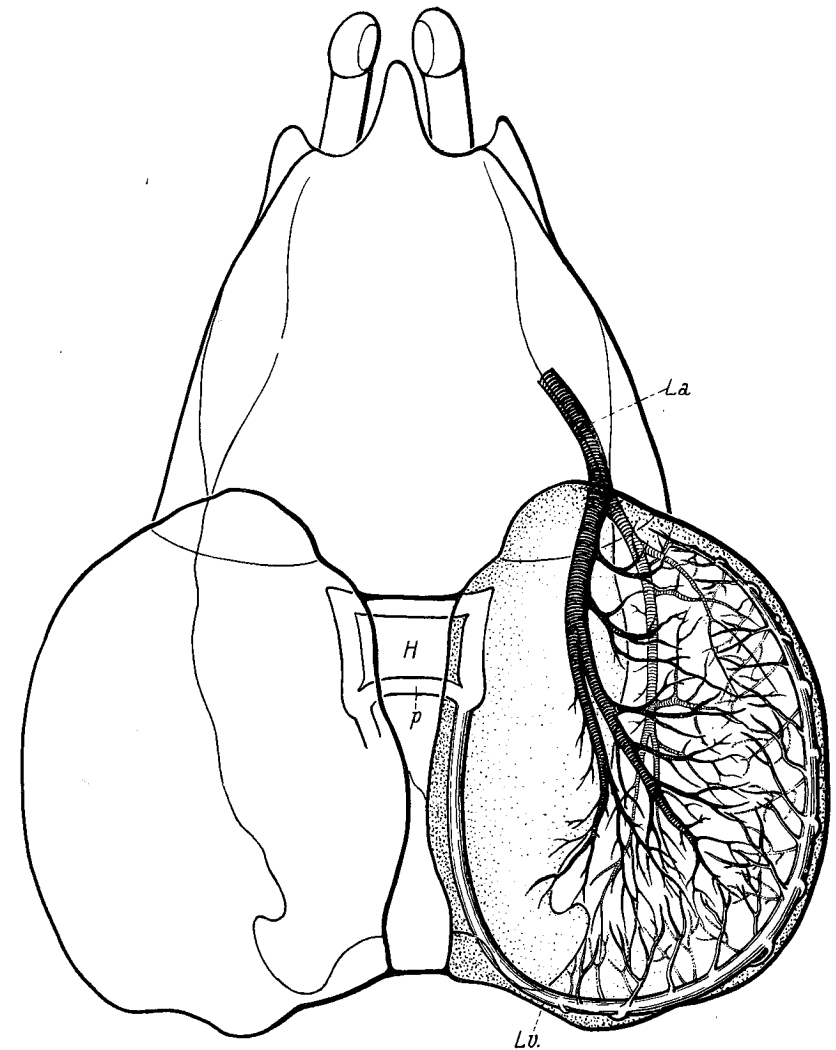


Abb. 49. Schema des Lungenkreislaufes von *Birgus*, dorsal gesehen.
H Herz, p Pericardialsinus, La Lungenarterie, Lv Lungenvene.

Gefäß gabelt sich bei seinem Eintritt in die vordere Lunge in zwei Aeste. Das Hauptgefäß (dunkel gestrichelt) geht, lateral von der medialen Umschlagstelle des Kiemendeckels verlaufend, in den ventralen Lungenboden hinein, wo es sich aufzweigt. Aus diesem Gefäßnetz sammelt sich bald wieder ein dicker Gefäßstamm (Lv), der in dem seitlichen und hinteren Rand des Branchiostegiten verläuft, darauf am medianen Rande umbiegt,

um in der Tiefe in den Pericardialsinus (p) einzumünden. Kurz vorher nimmt die Lungenvene noch die Kiemenvenen auf, so daß der Kiemenkreislauf eng mit dem Lungenkreislauf verknüpft ist.

Histologisch ist die Lunge ein Schwammgewebe, das aus Pfeilerzellen, elastischem Gewebe und riesigen Blutlakunen besteht. Ihre Muskulatur ist glatt.

Bei der Atemmechanik dient der Scaphognatit als Ventilator. Von Zeit zu Zeit hebt das Tier die ganzen Lungenflügel mit dem aufgestemmtten 4. Beinpaar. Das 5. Beinpaar, das bei den Coenobiten wie das 4. zum Festhalten der Schale dient, liegt im rechten Winkel nach dorsal und hinten gebogen in der Lungenhöhle (Abb. 50). Es kann auch aktiv hervorgezogen und an die Maxillipeden geführt werden, wo es namentlich während des Trinkens Feuchtigkeit aufnimmt, um die Lungen damit zu netzen und zu reinigen. Am Ende des 5. Beinpaares befinden sich kornzangenähnliche Gebilde, die die Lungenbläschen erfassen, reinigen und befeuchten können. Diese Zangen dienen beim trächtigen Weibchen auch zum Reinigen der gesunden und Herausplücken der kranken Eier.

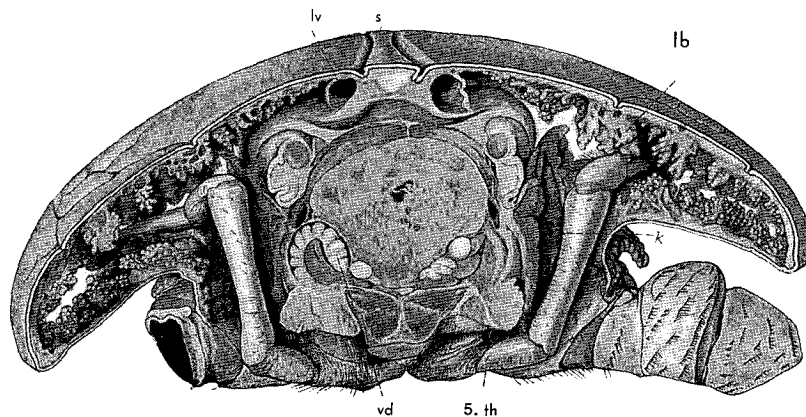


Abb. 50. Schnitt durch die Lungenhöhle in ihrer größten Ausdehnung. lb Lungenbäumchen, lv Lungenvene, vd Vas deferens, 5. th fünftes Thoracalbein, s sanduhrförmiges Stück, k Kieme. Vergr. 1,4 $\times$.

Bei der Ventilation der Lunge spielen neben dem Scaphognatiten noch die Branchiostegitenmuskeln eine Rolle, die die Lungendecken etwas zu heben vermögen.

d) Lokomotionsorgane.

Bei den Paguriden und Coenobiten dient das erste mit Scheren versehene Beinpaar zum Ergreifen und Zerkleinern der Nahrung, sowie zur Verteidigung, die linke größere Schere ferner zum Schalenverschluß. Birgus gebraucht beide Scherenbeine abwechselnd auch zum Trinken, d. h. er taucht sie in das Wasser und führt die zwischen den Scheren hängengebliebenen Tropfen an die Maxillipeden.

Bei allen Schalencoenobiten und auch bei Birgus sind die zweiten und dritten Beinpaare, die keine Scheren tragen, Gehbeine, wobei das erste Beinpaar als Stütze benutzt wird. Bei großen Clupeatus, besonders aber bei Birgus, wird das zweite und dritte Beinpaar außergewöhnlich lang. Da die Gehbeine seitlich abgeflacht sind, können sie zusammen mit den Scheren, durch feste Aneinanderfügung einen halbkugelförmigen Panzer zum Schutze des Tieres bilden.

Bei Birgus von der Weihnachtsinsel dient die zweite Extremität durch schlagartige Bewegungen hauptsächlich auch zur Abwehr von Feinden.

Die beiden hinteren Thoracalextremitäten (viertes und fünftes Paar) sitzen bei den Coenobiten und bei Birgus caudalwärts von der queren cervicalen Grube. Der ganze ventrale hintere Abschnitt des Thorax ist bei den Schalencoenobiten gleichmäßig weich, während bei Birgus zwischen den Coxen des vierten Beinpaares ein Sternalstück stärker ausgebildet und chitiniert ist als der übrige Teil. Diese Region ist mehr abgeflacht wie die stark seitlich zusammengedrückte vordere Thoraxpartie. Die Branchiostegite, die bei den Schalencoenobiten nur dorsal stark chitiniert sind, seitlich aber nur schwach, da sie in dieser Partie dem Körper dicht aufliegen, sind bei Birgus dem Thorax weniger dicht angefügt. Auch ist die starke Chitinisierung und Kalkeinlagerung der Branchiostegite bei ihm bis nach hinten fortgesetzt, nur eine kleine hintere Oeffnung ist erhalten geblieben.

Sehr wesentlich ist der Unterschied zwischen den Schalencoenobiten und Birgus bezüglich des vierten Extremitätenpaares. Bei ersteren wird es dem Körper dorsal angepreßt, so daß es die weichen Branchiostegite etwas eindrückt. Dadurch, daß die beiden letzten Glieder sehr kurz sind, ragen sie ge-

wöhnlich nur wenig nach hinten und dorsal frei hervor. Die Extremitäten können aber auch nach hinten abduziert werden und stehen dann seitlich frei am Körper. Die vierte Extremität, wie auch die fünfte, ist mit einer Schere versehen, beide tragen zum Festhalten der Schneckenschale bei. Beide haben ferner am Propoditen eine mit schwarzen Chitinplättchen besetzte Fläche, welche sich nach hinten zu überdecken, so daß sie als Widerhaken dienen und zum Festhalten der Schale beitragen. Das Tier kann sich aber auch mit Hilfe dieser Platten aus der Schale herausarbeiten. An der vierten Schere hat die Platte ovale Gestalt. In diese Platte ist ein kleiner, sichelförmiger Dactylus eingepaßt, zum Unterschied zu den Paguriden, wo die entsprechende Schere fast normal gebaut ist. Bei *Birgus* nun ist diese 4. Extremität wieder in eine mit einer normalen Schere versehene Gehextremität umgewandelt worden, die sich allerdings erst im Laufe der Entwicklung zu einer solchen herausbildet. Diese Extremität ist zwar schwächer als die übrigen, kann aber bei großen Tieren sehr wohl zum Klettern mit verwandt werden. Ihre Schere dient zum Putzen. Der Dactylus ist länger als der Propodit und ist mit einem Dorn versehen. Bei $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ jährigen *Birgus* ist an dem distalen Teil des Propodits noch deutlich das Warzenfeld der Schalencoebiten erkennbar, es ist allerdings nur rudimentär im Vergleich zu demjenigen von ebensogroßen *Clupeatus*. Auch bei erwachsenen Tieren sind die schwarzen Warzen auf den stark verlängerten Endgliedern noch erhalten, außerdem finden sie sich auch auf dem Dactylus.

Das fünfte Extremitätenpaar der Schalencoebiten ist länger, nicht so gedrungen und schlanker als das vierte. Seine Schere hat eine normale Form, ihre beiden Finger sind ungefähr gleich lang. Auf dem Propoditen ist ebenfalls eine länglich gestaltete Warzenleiste von schwarzer Farbe entwickelt, die unter den Branchiostegiten geschoben werden kann. Sie ist wie bei allen Anomuren mit Haaren bedeckt und dient zum Reinigen der Kiemen, kann aber auch zum Festhalten der Schneckenschale beitragen. Bei *Birgus* ist die fünfte Extremität ganz ähnlich wie bei den Schalencoebiten gebaut, wird aber, mit Ausnahme von jungen, $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ jährigen Exemplaren, nie freigetragen. Das drittletzte Glied ist senkrecht nach oben gerichtet, im rechten Winkel dazu stehen das zweitletzte und letzte Glied, welche stark verlängert, beiderseits im medialen Lungenraum liegen

(Abb. 50). Sie dienen zum Reinigen der Lungen und, gemeinsam mit dem Scaphognatiten, zur Erzeugung der Ventilation. An den Coxen der fünften Extremität sitzen beim Männchen die Geschlechtsöffnungen auf stark chitinisierten Papillen.

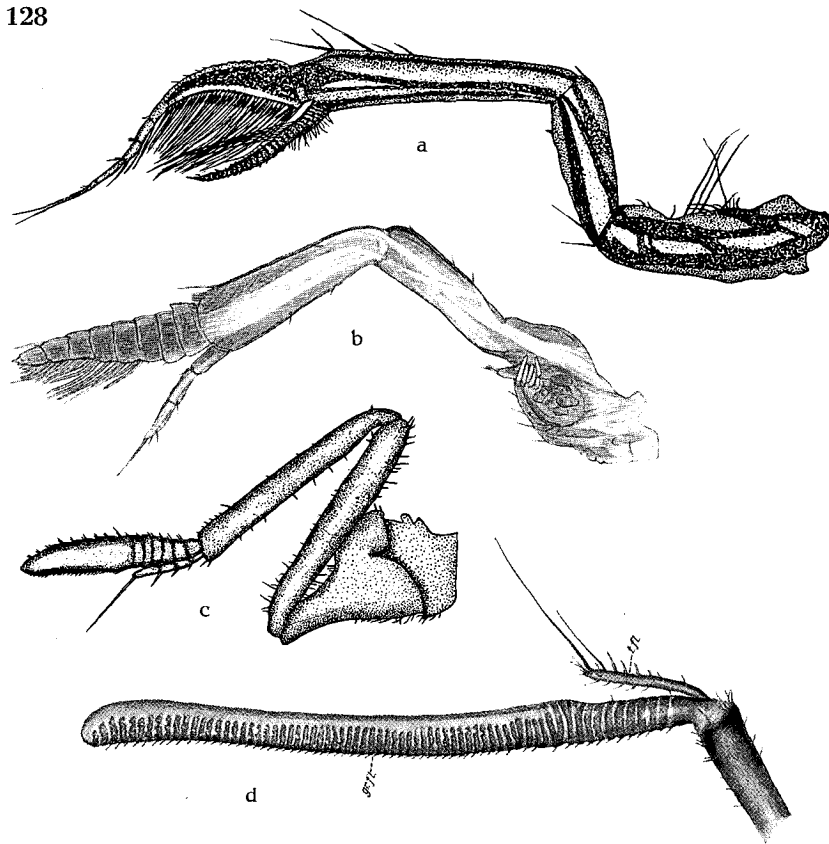
Am letzten Abdominalsegment befindet sich, wie schon erwähnt, ein Paar Extremitäten, die bei *Birgus* im wesentlichen ebenso gestaltet sind wie bei den Schalencoebiten.

e) Sinnesorgane.

Auch bezüglich der Sinnesorgane ist die Ontogenie bei *Birgus* eine reine, nicht abgekürzte Rekapitulation der Phylogenie. Das gilt sowohl für die Geruchsantennen und statotonischen Organe, als auch für die Augen.

α) Die Geruchsantennen.

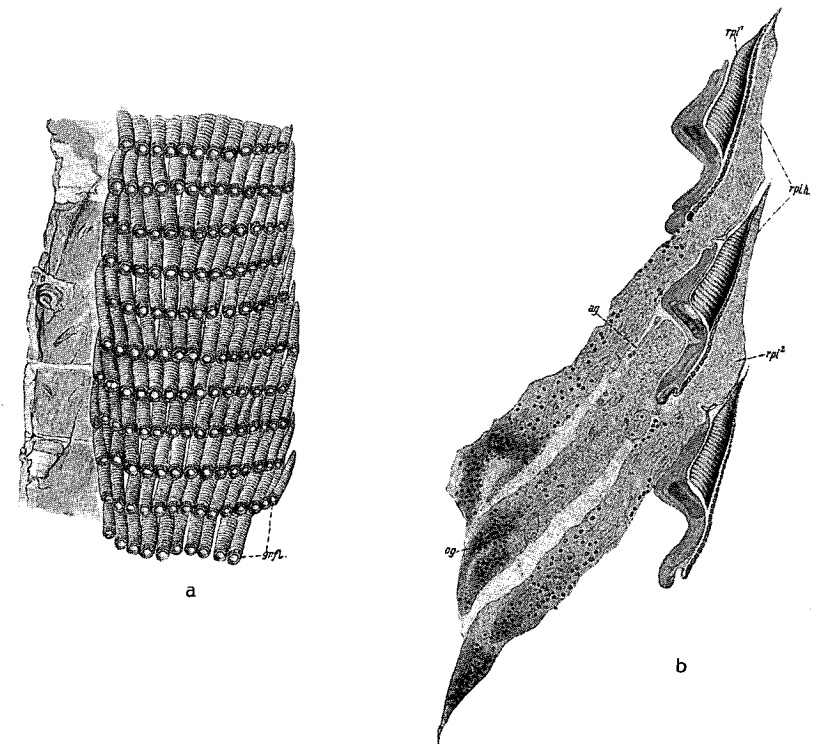
Wie ich schon 1929 darlegte, sind die Antennulen der Schalencoebiten gegenüber denjenigen der Wasserpaguriden sehr stark abgeändert, bedingt durch den Funktionswechsel, den die Wassergeruchsorgane bei der Umbildung zu Luftgeruchsorganen und die Wasserstatocysten bei der Umwandlung in Landstatocysten erleiden (Abb. 51 a—d und 53 a—c). Dabei ist in allen Teilen die Homologie streng gewahrt geblieben. Bei *Birgus* sind die Antennulen ähnlich wie bei den Schalencoebiten gebaut, jedoch sehr weitgehend in Richtung der Luftanpassung vervollkommen. Interessant ist ein Vergleich der Länge der einzelnen Antennulenteile zwischen *Eupagurus*, *Coenobita clupeatus* und *Birgus latro*, wobei ziemlich gleich große Tiere benutzt wurden. Danach ist die Antennula von Schneckenschalen-Coebiten um das Doppelte, bzw. um das Zweieinhalbfache gegenüber *Eupagurus* verlängert, bei *Birgus* sogar um das Dreifache. Setzt man die Länge desjenigen Stückes der Antennula (Flagellum), das im Wasser die Geruchshaare, an Land die Geruchsplatten trägt, für *Eupagurus* mit 1 ein, so hat ein Strand-*Clupeatus* Index 10, ein Inland-*Clupeatus* gleicher Cephalothoraxlänge 12, und ein *Birgus* 18. Im übrigen werden alle Stücke, auch das Basalglied und die Statocysten, gleichmäßig stark verlängert, so daß bei *Birgus* riesenhafte Organe resultieren. Auf die Sinnesorgane an den Antennulen soll weiter unten eingegangen werden.



- Abb. 51.a. Antennula von *Diogenes pugilator* (Wassereinsiedler).
(Nach einem Präparat von Kees.) Vergr. 15 $\times$.
Abb. 51.b. Antennula einer Zoëa von *Coenobita rugosus* in der Metamorphose. Vergr. 76 $\times$.
Abb. 51.c. Antennula von *Coenobita rugosus* (erwachsener Landeinsiedler). (Nach einem Präparat von Kees.) Vergr. 15 $\times$.
Abb. 51.d. Totalbild der Endgeißel einer Antennula von *Birgus latro*.
gr.fl. Geruchsflagellum t.fl. Tastflagellum. Vergr. 4 $\times$.
(Bei a, b, c dorsal oben, bei d ventral oben).

Am Geruchsflagellum von *Birgus* (Abb. 51d) sind die basalen Ringel vollständig ausgebildet wie bei den Schalencoebiten (Abb. 51c). Dagegen sind an der Stelle, wo die ventrale Geruchsplatte beginnt, nur dorsale Bügel aus Chitin vorhanden, die sehr unregelmäßig verkalkt sind und sich zuweilen ventralwärts dichotom verzweigen. Die ventrale Rinne mit der Geruchsplatte ist im Prinzip genau wie bei den Schalencoebiten gebaut, nur ist die Zahl der Endplatten stark vermehrt (Abb. 52a). Bei Schalencoebiten beträgt die Gliederzahl der Geruchsplatten-

region 8—14, bei *Birgus* 60 und mehr. Auf jeden Chitinring kommen zwei Reihen Platten, die sich bei Schalencoebiten nur aus acht Einzelplatten zusammensetzen, bei *Birgus* dagegen aus 12—14. Das entspräche also einem Mittelwert von 112 bei Schalencoebiten, von 780 aber bei *Birgus*, er beträgt also bei letzterem das Siebenfache von ersterem. Der Bau der Platten ist auf den Grundtyp von *Clupeatus* zurückzuführen, da sie auch bei *Birgus* eine ringförmige Versteifung besitzen (Abb. 52b). An der Spitze ist der Schaft der Geruchsflagellen beilartig verbreitert (Abb. 51d). Hier werden die Geruchsplatten distalwärts von steifen Tasthaaren abgelöst. Die Plattenreihen nehmen von hier an proximalwärts rasch an Zahl und Größe zu,



- Abb. 52a. Geruchsendplatten (gr. fl.) von *Birgus* von Innen gesehen. Vergr. 30 $\times$.
Abb. 52b. Geruchsplatten (rpl^1 , rpl^2) und osphradische Ganglien (og.) stärker vergrößert, ag. Ausführungsgang der Drüsen, rpl^h . Chitinhäutchen der Platte. Vergr. 235 $\times$.

bis sie das Bild bieten, das wir in Abb. 52 a sehen. Hier sind Geruchsendplatten (gr fl) von innen gesehen dargestellt. Sie zeigen an der Basis eine kreisförmige Oeffnung, in welche die Nervenfaser eintritt. Die Ringversteifung ist hier besonders stark. Den feineren Bau zeigt Abb. 52 b. Im Vergleich zu den Schalencoenobiten (Harms 1929, Taf. 7, Abb. 15) ist der Bau der Platten bei *Birgus* sehr viel vollkommener geworden. Der Längsschnitt (Abb. 52 b) zeigt, daß die Platten aus je einem Zylinder mit einer Ringversteifung bestehen (rpl.^{1, 2}), die parallel zur Antennulenfläche wie abgeschnitten erscheinen. Diese Schnittfläche (rplh) zeigt ein hauchdünnes Chitinhäutchen.

Während bei den Schalencoenobiten Drüsen spärlich und fast nur an der Basis der Geruchsflagellen vorkommen, sind sie bei *Birgus* reich entwickelt. Dadurch wird die Geruchsleiste stets feucht erhalten und so für die Wahrnehmung der Geruchsqualitäten in der Luft funktionsfähig gemacht.

β) Das statotonische Organ.

Für die Schalencoenobiten und *Birgus* zeigte ich (1929), daß die Statocyste der eben metamorphosierten Tiere im Grundaufbau noch die gleiche ist wie die der Paguriden und Thalassiniden (Abb. 53 a). Sie befindet sich an der Basis der Antennula. Die Oeffnung der Statocyste nach außen ist noch mit Deckhaaren bestanden (Harms 1929, Abb. 41). Bei weiteren Häutungen werden diese Haare zu den von Kinzig (1918) erwähnten, fünf bis sechs braunen, zahnchenartigen Chitinhöckerehen an der lateralen schlitzförmigen Oeffnung. Die Höcker sind dunkelbraun gefärbt und sehr spröde. Sie werden in der Hauptsache von dem verdickten Grenzwall des Chitins gebildet und sind besonders in der basalen Region stark ausgehöhlt. Stränge von rosettenartig zusammengefügtten Zellen ziehen in ihre Höhlung hinein. Nach außen hin ist die Statocyste durch das Aneinanderlegen der Ränder der schlitzartigen Oeffnung ganz geschlossen, ohne daß jedoch eine Verschmelzung derselben eingetreten wäre. Der feine Oeffnungsspalt liegt längs der scharfkantigen proximalen Ausstülpung der lateralen Dorsalwand der Antennula. Median von diesem Spalt und von der Ausstülpung befindet sich eine halbmondförmige, lichtdurchlässige Stelle in der sonst undurchsichtigen Antennulenwand (Abb. 53 b, c, ty). Es handelt sich hierbei um eine sehr dünne Hautduplikatur, die sich in die Stato-

cyste fortsetzt. Auf Schnitten bemerkt man, daß diese Membran eine lockere chitinöse Zusammensetzung hat und sich im Gegensatz zu dem übrigen Chitin sehr wenig färbt. Während nun diese Membran bei allen Coenobiten, mit Ausnahme von *Clupeatus*, schwach ausgeprägt ist, nimmt sie bei letzterer Form, besonders aber bei *Birgus* (Abb. 53 c, ty), stark an Größe zu. Die Genese dieser Membran, die ich als Tympanum bezeichnen möchte, ist in der *Clupeatus*-Reihe gut zu verfolgen. Bei *Clupeatus* gibt es zwei Formenkreise, einen Strandkreis und einen Inlandkreis. Letzterer lebt auf dem trockenen Korallenvorland der Molukken bis zu 80—100 m Höhe. Er kommt ferner auf den Granithöhen von Poeloe Berhala, einer Insel in der Straße von Malakka, vor. Die Strandform, die in der feuchten Ebbezone lebt, unterscheidet sich von der Inlandform in einer Reihe von Organen, die durch den Uebergang vom Wasser- zum Luftleben abgeändert wurden. Wenn wir das Basalglied der Antennula der Strandform betrachten, so bemerken wir, daß das Deckhäutchen der Statocyste einfach eine verbreiterte Fortsetzung der

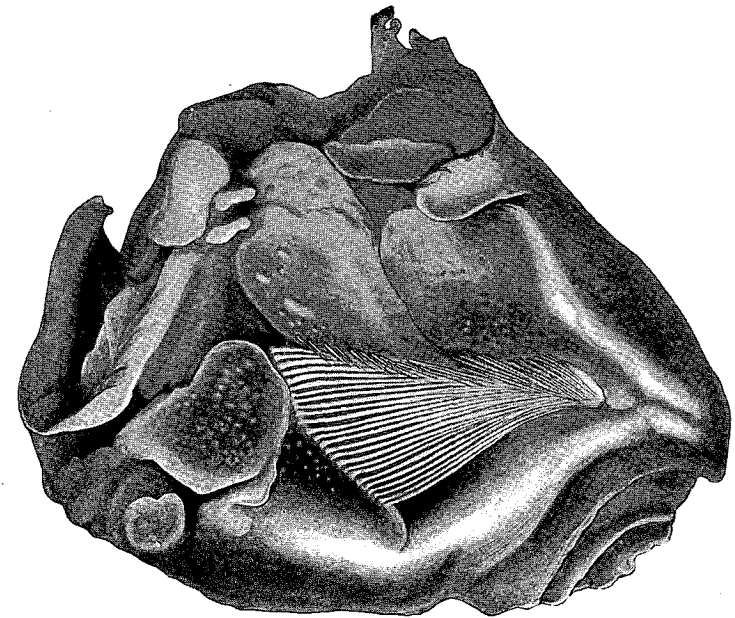


Abb. 53. a. Statocyste von *Thalassina anomala*. Vergr. 26 ×.

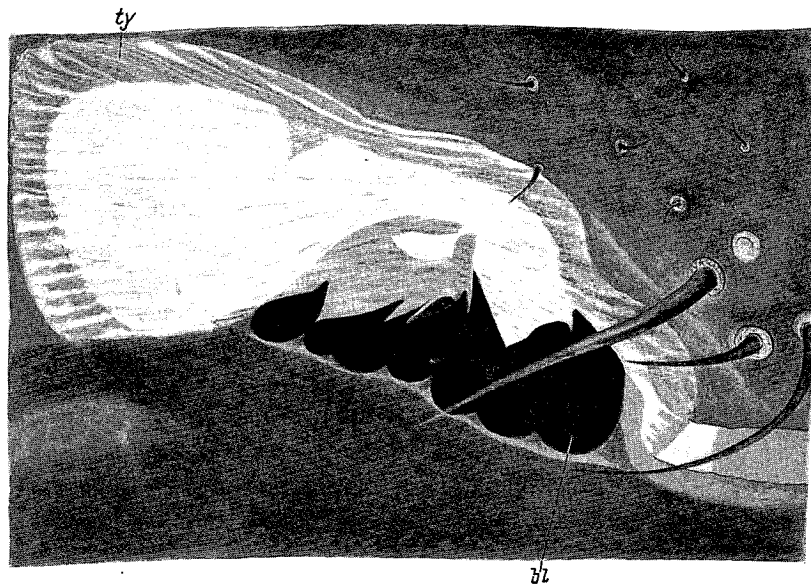


Abb. 53. b. Statocyste von *Coenobita clupeatas*. bl kolbige Stiften, ty Tympanum. Vergr. 60 $\times$.

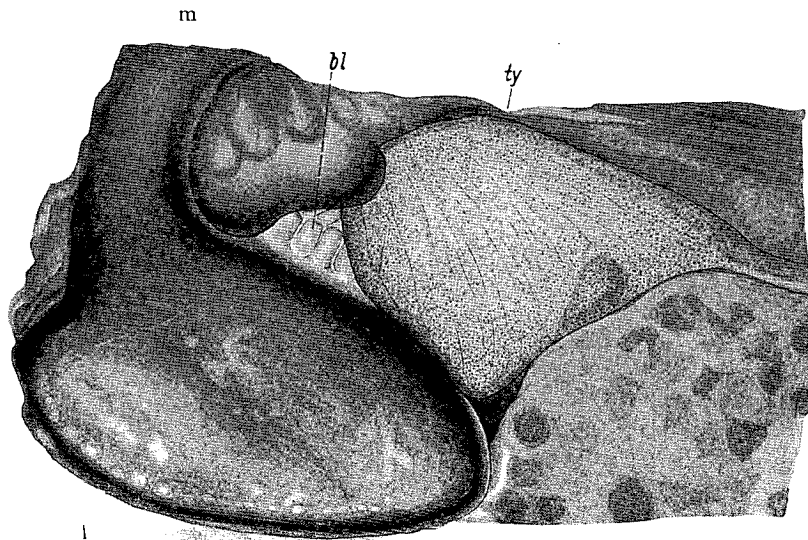


Abb. 53. c. Statocyste von *Birgus latro* von außen. ty Tympanum, bl blasige Knöpfchen, m median, l lateral. Vergr. 20 $\times$.

medialen, dorsalen Naht im Chitin ist, die sich über der Statocyste etwas verbreitert. Die Chitinhöckerchen sind noch ziemlich lang und konisch zugespitzt. Vergleicht man damit die Inlandform, so fällt bei dieser sofort auf, daß hier die Naht geschlossen ist. Das Deckhäutchen hat sich wesentlich vergrößert und kann schon als Tympanum bezeichnet werden, da es eine echte, dünne, vibrierende Membran über der Statocyste ist. Die Chitinhöckerchen sind stumpf-konischer geworden, auch der Zugangspalt zu den Statocysten ist wesentlich enger.

Wir haben also bei *Birgus* schon rein äußerlich einen großen Fortschritt in der Bildung des Tympanum und des Verschlusses der Statocyste gegenüber den Inland-Clupeatus- und noch mehr gegenüber den Strand-Clupeatus-Formen (Abb. 53). Während bei letzteren das Tympanum eine Membran ist, die lediglich bis an die braunen Spitzkegel heranreicht (Abb. 53 b), wird diese bei *Birgus* in die Tiefe des dreieckigen, verengten Spaltes gelagert, wobei nach außen hin noch Wülste mit weiten Hohlräumen zum Verschuß dienen. Die Kegelhöcker werden weichhäutig und stark behaart. Bei Coenobiten ist die Behaarung nur spärlich, auch sind die Haare viel kürzer als bei *Birgus* und, äußerlich betrachtet, kaum sichtbar. Die Reste der medianen Zaunhaare am Spalt, die bei den Coenobiten noch erhalten sind (Abb. 53 b), sind bei *Birgus* gänzlich geschwunden.

Auch die Statocyste selbst ist bei *Birgus* weiter differenziert. Schon bei Lupenpräparation fällt es auf, daß hier zwei Säcke statt eines vorhanden sind: ein glattwandiger, der proximal gelegen und mit Luft erfüllt ist (Abb. 54 st), und ein mehr weichhäutiger, stark gerippter und gefalteter, der etwas lateral und distal von ersterem im Basalglied der Antennula liegt (Abb. 54 tys).

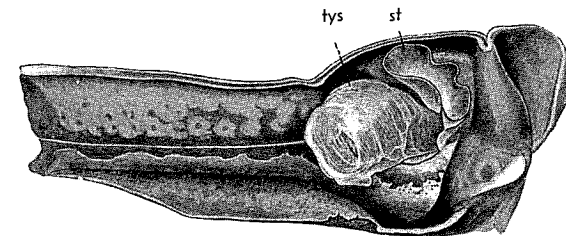


Abb. 54. Die Statocyste von *Birgus* dorsal in der Aufsicht zur Darstellung gebracht. st Statocyste, quer durchschnitten. tys Tympanumsack. Vergr. 5 $\times$.

Der luftgefüllte Sack ist der Statocyste der Schalencoenobiten homolog zu setzen. Er ist allerdings stärker chitinisiert, seitlich etwas mehr proximo-distal komprimiert und seine ventrale Hälfte nach der Medianseite umgebogen (Abb. 54 st). Statische Haare und Haken sind, wenn auch spärlich, vorhanden. Der distale, quer gefaltete Sack ist weich und mit lockerem Chitin ausgekleidet, er enthält neben einem Sekret geformte Körper, die statolithenähnlich aussehen. Merkwürdig ist es, daß dieser Sack fast stets mit dicht gelagerten, jugendlichen Nematoden ausgefüllt ist, die sich an dem lockeren Chitin festheften und in regelmäßigen Lagen verpackt sind. Sie ernähren sich offenbar von dem Sekret des Sackes. Bemerkenswert ist, daß bei *Coenobita clupearatus* die Anlage dieses Sackes als sekundäre Ausstülpung der Statocyste unter dem Tympanum schon angebahnt ist. Die Ausstülpung ist hier von einem hohen Epithel ausgekleidet. Ueber die Bedeutung des statotonischen Organes läßt sich noch nichts Abschließendes sagen.

Da *Birgus* ein Stridulationsorgan besitzt, so muß ihm wohl auch eine, wenn auch primitive Fähigkeit, Schallwellen wahrzunehmen, zugesprochen werden. Für die Hörfunktion ist wahrscheinlich das statotonische Organ in Betracht zu ziehen. Beim *Birgus*-Fang gehen die Eingeborenen nicht nur lautlos barfuß, sondern sie vermeiden selbst das Sprechen. Auch an meinen, in Gefangenschaft gehaltenen Tieren, war stets zu beobachten, daß sie auf leichte Erschütterungen reagierten, d. h. mit Fressen aufhörten und flüchteten. Dagegen habe ich nie eine Reaktion auf irgend welche Töne, selbst auf sehr laute, festgestellt. Allerdings waren zu diesen Versuchen nicht die nötigen feineren technischen Hilfsmittel vorhanden.

Am Statocystenglied der Antennula von *Birgus* befindet sich ferner ein eigenartiges Gebilde, das, gegenüber dem Tympanum etwas nach der Mediane zu verschoben, gelegen ist. Äußerlich erscheint es dem bloßen Auge als ein dreieckiger Spalt. Es führt in eine chitinige Cyste, in der sich kurze, starre Sinneshaare befinden. Ueber die Funktion dieses Organes, das nur bei *Birgus* vorkommt, ist mir nichts bekannt.

γ) Die Augen

Die Anomuren haben Facettenaugen. Diese sind sowohl für das Sehen im Wasser als auch in der Luft geeignet. Einrichtungen zur Akkommodation für beide Medien fehlen. Das Auge hat von den Paguriden an über die Coenobiten bis zu *Birgus* nur insofern eine Vervollkommnung erfahren, als die Augenfläche größer geworden ist.

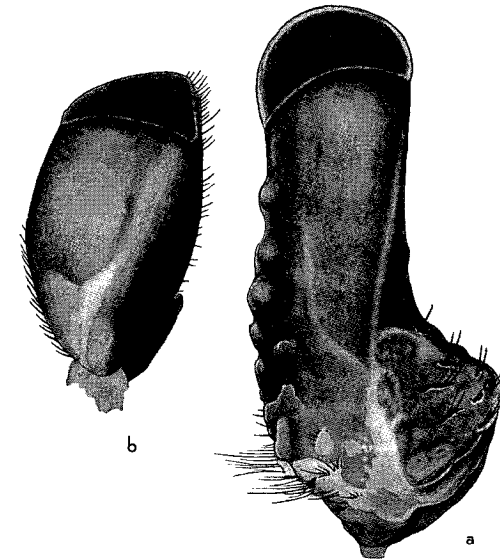


Abb. 55. a. Totalbild des linken Augenstieles von *Birgus latro* von der Seite. Vergr. 5×.

Abb. 55. b. Totalbild des linken Augenstieles von *Coenobita clupearatus* von der Seite. Vergr. 5 ×.

Wie starke Unterschiede die Facettenaugen von *Birgus* und *Coenobita clupearatus* betreffs ihrer Größe aufweisen, zeigen Messungen, die an den Augen, wie in Abb. 55 a, b dargestellt, vorgenommen wurden. Bei *Coenobita clupearatus* beträgt die Cornealfläche etwa 6 qmm, bei einem gleich großen *Birgus* dagegen etwa 15 qmm. Bei sehr großen Palmendieben ist die Oberfläche noch größer, wobei jedoch die Facetten an Zahl nicht merklich zunehmen. Ein überraschender Befund ergibt sich, wenn man die Zahl der Ommatidien von *Birgus*

im Vergleich zu denen von *Coenobita clupeatu*s feststellt. Bei letzteren kommen auf eine Fläche von 0,0505 qmm 25 Ommatidien, bei *Birgus* nur 16. Das ganze Auge enthält bei *Clupeatu*s etwa 3000 Ommatidien, bei *Birgus* 4800. (Die Fehlergrenze der Messungen beträgt etwa $\pm 15\%$).

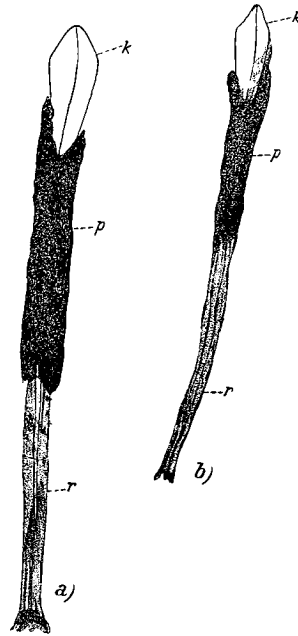


Abb. 56. a. Augenkeil von *Birgus latro*. k Kristallkegel, p Pigment, r Rhabdom. Vergr. 155 $\times$.

Abb. 56. b. Augenkeil von *Coenobita clupeatu*s. K Kristallkegel, p Pigment, r Rhabdom. Vergr. 155 $\times$.

Aus diesen Messungen geht hervor, daß die Cornealoberflächen sich wie 1 : 2,5 verhalten, daß aber die Zahl der Ommatidien sich nur wie 1 : 1,6 verhält, d. h. die Zahl der Einzelaugen von *Birgus* ist pro Quadratmillimeter beträchtlich geringer als diejenige von *Clupeatu*s, da bei *Birgus* die Ommatidien größer sind als bei *Clupeatu*s (Abb. 56 a, b).

Das Bild-Sehen wird, wie auch sonst bei Facettenaugen, nur gering entwickelt sein und nur auf kurze Entfernung in Betracht kommen

f) Fortpflanzung und Brutpflege.

Die Paguriden und die Coenobiten haben die gleiche Art der Brutpflege. Die befruchteten Eier werden in Büscheln an den Oostegiten befestigt, wobei die Tiere in der Schneckenschale bleiben. Sobald das Zoëastadium erreicht ist, werden die Larven zur weiteren Entwicklung in das Meer gebracht. Die Zoëa wandelt sich in die Metazoëa, diese in die Glaucothoë um, die durch Vermischung von larvalen Merkmalen und solcher des erwachsenen Tieres allgemeine Macrurencharaktere zeigt und als *Thalassinastadium* bezeichnet werden kann.

Die Metamorphose von *Eupagurus* beginnt schon, bevor eine Schneckenschale angenommen ist. Innerhalb von 24 Stunden nach der letzten Larvenhäutung geht das Tier in eine Schneckenschale hinein. Die Leber, die Sexualzellen, die grünen Drüsen werden jetzt ganz oder teilweise in das Abdomen hineinverlagert, das arterielle System des Abdomens wird abgeändert, die Muskeln und Pleopoden degenerieren. Der gesamte Körperbau bekommt die Merkmale des erwachsenen Tieres, bevor die *Glaucothoë*-periode zu Ende geht.

Bei *Birgus* müßte man nun eine Abänderung der Brutpflege deshalb erwarten, weil die Schneckenschale zum Schutz für die Eier am Abdomen fehlt. Trotzdem bleibt alles wie bei seinen Vorfahren. Auch bei *Birgus* werden die Eier an den Oostegiten befestigt und entwickeln sich hier bis zur Zoëa (Taf. I, Abb. 1a—c). Sie müssen allerdings sorgsamer gepflegt werden, weil sie ohne den Schutz der Schneckenschale leichter austrocknen können. Um das zu verhindern, werden sie von Zeit zu Zeit mittels des 5. Beinpaars mit Wasser und Drüsensekret benetzt. Dadurch, daß bei *Birgus* das Abdomen untergeschlagen getragen wird, liegen die Eimassen außerdem zwischen Cephalothorax und Abdomen etwas geschützt. In den Monaten Januar-Februar wandern die Weibchen auf der Weihnachtsinsel mit ihren Eiern an die Küste. Sobald das Zoëastadium (Taf. I, Abb. 1a—c) erreicht ist, gehen die Weibchen (wohl immer nachts) an das Meer, um die Zoëen abzuschütteln. Dieser Vorgang konnte beobachtet werden und spielt sich folgendermaßen ab: Das Weibchen ergreift in der Spülzone mit den Beinen einen Stein, der bei abziehendem Wasser

etwas aus dem Meer hervorragt. Sowie die Spülwelle kommt, die das Tier eintauchen läßt, bewegt das Weibchen das Abdomen klopfend dorsoventral, wobei die Zoëen ins Wasser gelangen. Hier entwickeln sie sich in drei bis vier Wochen zu Metazoëen. Es werden vier aufeinander folgende Zoëastadien gebildet, genau wie es nach Thompson bei *Eupagurus* der Fall ist. Man bekommt die *Birgus*-Larven aus dem Meer nur nachts, wenn man bei Blendlaternenlicht mit dem Planktonnetz fischt. Das fünfte Entwicklungsstadium ist die *Postzoëa* oder *Glaucothoë* (Taf. I, Abb. 2a, b). Diese Larve ist dadurch schon eindeutig als zu *Birgus* gehörig zu erkennen, daß ihr Cephalothorax durch eine Querlinie in Kopf- und Lungenabschnitt getrennt ist. Außerdem ist durch die Lage der beiden medianen Lungengrenzfalten schon das für *Birgus* charakteristische sanduhrförmige Stück angedeutet. Ferner sind auch die Tergite der Abdominalsegmente, besonders der erste, schon deutlich als schmale Platten zu erkennen.

Wie die Paguriden und Coenobiten verläßt auch *Birgus* auf diesem Stadium das Meer. Er sucht in der Litoralzone winzige Schneckenschalen oder auch kleine hohle Korallenstückchen, um in diesen sein Abdomen zu bergen. So geschützt, gehen nun die winzigen Tiere aufs Trockne. Das Herankommen eines solchen Schwarmes konnte an einem Vormittag bei Ebbe (24. 3. 33) eingehend beobachtet werden. Die jungen Tiere wanderten landeinwärts und verkrochen sich in Fels- und Erdspalten, wo sie nur noch sehr schwer aufzufinden waren, während man sie auf ihrer Wanderung zu Tausenden sammeln kann. Kurz nachdem die Larven aus dem Meer gekommen sind, verlassen sie ihre Schalen noch leicht, und laufen oft frei herum. Da sie jetzt noch vollkommen symmetrisch sind — im Gegensatz zu den Paguriden — und abdominale Extremitäten besitzen, sind sie noch imstande, durch dorso-ventralen Schlag des Abdomens zu schwimmen. Man könnte dieses Stadium am besten wohl als *Thalassinastadium* bezeichnen (Taf. I, Abb. 2a, b). Vergleiche mit *Thalassinia* (Taf. I, Abb. 3a, b)!

In der Schneckenschale werden die Tiere nach mehreren Häutungen vollkommen asymmetrisch (Taf. II, Abb. 7a, b). Die Abdominalextremitäten verschwinden bis auf das letzte Paar restlos. Daneben bilden sich Lungen und Luft-Sinnesorgane heraus. Auf dem trockenen Boden nehmen die Tiere als zweite

Schneckenschale die einer luftlebenden Schnecke (*Truncatella*) an (Taf. III, Abb. 11), die auf der Küstenterrasse ziemlich häufig zu finden ist. Werden die Tiere größer, so nehmen sie Schalen von *Leptopoma mouhoti*, *Melampus luteus* und *castaneus*, *Succinea listeri* an. Da aber der Bestand an Lungenschnecken auf der Weihnachtsinsel nur spärlich ist, und auch keine großen Schnecken vorkommen, so muß *Birgus*, falls er nicht in das Binnenland verschleppte Meeres-Schneckenschalen findet, schon frühzeitig zum Freileben übergehen. Auf den Molukken verläßt er die Schale bei einer Carapaxlänge von 10—12 mm. Die größte Schale, die er dort bewohnt, hat 30—40 mm Achsenlänge. Auf der Weihnachtsinsel hat die größte Schneckenschale eine Achsenlänge von nur 15—20 mm, so daß die Tiere bereits bei einer Carapaxlänge von 6—9 mm zum Freileben übergehen müssen. Die Tiere werden jetzt wieder fast symmetrisch (Taf. II, Abb. 8, rechts). Da ich noch eine Anzahl Tiere dieses Stadiums in Tübingen halte, so werde ich ihre weitere Entwicklung zur freilebenden Form noch eingehender beobachten können.

Die kleinsten freilebenden Tiere, die ich auf den Molukken fand, waren $\frac{1}{2}$ Jahr alt und hatten eine Carapaxlänge von 10—12 mm, diejenigen von der Weihnachtsinsel waren etwa 14 Monate alt und hatten eine Carapaxlänge von 26—28 mm. Letztere hatten aber schon ein Jahr lang ohne Schneckenschale gelebt. Im Verlauf der weiteren Entwicklung fällt vor allem die Größenzunahme der Lungendecken und das Wachstum des vierten Extremitätenpaares auf. Letztere werden von rudimentären Extremitäten, die zum Festhalten der Schneckenschale dienen, wieder zu richtigen Gehextremitäten. Während die Coenobiten auf zwei Paar Beinen laufen, wobei sie sich der Scheren als Stütze bedienen, hat *Birgus* außer den Scheren drei Paar Gehbeine. Beim Weibchen bilden sich von einer Carapaxlänge von 10 mm an wieder die linksseitigen Abdominalextremitäten zu Oostegiten heraus, die auch für die Coenobiten typisch sind. Bei *Coenobita clupeatatus* hat merkwürdigerweise auch das Männchen Oostegiten.

Im Individualzyklus von *Birgus* haben wir also, wohl einzig dastehend, eine unverfälschte Wiederholung der Phylogenie (Taf. I, II). Kein Vorstadium wird übersprungen. Der Systematiker würde stets ein Schneckenschalen-Stadium von *Birgus* als Coeno-

biten bestimmen müssen (Taf. III). Hieran zeigt sich besonders klar, daß die Art nur durch Berücksichtigung des ganzen Individualzyklus bestimmt werden kann. *Birgus* ist schon ein echter Variotyp, zeigt aber noch wesentliche Anklänge an einen Paratyp, denn sehr viele Merkmale in seiner Entwicklung sind Umwelt-bedingt, und erst wenige wichtige Züge sind schon genotypisch geworden.

g) Schlußfolgerungen.

Das große Naturexperiment einer konsekutiven Adaption liegt also bei der Differenzierung der Wasserpaguriden zu *Coenobiten* und zu *Birgus* besonders eindeutig vor. Folgende Grundtatsachen müssen wir dabei analysieren:

Kausalität.

Wenn wir biologisch von Ursache und Wirkung sprechen, so ist dies nicht mechanisch zu fassen. Das Tier hat ein Gedächtnis und ein Wahlvermögen, so daß eine Ursache, die ihm schädlich werden könnte, durch verschieden einzuschlagende Wege wirksam kompensiert werden kann. Dabei braucht zunächst gar nicht an irgend welche Abänderungen morphologischer Art gedacht zu werden. Diese sind sogar immer sekundär. Wir können jedem Tier einen Willen zur Aufrechterhaltung der Existenz, auch unter veränderten Umweltbedingungen, zuschreiben. Zum Willen oder Wahlvermögen kommt immer ein primitives Gedächtnis und Vorstellungsvermögen hinzu: Eigenschaften, die jedem Lebewesen, z.B. schon einer Amöbe, zuzuschreiben sind. Unter diesen Voraussetzungen können wir über die Kausalität der Lufttierwerdung bei *Coenobiten* und *Birgus* heute schon manches aussagen.

Die Paguriden sind litorale Formen. Werden sie nun durch Hebung des Korallenbodens oder des Mangroveschlamms gezwungen, außerhalb des Wassers zu leben, so liegt als Ursache zur Luftanpassung zweifellos die erzwungene veränderte Umwelt vor. So gibt es heute noch Sumpfcoenobiten (*Clibanarius striolatus*), Feuchtluft- und Trockenluftcoenobiten. Alle aber machen noch bei der Metamorphose, jetzt allerdings genotypisch bedingt, den Schritt vom Wasser- zum Luftleben durch. Die

Landhebung allein ist aber keine ausreichende Ursache für die Luftanpassung, denn die beweglichen Paguriden konnten sich leicht in der Mangrove oder in den trockengelegten Korallenbänken eingraben und so in seichtem Grundwasser weiterleben, um bei einer größeren Flut wieder ins Meer zurückzukehren. Nun ist aber dieses Grundwasser, wie unsere Messungen ergeben haben, O₂-frei, so daß die Tiere gezwungen wurden, wie die Thalassiniden an der Grenze zwischen Wasser und Luft zu leben, um so aktiv das O₂-freie Atemwasser mit dem Sauerstoff der Luft mischen zu können.

Haben nun die Ursachen, Landhebung und O₂-Mangel im Grundwasser, die Paguriden gezwungen, Lufttiere zu werden, was ihnen durch den Schutz vor Austrocknung in der Schnecken- schale sehr erleichtert wurde, so kommen jetzt weitere Ursachen zur Neuanpassung hinzu. Die an der Küste lebenden Formen finden noch fast die gleiche Nahrung wie die Meerespaguriden; die landeinwärts wandernden Formenkreise dagegen sind auf Landnahrung, Früchte und gelegentlich tote Tiere, angewiesen. Die an der Küste lebenden Arten sind wegen Mangel an fetthaltiger Nahrung meist klein, während die weiter landeinwärts lebenden Formen erheblich größer sind. Diesen Unterschied zeigt ein Vergleich der *Coenobiten* von den kleinen Koralleninseln in der Emmabucht von Padang (Sumatra) mit denjenigen älterer Inseln. Auf ersteren finden die *Coenobiten* fast nur angeschwemmte Nahrung, da abgesehen von einigen Kokospalmen und *Ipomoea pes-caprae* auf ihnen kaum Vegetation vorhanden ist, und außer wenigen angeflogenen Insekten auch keine anderen Tiere vorkommen. Die in ungeheuren Mengen vorhandenen *Coenobiten* (*C. rugosus*) sind nur sehr klein, mehr als 1 cm Carapaxlänge besaß kein Tier. Auf älteren und stärker bewachsenen Koralleninseln werden die *Coenobiten* beträchtlich größer, weil hier mehr Nahrung, besonders fettreiche Kohlehydrate, vorhanden ist. Allerdings ist die Größenzunahme der *Coenobiten* zunächst durch die Größe der verfügbaren Schnecken- schalen bedingt. Bei ihrer Wanderung landeinwärts finden die Tiere reichlich Nahrung, so daß sie stark wachsen. Dadurch wird es schwierig und schließlich unmöglich, passende Schnecken- schalen zu finden, zumal im Indischen Archipel die Landschneckenfauna nur spärlich vertreten ist.

Damit fängt die neue Phase des freilebenden Tieres an, wie

sie auch *Birgus latro* zeigt. Die großen freilebenden Clupeaten sind ja *Birgus* schon sehr ähnlich, auch ihr Abdomen ist untergeschlagen, nur fehlt ihnen noch die Ausbildung der Tergite als Schutzpanzer. *Birgus latro* hat, in Konvergenz zu *Clupeatus*, seinen Riesenwuchs durch Spezialisierung auf Pandanusfrüchte, vielleicht auch auf Kanariennüsse, erreicht. Von beidem lebt er heute noch ausschließlich auf der Insel Temoe (Tahiti), wo es keine Kokospalmen gibt (Saurat [1905]). Im übrigen wird *Birgus* als Allesfresser auch sonst noch vieles nehmen, was er findet, vor allem Fleischnahrung. Die beste Nahrung für *Birgus* scheint aber die Kokosnuß zu sein, von der er den größten Fettspeicher im Abdomen anlegen kann. Die größten Tiere findet man daher immer in gut gedeihenden Kokospflanzungen. Ist die Nahrung reichlich, so erfolgt Riesenwuchs.

Diese Ursachen des Uebergangs zum freilebenden Tier ohne Schale, welche in der Reihe der Coenobiten leicht zu untersuchen sind, lassen sich nun auch experimentell setzen. Ich hatte dazu *Coenobita clupeatus* verwandt, die ich seit 1½ Jahren im Warmhaus im Tübinger Institut halte. Füttert man diese Tiere reichlich mit fetthaltiger Nahrung, wie Kokosfett und Kokosnuß, und als Beigabe mit Reis, Knochenmehl und gelegentlich auch Fleisch, so lassen sich zunächst häufiger Häutungen beobachten als normalerweise, d.h. die geschlechtsreifen Tiere wachsen noch weiter. Nimmt man nun die Tiere in dem Moment, wo sie während der Häutung ihre Schneckenschale verlassen, aus dem Terrarium heraus, und setzt sie in einen Behälter mit 98—99 % Luftfeuchtigkeit, so erhärtet hier ihr Panzer. Man muß ihnen aber die alte Exuvie mitgeben, damit sie dieselbe für die Kalkeinlagerung im neuen Panzer fressen können. Diese Tiere machen während des Erhärtungsprozesses des Chitinpanzers eine Reihe von Veränderungen durch, die sie befähigen, nun frei auf dem Lande, bzw. in selbstgegrabenen Höhlen zu leben. Die sonst flachen Augentiele werden mehr rundlich, ähnlich wie bei *Birgus*. Ihre Branchiostegiten verbreitern sich seitlich und hinten und bedecken jetzt die freiliegenden Kiemen vollständig. Die Tergite nehmen an Breite zu und bekommen Chromatophoren. Das Abdomen wird verkürzt und unter dem Körper eingeschlagen getragen. Bei oberflächlicher Betrachtung läßt sich jetzt solch ein Tier kaum von einem gleich großen *Birgus* unterscheiden, namentlich, wenn es die zweite Häutung

freilebend durchgemacht hat. Die Plastizität während der Häutung ist ein weiteres, sehr wichtiges Kausalmoment für Neuanpassungen bei den Coenobiten. Die hier kurz skizzierten Experimente lassen sich nun allerdings in Europa nicht weiterführen, weil die Schwierigkeiten des Klimas zu groß sind. In den Tropen dürften sie aber aussichtsreich sein.

Wirkung.

Wenn nun alle diese Ursachen: Wasserentziehung, Nahrungswechsel, Zwang inschwerer Schale an Land zu gehen, Mangel an genügend großen Schneckenschalen, gegeben sind, so lassen sich eintretende Wirkungen leicht dazu in Beziehung bringen. Sie liegen in der Richtung der konsekutiven Adaption, wie sie schon vorstehend geschildert wurden: Erwerb neuer Respirationsorgane (bei *Birgus* einer „Lunge“), Luftsinnesorgane, besonders Chemo-, Tango- und Statoreceptoren, Verschuß der Schale durch die linke Schere und den zweiten Gehfuß. Werden bei starkem Wachstum die Schalen zu klein, so steckt nur noch das Abdomen in der Schale. Alle Extremitäten aber platten sich ab, so daß sie den aus der Schale herausschauenden Carapax wie ein Schuppenpanzer decken. Wird das Tier schließlich freilebend wie *Birgus*, so bekommt jetzt auch das untergeschlagene Abdomen stark chitinierte Schilder, so daß das Tier jetzt auch ohne Schale geschützt ist. So kommt es auch, daß *Birgus* sich ohne Schaden von ziemlich hohen Standorten, wie Bäumen usw. herunterfallen lassen kann.

Wir haben also als Wirkung eine gerichtete konsekutive Adaption, die zur Luftanpassung führte und heute noch individuell bei allen Arten durchlaufen wird. Progressiv konsekutiv ist die Formenreihe der Coenobiten auch noch heute, weil ihre Entwicklung noch nicht abgeschlossen ist. Immer muß wieder die Metamorphose am Strand erfolgen, weil die Luftanpassung noch nicht völlig genotypisch bedingt ist, sondern zum Teil gerichtet, durch aktive Einstellung zum Medium, erfolgt.

Bedingung.

Die Möglichkeit, daß sich ein Tier, wenn auch zunächst nur im individuellen Lebensablauf, unter Abänderung wichtiger Organe

an ein verändertes Medium anpassen kann, ist nur durch die Plastizität gegeben. Während jeder Häutung befindet sich das Tier in einer sensiblen Periode. Das zeigen die Paguriden und Coenobiten besonders eindeutig, sowohl bei der Neu Anpassung an linksgewundene Schalen im Meer, als auch bei erzwungenem Leben ohne Schalen auf dem Lande. Ferner erweisen sie ihre Plastizität im Riesenwachstum, wodurch ihnen die Schnecken schalen zu klein werden. Auch *Birgus* verliert die durch die Schnecken schale bedingte Asymmetrie, wenn er diese verläßt. Nach jeder Häutung werden die Tiere den erwachsenen ähnlicher, sie wiederholen also in Etappen die phylogenetische Reihe, wie das *Birgus* besonders schön zeigt: *Zoëa* > *Glaucothoë* > *Paguridenstadium* > *Coenobitenstadium* > *Birgus*. Eine Mutation ist hier unmöglich anzunehmen. Alle Abänderungen sind zunächst nur phänotypisch, durch konsekutive Adaption bedingt. Die Schnecken schale formt bei Paguriden und Coenobiten die Gestalt, es entstehen zunächst Dauermodifikationen, die schließlich bei langandauerndem gleichen Ablauf genotypisch werden können, wie das die geringe Asymmetrie des Abdomens vor der Annahme der Schnecken schale zeigt. Auch bei *Birgus* ist die genotypische Anlage für die Asymmetrie des Abdomens noch vorhanden; sie wird aber durch Freileben überwunden und ist bei erwachsenen Tieren nur noch leicht angedeutet.

In der Plastizität der Anomuren ist also bei dem Zweig der Paguriden eine Bedingung gegeben, durch welche sie (z. B. in der Schnecken schale) in konsekutiver Anpassung zur Asymmetrie befähigt werden. Die Umwelt ändert sich ohne Rücksicht auf Tiere und Pflanzen, diese passen sich also nicht aktiv an, sondern werden angepaßt. Wichtig ist es nun aber weiter, daß die Tiere dabei nicht nur passiv bleiben. Sie haben ja in gewisser Breite ein Wahlvermögen für die geeignete Umwelt, können also schließlich Triebänderungen erwerben. Alles das geht mit ihrem Systemerhaltenden Trieb, auch unter veränderten Umweltbedingungen, einher.

Die Anomuren haben z. B. wie viele Tiere einen Grab- und Verstecktrieb. Der Grabtrieb wird dann entstehen und vervollkommen werden, wenn ein Versteck nicht schnell zu finden ist, ein weicher Untergrund aber die Möglichkeit bietet, durch Grabbewegungen der Extremitäten in ihm Schutz zu suchen. Der Verstecktrieb ist es gewesen, der die Paguriden dazu führte, sich an

Schnecken schalen anzupassen: an gerade, rechts- und selten auch an linksgewundene. Junge *Glaucothoë* werden es gewesen sein, die in winzigen Schalen Schutz suchten, wie das noch heute bei allen Paguriden, auch bei luftlebenden, der Fall ist. Der Vorteil für das Tier liegt auf der Hand: es kann sein Versteck dauernd mit sich herumtragen und ist so ständig geschützt. Die Schwierigkeit dabei ist nur, daß nach jeder Häutung eine neue, größere Schale gesucht werden muß. Wir müssen hierbei schon früh ein aktives Wahlvermögen für das Passende annehmen. Da dem Tier in der litoralen Korallenzone reichlich Schnecken schalen aller Größen zur Verfügung stehen, so hieße es die tierische Intelligenz unterschätzen, wenn man nicht annähme, daß die Schnecken schale für die Dauer als leicht erreichbarer und günstiger Schutz gewählt würde. Das Leben in der Schale erleichtert den Uebergang vom Wasser- zum Luftleben. Alle Paguriden können ihre Schale zum Schutz gegen Austrocknung ziemlich fest verschließen. Geraten nun Paguriden in eine wasserfreie Zone, z. B. bei Ebbe auf trockengelegten Korallenstrand, so werden die Tiere sich zunächst in übriggebliebene Wasserlöcher zurückziehen, trocknen diese aber auch aus, so verkriechen sie sich zum Schutz vor Austrocknung in ihre Schale, bis wieder Wasser kommt. Da in der Schale Wasser zurückgehalten wird, kann das Tier durch Hautatmung weiter existieren. Bei eintretendem Hunger wird es, zunächst nur auf kurze Perioden, den Carapax aus der Schale herausstrecken, um zu fressen. In der tropischen litoralen Zone ist an Nahrung kein Mangel. Ein Paguride wird schließlich auch aktiv zum Strand wandern, um wieder neue Feuchtigkeit in die Schale aufzunehmen. So wird das Zusammenspiel der durch die Umwelt erzwungenen Triebänderungen in Verbindung mit dem freien Wahlvermögen des jeweils besten Lebensraumes das Tier allmählich zum Lufttier werden lassen. Wir können das bei den Coenobiten und bei *Birgus* Schritt für Schritt verfolgen. Wahlvermögen und Triebänderungen sind aber nur in Verbindung mit der Plastizität wirksam. Neuangepaßte Lufttiere müssen ihren Wasserbedarf an Süßwasser decken können. Dies setzt voraus, daß die starre Isotonie mit dem Meerwasser überwunden und eine Homoiosmie ($\Delta = -1,46^\circ$) erreicht wird.

Folge

von Ursache, Wirkung und Bedingung ist nun, wie schon einmal

gesagt, eine Dauermodifikation oder ein Phänotypus, der gefestigt wird durch eine determinative Anbahnung der Reaktionsabläufe für die phänotypischen Neuanlagen. Es erfolgt so eine Bindung zwischen neuerworbenen Genen und realisierenden Faktoren. Nunmehr ist die Umwelt für die Realisation nicht mehr allein maßgebend: das Tier ist eine neue gute Art geworden, wie wir sie in *Birgus latro* als Luftform sehen, der geradezu ein Schulbeispiel für die Vererbung induzierter Anlagen ist.

d) Artbildung im Süßwasser und Süßwasserschlammschlamm (Sawah) in tropischen Zonen.

Ein Vordringen in das Süßwasser beobachtet man bei allen marinen Metazoenstämmen. Dieses Eindringen scheint auch in den jüngsten geologischen Perioden noch vor sich gegangen zu sein, bzw. noch vor sich zu gehen. Bedingung ist die Möglichkeit, über Brackwasser allmählich in das Süßwasser zu gelangen. Dabei muß bei den Tieren ein Wechsel von der Isotonie mit dem Meerwasser zu einer zuerst passiven, dann aktiven Poikilosmie im Brackwasser und schließlich zu einer Homoiosmie im Süßwasser stattfinden. Weiter muß der neue Lebensraum günstig für die Einwanderer sein.

Im Individualzyklus fast aller Einwanderer wiederholt sich noch immer der phylogenetische Werdegang, weil diese Tiere ihre für den Stamm charakteristischen Larven (Anneliden: Trochophora, höhere Krebse: Zoëa usw.) in das Meer absetzen. Sehr eigenartig ist es, wie zäh die Tiere in der Brutperiode an der Wanderung zum Meer festhalten. So beobachtete man z. B., daß *Eriocheir sinensis*, die Wollhandkrabbe, bis zu 1000 km den Lauf des Jang-tse-kiang hinunter wanderte, um ihre Zoëen im Meer abzusetzen. Wie bei *Gecarcinus lagostomus* wanderten Männchen und Weibchen getrennt (Peters). Der Zyklus der marinen Einwanderer ist also: Meeresform $\rightarrow$ Brackwasserform $\rightarrow$ Süßwasserform als Reifephase. Nur in vereinzelten Fällen läuft der ganze Zyklus im Süßwasser ab. Vor allem gilt das für Süßwassertiere in abgeschlossenen Seen und in sehr langen Flußläufen.

Für die Bildung von Süßwasserformen aus Meerestieren ist die tropische Region auch wieder besonders günstig. Während man

seit dem Jungtertiär bis heute in den Flüssen der gemäßigten Zone so gut wie keine Einwanderer aus dem Meere findet, gewinnt man bei den tropischen Strömen, namentlich bei denen der Sunda-Inseln, den Eindruck, daß hier z. B. die Fische, die aus der Zeit der Landverbindung mit dem asiatischen Kontinent zurückgeblieben sind, von den jungtertiären Einwanderern allmählich verdrängt werden. An sich sollte es ebenso gut möglich sein, daß auch in der gemäßigten Zone Meerestiere in Flüsse und Seen einwandern. Weshalb das im Gegensatz zu den Tropen nicht der Fall ist, läßt sich heute nicht einmal vermuten.

In das Süßwasser sind, genau wie in das Luftmedium, mit Ausnahme der Echinodermen und Tunicaten, sowie kleinerer Tierstämme, alle Meeresstämme in mehr oder weniger großer Anzahl eingedrungen (Coelenteraten, Turbellarien, Nemertinen, Nematoden, Anneliden, Crustaceen und Fische). Während das Plankton und die sonstige Tier- und Pflanzenwelt in den tropischen Binnengewässern derjenigen der gemäßigten Zone auffallend gleicht (Feuerborn), weisen die jungen „marinen“ Einwanderer charakteristische Sonderheiten auf. Der erste, der eine Zusammenstellung von Süßwassertieren mariner Herkunft gab, war Carl Semper (1880). Max Weber (1892) hat dieser Frage ebenfalls große Bedeutung im Hinblick auf das Problem der Anpassung an das neue Milieu beigelegt. Er trennt die Süßwassertiere mit beschränktem Vorkommen und naher Verwandtschaft zu marinen Formen, die erst vor relativ kurzer Zeit eingewandert sind, von den sogenannten primären Süßwassertieren ab. Er nennt die ersteren regionale Süßwassertiere. Meines Erachtens würde man heute die Süßwassertiere am besten gliedern: in solche mit progressiver Phase im Meer und Reifephase im Süßwasser, und solche mit progressiver und Reifephase im Süßwasser. Letztere sind echte Süßwassertiere (siehe auch das Schema S. 15).

Die große Gruppe der Polychaeten kommt fast ausschließlich im Meer vor. Bis 1880 hat man sie als rein marin erklärt (Semper). (Bis dahin war nur eine Sabellide, *Manayunkia speciosa* von Leidy als Süßwasserbewohner erwähnt.) In neuerer Zeit kennen wir eine ganze Anzahl von Süßwasserpolychaeten, wobei aber wieder die Armut dieser Formen in europäischen Gewässern auffällt. (Ein Serpulide *Marifugia cavatica*, Ponorgebiet der Trebinjeica und ein einziges Archiannelid, *Troglochaetus beranecki*, aus einer Höhle in der

Westschweiz). Vielleicht ist die gleichmäßig warme Höhlentemperatur für die Erhaltung dieser Arten in Europa günstig gewesen.

Außer den eben genannten haben noch mehrere Arten der Gattungen *Nereis* und *Lycastis* Einwanderer in das Süßwasser geliefert. „Da diese beiden Gattungen zugleich marine Arten aufweisen, läßt sich die Folgerung ziehen, daß die Einwanderung ihrer Süßwasserformen erst seit einem Zeitraum erfolgt ist, der noch nicht zur Ausbildung von Gattungsdifferenzen genügte, bzw. daß sie noch heute andauert.“ (Feuerborn 1931).

Bisher sind nur 14 *Lycastiden*, wozu eine neue aus Formosa kommt (*L. longicirri*, Takahasi, 1933), beschrieben worden.

Der bestuntersuchte echte Süßwasserpolychaet ist heute *Lycastis ranauensis*, der von Feuerborn entdeckt und beschrieben wurde. Dieses Tier lebt 500 km vom Meer entfernt. Ebendort fand Feuerborn auch *Lycastopsis catarractarum* zwischen Blattachsen von *Colocasia indica* und *Musa*, nahe an Wasserfällen, wo sie einem ständigen Sprühregen ausgesetzt ist. *L. ranauensis* wurde im Abfluß des Ranausees (Süd-Sumatra) gefangen, wo sie bis zu 20 cm lang wird. Sie ist ein Schlammbewohner und atmet durch die vergrößerten Dorsalzirren ihres im Wasser oder auf der Schlammoberfläche frei liegenden Hinterendes. Die Tiere sind hermaphroditisch, ihre Eier werden am Ufer in schleimigen Massen abgelegt. Die kugeligen Eier sind sehr groß (125–135 μ Durchmesser) und dotterreich. Aus ihnen schlüpfen nach etwa 4 Tagen die *Nectochaeta*-Larven aus. Hier ist also ein vollständiger Süßwasser-Zyklus nachgewiesen worden. Für *Lycastopsis catarractarum*, die sehr klein ist (2 cm lang), kann ein solcher nur vermutet werden. Auch diese Form ist hermaphroditisch, ihre länglichen Eier erreichen die enorme Größe von 340 μ Länge und 240 μ Breite. Daraus darf wohl auf eine „abgekürzte“ Entwicklung geschlossen werden, die sich wahrscheinlich im Süßwasser vollzieht, da *Lycastopsis catarractarum* 450–500 Kilometer von der Küste entfernt lebt. Das ist wohl die weiteste Entfernung vom Meer, in der je ein Polychaet gefunden wurde. Außer *Lycastopsis catarractarum* sind noch *L. beumeri* und *littoralis* als ausgesprochene Litoraltiere bekannt. Feuerborn sagt: „es handelt sich bei allen diesen Arten

ganz zweifellos um ausgesprochene Litoraltiere; schon der Mangel an Kiemen und die geringe Schwimmbefähigung scheinen mir anzudeuten, daß die Tiere nicht im tieferen Wasser zuhause, sondern auf das Leben an der Wassergrenze angewiesen sind. Fast möchte man sagen, daß hier ein ausgesprochener Fall von „Landtierwerdung“ vorliegt.“

Ein Beweis für die Differenzierungsrichtung: Wasser $\rightarrow$ Luft scheint auch *Lycastopsis amboinensis* Pflugfelder zu sein, die bereits als Feuchtluftform anzusprechen ist. Aus ähnlich angepaßten Polychaeten ist einst auch wohl *Peripatus* entstanden, den ich erstmalig 1929 auf Amboina zusammen mit *Lycastopsis* nachweisen konnte.

Für die decapoden Krebse gilt dasselbe wie für die Polychaeten, sie sind in der gemäßigten Zone auch selten im Süßwasser zu finden, häufig dagegen in tropischen Zonen. Max Weber (1892) führt 83 Decapoden aus dem Süßwasser von Niederl.-Ostindien auf, darunter 11 Arten der Gattungen *Sesarma*, *Geosesarma* und *Metasesarma*. Pesta gibt (1930) allein für Java und Sumatra 15 Potamoniden und 29 Sesarmiden an, darunter allerdings auch Feuchtluftformen. Namentlich die Sesarmiden zeigen eine sehr reiche Variabilität und damit Spezialisierung. Unter ihnen scheinen echte Süßwasserformen mit reinem Süßwasserindividualzyklus zu sein. So findet man in den Gebirgsbächen auf Java sehr kleine Viereckskrabben, *Sesarma nodulifera* de Man bis zu 1700 m Höhe. Da manche Sesarmen sehr große dotterreiche Eier haben, so scheint die Möglichkeit gegeben, daß sie sich auch im Süßwasser entwickeln, was jedoch, wie ich schon weiter oben erwähnt habe, noch für keine luftlebende Krabbe nachgewiesen werden konnte. Interessant ist, daß die parasitischen Bopyriden, die in der Kiemenhöhle von Dekapoden leben, mit ihren Wirten in die Binnengewässer übergesiedelt sind, wie schon C. Semper und M. Weber feststellten. Die parasitischen Rhizocephalen galten bisher, wie auch die übrigen Cirripeden, als rein marin. 1907 fand Osmaston auf den Andamanen im Süßwasser nahe dem Meer einen Rhizocephalen (*Sesarmoxenos monticola*) mit Cyprislarven. Dieser Befund wurde durch Feuerborn (1931) bestätigt, der einen *Sesarmoxenos gedehensis*, der nahe verwandt mit *S. monticola* ist, an einem Weibchen von *Sesarma nodulifera* entdeckte, welcher

Parasit im Bau große Ähnlichkeit mit *Sacculina* zeigt. Feuerborn konnte dabei auch frisch geschlüpfte Cyprislarven beobachten, sagt aber leider nicht, ob diese Larven im Süßwasser lebensfähig waren.

„Die im malayischen Archipel vorherrschenden und ihn kennzeichnenden Süßwasserschnecken und -muscheln stehen denen des Meeres näher als die charakteristischen Süßwassermollusken der kälteren Länder, und nirgends in der Welt ist eine solche Schar von marinen Mollusken beim Uebergang zum Süßwasserleben zu finden wie in Birma und den benachbarten indischen und siamesischen Gebieten. Auch Flohkrebse, Asseln und Krabben (*Brachyura*) der Süßwässer des warmen Erdgürtels stehen denen des Meeres vielfach nahe“ (Hesse).

Der Uebergang aus dem Meer in das Süßwasser scheint auch für die Fische in den Tropen leichter als in gemäßigten Zonen zu sein. Die von Martenssche Regel (1873), welche besagt: „die Ähnlichkeit der gesamten Süßwasserfauna mit der gesamten Meeresfauna nimmt vom Pol gegen den Äquator zu“, scheint sich immer mehr zu bestätigen, wie auch die Vetter Sarasin betonen.

In Ostaustralien, den Sundainseln, der Barberei und dem tropischen Südamerika finden wir in Seen und Flüssen sehr viele Einwanderer aus dem Meer. Haie und Rochen bewohnen das Süßwasser nur in tropischen und subtropischen Gebieten.

„Ungemein groß ist die Mannigfaltigkeit der Fische in den tropischen Süßwässern. Vom Amazonasstrom werden 748 Arten, vom Kongo nahe an 400, vom Nil 192, vom Ganges mit Brahmaputra 170 aufgeführt; die Insel Java hat zwischen 150 und 200 Arten echte Süßwasserfische, Borneo sogar 404 Arten, während in ganz Europa nur 126 Arten vorkommen“ (Hesse).

Nach Königsberger (1913) sind in Nederl.-Indien mariner Herkunft: die Muraenidae, die Symbranchidae (*Monopterus javanensis*), die Siluridae, manche Heringe, (*Clupeidae*) z. B. *Anchovis*-Verwandte (*Engraulis*), Cyprinodontidae, Scombresocidae (*Hemiramphus*) und Carangidae (*Equula*). Auch die Gobiiden sind hier im Süßwasser nicht selten, darunter gibt es sogar Schlammformen, die sonst nur in der Mangrove angetroffen werden: *Amblyopus* und *Trypauchen*. Die Ophiocephaliden und die Labyrinthfische sind ebenfalls Einwanderer aus

dem Meer. Letztere haben die Fähigkeit, sich mehr oder weniger lange an feuchter Luft aufzuhalten, erworben, so besonders *Anabascandens*, der das Ufer aufsucht, um dort Insekten zu jagen. Er stellt somit eine Konvergenz zu den Bole- und Periophthalmen dar. Interessant ist, daß man auf den Sundainseln auch Plattfische in den Flüssen findet und Syngnathiden, die sonst sehr einseitig an das Meer angepaßt sind. Ihre Brutpflege in der Bruttasche des Männchens hat sicher das Eindringen erleichtert. Auch die Plectognathen (z. B. der Kugelfisch, *Tetodon leirus*) sind z. T. echte Süßwasserfische geworden.

Daß auch die Selachier als echte Meeresformen in das Süßwasser einwandern, ist bemerkenswert. Sie können mit Hilfe ihrer Nieren ihre Isotonie mit dem Meerwasser aktiv aufrecht erhalten. Es wäre interessant festzustellen, welche Molarkonzentration sie im Süßwasser haben. Wünschenswert wäre ferner, zu erforschen, wie weit sich die Brut im Süßwasser entwickeln kann, nicht nur bei den Selachiern, sondern auch bei den übrigen Fischen. Ueberhaupt ist auf diesem Gebiet noch sehr wenig grundlegend biologisch gearbeitet worden. Die Anpassung von Fischen aus Flüssen und Seen an die Feuchtluftatmung sei hier noch kurz erwähnt, obwohl auch darüber wenig bekannt ist.

Ein besonders günstiges Gebiet stellen in dieser Hinsicht die verlandenden Seen oder Gewässer dar, die noch periodische Ueberflutungen verursachen.

In den tropischen Regionen bieten namentlich die Reisfelder (Sawahs) geeignete Bedingungen für einen Uebergang vom Wasser- zum Feuchtluftleben.

„Besonders häufig graben sich in den Tropen Fische in den Schlamm ein. Viele Reisende berichten darüber; in Ceylon sind, schon wenige Tage nach dem Eintritt des Regens, die Eingeborenen in den vorher ausgetrockneten Weihern und Tümpeln eifrig am Fischfang; in Celebes werden während der Trockenzeit Aale (*Anguilla mauritiana*) aus dem eingetrockneten Lehmschlamm der Reisfelder ausgegraben. Die Fähigkeit, im Schlammbett eingegraben die wasserlose Zeit zu überleben, findet sich bei Fischen verschiedenster Verwandtschaftskreise; genannt seien von Symbranchiern *Symbranchus* und *Monopterus* (z. B. Reisfelder Javas), von Siluriden *Callichthys* (Südamerika), von Cypriniden *Discognathus* (bei Aden). Meist

besitzen sie noch besondere Einrichtungen für die Veratmung atmosphärischer Luft.

In unseren Breiten ist besonders bei dem darmatmenden Schlammpeitzger (*Misgurnus fossilis*) die Fähigkeit, sich beim Austrocknen seines Wohngewässers in den Schlamm zu vergraben und auch dort zu überwintern, oft beobachtet worden. Aber auch andere Fische sind dazu imstande; im Ueberschwemmungsgebiet der Donau fand man Karauschen und Schleie im trocknen Boden; im Bett ausgetrockneter Bäche in Mazedonien kann man Barben ausgraben, ja für einige Zeit können selbst Karpfen und Barsche so am Leben bleiben. Daß auch die Eier kleiner, kurzlebiger Fische (*Cynolebias*) 5 Monate lang im Schlammgrund ausgetrockneter Gewässer ausdauern und sich bei neuer Füllung der Mulden mit Wasser entwickeln können, ist neuerdings beobachtet worden.

Von den drei überlebenden Gattungen der Lungenfische (*Dipnoer*) kommt *Protopterus* in Afrika, *Lepidosiren* in Südamerika und *Neoceratodus* in Australien vor. Ihr Vorkommen trägt ausgesprochenen Reliktencharakter, wie denn auch die Gattung *Ceratodus* fossil in sehr weiter Verbreitung in Trias-, Jura- und Kreideschichten in Asien, Europa, Afrika und Nordamerika gefunden worden ist. Gerade die tropischen und subtropischen Gebiete mit austrocknenden Gewässern boten ihnen als Luftatmern gute Gelegenheit, in erfolgreichen Wettbewerb mit sonst begünstigteren Bewerbern zu treten und so ihre Stammesgenossen zu überleben. *Protopterus* und *Lepidosiren* graben sich beim Austrocknen der Wohngewässer, bzw. dem Aufhören der Ueberschwemmung, in den Boden ein und verschlafen dort 7—9 Monate; *Neoceratodus* kann auch in den sauerstoffarmen Wasserresten an tieferen Stellen sonst versiegender Flußläufe dank seiner Lungenatmung sein Leben fristen. — Die Cichliden und Characiniden, die einerseits in Mittel- und Südamerika, andererseits in Afrika (die Cichliden auch im südlichen Ostindien) vorkommen, dürften wohl einst auch im Meere nur in tropischen und subtropischen Gewässern heimisch gewesen und unabhängig in die Flußläufe der Südfestländer eingewandert sein“ (Hesse).

Bei Kanton (China) kommen auch Polychaeten, so z. B. *Nereis* (nach Hoffmann) 40 Meilen vom Ozean entfernt, außer in Flüssen und Kanälen in Reisfeldern vor,

sobald sie überflutet werden. Sie werden von den Chinesen in großen Mengen gefangen und in Oel gebraten.

Charakteristisch ist für alle Tiere aus periodisch austrocknenden Gewässern die Fähigkeit, auf irgend einer Stufe des Individualzyklus, sei es als Ei, Larve oder erwachsenes Tier, das Wasser entbehren zu können. Daneben kommen auch solche Formen vor, die einen Trockenschlaf halten können. Die Crustaceen sind besonders befähigt Tümpel zu bewohnen, die nur kurze Zeit im Jahr Wasser enthalten; in der gemäßigten Zone sind es besonders die Entomostraken, die sich derartig anpassen können. In den Tropen findet man dagegen verhältnismäßig wenig solche amphibischen Entomostraken, jedoch relativ viele Malacostraken. Koningsberger sagt: „Copepoda, Phyllopoda und Ostracoda trifft man in so bescheidenem Maße, daß jeder sich wundert, der in Holland den Reichtum dieser Tiere in stehenden Gewässern gesehen hat.“

Dagegen findet man in den Tropen Macruren, Palaemon, Caridina (Garneele) und Krabben *Telphusa*, *Sesarma* und *Atya* in großer Zahl. Von *Atya moluccensis* sind die kleinen Deiche der Reisfelder sogar in solchen Mengen mit Gängen durchsetzt, daß sie als Schädlinge lästig werden.

e) Der Federsee.

Im Vergleich zu tropischen Gegenden, wo sich unter günstigsten Umweltfaktoren eine Um- und Neubildung von Arten ständig vollzog und noch heute vor sich gehen kann, ist es interessant, das Problem der Artbildung im gemäßigten Klima Europas im Hinblick auf die Wandlungen von Wasser- in Luftformen zu studieren. Zu diesem Studium in unseren Breiten eignen sich sowohl verlandende Meeresküsten, als auch Seengebiete, da ja hier bei Entstehung von Neuland die Tiere zwangsweise auf die Aenderungen ihrer Umwelt reagieren müssen.

Solch ein besonders günstiges Untersuchungsgebiet stellt der Federsee in Oberschwaben dar, dessen Verlandungsprozeß sich bereits über Jahrhunderte aus alten Urkunden und Karten verfolgen läßt.

Der Federsee liegt im größten Moorgebiet des württembergischen Oberlandes, dem Federsee-Ried. Sein flaches Becken hat eine Länge von 10 km und eine Breite von 5 km und ist

von den Gletschern der Riß-Eiszeit aus dem Altmoraenenland herausgearbeitet worden (Taf. IV, Abb. 14). In der Würm-Eiszeit drang dann wieder ein Gletscher bis an den Südrand des heutigen Federseegebietes vor. Dadurch wurde die äußere Jung-Endmoraene aufgebaut, die das Becken auch nach Süden abdämmte. Dieses Becken füllte sich mit dem Schmelzwasser des Gletschers, und so entstand der Federsee, der ursprünglich eine Fläche von 27 qkm bedeckte gegen 1,5 qkm in der heutigen Zeit. Der Rand der Seemulde zeigt sechs Kerben, die für das Abfließen des Ueberwassers in Betracht kamen (Staudacher). Der Gletscherwassersee der Würm-Eiszeit muß nach Feststellungen Staudachers (1922) einen Wasserstand von 580,5 m erreicht haben. Als der Gletscher sich später von der Endmoraene ablöste und nach Süden zurückzog, versiegte der Zustrom, und der Federsee verlor seinen oberirdischen Abfluß. Er entwässerte sich immer mehr unterirdisch durch die Kiese der Endmoraene hindurch. Sein Wasser sprudelte in der Schussenquelle hervor, floß in die Eisrandseen der späteren Rückzugslagen und endlich in den Bodensee (Bertsch (1931/32)).

Der Nordwestrand des vorgeschichtlichen Federseebeckens ist nur 12 km von der Donau entfernt. „Heute (1923) ist dieses große Seebecken bis auf einen unbedeutenden Rest, den heutigen, nur etwa 1½ qkm großen Federsee im nördlichen Teil des Beckens, zusammengeschmolzen, aber in seinen ursprünglichen Umrissen noch recht wohl erkennbar“ (Gradmann). Die Verlandung des Sees geschah zunächst allmählich, wie das die Pollenanalyse von Bertsch und Vergleiche mit prähistorischen Ufersiedlungen ergeben (Taf. IV, Abb. 14), wurde aber später durch künstlichen Eingriff des Menschen, durch zwei Fällungen in den Jahren 1787/88 und 1809 stark beschleunigt (Taf. IV, Abb. 14).

Die älteste Urkunde, aus der Angaben über die Größe des Federsees zu entnehmen sind, stammt aus dem Jahre 857. Hierin wird das Kloster Puachawa (Buchau) als auf einer bewaldeten Insel im Federsee liegend, erwähnt. Auch die Gründung der Marksiedlung Buchau neben dem Kloster im 11. Jahrhundert geschah noch auf der Insel, die dann bald durch eine Dammaufschüttung mit dem Ufer verbunden wurde. Der damalige See dehnte sich bis kurz vor das heutige Kappel aus. Ein Stich von Merian aus dem Jahre 1643 stellt diese Verhältnisse anschaulich dar (Abb. 57). Auf späteren Karten aus der

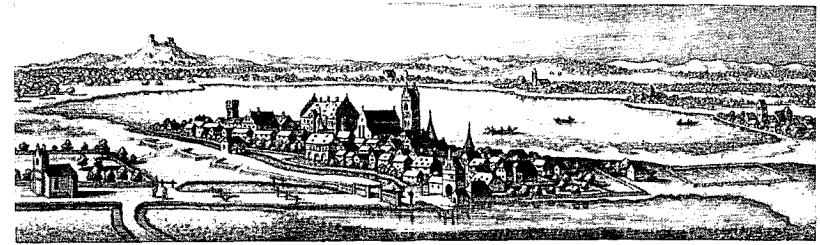


Abb. 57. Der Federsee mit Buchau nach einem Stich von Merian aus dem 16. Jahrhundert.

Zeit um 1800 zeigt der Federsee schon einen bedeutend geringeren Umfang, und Memminger macht in seiner Beschreibung des Oberamtes Riedlingen (1827) entsprechende Angaben: „Das zunächst an den See angrenzende Land bildet mit dem See die sogenannte Seemarkung, welche mit dem See einen Flächenraum von 3475¼ Morgen (1095,3 ha) einnimmt. Diese Seemarkung war noch in dem vorigen Jahrhundert ganz von dem See bedeckt . . . Damals grenzten die acht um den See gelegenen Orte alle an den See, und die Fahrt von Buchau nach Oggelshausen, welche jetzt zu Land gemacht wird, mußte zu Wasser gemacht werden . . . Jene acht Orte sind: Buchau, Kappel, Oggelshausen, Tiefenbach, Seekirch, Alleshausen, Brackenhofen und Moosburg, welche jetzt mehr oder weniger vom See entfernt liegen.“ Bedingt wurde diese rasche Verkleinerung des Sees durch die beiden erwähnten Fällungen. Taf. IV, Abb. 14 stellt die durch den künstlichen Eingriff verursachten Verlandungsphasen sehr anschaulich dar, und gibt einen Ueberblick über die Verschiebung der Seegrenzen bis 1923. Einen Maßstab für die jeweilige Größe des Sees bildet dabei die Entfernung der acht erwähnten, kranzartig um den See gelegenen Orte bis zum Ufer. Man erkennt aus Pollenanalysen von Bertsch und aus dieser, unter Zugrundelegung von guten Meßtischblättern historischer Zeit, kombinierten Karte (Taf. IV, Abb. 14), wie im Verlauf einer relativ kurzen Zeit ein großer See zu einem unbedeutenden Restbecken zusammengeschmolzen ist, dessen Länge nach der amtlichen Messung von 1914 nur noch 2½ km, und dessen Breite nur noch 1 km betrug. Gleichzeitig wurde seine Wasserfläche mit 152 ha ermittelt, und seine größte Tiefe als 2,8 m festgestellt. Die Hälfte des ganzen Sees aber hatte nur noch eine Tiefe von

1—2 m, war also bereits 1914 ein äußerst flaches Seebecken. Bei dem Verlandungsprozeß vergrößerte sich natürlich die Entfernung der acht erwähnten ehemaligen Uferorte vom See beträchtlich. „Heute beträgt ihre Entfernung vom Seeufer (Luftlinie):

bei Buchau	etwa 1200 m	(vom Schloß aus gerechnet),
„ Kappel	„ 2000 m	(„ Bahnhof „ „),
„ Oggelshausen	„ 1300 m	(Straßenkreuzung in Ortsmitte),
„ Tiefenbach	„ 600 m	„ „ „
„ Seekirch	„ 1600 m	„ „ „
„ Alleshausen	„ 1600 m	„ „ „
„ Brackenhofen	„ 1400 m	„ „ „
„ Moosburg	„ 1500 m	„ „ „

(Lieber 1931)

Das heutige Buchauer Ried ist also eine ganz junge Verlandungsbildung, und ständig macht die Verlandung des Federsees weitere schnelle Fortschritte.

In nunmehr 7 Jahren habe ich (von 1928—1930 unter Mitarbeit von Herrn Dr. Rietschel, von 1930 bis heute von Frl. Dr. Lieber, der die Unterlagen für die folgenden Ausführungen zu verdanken sind) eine beträchtliche Neulandbildung beobachten können, deren einzelne Phasen seit 1930 in regelmäßigen Abständen in stereophotographischen Aufnahmen festgehalten wurden. Da ich das Problem der Artbildung im Federsee-Gebiet studieren wollte, habe ich die Verlandung des Sees erst in zweiter Linie durch Messungen des Wasserstandes und durch Vergleiche der Ufergrenzen verfolgt, in erster Linie aber die biologische Methode angewandt, die Flora als Indikator für die einzelnen Phasen zu verwerten. Denn der Boden mit der dazugehörigen Flora bildet ja die engere Umwelt der Tiere, deren Verhalten unter den wechselnden Verhältnissen des europäischen Klimas zu studieren war.

Beim Besuch des Federsee-Gebietes fällt sofort die gürtelförmige Gliederung der Pflanzenwelt auf, wie sie bei allen verlandenden Seen mehr oder weniger ausgeprägt zu beobachten ist. Obwohl die einzelnen Vegetationsgürtel im Bereich des Federsees natürlich nicht ganz scharf gegeneinander abgesetzt sind, vielmehr allmählich ineinander übergehen, kann man zwanglos eine Einteilung in verschiedene Zonen vornehmen. So lag denn auch bereits eine Zonengliederung nach botanischen Gesichts-

punkten von Gradmann vor, der sie im Bereich des Banngebietes¹⁾ vorgenommen hatte. Die von Gradmann aufgestellten 6 Vegetationsgürtel sind:

1. Offener See (Wasserpflanzenbestand),
2. Binsengürtel,
3. Zsombek-Rasen²⁾,
4. Flachmoor,
5. Uebergangsmoor,
6. Hochmoor.

Diese Zoneneinteilung, die auch ein Bild von dem zeitlichen Verlandungsablauf des Sees gibt, gilt im wesentlichen für alle Seeufer. Daher war es berechtigt, daß ich nur in einem leicht zugänglichen Sektor die einzelnen Zonen im Zusammenhang untersuchte, nämlich längs des 700 m langen festen Steges, der von Buchau aus über das Ried weg zum Rande des offenen Sees führt und in einer Plattform mit Anlegeplatz endigt (Abb. 58, 59). Meine Untersuchungen erstreckten sich dabei nur auf die von Gradmann aufgestellten Zonen 2—4, da nur sie für meine Fragestellung bedeutungsvoll waren. Wie aus Abb. 58, 59 ersichtlich, wurden diese Zonen jedoch noch weiter in kleinere Regionen gegliedert. Zu ihrer Charakterisierung wurden die Bestand bildenden Leitpflanzen gewählt. Bezüglich ihrer Bodenbeschaffenheit sind die verschiedenen Zonen bereits kurz charakterisiert worden (Lieber) (Abb. 58):

Die Flachmoorwiese oder die Zone des Schwingrasens befindet sich stets auf einem wasserübersättigten Untergrunde. Der Boden dieser Zone besteht in den obersten 20 cm aus tiefschwarzer Humuserde, die von einem dichten Wurzelgeflecht durchzogen ist. Bei der Vermoorung wird diese Schicht zu Schilf-, Seggen- oder Braunmoostorf. Darunter folgt eine dicke Schicht Faulschlamm (Spätere Lebermudde). Darunter liegt die Kalkmudde auf dem kiesigen Untergrund der früheren Moräne.

Leitpflanzen: *Carex acuta*, *Phalaris arundinacea*.

Der Zsombek-Gürtel ist dadurch charakterisiert, daß er ein typisches Schwingmoor ist und ferner inselförmige Rasenflächen bildet, sog. Büten, die durch Zwischenräume, sog.

1) Naturschutzgebiet des Bundes für Vogelschutz seit 1911.

2) Unter diesem Namen ist die entsprechende Formation zum ersten Male im ungarischen Tiefland von Kerner (nach Gradmann) beschrieben worden.

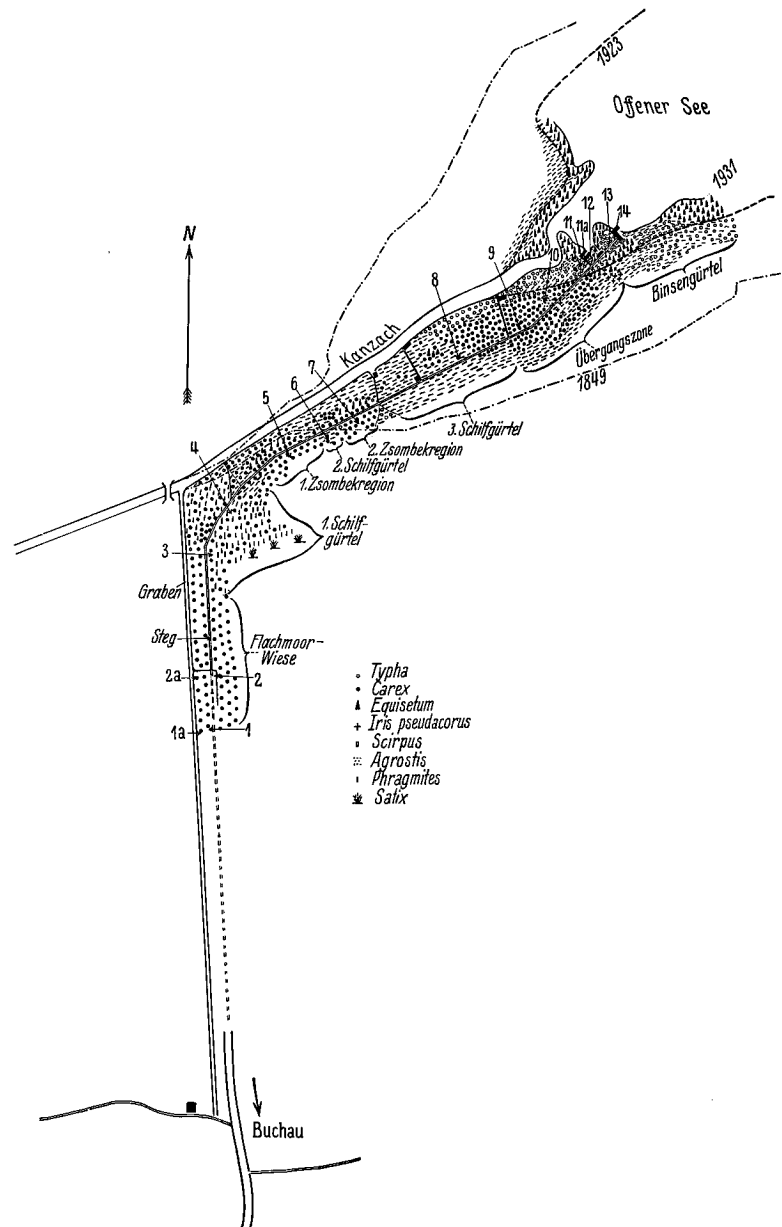


Abb. 58. Darstellung der untersuchten Zonen des Federsees am Buchauer Steg mit ihren Landpflanzen. Wiedergegeben ist auch der Zustand der Kanzach-Bucht im Jahre 1849, 1923, 1931, um die in diesem Zeitraum erfolgte Verlandung zu zeigen. Seeufer 1849 — — — — —
Seeufer 1923 — — — — —
Seeufer 1931 — — — — —

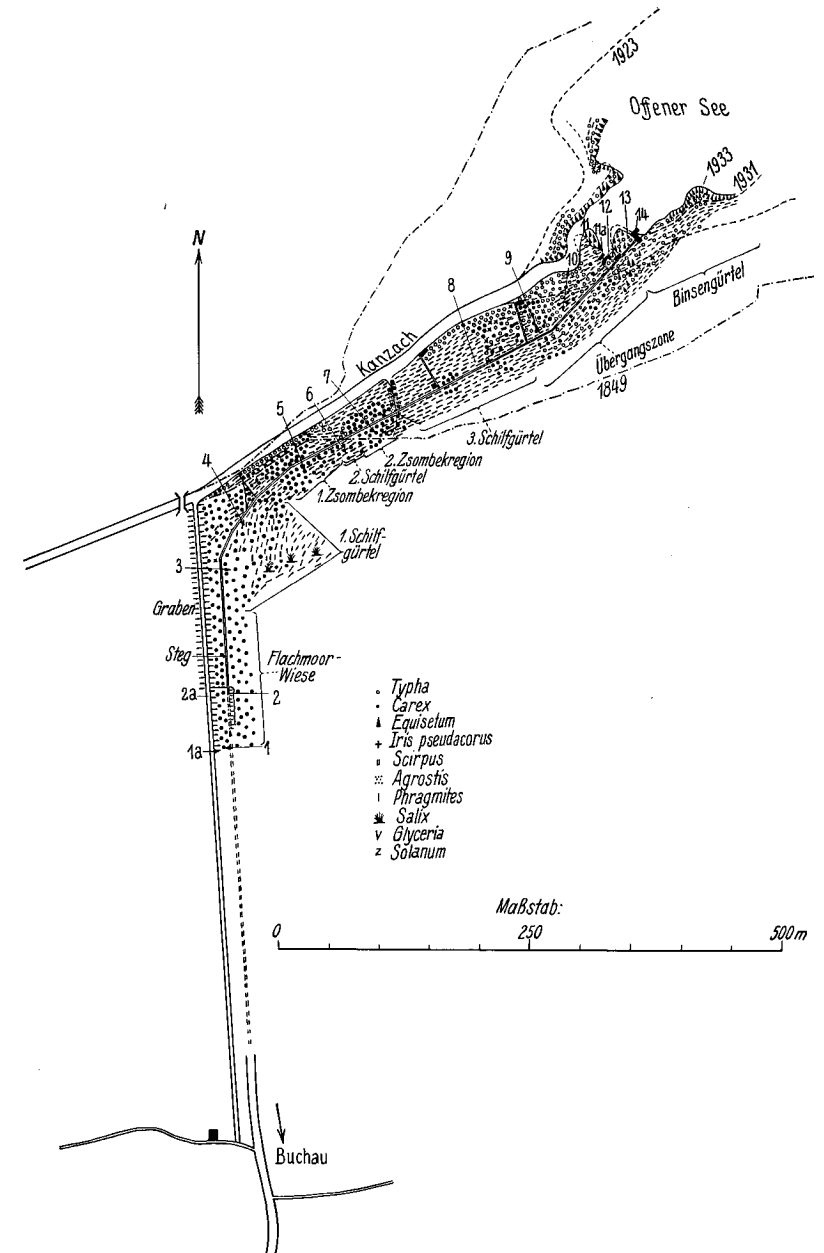


Abb. 59. Desgl. wie Abb. 58. im Jahre 1933 aufgenommen.
Seeufer 1931 — — — — —
Seeufer 1933 — — — — —

Schlenken, voneinander getrennt sind. Nur bei hohem Wasserstand sind die Büten unter Wasser, während die Schlenken schon bei mittlerem Wasserstand von Wasser erfüllt sind. Der Boden dieser Zone enthält in seiner obersten Schicht das eng verfilzte Wurzelwerk der Zsombekvegetation mit sehr wenig Humus-erde dazwischen. Darunter folgt amorpher Faulschlamm.

Leitpflanzen: *Carex acuta*, *C. pseudocyperus*, *Phragmites communis*, *Typha latifolia*, *Equisetum limosum*.

Seewärts schließt sich dem Zsombek-Gürtel die Uebergangszone an. Diese Zone unterscheidet sich vom Zsombekgürtel durch das Fehlen der Büten. Die oberste Schicht von ca. 20 cm Dicke besteht aus schwarzem Faulschlamm, der von abgestorbenen Pflanzen und von Wurzelwerk stark durchsetzt ist. Die darunter liegende Schicht besteht wieder aus völlig amorphem Faulschlamm.

Leitpflanzen: *Carex acuta*, *Phragmites communis*, *Typha latifolia*, *Scirpus lacustris*, *Equisetum limosum*.

Weiter seewärts folgt der Binsengürtel. Obwohl in der von mir untersuchten Region am Buchauer Steg Binsen fehlen, habe ich Gradmanns Bezeichnung für diese Zone beibehalten, da sie sonst die von ihm aufgestellten charakteristischen Merkmale zeigt. Dazu gehört vor allem, daß die dort wachsenden Pflanzen zum größten Teil „noch im Wasser wurzeln, sich aber mit aufrechtem Stengel mehr oder weniger hoch über den Wasserspiegel erheben.“ Ein typischer Vertreter dieser Art ist *Equisetum limosum*. Diese Pflanze trägt stark zu einer raschen Verlandung bei. Sie vermag sich auf dem durch organische Sinkstoffe erhöhten Seeboden anzusiedeln. Auf ihren abgestorbenen und niedersinkenden Teilen vermögen dann sehr bald *Typha* und *Phragmites* zu gedeihen, wozu auch bald *Carex* tritt.

Die Bodenbeschaffenheit ist ähnlich wie bei der Uebergangszone.

Leitpflanzen: *Equisetum limosum*, *Typha latifolia*, *Phragmites communis*.

Im August 1933, zwei Jahre nach der ersten Bestandsaufnahme (Abb. 58), wurde wiederum eine Vegetationskarte vom Untersuchungsgebiet aufgenommen (Abb. 59). Ein Vergleich der beiden

Karten zeigt in Anbetracht des kurzen Zeitraums erhebliche Änderungen im Vegetationsbild der einzelnen Zonen:

Der Bestand in der Flachmoorwiese hat sich am geringfügigsten verschoben. Hier dominiert noch immer, wie ersichtlich, *Carex* (•). Nur auf den erhöhten Rändern der diese Zone durchziehenden Gräben und eine kürzere Strecke längs des Stegs haben sich dichte Gürtel von *Phragmites* (/) entwickelt.

Auch die floristische Zusammensetzung des 1. Schilfgürtels hat sich nur wenig geändert.

Die 1. Zsombekregion wurde rechts¹⁾ vom Steg durch weites Vordringen des 2. Schilfgürtels stark eingeeengt. Links vom Steg ist *Equisetum* (▲) verschwunden. *Carex* ist Alleinherrscher bis fast zum Kanzachufer, wo sich *Typha* (°) und *Phragmites* (/) angesiedelt haben.

Die 2. Zsombek-Region wurde durch das Vordringen des 2. und 3. Schilfgürtels stark verschmälert. *Carex* ist aber Leitpflanze geblieben. *Equisetum* ist hier verschwunden, an ihrer Stelle hat sich eine kleine *Typha*-Kolonie (°) angesiedelt.

Die zwischen der 2. Zsombekregion und 3. Schilfgürtel 1931 noch vorhandene Blänke wurde von *Phragmites* (/) überwuchert. Im Gebiet des ehemaligen Grabens hat sich ein üppiger Bestand von *Carex* (•) und *Agrostis* (:::) angesiedelt.

Im Gebiet des 3. Schilfgürtels fällt die starke Zunahme von *Phragmites* (/) auf, wodurch *Carex* weitgehend und *Equisetum* völlig verdrängt wurde. Vom Kanzachufer ist *Typha* in breiter Zone vorgedrungen.

In der Uebergangszone fällt die starke Verdrängung von *Carex* durch *Phragmites*, *Scirpus* und *Typha* auf. Die frühere *Agrostis*-region am Steg ist verschwunden. Im letzten Teil der Uebergangszone bis zu den Fischerhütten dominiert jetzt *Phragmites* gegenüber *Typha*. *Equisetum* wurde weitgehend durch *Phragmites* und *Typha* verdrängt. Ein Teil der *Equisetum*-zone wurde durch Wasserströmung abgeschwemmt, dafür hat sich mit *Equisetum* bewachsenes Neu-land an der andern Seite dieser Landzunge gebildet. (Abb. 59).

Im Binsengürtel sind die tiefgreifendsten Veränderungen

3) Die Bezeichnung: rechts und links ist in Richtung vom Festland zum See angewandt.

vor sich gegangen, die sowohl die Seegrenzen als auch die floristische Zusammensetzung betreffen. Die beiden Landzungen zwischen den drei Fischerhütten und der Bootsanlegestelle ragen nicht mehr so weit in den See hinaus wie vorher, sie sind durch das Wasser etwas abgetragen worden. Neuland dagegen ist in breiten Gürteln am rechten und linken Seeufer entstanden, so daß der dazwischenliegende Seeabschnitt schon fast als Rinne erscheint, deren größte Breite schätzungsweise etwa 50 m beträgt. Ein Vergleich aller Seegrenzen lehrt (Abb. 59), daß sich der Prozeß der Rinnenbildung in diesem Seezipfel durch Abschwemmung und Neulandbildung ständig wiederholt, so daß der Kanzachausfluß gewissermaßen immer weiter seewärts gerückt ist. Im Vegetationsbild des Binsengürtels rechts vom Steg bis zur Bootsanlegestelle ist die weite Ausbreitung des Equisetenbestandes gegenüber 1931 am auffallendsten (Abb. 58, 59). Ferner hat *Typha* die Equisetenzone stark durchsetzt, während *Phragmites* etwas verdrängt worden ist. Hinter der Bootsanlegestelle hat sich die Flora am rechten Seeufer nur in ihrer zahlenmäßigen Zusammensetzung verschoben, insofern als nun *Phragmites* über *Typha* dominiert. Im übrigen ist, wie bereits erwähnt, ein breiter Streifen Neuland entstanden (Abb. 59), der fast ausschließlich mit *Equisetum* besiedelt ist. Von den links vom Gehsteg gelegenen Partien des Binsengürtels weist die nunmehr verkleinerte erste Landzunge erhebliche Änderungen ihres Vegetationsbildes auf. Die Equisetenzone reicht nicht mehr so weit ins Innere hinein wie 1931, sondern ist jetzt mehr auf die randlichen Partien beschränkt. Im Innern der Landzunge hat sich *Phragmites* und *Typha* stark ausgebreitet. Dazwischen hat sich, bis zum Ufer hin, eine Gesellschaft von *Ranunculus lingua*, *R. sceleratus*, *Rumex hydrolapathum*, *Cicuta virosa*, *Mentha aquatica* und *Solanum dulcamara* angesiedelt. Auf der zweiten Landzunge dominiert jetzt *Equisetum* im ganzen Gebiet, durchsetzt von *Typha* und etwas *Phragmites*. Neu ist eine schmale Zone von *Glyceria aquatica* (V) aufgetreten, die sich vom Ufer bis in die Nähe des Stegs hinzieht, und eine Ansiedlung von *Solanum dulcamara* (z) dicht am Wasser. Außerdem findet sich auch auf der zweiten Landzunge zwischen den Leitpflanzen *Ranunculus lingua*, *Rumex hydrolapathum*, *Cicuta virosa*, *Mentha aquatica* und *Solanum dulcamara*. Auf dem linken

Kanzachufer ist der breite Neulandstreifen, wie Abb. 59 zeigt, abgesehen von zwei kleinen *Typha*-bezirken, von *Equisetum* besiedelt.

Man ersieht also aus dem Vergleich der 1931 und 1933 untersuchten Zonen, daß infolge der fortschreitenden Verlandung des Federsees eine Verschiebung der Vegetation stattfindet. Damit ändert sich gleichzeitig die Bodenbeschaffenheit in den einzelnen Zonen, so daß also die dort vorkommenden Tiere einem Wechsel ihrer Umweltverhältnisse unterworfen sind. Während nun aber die Verlandungsvorgänge in den Mangrovesümpfen von Niederländisch-Ostindien unter gleichmäßiger Temperatur und konstanter sehr hoher relativer Luftfeuchtigkeit vor sich gehen, spielen sie sich am Federsee unter dem klimatischen Wechsel der Jahreszeiten und periodischen Ueberschwemmungen ab. Letztere lassen sich durch die verschiedenen Wasserstandshöhen des Sees erfassen. Seit 1930 wurde der negative Wasserstand an der Bootsanlegestelle gemessen, indem die Entfernung des Wasserspiegels von einem Fixpunkt festgestellt wurde. In einer Kurve (Abb. 60) sind die gefundenen Werte ausgedrückt. Im großen und ganzen zeigt sich dabei Uebereinstimmung mit den von Amman (nach Gradmann) gemachten Angaben, der eine Wasserstandskurve für den Federsee aufgestellt hat. Danach „fällt der Tiefstand regelmäßig in den Sommer; dann steigt der See allmählich, überschreitet im Herbst den Nullpunkt (Pegel), fällt aber wieder in den Wintermonaten zur Zeit allgemeiner Schneebedeckung, um dann nach der Schneeschmelze rasch wieder anzusteigen und meist im Frühjahr seinen Höchststand zu erreichen, wobei die Umgebung des Sees weithin überflutet wird. Im allgemeinen beginnt dann um die Osterzeit — (also in den Monaten März, April, denn leider fehlt die Datumsangabe des Osterfestes) — der Rückgang des Wasserstandes und hält, unter abermaliger Ueberschreitung des Nullpunktes im Frühsommer, bis zum hochsommerlichen Minimum an.“ Bemerkenswert ist, daß das jährliche Maximum und Minimum meiner Wasserstandskurve (Abb. 60) ein deutliches Sinken des Wasserstandes von 1930—33 erkennen läßt.

Eine weitere Kurve (Abb. 60) zeigt ferner die p_H -Werte im Ablauf dreier Jahre. Es wurden Wasserproben an vier verschiedenen Stellen des Untersuchungsgebietes entnommen (an der Bootsanlegestelle [kurz als B bezeichnet], an der Bucht zwischen den

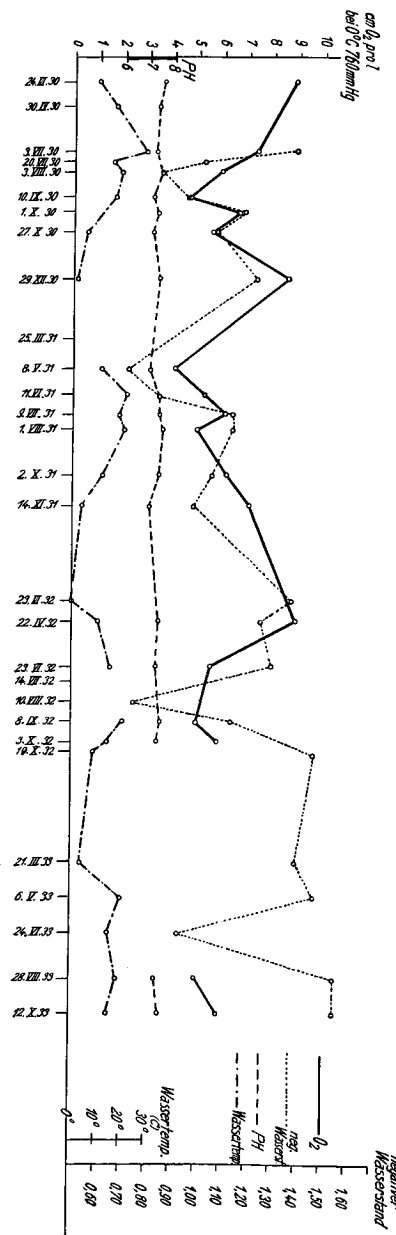


Abb. 60. Kurve des negativen Wasserstandes, der O_2 - und p_H -Werte und der Wassertemperaturen.

beiden Landzungen des Binsengürtels [C], aus der Kanzach am Frauenbad [D] und im Gebiet des 3. Schilfgürtels gegenüber der Schutzhütte [E]. Die Bestimmung erfolgte an Ort und Stelle mit Hilfe des Breßlauschen Hydrionometers. Die Messungen ergaben, daß die p_H -Werte ziemlich konstant während des ganzen Jahres bleiben. Gleichzeitig wurde der O_2 -Gehalt des Wassers an den Stellen B, C, D, E nach Winkler festgestellt. In einer weiteren Kurve (Abb. 60) sind die im Laufe dreier Jahre gefundenen O_2 -Werte bei Punkt B zusammengestellt, man erkennt daraus die jahreszeitlichen Schwankungen im O_2 -Gehalt des Wassers, konform mit den Änderungen der Wassertemperatur. Lufttemperatur und relative Luftfeuchtigkeit wurden ebenfalls regelmäßig gemessen.

Die im Verlandungsgebiet des Federsees vorkommenden Tiere sind also einem extremen Wechsel ihrer Umweltbedingungen ausgesetzt. Ihr Verhalten dabei wurde im Laufe eines Jahres auf folgende Weise ermittelt: In Abständen von durchschnittlich 3—4 Wochen wurden in den verschiedenen Zonen des Untersuchungsgebietes (Abb. 58, 59) Erdwürfel von etwa 30 cm Kantenlänge entnommen und die Zusammensetzung ihrer Fauna festgestellt. (Die diesbezüglichen Tabellen s. Lieber 1931). Das Ergebnis dieser Untersuchungen war die Feststellung, daß die Tiere in verschiedener Weise auf die Veränderungen ihrer Umweltbedingungen reagieren, wonach man 4 Kategorien aufstellen kann:

1. Ausweichtiere,
2. Tiere die zugrunde gehen,
3. Tiere, die in Ruhezuständen überdauern,
4. Tiere, die sich anpassen können.

Zu den Ausweichtieren gehören die auf der Flachmoorwiese lebenden terricolen Oligochaeten, die bei Ueberschwemmung ihres Wohnortes nach höher gelegenen, trockenen Orten (Grabenrand) wandern und erst nach Rückgang des Hochwassers an ihre alten Stellen zurückkehren.

Zur 2. Kategorie gehören im Untersuchungsgebiet Kaulquappen und Wasserschnecken. Diese geraten bei Hochwasser weit landeinwärts und müssen zugrunde gehen, wenn das Wasser sich verzieht, was ja meist durch Versickerung geschieht. Eine derartige Beobachtung wurde auf der Flachmoorwiese gemacht.

Dagegen konnten die gleichfalls durch Hochwasser auf die

Flachmoorwiese gelangten Pisidien und Ostracoden kürzere Perioden der Tröckenheit ohne Schaden ertragen. Sie lagen mit geschlossenen Schalen ruhig da, um ihre Lebensfunktionen im Wasser bald wieder aufzunehmen. Pisidien und Ostracoden sind also zu den Tieren zu rechnen, welche ungünstige Perioden zu überdauern vermögen.

Am bedeutungsvollsten aber unter dem Gesichtspunkt des Artproblems ist die 4. Kategorie von Tieren, die sich anpassen können. So waren denn auch die hierher zu rechnenden Tubificiden (*Limnodrilus* und *Tubifex*), sowie die Cobi-tiden Gegenstand spezieller Untersuchungen.

Die Tubificiden, die Charaktertiere der Uebergangszone, wurden dort das ganze Jahr hindurch im Schlamm gefunden, der zeitweise mit einer hohen Wasserschicht bedeckt, zeitweise aber auch nur wasserdurchtränkt war. Sie hielten sich ferner im faulenden Wurzelwerk des Binsengürtels auf und drangen sogar in die Uferzone des freien Sees vor. Aus diesen Befunden ging hervor, daß die Tubificiden das Leben im Wasser vorziehen, sich aber in sehr feuchtem Schlamm ohne Beeinträchtigung ihrer Lebensfunktionen aufhalten können.

Merkwürdig ist, daß die an trocknen Boden angepaßten Tiere landeinwärts völlig verschwinden. Der Grund hierfür ist in der Hochmoorbildung zu finden, dem Schlußglied der Moorentwicklung. Hier geht nach Bertsch die Zahl der Blütenpflanzen auf 7 Arten zurück, bedingt durch ungewöhnliche Nahrungsarmut des Standortes, vor allem Stickstoffmangel, durch die eigenartigen Wuchsverhältnisse der Bleichmoose, welche die Oberfläche des Moores ständig heben und durch den starken Säuregehalt des Bodens. Namentlich letzterer Faktor ist für die Einwanderung von Bodentieren sehr hinderlich. Während im Seewasser der p_H -Gehalt 7,1—7,4 ist, geht er nach Bertsch z. B. im Allgemeinen Ried östlich des Wilden Rieds unter Bergkiefern im Bleichmoosrasen auf 5,1 herab. In der Mitte des Wilden Rieds zeigte ein Rasen des mittleren Bleichmooses (*Sphagnum medium*) nur noch 3,1 p_H . Das ist der 10000fache Säuregrad des Federseewassers. Er veranlaßt in außerordentlichem Maße den Zwergwuchs der Bergkiefer. Wasser- und Feuchtluftboden-Fauna sind hier gleich Null.

Tubifex- und *Limnodrilus*-Arten sind in gleicher Weise zu amphibischer Lebensweise befähigt. Sie wurden erstmalig am

2. 10. 31 bei Punkt 2 (Flachmoorwiese, bei Beginn des Gehstegs, s. Abb. 58, 59) gefunden. Durch wochenlangen Regen hatte im Federseegebiet bis Ende September Hochwasser geherrscht, so daß auch die Flachmoorwiese stark überschwemmt gewesen war. Dabei waren aus dem kleinen Graben, der zu Beginn des Gehstegs von diesem überbrückt wird (Abb. 58, 59) *Tubifex*- und *Limnodrilus*-Arten auf die Wiese gelangt und hatten sich bei Punkt 2 angesiedelt. Als sich Ende September das Hochwasser langsam verzog, war ihnen der Rückweg zum Graben durch den erhöhten Grabenrand abgeschnitten. Die Stelle dieses Tubificidenvorkommens wurde in den folgenden zwei Jahren in kurzen Zeitabständen regelmäßig beobachtet. Die Tiere waren hier sowohl bei Hochwasser als auch während der Trockenperioden zu finden. Dies legte die Frage nahe, wodurch es den Tubificiden möglich ist, die wechselnden Bedingungen der Umwelt zu überdauern, und wie sich der wechselnde Einfluß der Umwelt in ihrer Morphologie und Histologie geltend macht.

Zur Klärung dieser Frage wurden am 28. 8. 33 Tiere von Punkt 2, und zum Vergleich Tiere aus dem benachbarten Wassergraben, fixiert und untersucht.

Der Boden des Fundortes (Punkt 2) war krümelig-feucht wie Gartenerde. In der obersten Schicht kamen Lumbriciden vor. In einer Tiefe von etwa 40—64 cm, d. h. bis zur Grenze des amorphen Faulschlamm, wurden zwischen Wurzelwerk und abgestorbenen Pflanzenteilen ungeheure Mengen von Tubificiden gefunden. Es waren Tiere aller Größen, von ganz jungen, soeben geschlüpften, bis zu ausgewachsenen. Alle Tiere machten einen gut genährten Eindruck. Ihre Bewegungen waren Nematoden-ähnlich. Bei ihrer Fixierung mit Susa erfolgte weder Autotomie, noch gab es intersegmentale Bruchstellen, wie es bei den gleichzeitig fixierten Wasserformen (aus dem kleinen Graben) der Fall war. Erdform und Wasserform unterschied sich ferner durch Habitus und Färbung, erstere erschien kompakter und gedrungener als die Wasserform und war nicht so hell-rosa und durchscheinend wie diese. Weitgehende Unterschiede zwischen beiden Formen ergab das histologische Bild (Abb. 61, 62). Zum Vergleich wurden in der Größe übereinstimmende Tiere aus dem Graben und von Punkt 2 gleichzeitig am Fundort mit Susa fixiert. Abb. 61, 62 stellen entsprechende Querschnitte aus der vorderen Körperregion zweier Vergleichstiere dar.

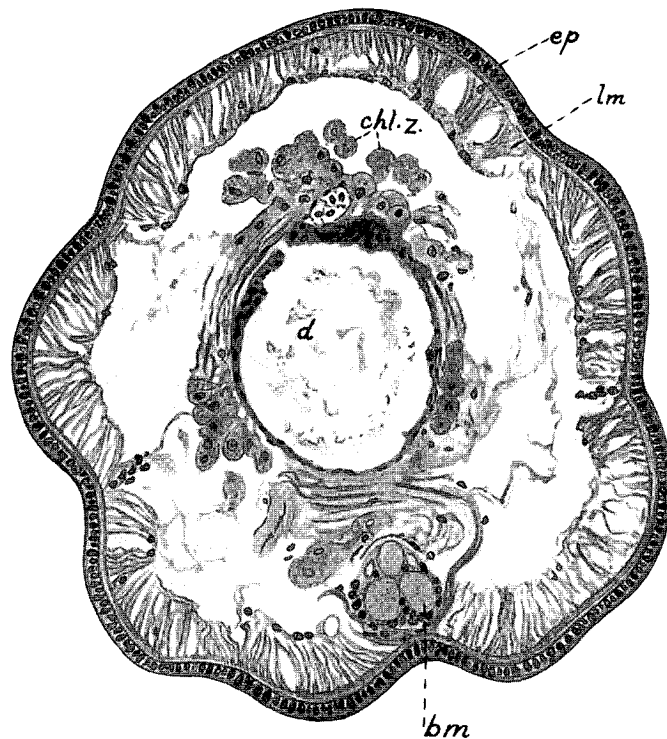


Abb. 61. Querschnitt durch die vordere Körperregion von *Tubifex* (Wasserform) bm Bauchmark, chl.z. Chloragogenzellen, d Darm, ep Epidermis, lm Längsmuskulatur. Leitz, Obj. 3, Oc. 12.

Die Cuticula zeigt bezüglich ihrer Dicke nur einen unwesentlichen Unterschied zwischen Wasser- und Erdform insofern, als sie bei letzterer ein wenig schmaler ist. Dagegen ist ihre Konsistenz bei der Erdform sehr viel fester als bei der Wasserform, wodurch sie auch an ihrer Oberfläche scharf abgesetzt erscheint, was bei der zarten Cuticula der Wasserform nicht der Fall ist. Aus der festen Beschaffenheit der Cuticula erklärt es sich, daß Autotomie und intersegmentale Bruchstellen bei der Erdform nicht beobachtet wurden, und die Tiere ein drahtiges Aussehen hatten.

Während die Epidermis bei der Wasserform aus hohen, zylindrischen Stützzellen gebildet wird (Abb. 63 a), besteht sie bei der Erdform aus fast kubischen Zellen (Abb. 63 b), so daß

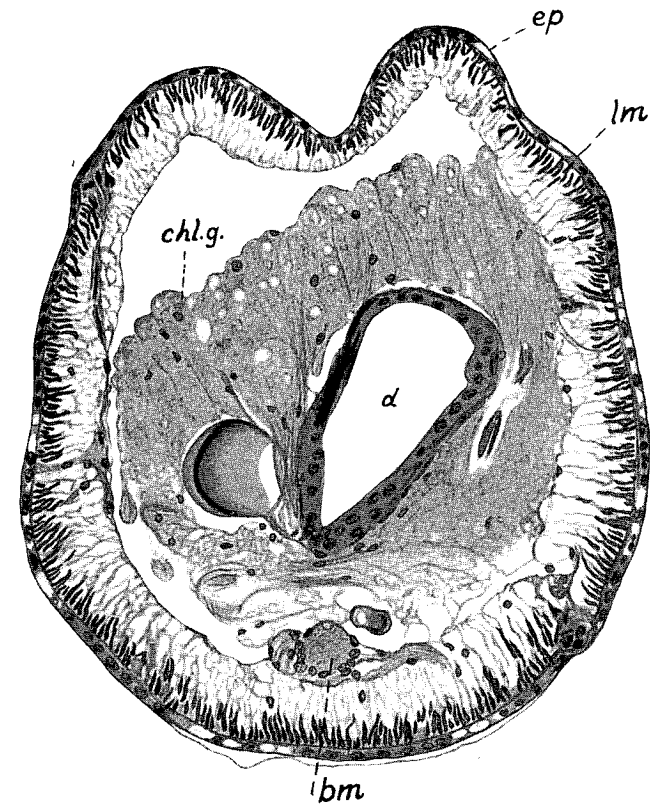


Abb. 62. Wie Abb. 61 (Erdform). Bezeichnungen und Vergr. wie bei Ab. 61.

die Epithelhöhe bei letzterer etwa nur $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ der Wasserform beträgt. Auffallend ist bei der Erdform der Reichtum an großen Schleimzellen, im dorsalen Epithel wurden im Gesichtsfeld (Ok. 3, Obj. 7) etwa 7 Schleimzellen gezählt gegenüber nur 1—3 bei der Wasserform. Etwas spärlicher treten sie bei der Erdform im ventralen Teil der Epidermis auf, die auch ein wenig höhere Stützzellen besitzt wie der dorsale Teil. Auffallend ist es ferner, daß bei der Erdform Kapillarschlingen in das Epithel eindringen, während dies bei der Wasserform nicht beobachtet werden konnte.

Wesentliche Unterschiede fallen bei der Muskulatur beider Formen auf. Ring- und Längsmuskulatur der Erdform hat nur etwa die halbe Breite von derjenigen der Wasserform (gemessen von der Basalmembran bis zum Peritonealepithel des Coeloms),

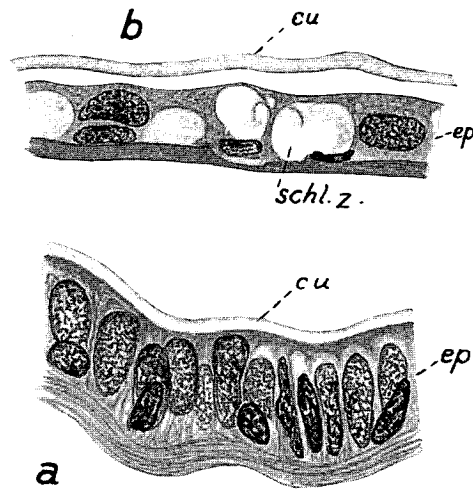


Abb. 63. a, b. Schnitte durch die ventrale Epidermis der in Abb. 61 u. 62 dargestellten Tiere. a. Wasserform, b. Erdform. cu Cuticula, ep Epidermis. schl. z. Schleimzellen. Leitz, $\frac{1}{12}$ Oelim., Oc. 8.

die Fibrillen aber sind wesentlich straffer, treten färberisch auch stärker hervor wie bei der Wasserform. Dabei nehmen die Fibrillen der Längsmuskulatur nur die distale Hälfte der Muskelzellen ein, während der mediane Teil derselben plasmatisch ist. Bei dem Wassertier dagegen enthalten die ganzen Zellen der Längsmuskulatur Fibrillen.

Die Chloragogenzellen sind beim Erdtier derart mächtig und zahlreich vorhanden, daß sie fast das ganze Coelom ausfüllen, beim Wassertier jedoch bilden sie nur einen schmalen Belag um den Darm, wobei die einzelne Chloragogenzelle nur etwa ein Drittel so hoch ist wie bei der Erdform.

Der Darm der Erdform besteht aus fest aneinander gefügten niedrigen Epithelzellen, die scharf gegen das Lumen abgesetzt sind. Beim Wassertier dagegen ist das Epithel lockerer gefügt, aber höher und nicht so scharf gegen das Lumen abgegrenzt.

Auch die Darmmuskulatur ist bei der Erdform wesentlich straffer wie bei der Wasserform.

Beim Bauchmark fallen Unterschiede an den Kernen auf. Während beim Erdtier eine scharf abgegrenzte Membran vorhanden ist, sowie fein verteiltes, diffuses Chromatin und ein

kleiner, gut färbbarer Nucleolus, erscheinen die Kerne bei der Wasserform wenig scharf durch ihre Membran abgesetzt, das Chromatin ist grobkörniger, reichlicher, der Nucleolus diffuser färbbar.

Die Geschlechtsdrüsen dagegen zeigen bei den Vergleichstieren weitgehendste Übereinstimmung, indem sie sich in voller Tätigkeit befinden, d. h. alle Entwicklungsstadien von Keimzellen enthalten. Auffallend ist beim Erdtier die große Zahl der Mitosen.

Darminhalt ist bei beiden Tieren vorhanden. Er besteht bei der Wasserform aus weichen Algenmassen, bei der Erdform aus größeren zersetzten Pflanzenteilen.

Es geht also aus diesem „Naturexperiment“ (wechselnde Ueberschwemmung und Austrocknung der Flachmoorwiese bei Punkt 2) hervor, daß die Tubificiden eine große Plastizität besitzen, welche ihnen ein Leben auch in der Erde ermöglicht. Aus ihrer Nahrungsaufnahme, dem Zustand ihrer Keimdrüsen und dem Vorkommen ganz junger, frisch-geschlüpfter Tiere ist ersichtlich, daß ihre Lebensfunktionen im neuen Medium in keiner Weise herabgesetzt sind. In relativ kurzer Zeit (zwischen 24. 6. und 28. 8. 33, wobei man für den Rückgang des Hochwassers noch etwa 14 Tage abrechnen muß) waren an den Tubificiden weitgehende histologische Abwandlungen in Anpassung an das Leben in der Erde festzustellen. Dabei ist aber anzunehmen, wie es weiter unten begründet werden soll, daß die am 28. 8. 33 bei Punkt 2 gefundenen ausgewachsenen Tubificiden nur zum Teil die aus dem Graben stammenden, abgewandelten Ausgangsformen sind, ein Teil aber bereits die folgende Generation darstellt, die sich also schon in der Erde entwickelt haben muß. Es besteht auch die Möglichkeit, daß die Tiere Nachkommen von Trockentieren aus dem März 1933 sind, die allerdings im Juni wieder unter Wasserbedeckung kamen. Durch die Ausbildung fester Kokons um die Eier sind die jungen Entwicklungsstadien von ihrer Umwelt unabhängig. Damit ist eine sehr wichtige Voraussetzung für die Entstehung von Dauermodifikationen gegeben, denn eine noch so weitgehende individuelle Anpassung an das Leben in trockener Erde würde bedeutungslos bleiben, sofern die Nachkommen sich nur im Wasser entwickeln könnten. Bei gleichsinnig gerichteten Umweltbedingungen wäre also über den Weg von Dauermodifikationen schließlich die Bildung einer neuen Art bei den Tubificiden zu erwarten.

Aus meinen Untersuchungen geht aber ferner hervor, daß bei dem „Naturexperiment“ die Umweltfaktoren, unter denen *Tubifex*- und *Limnodrilus*-Arten bei Punkt 2 leben, durchaus nicht gleichsinnig in Richtung einer Erdanpassung wirken. Es besteht vielmehr ein häufiger Wechsel zwischen Ueberschwemmung und Austrocknung der Wiese. Dadurch werden die beim Aufenthalt in relativ trockener Erde erworbenen Anpassungen wieder rückgängig gemacht. Ein entsprechender Versuch wurde in Tübingen mit Tubificiden angesetzt, die am 28.8.33 bei Punkt 2 gefunden waren. Diese gut angepassten Erdformen wurden am 1. 9. 33 in Federseewasser mit sehr wenig Erde vom Fundort gesetzt und das Wasser gut durchlüftet. Die Tiere ertrugen den Aufenthalt im Wasser ausgezeichnet, sie wühlten sich bald in den Schlamm ein und bewegten sich lebhaft darin. Bereits am 3.9.33 hatte sich die Farbe der Tiere geändert, sie erschien fahler wie die der Erdtiere, aber sie stimmte noch nicht ganz mit derjenigen der typischen Wasserform überein. Bei der zu diesem Zeitpunkt erfolgten Fixierung zweier Tiere waren weder intersegmentale Bruchstellen noch Autotomie zu beobachten. Am 4.9.33 schieden die Tiere Schleimröhren aus, die mit Erdpartikelchen inkrustiert waren. In diesen waren sie fortan nur schwer sichtbar. Nach 15tägigem Aufenthalt im Wasser wurden weitere Tiere fixiert. Ihre Farbe war nun fast so hellrosa wie die der typischen Wassertiere. Autotomie oder intersegmentale Zerreißung erfolgte jedoch nicht bei der Fixierung. Am 30.9.33, also vier Wochen nach Beginn des Versuchs, hatten die Tiere bereits die zart-rosa-Farbe der Wasserform. Ihre Bewegungen waren aber noch etwas steifer, wenn auch nicht mehr Nematoden-ähnlich. Bei der Fixierung trat ihre drahtige Beschaffenheit deutlich hervor, indem es keine intersegmentalen Bruchstellen gab.

Die histologische Untersuchung der im Wasser gehaltenen Erdtiere ergab eine etappenweise Rückdifferenzierung zur Wasserform hin. Nach 15 tägigem Aufenthalt der Tiere im Wasser war folgendes aus den Querschnitten zu ersehen: Die Cuticula war, im Vergleich zu derjenigen der Erdform, etwas gequollen und lockerer, das Epithel aber noch kubisch. Während die Muskulatur völlig mit derjenigen der Erdform übereinstimmte, entsprachen die Chloragogenzellen bezüglich Bau und Menge bereits denen der typischen Wasserform. Auch das Darmepithel

erschien mehr aufgelockert und höher, ähnlich wie bei der Wasserform, und die Kerne des Bauchmarks stellten in ihrer Struktur eine Zwischenstufe zwischen denjenigen bei der Erd- und Wasserform dar. Die Keimdrüsen enthielten intakte Geschlechtszellen aller Stadien, waren also in keiner Weise durch den Umweltwechsel der Tiere geschädigt. Auch hatten die Tiere im Wasser Nahrung aufgenommen.

Diese sekundäre Wasseranpassung der Erdform ist ein weiterer Beweis für die ungeheure Labilität und Plastizität der erwachsenen Tubificiden. Sie besitzen daher, unter dem Gesichtspunkt des Artbildungsproblems gesehen, prospektive Potenzen wie wohl nur noch wenige europäische Tiere. Gleichzeitig weisen sie den Weg, wie auf Grund einer ähnlichen Plastizität die terricolen Oligochaeten sich einmal aus Wasserformen herausdifferenziert haben mögen. Daß unser heimischer Regenwurm seine Plastizität noch nicht auf Kosten einer einseitigen Erd- und Luftanpassung verloren hat, geht aus der Tatsache hervor, daß er längere Zeit im Wasser atmen kann, sofern er vor Sonnenstrahlung geschützt ist.

Nun geht aber des weiteren aus meinen Untersuchungen hervor, daß nicht nur der Wechsel von Ueberschwemmung und Trockenheit auf der Wiese der Entstehung von Dauermodifikationen in Richtung einer Erdanpassung bei den Tubificiden entgegenwirkt, sondern daß der wesentlichste Hemmungsfaktor im Federseegebiet der europäische Winter ist. So war der Boden bei Punkt 2 am 23.3.32 bis in eine Tiefe von etwa 30 cm gefroren, wodurch den darin befindlichen Tubificiden jede Lebensmöglichkeit genommen war. Die Erdformen müssen bei scharfem Frost zugrunde gehen, und erst in der wärmeren Jahreszeit kann bei Ueberschwemmungen eine Neuansiedlung von Wasserformen stattfinden.

Um den Winter als Hemmungsfaktor bei der Bildung von Dauermodifikationen auszuschalten, wurden Austrocknungsversuche sowohl mit *Tubifex*-, als auch mit den gleichzeitig bei Punkt 2 gefundenen, amphibisch lebenden *Limnodrilus*-Arten in Tübingen angesetzt.

Als sehr günstiges Medium erwies sich mit verdünnter Knop-scher Nährlösung angerührter Bolus alba, dem Algen zugesetzt waren. Diese zunächst stark wasserhaltige Mischung wurde in kleine Glasschalen gefüllt und darin gewogen. Es wurde dann

je ein erwachsenes Tier hineingesetzt, dem bei Beginn des Austrocknungsversuchs das Hinterende amputiert und sofort mit Susa fixiert wurde. Der Sinn dieser Versuchsanordnung war, am gleichen Individuum die Umwandlungen während der allmählichen Trockenanpassung zu studieren, was um so unbedenklicher gemacht werden kann, als das Hinterende schnell regeneriert. In Abständen von 14 Tagen wurden Versuchstiere fixiert, die sich in fortschreitend austrocknendem Bolus befanden. Auf diese Weise war eine Reihe von Umwandlungsstadien gewonnen. Das Gewicht der Schale mit Bolus wurde am Ende des Versuchs festgestellt und der prozentuale Wassergehalt daraus errechnet. Die Mehrzahl der Tiere regenerierte gut und paßte sich den neuen Umweltbedingungen an.

Als Beispiel für diese experimentelle Trockenanpassung sei ein *Limnodrilus* ausführlicher beschrieben, der fast 4 Monate in Bolus gehalten war. Das Tier war am 21.3.33 im feuchten Boden bei Punkt 2 gefunden und am 23.3.33 nach Amputation des Hinterendes in Bolus gebracht. Das Gewicht der Schale mit dem stark wasserhaltigen Bolus betrug bei Beginn des Austrocknungsversuchs 34,400 gr., am Ende des Versuchs (18.7.33) 29,720 gr. Die Bolusmasse hatte nun etwa die Konsistenz von Plastilin. Ein sehr dichter Algenrasen bedeckte die Oberfläche und wucherte stark in die Tiefe. Nach Fixierung des Tieres wurde der Bolus so weit ausgetrocknet, daß er von Trockenrissen zerklüftet war. Sein Gewicht (mit der Schale) betrug nun 26,900 gr. Da die leere Schale 21,530 gr. wog, war der Gewichtsanteil des praktisch wasserfreien Bolus 5,370 gr. Der Wassergehalt im Bolus betrug also bei Beginn des Versuchs 58 %, am Ende des Versuchs 34,4 %, was einen Wasserverlust von 23,6 % bedeutet.

Nach Blanck (1930) hat Süring in Potsdam in 0-35 cm Tiefe einen Wassergehalt des Bodens von 61 gr. pro Liter im Frühling, 62 im Sommer, 53 im Herbst, 114 im Winter gemessen, d.h. im Mittel 72 gr. pro Liter. Für Feld-Lehmboden hat Fritzen im Samland in einer Tiefe von 0-31 cm einen Mittelwert von 116,5 gr. pro Liter festgestellt. In Anbetracht, daß Bolus gegenüber Erde eine sehr zähe Konsistenz hat, ist sein Wassergehalt von 34,4 % am Ende des Versuches als niedrig anzusehen. Frühere Austrocknungsversuche mit *Tubifex* arten, die in Schlamm gehalten wurden, führten soweit, daß die Tiere in einem Boden lebten, dessen Wassergehalt dem von Fritzen angegebenen Wert entsprach.

Das Versuchstier wurde am 18.7.33 ziemlich dicht unter der Bolusoberfläche zusammengerollt gefunden. Es befand sich teilweise in einer mit Bolus inkrustierten Schleimhülle,

aus der es jedoch schnell herausschlüpfte, als es aufgestört wurde. Es hatte ausgezeichnet regeneriert, die Farbe des Regenerats war zart-rosa, während der übrige Teil des Tieres braun-schwarz gefärbt war. Die Haut erschien feucht-glänzend. Bei der Fixierung mit warmem Susa entstanden einige intersegmentale Bruchstellen.

Da dieser *Limnodrilus* auf der Flachmoorwiese nicht mehr im Wasser gefunden war, sondern in sehr feuchtem Boden, der allerdings noch nicht lange nach der Ueberschwemmung trocken lag, mußte er bei Beginn des Versuchs mit einer typischen Wasserform verglichen werden, damit etwaige Abwandlungen an ihm in Richtung einer Erdanpassung festgestellt werden konnten. Es ergab sich dabei aus entsprechenden Querschnitten des amputierten Hinterendes und eines im Wasser gefundenen *Limnodrilus*, daß bis zum Beginn des Versuchs an dem Tier nur geringfügige histologische Veränderungen gegenüber der Wasserform aufgetreten waren. Lediglich die Fibrillen der Längsmuskulatur waren etwas dichter und die Schleimzellen in der Epidermis in stärkerer Sekretion befindlich.

Dagegen zeigte der histologische Vergleich von entsprechenden Querschnitten des amputierten Hinterendes und des Regenerats wesentliche Unterschiede:

Während die Cuticula bei ersterem sehr zart und an ihrer Oberfläche wenig abgesetzt erscheint, so daß sie stellenweise kaum sichtbar ist, hat sie beim Regenerat eine feste Konsistenz mit scharfer Abgrenzung an der Oberfläche. Auch ist sie etwas dünner als beim amputierten Hinterende.

Die Epidermis besteht bei letzterem aus zylindrischen Stützzellen, die fast doppelt so hoch sind wie beim Regenerat, wo zwischen den Stützzellen noch viele basal gelegene Ersatzzellen vorkommen. Die Schleimzellen in der Epidermis des Regenerats sind kleiner, aber bedeutend zahlreicher vorhanden als beim amputierten Hinterende. Die Zahl der Kapillaren an der Basalmembran hat beim regenerierten Tier, besonders auf der Dorsalseite, wesentlich zugenommen.

Die Fibrillen der Längsmuskulatur, welche, wie erwähnt, beim amputierten Hinterende bereits etwas dichter sind als bei der typischen Wasserform, erscheinen beim Regenerat noch wesentlich straffer, wie denn seine gesamte Muskulatur völlig mit derjenigen der oben beschriebenen Erdform übereinstimmt.

Die Chloragogenzellen, das Darmepithel und das

Bauchmark des amputierten Hinterendes sind entsprechend ausgebildet wie bei der typischen Wasserform, während sie beim Regenerat völlig mit denjenigen der Erdform übereinstimmen.

Die Geschlechtsdrüsen des Versuchstiers sind völlig normal ausgebildet. Sie enthalten alle Stadien von Keimzellen bis zu nahezu reifen Geschlechtszellen.

Darminhalt ist sowohl beim amputierten Hinterende als auch beim Regenerat reichlich vorhanden. Er besteht bei ersterem aus Algen und feinem Pflanzendetritus, bei letzterem nur aus dickeren Algenfäden.

Limnodrilus hat sich also bei diesen Versuchen als sehr günstiges Objekt für das Studium des Artproblems erwiesen, da sich auch experimentell die Trockenanpassungen erzielen lassen. Dabei hatte aber das besprochene Versuchstier im Zeitraum von fast vier Monaten bei beträchtlicher Austrocknung des Bolus noch nicht den Grad der Trockenanpassung erreicht, wie ihn die Erdform des „Naturexperiments“ nach etwa 6 Wochen Aufenthalt in feuchter Erde aufwies. Wahrscheinlich stellen die am 28.8.33 bei Punkt 2 gefundenen Erdformen schon die Nachkommen der aus dem Wasser stammenden Tiere vor, da ihre histologischen Abwandlungen schon derart tiefgreifend sind, daß sie wohl kaum erst in der Reifephase eines Individuums erworben sein können. Die rege Keimzellbildung und der Fund junger Tiere sind ja ein Beweis dafür, daß sich Tubificiden in der Erde entwickeln können.

Weitere Austrocknungsversuche mit Tubificiden erwiesen, daß sich auch Nachkommen im künstlichen Medium erzielen ließen. Dabei wurden je 6—10 ausgewachsene Tiere, die am 15.11.31 auf der überschwemmten Wiese bei Punkt 2 gefunden waren, in größere Glasschalen mit angerührtem Bolus gebracht. Im Zeitraum zwischen 26.11.31 (Beginn des Versuchs) und 8.7.32 (Ende des Versuchs) waren in einer Schale außer den 6 Ausgangstieren noch weitere 4 junge Tubificiden vorhanden. (Die Bearbeitung dieses Materials steht noch aus).

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß die *Tubifex*- und *Limnodrilus*-Arten infolge ihrer großen Plastizität die Möglichkeit bieten, über weitere Zeiträume hin — unter Ausschaltung des Winters — das Artproblem zu studieren. Im Verlauf einiger Generationen ist zu erwarten, daß unter gleichsinnig gerichteten Umweltfaktoren die Trockenanpassungen zu Dauermodifikationen werden.

Wie bereits erwähnt, gehört zur 4. Kategorie von Tieren, die sich wechselnden Umweltbedingungen anpassen können, im Federseegebiet auch *Misgurnus fossilis* L., der Schlammpeitzker. Sein Lebensraum ist für Fische wenig günstig und setzt schon eine besondere Anpassungsfähigkeit voraus. *Misgurnus* kommt in den vielen kleinen, fast stromlosen Gräben vor, die das Federseegebiet durchziehen. Hier halten die Tiere sich auf und meist in dem Schlamm auf, der in trockenen Zeiten kaum mit Wasser bedeckt ist. Dadurch steht ihnen dann sehr wenig Sauerstoff zur Verfügung. Trotzdem überdauern sie solche Perioden gut, da sie durch ein respiratorisches Enddarmepithel die Fähigkeit besitzen, atmosphärischen Sauerstoff zu verwerten. In den Gräben ist *Misgurnus* ferner einem starken Wechsel der Temperaturen ausgesetzt, besonders aber wirkt sich die lange Dauer des Winters im Federseegebiet auf ihn aus. So hatten noch alle Tiere, die am 19.3.32 in einem Graben mit einer dünnen Eisdecke gefangen waren, keinerlei Darminhalt, und bereits am 3.10.32 war der Darm aller gefangenen Tiere leer. Dieser Befund ist ein Beweis dafür, daß diese Fische annähernd ein halbes Jahr in Winterruhe verbrachten, denn da sie keinerlei Nahrung aufnahmen, trotzdem diese vorhanden ist, mußten sämtliche Lebensfunktionen herabgesetzt sein. Als eigentlicher Winterschlaf kann dieser Zustand aber nicht bezeichnet werden, da die Tiere sich beim Fang nie in einem Starrezustand befanden, sondern sich stets lebhaft bewegten. Dabei machten sie alle einen gutgenährten Eindruck, waren also nicht als „Hungerformen“ anzusehen.

Die Herabsetzung der Lebensfunktionen mußte sich bei den engen Korrelationen zwischen Gesamtorganismus und Thyreoida auch an letzterer auswirken, so daß jahreszyklische Veränderungen an ihr zu erwarten waren. In der Tat erwies die histologische Untersuchung der Schilddrüse von *Misgurnus* die Richtigkeit dieser Annahme. Dazu wurde im durchschnittlichen Abstand von fünf Wochen der Zustand dieses Organs von jeweils mehreren geschlechtsreifen Tieren geprüft. Es ergaben sich jahreszeitliche Veränderungen sowohl des Follikelepithels als auch des Kolloidzustandes.

Zur Zeit der Winterruhe, also von Anfang Oktober bis Mitte März, zeigen die histologischen Bilder der Schilddrüse (Abb. 64) wesentliche Übereinstimmung: Das Follikelepithel ist durchweg als flach zu bezeichnen, Zellgrenzen sind nur ganz selten sichtbar,

die großen flach- bis rund-ovalen Kerne nehmen den größten Teil der Zellen ein. Meist liegen die Kerne mit ihrer Längsachse zum Follikellumen tangential. Das feinkörnige Chromatin färbt sich nur wenig intensiver als das Kernlumen, so daß die Kerne etwas diffus erscheinen. Das Kolloid färbt sich nach der Heidenhain-Malloryschen Azanmethode überwiegend purpurrot, bzw. orange und ist als dickflüssiges Stauungskolloid anzusehen. Nur in wenigen kleinen bis mittelgroßen Follikeln kommt blaufarbiges Kolloid vor. „Chromophobe Vacuolen“ (Uhlenhuth) findet man in diesen Monaten nur ganz vereinzelt. Dagegen treten im Kolloid häufig eingewanderte Epithelzellen, die sich auf den verschiedensten Stadien der Degeneration befinden, auf. Abb. 64 stellt solche typischen Follikel aus der Zeit der Winterruhe (November) dar. Die Keimdrüsen enthalten in diesen Monaten junge Entwicklungsstadien von Keimzellen.

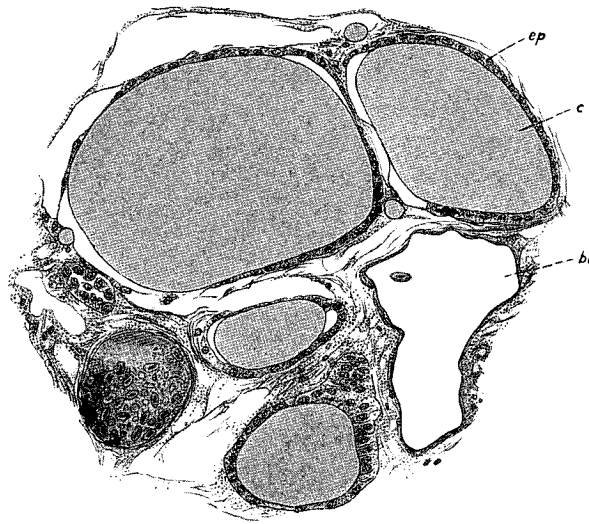


Abb. 64. Querschnitt durch Schilddrüsenfollikel von *Misgurnus fossilis* L. zur Zeit der Winterruhe. ep. Epithel, bl Blutlücke, c Kolloid. Leitz, Obj. 7, Oc. 3. Auf $\frac{1}{2}$ verkleinert.

Im April beginnt bei *Misgurnus* eine Steigerung der Lebensfunktionen, was sich vor allem in der Nahrungsaufnahme äußert. Abgesehen von einer einzigen Ausnahme im April, wurde bei sämtlichen untersuchten Tieren von April bis einschließlich Sep-

tember reichlicher Darminhalt gefunden. Das Follikelepithel (Abb. 65) ist im April erheblich höher wie in den Wintermonaten, Zellgrenzen sind meist deutlich sichtbar. Die Kerne sind nun rund-oval bis rund, in ersterem Falle sind sie meist derart in den Zellen orientiert, daß ihre Längsachse zum Follikellumen gerichtet ist. Das feinkörnige Chromatin hebt sich färbereicher schärfer gegen das hellere Kernlumen ab wie in den Wintermonaten, so daß die Kerne nicht mehr diffus erscheinen. Das Kolloid färbt sich nach der Heidenhain-Malloryschen Azanmethode nur noch in wenigen Follikeln rot, hauptsächlich ist es zweifarbig, rot und blau, wobei das Zentrum in mehr oder weniger großem Umfange rote Färbung hat. Daneben kommt in kleinen bis mittelgroßen Follikeln, die sich noch lebhaft vermehren, auch einheitlich blaues Kolloid vor. Chromophobe Vacuolen treten jetzt zahlreich auf. Degenerierende Epithelzellen findet man häufig in Follikeln aller Größen.

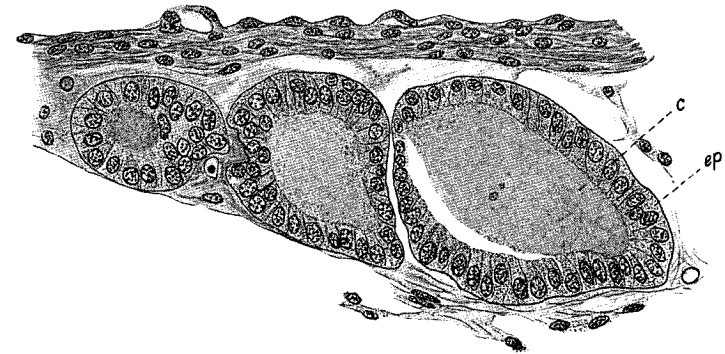


Abb. 65. Wie Abb. 64, im Frühjahr. Leitz, Obj. 7, Oc. 3. Auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.

Bei den Ende Juni gefangenen Tieren ist das Epithel wieder flacher wie im April, aber nicht so flach wie in den Wintermonaten. Fast alle Follikel enthalten rotes Stauungskolloid, nur sehr wenige weisen blaues Kolloid auf. Chromophobe Vacuolen sind kaum vorhanden, dagegen findet man wieder einige eingewanderte degenerierende Follikelepithelzellen im Kolloid. Wahrscheinlich hängt dieser offensichtliche Stauungszustand des Kolloids im Frühsommer mit dem Einsetzen der Brunst zusammen, da die Tiere, nach den reifen Eiern zu urteilen, fast laichfertig erschienen.

Im August weist die Schilddrüse Anzeichen höchster Aktivität auf: Das Epithel ist nun sehr hoch, häufig kommen darin Mitosen vor. Die rund-ovalen bis runden Kerne sind klar färbbar, da sich ihr Chromatin scharf gegen das Lumen abhebt, ihre Längsachse ist meist zum Follikellumen gerichtet. Das blaue Kolloid hat gegenüber dem Junistadium stark zugenommen, entweder füllt es die ganzen Follikel aus, oder bildet einen mehr oder weniger breiten Ring um ein rotes Zentrum. Chromophobe Vacuolen sind nur selten zu beobachten, dagegen finden sich wieder mehrfach eingewanderte Epithelzellen im Kolloid.

Im September hat das Epithel wieder stark an Höhe abgenommen, es ist etwa so hoch wie im Juni., Zellgrenzen sind kaum sichtbar, die ovalen Kerne sind wieder mit ihrer Längsachse tangential zum Follikellumen gerichtet. Obwohl noch relativ viele, namentlich kleine und mittelgroße, Follikel blaues, bzw. peripher blaues, zentral rotes Kolloid enthalten, ist doch bereits ein Ueberwiegen des roten Kolloids festzustellen. Chromophobe Vacuolen kommen nicht mehr häufig vor. Dagegen liegen viele eingewanderte Epithelkerne in den Follikeln. Es findet also im September trotz einer noch bedeutenden Aktivität der Schilddrüse (vereinzelt kommen auch Mitosen vor) bereits eine allmähliche Umstellung zum Winterruhestadium statt, wie es von Oktober an zu beobachten ist.

Damit ist also bei *Misgurnus* ein ausgesprochener Jahreszyklus der Schilddrüse festgestellt, der in enger Beziehung zum Stoffwechsel und zu den Umweltfaktoren steht.

Da nun *Misgurnus* zu denjenigen Tieren gehört, welche die Stufe gelegentlicher Luftatmung erreicht haben, war es eine interessante Frage, ob er durch experimentelle Beeinflussung zu einem echten Lufttier differenziert werden kann. Unter diesem Gesichtspunkt wurden Versuche in zweifacher Hinsicht angestellt: Es wurde einerseits davon ausgegangen, daß die Schilddrüse als Harmozonorgan die Metamorphose der Wirbeltiere bedingt und daher auch bei der Realisation der Gene für spez. Luftanpassung eine wichtige Rolle spielt. Infolgedessen wurde eine Beeinflussung des Gesamtieres auf dem Wege über die Schilddrüse versucht. Andererseits wurde die Bedeutung gleichsinnig gerichteter Umweltbedingungen für eine weitere Anpassung an das Leben an der Luft geprüft.

Eine Einwirkung auf die Schilddrüse wurde durch die folgenden

Versuche bezweckt: 1.) Das Wasser, in welchem einige *Misgurnus* gehalten wurden, erhielt lange Zeit hindurch verschieden dosierte Thyroxinzusätze (Hoffmann-La Roche)¹⁾. 2.) Weiteren Versuchstieren wurde Thyroxinlösung in die Bauchhöhle injiziert.²⁾ 3.) Frische Schweine- und Kalbsschilddrüse wurde an einige Tiere verfüttert. 4. Frischer Schilddrüsenbrei wurde in die Bauchhöhle injiziert.



Abb. 66. Schlammpeitzger auf feuchtem Boden, durch Injektion von frischer Schilddrüsensubstanz angepaßt.

Diese Versuche riefen eine schwache Reaktion in Richtung einer Luftanpassung hervor. So verließen einige Tiere nach zweimaliger Injektion von Schilddrüsenbrei — die Injektionen erfolgten am 20. 11. 31 und am 14. 12. 31 — bereits am 17. 12. 31 das Wasser und hielten sich fast ununterbrochen bis zum 31. 12. 31 — also 14 Tage — auf feuchtem Sand, z. T. unter Steinen versteckt,

1) Dazu wurde 1 Tablette (1 mgr. Thyroxin) in 20 ccm Wasser gelöst. Von dieser Stammlösung wurden 0,05—10 ccm in verschiedenen Zeitabständen (täglich bis jeden 6. Tag) in das 500 ccm Wasser enthaltende Aquarium gebracht.

2) 0,4 ccm der Stammlösung wurde Tieren zwischen 9—12 cm Körperlänge in Abständen von 2—4 Wochen in die Bauchhöhle injiziert.

auf. Abb. 66 stellt diese Versuchstiere am 23. 12. 31 dar. Die Tiere zeigen keine Spur einer Schädigung, sondern sind frisch und lebhaft in ihren Bewegungen. Am 2. 1. 32 waren die Tiere, bis auf eine Ausnahme, wieder in das Wasser zurückgekehrt, um nach einer weiteren Injektion von Schilddrüsenbrei sich abwechselnd im Wasser und auf feuchtem Sand aufzuhalten.

Eine Umwandlung zu einem echten Lufttier konnte also bei *Misgurnus* — im Gegensatz zu den geschilderten Periophthalmen-Versuchen auf dem Wege über die Schilddrüse nicht erzielt werden. Ebenso führte der allmähliche Wasserentzug in den Aquarien (als zweite Möglichkeit, eine Weiterdifferenzierung zum Lufttier zu bewirken), der soweit ging, daß die Tiere im feuchten Schlamm leben mußten, auch nur zu einer gelegentlichen Luftanpassung, wie sie in der Natur bereits zu beobachten ist.

Demnach scheint *Misgurnus* in der Reifephase nicht die Voraussetzungen zu bieten, die für eine Erreichung von Dauermodifikationen mit schließlicher Abwandlung der Artcharaktere erforderlich sind. Dagegen bestände die Möglichkeit, die Larven zu einer Dauermodifikation in der Richtung zu einem Feuchtlufttier umzuwandeln. Sie sind noch außerordentlich plastisch, worauf schon ihre primitiven larvalen Merkmale — äußere Kiemen wie bei Amphibien — hinweisen. Voraussetzung für diese Versuche wäre die Kenntnis der Metamorphose der Larven zu den aalartigen Schlammpeitzgern. Leider konnte bisher noch nicht das Material dazu in genügender Menge beschafft werden.

V. Der Artentod.

Durch die Urkunden der Palaeontologie wissen wir, daß im Laufe der Erdgeschichte kein Tierstamm verschwunden ist. Gattungen, Familien und Arten sind dagegen relativ häufig ausgestorben. So sind z. B. die *Ammonoidea* heute ausgestorben und von den *Nautiloidea* ist nur *Nautilus* übrig geblieben. Die Brachiopoden sind bis auf eine kleine Zahl von Arten verschwunden. Gänzlich ausgestorben sind die Trilobiten und die devonische Gruppe der *Antiarchi*, ebenso die *Stegocephalen*

und die in der Kreide erloschenen Flugechsen (*Pterodactylus*). Von Groß-Säugetieren sind das Mammut und das wollhaarige Nashorn der Eiszeit ausgestorben. Ihre Verwandten sind heute nur noch in den Tropen zu finden.

Es ist nun eigenartig, daß drei Sonderfälle uns Beispiele für den Artentod liefern: 1.) Die Ueberspezialisierung von Formen, die sich immer einseitiger an eingeeengte Umweltbedingungen anpaßten, 2.) die Uebergangsformen zwischen zwei Tierklassen oder auch festen Arten und 3.) die Verdrängung und Ausrottung durch lebenskräftigere Arten.

Die stärkste Triebkraft, die in einer Art steckt, ist die der Erhaltung der Art und entsprechend beim Individuum, die der Erhaltung des Individualzyklus. Alles, was ein Tier befähigt, durch seine Plastizität an Anpassungen somatischer wie psychischer Art aufzubringen, dient zur Erhaltung der Art; das Gleiche gilt für die Art Mensch. Auch die Regelung der Fortpflanzung gehört dahin. Es werden stets soviel Keimzellen und Embryonen produziert, als zur Aufrechterhaltung der arterhaltenden Individualzyklen nötig sind. Werden die Umweltbedingungen eingeeengt, so wird das ausgeglichen, entweder durch große Zahl der Keime (Parasiten) oder durch Brutpflege bis zum vollebensfähigen Zustande der Jungen. Damit geht eine Beschränkung der Zahl der Nachkommen (Säuger) einher. Sind die Umweltbedingungen soweit eingeeengt, daß Uebervölkerung besteht, so erfolgt entweder eine gewaltsame Ausbreitung, um neuen Raum zu schaffen, oder, wenn das nicht möglich ist, geht die Zahl der Nachkommen soweit zurück, daß der Lebensraum für die Zahl der Individuen ausreicht, z. B. afrikanische und indische Elefanten. Jede Beschränkung des Lebensraumes bedingt an sich schon eine verminderte Fruchtbarkeit. Wir wissen z. B. heute (nach Stieve 1926), daß durch Haltung von Vögeln (Gänse, Hühner) in engen Käfigen die Eierproduktion eingestellt wird. Auch sonst wirkt veränderte Umwelt sehr einschneidend auf die Fortpflanzung (wilde Tiere pflegen sich in der Gefangenschaft trotz bester Pflege meist garnicht oder sehr spärlich fortzupflanzen). Dabei braucht die Fähigkeit, viele Nachkommen zu erzeugen, nicht verloren gegangen zu sein, was auch für den Menschen zutrifft. Familien, die im eingeeengten Milieu Europas wenige Nachkommen hatten, haben zahlreiche Kinder, wenn sie in den

weiteren Lebensraum der Kolonien gemäßigter Zonen verpflanzt werden (Nordamerika, Kanada). Der Grund für den Geburtenrückgang in den europäischen Ländern ist daher weniger in der gewollten Beschränkung der Kinderzahl, als vielmehr in den Umweltverhältnissen zu suchen. Auch der Mensch stirbt aus, wenn seine Umwelt so stark eingeengt wird, daß eine ausreichende Erzeugung von Kindern nicht mehr möglich ist. Als Beispiel erwähne ich die Indianer, Azteken, Inkas, Tasmanier und isolierte Stämme von Malaien der Südsee. Auch in künstlich geschaffenen Reservaten ist das Aussterben nicht zu verhindern. Hierzu gibt es zahlreiche Parallelen in der Tierwelt. Folgende Tiere sind in geschichtlicher Zeit ausgestorben oder verschwinden jetzt: Luchs, Biber, Wisent, schwarzer Storch, Rabe, Uhu, Blaurake usw. in Mitteleuropa, der Bison in Nordamerika. Jedes Tier, das seine ihm zusagende Umwelt verliert, stirbt aus. Kein Schutz von seiten des Menschen kann das ändern, nur hinauszögern (Wisentschutz z. B.).

So sind in historischer Zeit auf Neuseeland 59 Arten, auf den Maskarenen 36 Vogel-Arten ausgestorben.

Im harten Winter 1829/30 starben die Frösche auf Island aus, sie konnten bisher nicht wieder einwandern.

1. Aussterben durch Ueberspezialisierung oder Verdrängung durch besser angepaßte Formen.

Wenn Tierarten sich in ontogenetischer Richtung in einer sich immer mehr einengenden Umwelt spezialisieren, so kann das zum Untergang einer Art führen, wenn diese Umwelt sich plötzlich so ändert, daß das Tier ohne Neuanpassungen nicht mehr zu leben vermag. So ist es vielleicht zu erklären, daß die Riesenreptilien, *Smilodon*, der Riesenhirsch und das Mammut ausgestorben sind. Die heute noch lebenden Reste uralter Formen kommen nicht selten in engster räumlicher Beschränkung vor. Der australische Lungenfisch *Neoceratodus forsteri* z. B. findet sich nur in zwei Flußläufen (Burnett- und Mary-River) in Queens-Land, seine ausgestorbenen Verwandten dagegen waren weit verbreitet. Die Brückenechse *Sphenodon* ist heute auf Neuseeland beschränkt, das Schnabeltier *Ornithorhynchus* lebt nur in Flüssen Tasmaniens und Südaustraliens. Dabei hat sich das Schnabeltier in seiner Nahrung auf *Corbicula*,

eine Muschel, spezialisiert. Würde diese nun aus irgend welchen Gründen plötzlich aussterben, so wäre damit das Ende dieses Monotremen gekommen.

In Australien, „dem Land der lebenden Fossilien“, gibt es neben den Uebergangsformen zwischen Reptilien und Placentaliern, *Echidna* und *Ornithorhynchus* noch die Hauptmenge der noch heute vorhandenen Beuteltiere, die früher Eurasien und Amerika bewohnten, jetzt aber den placentaren Säugern gewichen sind und, außer in Australien, nur noch in wenigen Gattungen in Südamerika vorkommen. Die Raubbeutler, *Thylacinus* und *Sarcophilus*, haben sich nur auf dem von Australien abgetrennten Tasmanien gehalten, während sie dort, wo sie fossil gefunden sind, höchstwahrscheinlich durch den Dingo ausgerottet wurden, dessen Reste in pliocänen und quartären Ablagerungen auch neben denjenigen von Raubbeutlern gefunden wurden. Allein in Südaustralien und Tasmanien gibt es noch heute die altertümlichen Krebse der Familie der *Anaspididae*, ein Zwischenglied zwischen den weitverbreiteten Schizopoden und Arthrostraken (3 Gattungen mit nur je einer Art, eng an palaeozoische Gattungen anzuschließen).

Werden altertümliche Formen, die meist nur noch eine geringe Widerstandskraft haben, überlegenen Tieren ausgesetzt, so sterben sie gewöhnlich schnell aus. Heute ist es meist der Mensch, der die Ausrottung bewirkt, indem er neue Tierformen freiwillig oder unfreiwillig in isolierte Gebiete einführt. So schwinden viele Beutler Australiens vor den Rindern, Schafen und Kaninchen der Ansiedler. Die endemischen Vögel Neuseelands weichen vor Amsel, Star und Stieglitz. Auf Christmas-Island sind im Laufe von 30—40 Jahren durch das Vordringen der Wanderratte eine Spitzmaus *Crocidura* und die Ratten *Mus nativitatis* und *macleari* so gut wie ausgerottet worden. Die vom Menschen eingeschleppten *Scolopendern* haben hier ferner die Myriapodenfauna stark reduziert.

Das Vogelparadies auf den Lord-Howe-Inseln, 450 km östlich von Australien, das 1879 zum Reservat erklärt wurde, ist jetzt durch Ratten völlig verödet.

Manche Tierarten hat der Mensch selbst ausgerottet, so Stellers Seekuh (*Rhytina*), den Riesenalk, die Dronte auf Mauritius, die Wandertaube, das Quagga der südafrikanischen Steppen.

2. Das Verschwinden von werdenden Formenkreisen.

In der Geschichte der Organismen beobachtet man, daß eine neue Anpassungsstufe nur unter Zugrundegehen vieler Einzelindividuen erreicht wird. Namentlich beim Uebergang vom Wasser zum Lufttier und vom Lufttier zum Flugtief findet man das sehr deutlich ausgeprägt. Man kann wohl mit Recht behaupten, daß, so lange es Meerestiere und mit Pflanzen bewachsenes trockenes Land gegeben hat, die Meerestiere versucht haben, zur Luftatmung überzugehen. Viele Ansätze sind sicher in prähistorischen Zeiten gemacht worden, die aber fossil nicht erfaßt werden können, weil es sich meist um weichhäutige Tiere handelte. Oft sind die Anpassungen auch in den Anfängen stecken geblieben, so bei Feuchtluft-Polychaeten, *Peripatus*, Asseln, Flohkrebse (*Orchestia*), Luftanomuren, Brachyuren und vielen Fischen. Wo aber ein Weg tatsächlich zur Entstehung von Lufttier-Stämmen führte, unter Herausbildung neuer Atmungsorgane, sind die Zwischenglieder entweder ganz geschwunden oder doch nur noch in Resten vorhanden. Das beobachten wir bei der Entstehung der Lunge der Luftwirbeltiere, wo die Schwimmblase der heutigen Dipnoer uns nur den Weg der Umdifferenzierung andeutet, sowie bei der Herausbildung der Schneckenlunge aus der Mantelhöhle und der gänzlichen Neuentstehung der Tracheen bei luftatmenden Arthropoden. Es ist interessant, daß die ältesten Nichtchordaten, die zuerst Lufttiere wurden, Pflanzenfresser waren. So konnten sie den ungeheuren Pflanzenreichtum auf dem festen Boden ungestört ausnutzen. Die ältesten Luftvertebraten dagegen waren Fleischfresser, sie ernährten sich von den leicht zu bewältigenden Nichtchordaten auf dem festen Boden (Hesse).

Auch die Zwischenformen von Arten, die sich auf dem Boden bewegen und Arten, die zu fliegen imstande sind, sind meist ausgestorben. *Archaeopteryx* und die Kreidevögel sind heute völlig verschwunden. Sie sind sicher von den höheren Differenzierungsstufen, den Raubvögeln, schnell ausgerottet worden. Es ist eine interessante Frage, welche Zwischenformen von Insectivoren zu den heutigen, gut fliegenden Fledermäusen geführt haben.

Wir erkennen hier aus den nur skizzierten Beispielen von Artentod, wie eine gerichtete konsekutive Adaption zum Untergang von Zwischenformen in der Reihe führen muß. Wir sehen das z. B. sehr klar in der Reihe der Pferde. Die Umwelt war es, die die Aenderung vom Buschtier *Phenacodus* zu einem allmählich gut angepaßten Steppentier bewirkte. Dabei wurden die zurückbleibenden Zwischenstufen jeweilig durch Raubtiere völlig ausgerottet.

Beurlen (1933) führt das Aussterben von Arten auf Schwächung der Geschlechtsdrüsen und damit ursächlich zusammenhängender Ueberspezialisierung, Formaflösung, extrem gesteigerter, regelloser Variabilität, Riesenwuchs und Häufung pathologischer Erscheinungen zurück. Außerdem spiele der „Geburtenrückgang“ eine starke Rolle. Bei Wirbeltieren könnten Störungen im Hormonablauf dafür verantwortlich gemacht werden. Der Artentod wäre dann etwas ähnliches wie der Tod des Individuums, also eine Alterserschöpfung. Daraus zieht Beurlen die Folgerung, daß „die Art, die Gattung, die Familie usw. nicht, wie man in der rein lamareckistischen oder darwinistischen Abstammungslehre annahm, willkürlich aus den Stammesreihen herausgeschnittene Abschnitte sind, sondern wirkliche Einheiten, Individuen gewissermaßen höherer Größenordnung.“ Diese Großindividuen „machen Jugend, Reife und Alter durch wie ein Einzelindividualzyklus.“ Einen Arten-Individualzyklus hatte ich ebenfalls schon (1924) angenommen. Die Annahme aber, daß die Umwelt keine Rolle bei dem Aussterben der Arten spiele, kann nicht richtig sein. Nach Beurlen soll sie höchstens sekundäre, beschleunigende oder modifizierende Faktoren enthalten.

Diese Annahme halte ich nicht für ganz richtig. Die Umwelt ist es doch, die eine Art zur einseitigen Anpassungsrichtung drängt oder bei Nahrungsüberfluß und Mangel an Feinden ihre Ausbreitung besonders begünstigt. Aendert sich aber für solche Arten die für sie spezifische Umwelt, so fallen sie meist dem Untergang anheim. Andererseits kennen wir Individuen (*Protozoen*), die potentiell nicht altern und sterben, ebenso wie es Dauertypen unter den Arten gibt, die seit dem Praecambrium nicht gealtert sind, z. B. *Lingula*.

VI. Konsekutive Adaption und Artbildung.

Bei den Tieren spielen sich nach Plate (1933) drei gesetzmäßige Aufeinanderfolgen ab:

1. Die phyletische Sukzession, welche zu einer allmählichen Zunahme der Organisation und der Leistungen im Laufe der Stammesgeschichte geführt hat, wie aus den palaeontologischen und vergleichend-anatomischen Tatsachen geschlossen werden kann.
2. Die ontogenetische Sukzession, welche sich direkt beobachten läßt.
3. Die genetische Sukzession, d. h. die Tatsache, daß die Radikale und Gene in bestimmter Reihenfolge aktiv werden, d. h. die artspezifischen Merkmale in der progressiven Phase realisieren.

Die Kenntnis dieser drei Aufeinanderfolgen gibt uns ein Bild von der stammesgeschichtlichen Verknüpfung der heute existierenden Tiere und Pflanzen. Wollen wir nun aber erforschen, wie diese Sukzession zustande gekommen ist, so ergibt sich die Anforderung, auch die Ursachen dafür zu ergründen.

Wir wissen, daß „Natur nichts anderes als der unendliche Komplex von Kausalreihen ist“ (N. Hartmann). Dabei ist Kausalität gleich Ursache zu setzen und soll hier bedeuten, daß ein gesetzlicher Zusammenhang im zeitlichen Ablauf der Ereignisse besteht.

Die Kausalreihen laufen nun aber in der Zeit nicht nebeneinander her. Sie sind alle untereinander ebenfalls kausal verknüpft. „Die Naturgegenstände sind daher nichts anderes als ein System von Wirkungen“ (N. Hartmann).

Eine Naturerkenntnis vermitteln allein die Methoden der generalisierenden und die der exakten Induktion (Ordnungswissenschaft und experimentelle Nomothese). Bei beiden spielt die generalisierende Hypothese eine wichtige Rolle. In entscheidenden Punkten aber enthalten beide das Urteilsgefüge deduktiver Momente.

Beide sind in gleicher Weise logisch gegründet auf der Kategorie der Kausalität im weitesten Sinne, als der Kategorie, die den funktionellen Zusammenhang der Erscheinungen herstellt und bedingt.

Es ist das Verdienst Lamarcks, solche funktionellen Zusammenhänge erkannt und für seine Theorie der Entstehung der Arten verwertet zu haben. Er nahm an, daß im Leben der Einzelindividuen erworbene funktionelle Anpassungen an neue Umweltbedingungen zur Veränderung der Art führen, also erblich sein müssen. Vom Gegensatz Soma und Keimzellen wußte Lamarck noch nichts. Diese Frage ist erst später (Weismann) im Lamarckismus aufgetaucht.

Nun haben wir aber nicht nur funktionelle Abänderungen, sondern auch mnemische und psychische Neuerwerbungen, was meist nicht genügend oder gar nicht hervorgehoben wird.

Wie schon O. Hertwig betont, ist es falsch, von einer Vererbung erworbener Eigenschaften zu reden. Er schlug vor, allgemein Vererbung erworbener Anlagen zu sagen, wobei die rein somatische Vererbung als Spezialfall mitzurechnen wäre. Heute ist die Fassung „Vererbung erzwungener oder induzierter Anlagen“ richtig, wie wir sehen werden.

Die Grundfrage lautet: wie kommt eine Vererbung von umweltinduzierten Neuanlagen, wie ich es formulieren möchte, zustande? Wir müssen, um diese Frage zu lösen, von den alten eingefahrenen Theorien abgehen. Wir wissen heute mehr über die Umwelt als vor 100, ja selbst vor 30 Jahren, namentlich wenn wir sie in geeigneten, günstigen Gegenden, z. B. den äquatorialen Tropen, studieren. Wir sehen hier, wie variabel das System Umwelt und Individualzyklus ist.

Auch der reine Selektionismus allein führt nicht weiter. Sehr treffend sagt Goebel (1924): „Die Selektionstheorie weist eine solche, durch innere Ursachen in bestimmter Richtung erfolgende Gestaltung ab. Aber sie ist weder zureichend, die „Entstehung der Arten“, noch die Vielfältigkeit der Anpassungen uns verständlich zu machen; eben weil sie der Morphologie den „logos“ nimmt und sie in ein Gemenge an sich richtungsloser Variationen auflösen will. Wenn neuerdings die Selektionstheorie durch den Nachweis zu stützen versucht wird, daß Mutationen häufiger vorkommen, als man früher annahm, so beweist das natürlich für diese Theorie nicht das Mindeste.“

Auch der Begriff „Kampf ums Dasein“, der anthropomorphistischen Ursprunges ist, kann uns allein nicht weiter führen.

„Kampf ums Dasein“ ist nach Goebel eine reine Nützlichkeitslehre, die die Natur schaffen läßt wie einen Hand-

werker, der nur das herstellt, was unmittelbar gebraucht wird. „Sie verhält sich aber wie ein Künstler, der sich vom nur Nützlichen nicht beschränken läßt. Dem entspricht, daß es sich bei der Mannigfaltigkeit der „Anpassungen“ vielfach garnicht um solche handelt, sondern um die Ausnutzung von Reizbarkeiten und von Strukturen, die nicht mit Bezug auf diese Ausnutzung zustande gekommen sind.“

Goebel sagt folgerichtig weiter: „Die Anschauungen über das Zustandekommen von Anpassungen haben in den letzten Jahrzehnten zwei bedeutende Veränderungen erfahren. Diese sind bedingt einmal durch die Erkenntnis, daß die Ansicht: infolge des „Kampfes ums Dasein“ könnten sich nur nützliche Eigenschaften erhalten, nicht haltbar ist, und dann auch durch die Erfahrung, daß es nicht gelungen ist, direkte funktionelle Anpassungen bei Pflanzen festzustellen, was eine Zeitlang durch R. Heglers Angaben in glänzender Weise gelöst zu sein schien.“

Plate sagt, es dürfe nicht heißen „entweder Selektion oder Vererbung erworbener Eigenschaften“, sondern, daß die Natur nach beiden Methoden arbeite, und daß unsere Aufgabe darin bestehen müsse, für jede phyletische Veränderung durch Analyse zu ermitteln, wie weit die eine und wie weit die andere in Kraft getreten ist.

Ein gutes Beispiel für das Ineinandergreifen beider Methoden stellt die Milchproduktion unserer Herdbuchrinder dar, die bis zu 4000 l Milch pro Jahr geben. Normalerweise gibt das Rind nur soviel Milch, als zur Ernährung des Kalbes bis zu dem Zeitpunkt der selbständigen Nahrungsaufnahme nötig ist. Während der Domestikation ging der Mensch dazu über, die Milch künstlich dem Euter durch Melken zu entnehmen. So wurde durch ständige funktionelle übermäßige Inanspruchnahme und gute Ernährung die Milchproduktion über die Norm hinaus gesteigert, wie das heute noch sogar bei jungen männlichen Tieren erreicht werden kann, die in infantilem Zustand Milchdrüsen haben. Durch ständige Auslese der besten Milchkühe und deren Nachkommen beim Herdbuchvieh ließen sich schließlich Stämme herauszüchten, welche die hohe Milchproduktion erblich erworben haben, derart, daß schon die inkretorische Steuerung von vornherein eine derartig große Milchmenge in den Drüsen zur Bildung bringt, wie das neugeborene Kalb sie keineswegs mehr bewältigen könnte. Trotz der erblichen Fixierung

durch die Reaktionsnorm der inkretorischen Organe kann die Milchproduktion nur als Dauermodifikation, bedingt durch funktionelle Inanspruchnahme und Umwelt (Domestikation und gute Fütterung) angesehen werden, denn verwildernde Rinder kehren wieder zu der früheren geringen Milchproduktion zurück, die ausreicht, das Kalb hinreichend in der ersten Zeit zu ernähren.

Die Genetik (d. h. Mendelismus und Mutationstheorie) hat das Verdienst, die große Bedeutung der Selektion erkannt zu haben; sie hat auch die Entstehung und Vererbung der Varietätsmerkmale festgestellt. Varietäten aber führen zu Rassen und diese zu Arten. Die Genetik hat auch gezeigt, wie Unfruchtbarkeit zwischen Varietäten zustandekommt, wie dadurch die Spaltung in neue Arten verhindert wird. Geklärt ist ferner durch die Genetik die Entstehung der Geschlechter, des Generationswechsels, die Artbildung durch Polyploidie, die Bildung von Parallelformen bei systematisch fernstehenden Arten, Atavismen usw. Die Genetik allein reicht aber nicht aus zur Erklärung der Artbildung, denn wie Rensch (1929) mit Recht betont, lassen sich geographische Rassen nur in relativ wenigen Fällen auf die Grundlage singulärer, richtungsloser Mutationen zurückführen. Plates Ergänzungshypothesen, die wie alle Hypothesen durch Beobachtung und Experiment nicht absolut sicher bewiesen, sondern nur wahrscheinlich gemacht werden können, scheinen mir sehr glücklich gewählt zu sein. Wo die Genetik nicht ausreicht zur Erklärung der Evolution, muß sie nach Plate durch folgende vier Hilfhypothesen erweitert werden:

1. Gene können nur wirken, wenn die Epigenese des Cytoplasmas zu einem adäquaten Plasmazustand geführt hat.
2. Hypothese der plasmogenen Erbfaktorenbildung: das Cytoplasma kann neue Gene und damit neue erbliche Eigenschaften hervorrufen, aber auch umgekehrt rückbilden.
3. Die Erbstockhypothese: Genkomplexe (Radikale) sind die Erbträger der Organe und bedingen dadurch die höheren systematischen Kategorien von der Gattung aufwärts.
4. Die Hypothese der Vererbung erworbener Eigenschaften: neue erbliche Eigenschaften entstehen nicht bloß plötzlich durch zufällige Änderungen (Mutationen) des Keimplasmas, sondern auch, indem das Soma sich entsprechend den Anforderungen der Umwelt neue Merkmale aneignet, die auf das Keimplasma der Gonade durch parallele, somatische oder

totale Induktion übertragen werden. Der Grundgedanke des Lamarckismus, daß ein Organismus mehr ist als ein Spiel des Zufalls und selbst sein Schicksal bis zu einem gewissen Grade bestimmt, ist unentbehrlich.

Will man aber auf der Grundlage genetischer Studien die Frage lösen, wie neue Arten aus alten entstehen, und welche Stufen bei diesem Prozeß durchlaufen werden, so fehlt es hier fast gänzlich an Unterlagen. Die Genetiker sind zu sehr mit der Feststellung von Erbfaktoren beschäftigt und haben hieran mehr Freude als an theoretischen Spekulationen (Plate). Für uns ist es nun aber wichtig zu wissen, wie wir uns die Entstehung der Gattungen, Familien und höheren systematischen Kategorien zu denken haben. Plate hat wiederholt darauf hingewiesen, daß letztere Frage nur theoretisch durch seine Erbstock-Hypothese gelöst werden kann, während durch den Nachweis der Gene direkt bewiesen wird, wie Varietäten und Rassen entstehen. Damit ist praktisch auch der Ursprung der Arten gelöst. Untersucht man die Artbildung rein vom Standpunkt der Erbfaktoren aus, so werden nach Plate 5 Stufen der Artbildung unterschieden, von denen die ersten vier in der Regel nacheinander durchlaufen werden:

- | | |
|--|-------------------------------|
| 1. Entstehung von Mutanten (Biotypen) durch neue Gene als Singularvarietäten; | } reale Stufen der Artbildung |
| 2. Bildung von Amphimutationen (Pluralvarietäten) durch Panmixie der Biotypen; | |
| 3. Bildung von Rassen durch irgend eine Form der Isolation von Varietäten; | |
| 4. Bildung von Arten durch sexuelle Isolierung von Rassen; | |
| 5. Bildung der höheren systematischen Kategorien (Gattung, Familie u. a.) | } irreale Begriffsbildungen. |

Wenden wir uns nun wieder den Fällen einer extremen Artumwandlung durch Mediumwechsel (Meerwasser > Süßwasser oder Meerwasser > Luft) zu:

Wie verhalten sich im Hinblick auf die vorerörterten theoretischen Annahmen die Tiere in der Wirklichkeit? In den tropischen Mangrovesümpfen, auf den sich hebenden Korallenbänken und an den Ufern verlandender Seen haben wir eine Umwelt, die ständig, sogar jährlich, so beträchtlich sich verschiebt, daß ihre Tierwelt darauf reagieren muß, aber zunächst nicht

durch „aktives Wahlvermögen“, sondern durch Zwang. Die wichtigste Grundeigenschaft eines Tieres ist das Beharrungsvermögen, welches das Tier veranlaßt, selbst ungünstige Lebenslagen zu überdauern. Die Heimatumwelt läßt das Tier beharren.

Die Mangrovegrenze mit dazugehöriger Küstenzone ist nun weiterhin ein idealer Lebensraum für Tiere. Die Temperatur ist konstant etwa ständig 25—32° C, die relative Feuchtigkeit ist sehr hoch und konstant, oft 70—100 %. Der Salzgehalt nimmt in der Uferzone allmählich ab. Dabei ist ständig Nahrung in Ueberfluß vorhanden. Feinde gibt es für die sich hier massenhaft vermehrenden Tiere kaum. Ein Kampf ums Dasein im Sinne Darwins ist nicht vorhanden. Die Darwinsche Selektion wirkt aber in negativem Sinne kaum fördernd. Auch der Funktionslamarckismus ist hier nicht zur Erklärung heranzuziehen, denn die in der Reifephase des Individualzyklus erworbenen Eigenschaften sind nicht erblich (Goebel).

Nun haben wir aber gesehen, daß Tiere aus fast allen Stämmen sich abzuändern vermögen, ja daß ein weitgehender Grad in der Phylogenese, der Uebergang von Meer- zu Lufttier, erreicht wird.

Wir haben hier ein großes, stammesgeschichtliches Naturexperiment vor uns, das nur auf Grund allgemein-biologischer Forschungsmethoden dem Verständnis näher gebracht werden kann. Was wir beobachten, ist zunächst eine konsekutive und korrelative Adaption. Für die Veränderungen der Umwelt sind die Verschiebungen der Küste ins Meer hinein und die Hebungen und Senkungen der Küste maßgebend. An der Nordküste Javas und der Nordostküste Sumatras wird ständig neues Land von den tropischen Flüssen, besonders in der Regenzeit, angeschwemmt. Dadurch wird die Optimalzone für die Seetiere weiter in das Meer hinaus verschoben. Folgen nun die Tiere den Verschiebungen, so können sie ohne organische Adaption alle geologischen Zeitalter überdauern, wie das z. B. bei Lingula der Fall ist. Die konsekutive Adaption besteht hier lediglich darin, daß die frisch geschlüpfte Larve den günstigsten Ort als Umwelt zur Metamorphose sucht. Die alten Tiere können infolge ihrer halb sessilen Lebensweise nur noch wenig wandern. Für die Mollusken und sessilen Crustaceen kann das Gleiche gesagt werden. Solche Arten können als Dauertypen bezeichnet werden.

Anders ist es mit frei beweglichen Tieren. Diese können aktiv

die ihnen zusagenden Lebensräume aufsuchen, und nur, wenn besondere Bedingungen sie auszuweichen hindern, werden sie sich anpassen müssen oder aussterben. In dem ständig wachsenden, jungen alluvialen Schwemmland kommt es dauernd vor, daß Flachwasserformen, die schon halb an den Schlamm-boden angepaßt sind, bei Ebbe in isolierten Tümpeln zurückgehalten werden. Diese Tiere müssen entweder, wenn die Tümpel austrocknen oder der Salzgehalt zu hoch wird, über Land zurückwandern, oder sie müssen sich in dem feuchten Schlamm vergraben. Tiere, die schon ihre Reifephase erreicht haben, werden dabei wohl zugrunde gehen, dagegen können junge Tiere in der progressiven Phase den Genkomplex für Wasserleben in einen Genkomplex für Feuchtluft umwandeln und schließlich den für das Trockenluftmedium erwerben.

Wir wissen, daß Gene phasenhaft korrelativ realisiert werden, und daß die Korrelation experimentell gebrochen werden kann. Werden z. B. junge Gobiiden oder junge Einsiedlerkrebse, die beide schon Flachwasser- oder Schlammtiere sind, gezwungen, in feuchter Luft zu existieren, so werden diejenigen Gene gehemmt, die eine Weiterentwicklung zur Wasserform bedingen, statt dessen werden aber diejenigen Genkorrelationen geschaffen, die zunächst eine Feuchtluftform entstehen lassen. Die Genkorrelation für Wasseratmung bedingt die Entstehung der Kiemen, daneben aber auch die der Hautatmung. Erstere werden bei der Feuchtluftanpassung zurückgedrängt, letztere bevorzugt, so daß jetzt die Kiemenhöhlen Luftrespirationssäcke werden und auch die ganze Haut in verstärktem Maße zur Respiration befähigt wird. Die Feuchtluftformen sind weiterhin gezwungen, ihre Eier unter den für Wasserbrut ungünstigen Bedingungen zunächst nicht abzulegen. So entwickeln sich ihre Eier im Ovar weiter, müssen aber schließlich doch wieder in das Wasser gelangen, weil kein Tier sich im Trocknen zu entwickeln vermag. Ist die neue Genkorrelation für Luftatmung ganz fest geworden, so tritt bei den Jungtieren zu einem gewissen Zeitpunkt — also als Abschnitt in die progressive Phase eingefügt — die Umwandlung der Wasser- zur Luftform ein. Die Tiere metamorphosieren und machen nun, durch Innenfaktoren bedingt, diejenige Phase der Entwicklung durch, die früher allein durch die Umwelt erzwungen wurde. Diese Metamorphose haben wir heute noch bei allen Wirbeltieren.

Nun wissen wir heute bei den Wirbeltieren wenigstens etwas über die Realisation der Luft-Gen-Korrelation. Sie untersteht sekundär dem inkretorischen System. Die Schilddrüse und die Hypophyse sind die Harmozonorgane, welche die Metamorphose bei den Wirbeltieren stoffwechselbedingend und wachstumslenkend beherrschen. So lehren es uns die Versuche an den Amphibien. Auch beim Aal wird nach Sklower (1928) die Metamorphose durch die Schilddrüse, ähnlich wie bei den Amphibien, gelenkt. Leider wissen wir bei den Wirbellosen über die realisierenden sekundären Ursachen der Metamorphose noch nichts.

Das große Naturexperiment einer konsekutiven Adaption mit dem Erfolg einer Artbildung liegt nun in den oben geschilderten Fällen klar vor.

Die Ursache ist primär immer die Umwelt. Am klarsten tritt das bei *Physcosoma lurco* hervor, einer Feuchtluft-Form, die morphologisch kaum eine Adaption im Vergleich zur Meeresform durchmacht. Die Ursache der Neuanpassung an Luftatmung ist hier ganz klar der Zwang der Umwelt. Das Tier gerät aus der litoralen Schlammzone in die Feucht-Schlammzone, darauf in trockene Erde.

Dabei muß *Physcosoma lurco* aus der Litoral- in die Schlammzone einwandern. Sie muß hier aus O_2 -Mangel an die Oberfläche des Schlammes kriechen, wo sie aber stets der Verschlickung durch Sedimentation ausgesetzt sein wird. Erst wenn sie in trockneren Schlamm vordringt, kann sie gefestigte Röhren bauen und darin auch im neuen Medium ihre frühere Lebensweise beibehalten, nur daß sie jetzt statt aus Wasser den Sauerstoff aus der Luft entnehmen muß. Das aktive Wahlvermögen spielt bei diesen wenig beweglichen und wenig intelligenten Tieren nur eine untergeordnete Rolle. Ein Nahrungswechsel ist nicht vonnöten, da die Physcosomen auch im Meer Sand- und Detritusfresser sind.

Als Wirkung resultiert bei *Physcosoma lurco* und den vorgenannten Formen eine konsekutive Adaption, die aber noch bei allen Tieren während des Individualzyklus, ohne Metamorphose, wiederholt werden muß. Die Luftanpassung muß bei den Physcosomen so lange als nicht vollendet gelten, als die Tiere keine Brutpflege auf dem trockenen Lande oder im Süßwasser erwerben, wozu bei dem eigenartig hoch spezialisierten

Bau der Sipunculiden wenig Aussicht besteht. Interessant ist, daß die Echiuren, der Seitenzweig der Sipunculiden, auch schon in zwei Arten eine Schlammanpassung erworben haben.

Bedingung ist auch hier wieder die Plastizität, die im Trockenerdreich zu einer Dauermodifikation führt. Es scheint nicht zweifelhaft, daß junge luftatmende Physcosomen auch in der litoralen Zone geschlechtsreif werden können, zumal die morphologisch kaum unterscheidbare *Physcosoma lurco* heute noch dort existiert.

Wie für alle werdenden Lufttiere, so ist es auch für *Physcosoma lurco* Bedingung, daß die passive Homoiosmie (Stenohalinität) in eine passive Poikilosmie (Euryhalinität) und schließlich bis zu einem gewissen Grade in aktive Homoiosmie, angeglichen dem Standorte, übergehen muß. Letztere ist jeweils nach dem Standorte charakteristisch verschieden. Eine Umwandlung der Triebe, der Sinnes- und Atmungsorgane für das Luftleben ist bei *Physcosoma lurco* kaum notwendig, da die Lebensweise in selbstgegrabenen Röhren und die Art der Nahrung mehr oder weniger dieselbe geblieben ist. Die diffusen Sinnesorgane reichen bei guter Befeuchtung mit Wasser und Drüsensekreten auch für das Leben in Erdröhren aus. Spezifische Atmungsorgane sind auch bei Wasser-Physcosomen nicht differenziert. Es ist Hautatmung vorhanden, die bei genügender Feuchthaltung der Haut durch Wasser und Drüsensekrete auch für das Luftleben geeignet ist. Dasselbe ist auch bei Regenwürmern, luftatmenden Nemertinen, Turbellarien, Periophthalmen und manchen Amphibien der Fall.

Die Folge von Ursache, Wirkung und Bedingung ist bei *Physcosoma lurco* wohl nur eine Dauermodifikation oder ein Phänotypus. Irgendwelche morphologisch sichtbaren neuen Realisationsabläufe genotypischer Art lassen sich nicht nachweisen. Nur Triebänderungen in Richtung der Wahl des Luftmediums sind festzustellen, wozu aber eine Bindung an neu erworbene Gene nicht erforderlich scheint.

Ähnlich verhalten sich auch die Feuchtluft-Tubificiden des Federsees und die Luft-Nereiden und Lycastiden der Trockenmangrove.

Während bei den vorgenannten Formen das Luftstadium rein konsekutiv während des Individualzyklus erreicht wird, steht bei den luftatmenden Anomuren, Brachyuren und Isopoden die

Metamorphose als einschneidender Schritt zwischen Wasser- und Lufttier, so daß jetzt die Reifephase des Wassertieres als abgekürztes konservatives Vorstadium in den Zyklus eingeschaltet wird.

Die Ursache ist hier wieder die Umwelt: Wasserentziehung, Zwang zum Nahrungswechsel, Luft-Haut-Atmung statt Kiemenatmung.

Die Wirkung ist die Erwerbung neuer Atmungsorgane, die bei *Birgus* zur Bildung einer Lunge, bei Asseln von tracheenartigen Atemblättchen führt, ferner von Luftsinnesorganen, d. h. besonders Chemo-, Tango- und Photoreceptoren und aktiver Osmoregulation. Unter den Coenobitiden wird bei *Birgus* durch das Aufgeben der Schneckenschale erreicht, daß das Tier wieder symmetrisch wird. Das untergeschlagene Abdomen bekommt stark chitinierte Schilder. Statt auf vier Beinen wie die Coenobiten, gehen sie nun auf sechs.

Bedingung für die Lufttier-Werdung ist bei den obigen Formen die große Plastizität, die bei der Häutung gegeben ist; während jeder Häutung haben die Arthropoden eine sensible Periode, in der das Soma leicht Änderungen erfahren kann, wie Versuche an Coenobiten erwiesen haben (S. 142). Bei den Häutungen bleiben die konservativen Vorstadien bei den jungen, angepassten Luftformen erhalten. Sie werden erst durch die Metamorphose überwunden. Die Reihe ist für die Brachyuren: Zoëa (Meerwasser) ➤ Megalopa (Meerwasser) ➤ Meer- bis Brackwasser-Krebse ➤ Süßwasser- oder Trockenluftform. Bei letzteren führen weitere Häutungen vom Feuchtluft-Stadium zum Trockenluft-Stadium; für Coenobiten: Zoëa (Meerwasser) ➤ Glaucothoë (Meerwasser) ➤ Thalassinastadium (Meerwasser) ➤ Wassereinsiedler (Meerwasser) ➤ Lufteinsiedler; für *Birgus*: Zoëa (Meerwasser) ➤ Glaucothoë (Meerwasser) ➤ Thalassinastadium (Meerwasser) ➤ Wassereinsiedler in Schneckenschale (Meerwasser) ➤ Coenobiten-Stadium (Lufteinsiedler) in Schneckenschale ➤ *Birgus* (Trockenlufttier ohne Schneckenschale).

Die folgende Tabelle stellt den Werdegang übersichtlich dar:

Sehr wesentlich für den Werdegang dieser Formen ist weiterhin das hochentwickelte Wahlvermögen für die bestgeeignete Umwelt und damit eine schnelle Triebänderung. Die Umwelt ändert sich ohne Rücksicht auf Tiere und Pflanzen, aber die psychisch hochdifferenzierten Formen, wie es besonders die Einsiedler und Krabben sind, bleiben dabei nicht passiv. Ihr System-erhaltender Trieb läßt sie auch unter veränderten Umweltbedingungen eine Existenz finden. Aber nur in Verbindung mit ihrer großen Plastizität können Wahlvermögen und Triebänderungen wirksam werden.

Die Folge ist die Herausbildung einer Wasser- und einer Luftart, zunächst einer Modifikation, die aber bald gefestigt wird durch eine definitive Bahnung der spezifischen Reaktionsabläufe für Lufttiere.

Es erfolgt eine Bindung zwischen neu erworbenen Genen und realisierenden Faktoren. Nunmehr ist die Umwelt nicht mehr allein maßgebend: Das Tier ist eine neue gute Art geworden, wofür besonders *Birgus* ein Beispiel ist.

Während unter den Luft-Krebsen bei den Asseln das Meeresstadium vollkommen überwunden ist durch eine so weitgehende Brutpflege, daß die jungen Asseln schon als Lufttiere den Brutraum verlassen, haben wir noch bei den Periophthalmen, den luftatmenden Fischen, ähnlich wie bei den Amphibien, nach einem kurzen Wassergobiidenstadium eine Metamorphose, wodurch sie erst zu Lufttieren werden. Dadurch, daß sie vivipar sind, ist ihr Individualzyklus mehr luftangepaßt als der der Amphibien. Diese sind ovipar, nur bei manchen Sonderanpassungsformen ist auch in sehr verschiedenartiger Weise die Viviparität erreicht (*Alpensalamander*, *Pipa*, *Rhinoderma darwini*).

Für die Periophthalmen ist Ursache, Wirkung, Bedingung und Folge die gleiche wie für die vorerwähnten Arthropoden. Nur ein Faktor hebt sie besonders heraus, das ist die hormonale Induktion der Metamorphose und die Möglichkeit, eine solche auch experimentell noch im erwachsenen Stadium nochmals eintreten zu lassen. Die Metamorphose der Periophthalmen, wie auch der Amphibien, wird zwar von der Schilddrüse und Hypophyse gesteuert, aber ihre Wirkungen sind dadurch, daß die Stoffwechselprozesse und das spezifische Wachstum in der Richtung zu Luftstadien ablaufen, dennoch nur sekundär.

	Brutpflege	Larven im Meerwasser		Metamorphose I	Wohnraum	Meta- morphose II	Wohnraum
Luftbrachyuren	in Luft am Abdomen bis zur Zoëa	Zoëa bis Metazoea	Megalopa	Wasser- > Feuchtluft- > Trockenluftbrachyure	In Erdhöhlen oder auf dem Boden	—	
Paguriden	im Meerwasser am Abdomen bis zur Zoëa	"	Glaucosthoë	Thalassinastadium > Einsiedler mit Schnecken- schale als Wohnraum im Meer	im Meer	—	
Coenobita	in Luft am Abdomen bis zur Zoëa	"	"	Thalassinastadium > Einsiedler mit Schnecken- schale als Wohnraum im Meer > Einsiedler an Land	Auf dem Boden in Schnecken- schale	—	
Birgus	desgl.	"	"	desgl.	Vorübergehend auf dem Boden in Schnecken- schale	Verlassen d. Schnecken- schale. Erwerbung d. symmetrischen Form	in Höhlen oder auf dem Boden

Primär ist die Umwelt, das zeigen schon die alten Versuche von v. Chauvin am Axolotl, die durch allmähliche Feuchtigkeitsentziehung diese neotenen Tiere zu der sonst nicht eintretenden Metamorphose brachte. Das zeigen auch die Versuche an Periophthalmen, die durch Wasserentzug und Gewöhnung an einen trocknen Boden stärker luftangepaßt wurden. Das gleiche kann man auch in beiden Fällen durch Gaben von Schilddrüsensubstanz und Thyroxin erreichen. Stets ist es die eigene Schilddrüse des Tieres, die durch spezifische Sekretionszustände nun reaktionsmäßig die Umdifferenzierung lenkt, wobei gerade in bezug auf das Wachstum auch der Hypophysen-Vorderlappen eine große Rolle spielt.

Gerade bei Periophthalmen kann so die große Plastizität selbst einer erwachsenen Form (Reifephase) bewiesen werden, die ja auch noch bei Anneliden und Arthropoden, bei diesen aber nur während der Häutung, stark ausgeprägt ist.

Die Periophthalmen haben außer einem guten Wahlvermögen eine sehr hoch entwickelte Intelligenz, was schon daraus hervorgeht, daß die Tiere ihren Pfleger kennen lernen und sich leicht auch in den ihnen gänzlich fremden Verhältnissen der Gefangenschaft zurechtfinden.

So läßt sich an allen angeführten Untersuchungsobjekten, welche die einschneidende Wandlung eines Tieres von der Wasser- zur Luftatmung durchmachen, auch eine solche im Artgefüge unter natürlichen und experimentell gesetzten Umweltbedingungen durchführen. Daß diese Wandlungen im gemäßigten Klima so wenig progressiv und tiefgehend werden (siehe die Beobachtungen am Federsee, Seite 173), liegt an der jährlichen Frostperiode und an den sonstigen, so kraß wechselnden Umweltbedingungen. Die geradezu staunenswerte Fähigkeit der Organismen in tropischen Breiten zur konsekutiven Adaption und folgenden Artbildung beruht:

1. Auf den Veränderungen der toten wie lebenden Umwelt, die in allen größeren Zeiträumen beobachtet werden und der dadurch induzierten Veränderung der Lebewesen.

2. Auf der Fähigkeit der Lebewesen, sich anpassen zu können und neue Reaktionsabläufe, die zur Bildung neuer Organe oder zur Umwandlung vorhandener führen, so in die progressive Phase einzufügen, daß sie Gen-bedingt, bzw. für Artcharaktere Radikal-bedingt werden. Die Gene und Radikale entstehen

durch Reize der Umwelt auf Keimplasma oder auch Soma, sie werden also induziert und sind schließlich auch noch wirksam, wenn der ursprüngliche Umweltreiz schon fortgefallen ist. Plate (1933) sagt: „Das Keimplasma wird auf diese Weise zu einer historischen Substanz.“

Meist haben wir es mit Orthevolution zu tun, wie namentlich die Palaeontologie zeigt, und wie das auch heutige Beobachtungen an werdenden Arten dartun. Das Gefüge eines Radikals (Genkomplex) ist sehr starr und nur korrelativ verschiebbar, dadurch ändert sich der Habitus der Art zunächst wenig, obwohl physiologisch etwas ganz Neues vorliegt, z. B. bei *Physcosoma lurco*, Lufteinsiedlern, Periophthalmen, die alle drei Erbstock-bedingt, noch äußerlich wie ihre marinen Verwandten erscheinen. Nur bei *Birgus* ist das ursprüngliche Gefüge der Art Einsiedler etwas Neuem gewichen. Hier bahnen sich neuartige Radikale an, während sich bei den anderen Formen in der Hauptsache Gene geändert haben oder neue zum Radikal hinzugekommen sind.

I. Varietätsmerkmale (Gene)	II. Organe (Radikale)
a) Orthoselektion: im größten Maße vorhanden, wählt aber aus einer Uebersahl von Variationen aus. Die Evolution braucht also nicht gradatim durch Orthomutationen zu erfolgen,	a) Orthoselektion: sehr wahrscheinlich, da die phyletische Entwicklung vieler passiver Anpassungen nur so zu verstehen ist, und daher eine Orthoselektion auch für aktive angenommen werden darf.
b) Orthogenese im Laufe der Generationen durch gleiche oder verstärkte Umweltreize. Hierfür sprechen: 1. der Einfluß der Zeit: Somationen können allmählich zu Mutationen werden; 2. die geographischen Formketten; 3. die zyklischen oder sonstwie gerichteten Schwachmutationen.	b) Orthogenese. Hierfür sprechen: 1. die Tatsachen der vergl. Anatomie und Paläontologie bezüglich aktiver Organe; 2. die funktionellen Anpassungen (Koaptationen); 3. die rudimentären Organe; 4. die exzessiven Organe.
c) Gerichtete Wirkung bei polyallelen Genen; die Yolllos'schen Versuche.	

Eine gute Uebersicht der Orthevolution gibt Plate in vorstehendem Schema.

3. Dürfen wir auch die Selektion nicht vernachlässigen, obwohl sie bei jungen, bereits angepaßten Luftformen an der Küstenzone zunächst scheinbar keine große Rolle spielt, da Feinde fehlen. Daß Nahrung im Ueberfluß vorhanden ist, braucht nicht erwähnt zu werden. Die Selektion erfolgt aber bei den jungen Luftformen schon in ihrem Werdegang, wo z. B. Tausende und Abertausende bei langsamen Verlandungen zugrunde gehen und nur wenige den Weg zum Luftstadium vollenden.

So schwebt die Selektion als oberstes Richtschwert über allen Variationen.

Je mehr wir uns wieder in die eigentliche Gedankenwelt Darwins einleben, die ja den nicht vitalistischen Lamarckismus einschließt, umso mehr erkennen wir, daß sie heute noch unbeschränkt Geltung hat: Die Artbildung und dadurch die Evolution ist in ihrem Ablauf mechanistisch, sie ist Umweltbedingte, wobei das Tier nur insofern mit Eigenwillen reagiert, als es ein mehr oder weniger hohes Wahlvermögen hat. Voraussetzung ist weiterhin, daß die idioplasmatische Struktur der Lebewesen so plastisch ist, daß sie reagieren kann, also Variationen zu bilden imstande ist, die eine konsekutive Adaption im Sinne der Orthevolution ergeben. Dabei ist es zunächst belanglos, ob die so entstandene, neuangepaßte Form nur eine Dauermodifikation (somatische Mutation) oder erbteste Art ist (Idiomodifikation). Erstere wird bei entsprechenden langandauernden und gleichmäßigen Umweltbedingungen zu Genänderungen oder Bildung neuer Gene und Radikale führen und so eine erbteste Art werden.

Nach nahezu mehr als 10jähriger Forschertätigkeit in biologisch wichtigen Zonen der Erde konnte das Problem der Artbildung bis zu einem gewissen Grade nicht nur retro, sondern auch prospektiv geschaut werden. Diese Blickweite danke ich meinen Förderern: „Der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft“, dem „Universitätsbund“ Tübingen und der „Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften“ Tübingen, die auch die Veröffentlichung meiner Ergebnisse in großzügigster Weise ermöglicht hat.

VII. Anhang: Molarkonzentration

a) der Meeres- und Brackwasserbewohner

Species	Aussenmedium			Innenmedium			Autor
	Δ	Molar-konz.	o/oo einer isotonen Meerwasser-Lösung	Art	Δ	Molar-konz.	
Coelenterata							
Alcyonium palmatum	2,2	1,189	40	Gastrovascular-flüssigkeit	2,195—2,196	1,186	Bottazzi
Vermoide Typen							
Arenicola marina	1,72 0,75	0,93 0,41	32 14	Coelomflüssigkeit mit Blut vermischt	1,70 0,76—0,77	0,92 0,41—0,42	Schlieper
Aphrodite aculeata	2,29	1,238	41,9	Coelomflüssigkeit	2,259	1,221	Bottazzi
Sipunculus nudus	2,29	1,238	41,9		2,27—2,31	1,227—1,248	
Physcosoma lurco	1,75	0,945	32,5	Serum	1,91	1,03	Harms und Dragendorff
Arthropoda							
Gammarus marinus	1,751	0,946	32,5	Haemolymph	1,790	0,968	Widmann
Maja verrucosa	2,17	1,173	40	"	2,13	1,151	Frédéricq
Homarus vulg.	2,269—2,298	1,226—1,242		"	2,29	1,238	Bottazzi
Sesarma pictum	2,09	1,129	38,4	"	2,17	1,173	Pearse
Carcinus maenas	1,98 0,75—0,90	1,070 0,41—0,49	36 14—16,5	"	2,17 1,45—1,55	1,173 0,78—0,84	Monti Schlieper
Grapsus grapsus				"	1,83—2,01	0,989—1,086	Pearse
Petrochirus bahamensis	2,03	1,097	37,2	"	1,90—2,32	1,027—1,254	"
Limulus polyphemus	2,03 1,71	1,097 0,925	37,2 31,3	Blut	2,025—2,35 1,71	1,094—1,270 0,925	zit. n. Garrey
Echinodermata							
Asterias glacialis	2,195—2,36	1,186—1,275	41	klare Höhlenflüssigkeit	2,295	1,240	Bottazzi
Mollusca							
Aplysia limacina	2,195—2,36	1,186—1,275	41	Blut	2,32	1,254	Bottazzi
Ostrea edulis	2,13	1,151	39,1	"	2,23	1,205	Monti
Octopus vulg.	2,13	1,151	39,1	"	2,16	1,168	
Tunicata							
Ascidia mentula	1,98	1,070	36,1		2,08	1,122	Duval et Prenant
Hemicranioten							
Myxine glutinosa	2,00	1,081	37	Serum	1,98 (korr.)	1,070	S. u. S. Schmidt-Nielsen
Petromyzon marinus				Serum	0,586	0,318	Burian

a) der Meeres- und Brackwasserbewohner

Species	Aussenmedium			Innenmedium			Autor
	Δ	Molar-konz.	g/100 einer isotonen Meereswasser-Lösung	Art	Δ	Molar-konz.	
Cranioten: Pisces							
Selachii							
Scyllium canicula	2,08	1,122	38,2	Blut	2,17	1,173	Portier und Duval
Raja circularis	1,978	1,069	36	Blut	2,095	1,132	Atkins
Ganoidea							
Acipenser sturio	2,07	1,119	38	Serum	0,76	0,411	Rodier
Teleostei							
Charax puntazzo	2,29	1,238	41,9	Serum	1,04	0,562	Bottazzi
Conger vulgaris	2,14	1,157	39,2		0,77	0,416	Duval
Salmo trutta				Blut	0,762	0,412	Greene
Pleuronectes platessa	1,90	1,027	35	Blut	0,787	0,425	Dakin
	1,66	0,897	31,5	"	0,730	0,394	
	1,30	0,703	24	"	0,719	0,389	
	1,09	0,589	19,8	"	0,655	0,354	
Anguilla vulg.				Serum	0,662 0,694	0,358 0,375	S. u. S. Schmidt-Nielsen
Reptilia							
Caretta caretta	1,82	0,98	3,5	defibriniertes Blut	0,69	0,373	Garrey
				Serum aus dem Herzblut	0,61— 0,71	0,33— 0,57	Bottazzi
Chelonia mydas				defibriniertes Blut	0,675	0,365	Garrey
Aves							
Larus glauc.				Blut bezw. Serum	0,69	0,373	Portier
Uria troile					0,65	0,351	"
Somateria mollissima					0,65	0,351	"
Fulmarus glacialis					0,63— 0,75	0,27— 0,405	"
Mammalia							
Delphinus phocaena				Serum	0,74	0,40	Rodier
Delphin (Balapopt. Sibbaldi)				"	0,83	0,449	Portier
Tursiops tursio				"	0,83	0,449	Iolyet
Phoca barbata				"	0,64— 0,66	0,346— 0,357	Portier
Phoca foetida				"	0,68— 0,72	0,367— 0,389	Portier

b) der Süßwasserbewohner

Species	Aussenmedium		Innenmedium			Harn		Autor
	Δ	Molar-konz.	Art	Δ	Molar-konz.	Δ	Molar-konz.	
Vermoide Typen								
Hirudo officinalis			Gewebs-saft	0,40— 0,43	0,216— 0,232			Frédéricq
Arthropoda								
Daphnia magna			Haemolymph	0,2— 0,67	0,18— 0,362			Fritzsche
Gammarus pulex	0,034— 0,053	0,018— 0,28	"	0,631— 0,907	0,341— 0,490			Widmann
Asellus aquaticus	0,042— 0,047	0,023— 0,025	"	0,907— 0,937	0,490— 0,506			
Potamobius astacus	0,039— 0,04	0,022	"	0,78— 0,893	0,43— 0,483			Frédéricq ; Widmann
	0,02	0,011		0,80	0,432	0,16	0,086	Herrmann
Eriocheir sinensis	0,031— 0,039	0,017— 0,022	"	0,986— 1,136	0,533— 0,614			Widmann
Telphusa fluviatile			"	1,17	0,632			Duval
Mollusca								
Paludina vivipara			Blut	0,17	0,092			zit. n. Monti
Anodonta anatina			"	0,16	0,086			"
Unio pictorum			"	0,15	0,081			"
Limnaea stagnalis			Gewebs-saft	0,22— 0,23	0,119— 0,124			Frédéricq
Hemicranioten								
Petromyzon fluviatilis				0,473— 0,50	0,256— 0,270			zit. n. Backmann
Cranioten: Pisces								
Ganoidea								
Acipenser ruthenus				0,44	0,238			zit. n. Backmann
Scaphirhynchus platyrhynchus				0,505	0,273			Garrey
Polyodon spatula				0,486— 0,50	0,263— 0,27			"
Lepidosteus osseus				0,487— 0,52	0,263— 0,281			"
Amia calva				0,508	0,275			"
			Blut	0,519	0,280			Dekhuyzen
Teleostei : Misgurnus fossilis	0,043	0,023	Serum	0,540	0,292			Widmann

der Süßwasserbewohner

Species	Aussenmedium		Innenmedium			Harn		Autor
	Δ	Molar-konz.	Art	Δ	Molar-konz.	Δ	Molar-konz.	
<i>Barbus fluviatilis</i>			Blut	0,475—0,558	0,257—0,302			Frédéricq Höber
<i>Salmo trutta</i>			„	0,628	0,339			Greene
<i>Salmo fario</i>			„	0,567	0,306			Dekhuyzen
<i>Anguilla vulgaris</i>			Serum	0,563	0,304			S. u. S. Schmidt-Nielsen
	0,02	0,011		0,63	0,270			Portier u. Duval
<i>Perca fluviatilis</i>	0,039	0,022	Blut	0,508	0,275			Dekhuyzen
<i>Esox lucius</i>			„	0,519—0,530	0,280—0,286			

c) der Feucht- und Trockenlufttiere

Species	Aussenmedium			Innenmedium			Harn		Autor
	Art	Δ	Molar-konz.	Art	Δ	Molar-konz.	Δ	Molar-konz.	
Vermoide Typ. <i>Lumbricus terrestris</i>				Körperflüssigkeit	0,31	0,167			Adolph
<i>Physcosoma lurco</i>	Monatlich. Überflutungswasser Grundwasser	1,86	1,005	Serum	1,94—1,96	1,048—1,059			Harms und Dragendorff
		1,37—1,59	0,740—0,859	„	1,61—1,82	0,87—0,984			
				„	1,77	0,957	1,73	0,935	
				„	1,71	0,924	1,60	0,865	
		0,89—0,90	0,481—0,486	„	1,00—1,30	0,54—0,703			
		0,48	0,259	„	0,87	0,47			
Arthropoda <i>Talitrus saltator</i>	Sandküste der Ostsee (Rossiten)			Haemolymph	1,539	0,832			Widmann
<i>Orchestia gammarellus</i>	Brackwasser	1,73	0,941	„	2,836	1,533			
<i>Ligia oceanica</i>	Brackwasser	0,64—2,64	0,348—1,43	„	2,220—2,472	1,20—1,336			
<i>Oniscus asellus</i>				„	1,121—1,450	0,606—0,784			
<i>Porcellio scaber</i>				„	1,332—1,597	0,721—0,863			
<i>Sesarma haematocheir</i>				„	1,43	0,773			Pearse
<i>Gecarcoidea lalandei</i>				„	1,39—1,44	0,751—0,778			Harms und Dragendorff
<i>Gecarcinus lateralis</i>				„	1,56—1,72	0,843—0,93			Pearse
<i>Gecarcinus nov. spec.</i>				„	1,36—1,44	0,735—0,778			Harms und Dragendorff
<i>Cardisoma guanhumi</i>				„	1,55—1,79	0,838—0,968			Pearse
<i>Ocypode albicans</i>				„	1,62—1,80	0,875—0,973			Harms und Dragendorff, Widmann
<i>Coenobita clupeatatus</i>				„	1,435	0,776			
<i>Birgus latro</i>				Serum	1,42—1,49	0,767—0,805			Harms und Dragendorff
Mollusca <i>Arion empiricorum</i>					0,74	0,40			zit. n. Monti

der Feucht- und Trockenlufttiere

Species	Aussenmedium			Innenmedium			Harn		Autor
	Art	Δ	Molar konz.	Art	Δ	Molar-konz.	Δ	Molar-konz.	
Cranioten:									
Pisces									
Teleostei									
Periophthalmus schlosseri	beginnende Ebbe	1,22	0,659	Serum	0,71	0,384	0,57	0,308	Harms und Dragendorff
Amphibia									
Salamandra maculata				Blut bezw. Serum	0,48	0,259			zit. n. Höber
Bufo vulgaris				Serum	0,445	0,240	0,155	0,084	Bottazzi
Rana esculenta				Blut bezw. Serum	0,435—0,56	0,235—0,303	0,170	0,092	Bottazzi
Reptilia									
Emys europaea				Serum	0,463—0,485	0,250—0,262			Bottazzi
				„	0,44	0,238	0,096	0,052	
Testudo graeca				Serum	0,597	0,323	0,190	0,103	Burian
Aves									
Anas				defibriniertes Blut	0,574	0,310			Atkins
Anser				„	0,55	0,297			
Rhea americana				Blut bezw. Serum	0,66	0,357			
Gallus domestica				defibriniertes Blut	0,60—0,65	0,324—0,351			Hamburger; Atkins; Collip
Columba				Serum	0,63—0,69	0,270—0,373			Collip
Mammalia									
Mus rattus				Serum	0,62	0,335			Collip
Felis domestica				„	0,60—0,69	0,324—0,373			Bugarsky u. Tangl; Collip
Equus caballus				„	0,52—0,60	0,281—0,324			Gryns; Hamburger
Sus domestica				„	0,60—0,63	0,324—0,270			Collip; Hamburger
Bos domestica				„	0,54—0,63	0,292—0,270			Burian; Bugarsky u. Tangl
Homo sapiens				„	0,50—0,66	0,27—0,357			Veit; Collip

Literaturverzeichnis

- Allen, B. M., 1917: Exstirpation of the hypophysis and thyroid glands in *Rana pipiens*. Anat. Rec., Bd. 11.
- —, 1929: The influence of the thyroid gland and hypophysis upon growth and development of amphibian larvae. Quart. Rev. Biol. Bd. 4.
- Alverdes, Fr., 1921: Rassen- und Artbildung. Abhandl. z. theor. Biol. Heft 9.
- Andrews, Ch. W., 1900: A monograph of Christmas Island. London.
- —, 1909: Account of his visit to Christmas Island in 1908. Proc. zool. Soc. London.
- Backmann, 1911/12: Ueber die Entstehung der homoiosmotischen Eigenschaften. Zentralbl. Physiol. Bd. 25.
- Balss, H., 1926: Paguriden. Wissensch. Erg. deut. Tiefsee-Exped. Bd. 20.
- Bertsch, K., 1931/32: Paläobotanische Monographie des Federscerieds. Bibl. botan. Bd. 26. Stuttgart.
- Beurlen, K., 1930: Vergleichende Stammesgeschichte. Fortschr. Geol. u. Paläont. Bd. 8.
- —, 1933: Vom Aussterben der Tiere. Natur und Museum. 63. Jahrg.
- Blanck, E., 1931: Handbuch der Bodenlehre. Springer, Berlin.
- Boas, J. E. V., 1880: Lithodes und Pagurus. Zool. Anz. Bd. 3.
- Bouvier, E. L., 1890: Sur la respiration et quelques dispositions organiques des Paguriens terrestres du genre Cénobite. Bull. soc. philomat. Paris. Série 8, Bd. 2.
- Calman, W. T., 1909: On Decapod Crustacea from Christmas Island, collected by Dr. C. W. Andrews. Proc. zool. Soc. London.
- v. Chauvin, M., 1876: Verwandlung des mexikanischen Axolotl in Amblystoma. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 27.
- Doflein, Fr. und Reichenow, E., 1928: Lehrbuch der Protozoenkunde. 5. Auflage. Jena.
- Eggert, B., 1929: Die Gobiidenflosse und ihre Anpassung an das Landleben. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 133.
- —, 1930: Der Bau des Auges und der Hautsinnesorgane bei den Gohiiformes Amblyopus brachygaster Gthr. und Trypauchen vagina Bl. Schn. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 138.
- Feuerborn, H. J., 1931: Ein Rhizocephale und zwei Polychaeten aus dem Süßwasser von Java und Sumatra. Verh. intern. Verein. theor. u. angew. Limnol. Bd. 5.
- —, 1931: Neue „marine Einwanderer“ der Binnengewässer von Java und Sumatra. Forsch. u. Fortsch. 7. Jahrg.
- Garrey, 1915: Some cryoscopic and osmotic Data. Biol. Bull. Bd. 28.
- Goebel, K., 1924: Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung. 2. Aufl. Fischer, Jena.
- Gradmann, R., 1923: in „Das Naturschutzgebiet am Federsee in Württemberg“. Beitr. z. Naturdenkmalpflege. Bd. 8.
- Gudernatsch, J. F., 1912: Fütterungsversuche an Amphibienlarven. Zentralbl. Physiol. Bd. 26.
- Guitel, F., 1892: Observations sur les mœurs du Gobius minutus. Arch. zool. expér. gén. 2. série. Bd. 10.
- Guppy, M. B., 1887: The Salomon Islands and their natives. London.

- Harms, J. W., 1924: Individualzyklen als Grundlage für die Erforschung des biologischen Geschehens. Schr. Königsberger Gelehrt. Gesellsch. Heft 1.
- , 1929: Die Realisation von Genen und die consecutive Adaption. 1. Phasen in der Differenzierung der Anlagenkomplexe und die Frage der Landtierwerdung. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 133.
- , 1932: Die Realisation von Genen und die consecutive Adaption. 2. *Birgus latro* als Landkrebs und seine Beziehungen zu den Coenobiten. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 140.
- , 1933: Der Individualzyklus von *Gecarcinus lagostomus* M. Edw. nebst Beobachtungen zur Autotomie. Zool. Anz. Bd. 104.
- und Dragendorff, O., 1933: Die Realisation von Genen und die consecutive Adaption. 3. Osmotische Untersuchungen an *Physcosoma lurco* Sel. u. de Man aus den Mangrove-Vorländern der Sunda-Inseln. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 143.
- Hartmann, N., 1933: Das Problem des geistigen Seins. De Gruyter, Berlin und Leipzig.
- Hertwig, O., 1916: Das Werden der Organismen. Jena.
- Hesse, R., 1924: Tiergeographie. Fischer, Jena.
- Hogben, L. T., 1920: Influence of the ductless glands upon amphibian metamorphosis. Sci. prog. Bd. 15.
- Jones, Wood, F., 1909: The Fauna of the Cocos-Keeling Atoll, collected by F. Wood Jones. Proc. zool. Soc. London.
- Kinzig, H., 1919: Untersuchungen über den Bau der Statocysten einiger decapoder Crustaceen. Verh. nathist. Ver. Heidelberg, Bd. 14.
- Klatt, B., 1931: Hypophysenextirpationen und -implantationen an Tritonlarven. Arch. Entw.-Mech. Bd. 123.
- Königsberger, J. C., 1913: Java, zoologisch en biologisch. Buitenzorg.
- Krogh, 1904: On the cutaneous and pulmonary respiration of the frog. Skand. Arch. Phys. Bd. 15.
- Kühn, A., 1932: Lehrbuch der Zoologie (Claus-Grobbe-Kühn) 10. Aufl. Springer, Berlin.
- Lieber, A., 1931: Beitrag zur Kenntnis eines arboricolen Feuchtland-Nereiden aus Amboina. Zool. Anz. Bd. 96.
- , 1931: Experimentell-biologische Untersuchungen in der Verlandungszone des Federsces. Zool. Anz. Bd. 96.
- Overton, in Verhandl. phys.-med. Ges. Würzburg, Bd. 36, Nr. 5.
- Pellegrin, M. J., 1933: Les Poissons des eaux douces de Madagascar et des îles voisines (Comores, Seychelles, Mascareignes). Mem. Acad. Malgache, Bd. 14.
- Peters, N. u. Panning, A., 1933: Die chinesische Wollhandkrabbe. Zool. Anz. Erg.-Bd. zu Bd. 104.
- Pflugfelder, O., 1929: Histogenetische und organogenetische Prozesse bei der Regeneration polychaeter Anneliden. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 133.
- , 1932: Ueber den feineren Bau der Augen freilebender Polychaeten. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 142.
- , 1933: Land-Polychaeten aus Niederländisch-Indien. Zool. Anz. Bd. 105.
- Philipschenko, J., 1927: Variabilität und Variation. Berlin.
- Plate, L., 1931: Warum muß der Vererbungsforscher an der Annahme einer Vererbung erworbener Eigenschaften festhalten? Zeitschr. Abstammungslehre, Bd. 58.
- , 1932: Vererbungslehre, Bd. 1. Mendelismus. Fischer, Jena.

- Plate, L., 1933: Vererbungslehre, Bd. 2. Sexualität und allgemeine Probleme. Fischer, Jena.
- Rauther, M., 1910: Die akzessorischen Atmungsorgane der Knochenfische. Ergebn. u. Fortsch. d. Zool. Bd. 2.
- Reinert, H., 1928: Die Wasserburg Buchau.
- Rensch, B., 1929: Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Bornträger, Berlin.
- , 1933: Zoologische Systematik und Artbildungsproblem. Verhandl. deutsch. zool. Gesellsch. Zool. Anz. Suppl.-Bd. 6.
- Schlieper, C., 1928: Die biologische Bedeutung der Salzkonzentration der Gewässer. Naturwiss. 16. Jahrg.
- , 1930: Die Osmoregulation wasserlebender Tiere. Biol. Rev. Bd. 5.
- Schmidt, R. R., 1930: Jungsteinzeit-Siedlungen im Federseemoor. 1. Lief. Filser, Augsburg.
- Schüttle, E., 1931: Morphologie und Physiologie der Atmung bei wasser-, schlamm- und landlebenden Gobiiformes. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 140.
- Semper, C., 1878: Ueber die Lunge von *Birgus latro*. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 30.
- , 1880: Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere. Leipzig.
- Seurat, L. G., 1904: Observations biologiques sur les Cénobites (*Coenobita perlata* Edwards) Bull. Mus. H. N. Bd. 10, Paris.
- Skewer, A., 1925: Das inkretorische System im Lebenszyklus der Frösche (*Rana temporaria* L.) Zeitschr. vergl. Physiol. Bd. 2.
- , 1928: Das Verhalten der Schilddrüse in der Metamorphose des Aales. 1. Mitteil. Zeitschr. vergl. Physiol. Bd. 7.
- , 1930: Die Bedeutung der Schilddrüse für die Metamorphose des Aales und der Plattfische. Forsch. u. Fortsch. Berlin.
- Staudacher, 1922: Die Verlandungsstadien des oberschwäbischen Federsees. Neues Jahrb. Mineral. Beilage-Bd. 50.
- Stieve, H., 1926: Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen Gesamtkörper und Keimdrüsen. Zeitschr. mikr.-anat. Forsch. Bd. 5.
- , 1926: Unfruchtbarkeit als Folge unnatürlicher Lebensweise. Bergmann, München.
- Swingle, W. W., 1919: The specific action of iodine accelerating amphibian metamorphosis. J. gen. Phys. Bd. 1.
- Thompson, M. T., 1903: The metamorphoses of the Hermit Crab. Proc. Boston Soc. nat. hist. Bd. 31.
- Troll, W. u. Dragendorff, O., 1931: Ueber die Luftwurzeln von *Sonneratia* Linn. f. und ihre biologische Bedeutung. Planta, Arch. wiss. Bot. Bd. 13.
- Uhlenhuth, E., 1927: Die Morphologie und Physiologie der Salamander-Schilddrüse. 1. Mitteil. Zeitschr. wiss. Biol. Abt. D. Bd. 109.
- Weber, M., 1892: Zoologische Ergebnisse einer Reise in Niederländisch-Ostindien. Bd. 2.
- Wohlfahrt, Th., A., 1933: Das Ohrlabrynth des Schlammspringers (*Periophthalmus schlosseri*). Zeitschr. f. Anat. und Entw.-gesch. Bd. 102.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I—IV.

Tafel I:

- Abb. 1 a. Soeben geschlüpfte freischwimmende Zoöa von *Birgus latro* (L.). Seitenansicht. Vergr. 20 $\times$.
 Abb. 1 b. Desgleichen, Dorsalansicht des Kopfes. Vergr. 35 $\times$.
 Abb. 1 c. Desgleichen, Dorsalansicht des Schwanzes (Telson). Vergr. 35 $\times$.
 Abb. 2 a. Freischwimmende *Glaucothoe*, im Begriff in einer Schnecken-
 schale an Land zu gehen. Dorsalansicht. Vergr. 23 $\times$.
 Abb. 2 b. Desgleichen. Seitenansicht, um die Abdominalextrimitäten zu zeigen.
 Vergr. 23 $\times$.
 Abb. 3 a. *Thalassina anomala* Hbst. Dorsalansicht. $\frac{1}{2}$ natürl. Größe.
 Abb. 3 b. Desgleichen. Seitenansicht, um die Abdominalextrimitäten zu zeigen.
 $\frac{1}{2}$ natürlicher Größe.
 Abb. 4 a. Primitiver symmetrischer Paguride, *Parapylocheles scorio*
 Alc., Dorsalansicht (nach Balss). Vergr. 0,6 $\times$.
 Abb. 4 b. Desgleichen. Ventralansicht, um die Abdominalextrimitäten zu zeigen
 (vergl. mit Abb. 2 b, 3 b). Vergr. 0,6 $\times$.

Tafel II:

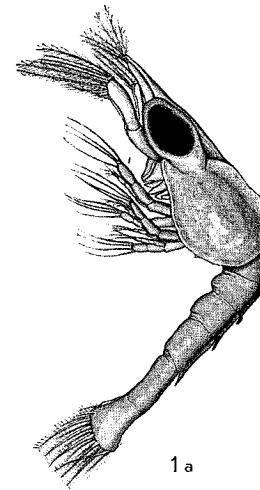
- Abb. 5. *Eupagurus microps* Balss. Asymmetrisch. Dorsalansicht. Vergr. 1,5 $\times$.
 Abb. 6. *Parapagurus spinimanus* Balss. Secundär wieder symmetrisch
 geworden. Dorsalansicht. Vergr. 2 $\times$.
 Abb. 7 a. Junger *Birgus*, aus der Schale herausgenommen. Dorsalansicht.
 (Starke Asymmetrie des Abdomens). Vergr. 15 $\times$.
 Abb. 7 b. Dasselbe Tier in Seitenansicht.
 Abb. 8. *Birgus* in Schnecken-*schale*, kurz vor dem Freiwerden
 (etwa $\frac{1}{2}$ Jahr alt). $\frac{3}{4}$ natürl. Größe, rechts: freiliebendes Jugend-
 stadium, vermutlich $1\frac{1}{2}$ Jahr alt (von Amboina). $\frac{1}{2}$ natürl.
 Größe.
 Abb. 9 a. Erwachsendes Männchen von *Birgus* (Amboina). $\frac{1}{3}$ natürl.
 Größe.
 Abb. 9 b. Erwachsendes Weibchen von *Birgus* (Weihnachtsinsel) mit
 Eiern an den linksseitigen Oostegiten. Ventralansicht. $\frac{1}{2}$ natürl.
 Größe.

Tafel III:

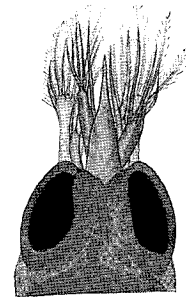
- Abb. 10. *Coenobita rugosus* in Laufstellung. Natürl. Größe.
 Abb. 11. Junger asymmetrischer *Birgus* in *Truncatella*-Schale in
 Kriechstellung. (Vergl. mit dem etwas jüngeren Tier auf Abb. 7a, b).
 Vergr. 8 $\times$.
 Abb. 12. *Birgus* in *Limnaea*-Schale in beginnender Metamorphose, in
 Kriechstellung. Vergr. 4 $\times$.
 Abb. 13. Desgleichen, aus der Schale herausgenommen. Dorsalansicht. Vergr.
 4 $\times$.

Tafel IV:

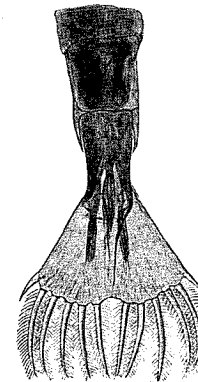
- Abb. 14. Karte des verlandenden Federsees seit der Eiszeit. (Kombiniert nach
 Karten von Staudacher, Bertsch und württembergischen
 Meßtischblättern).



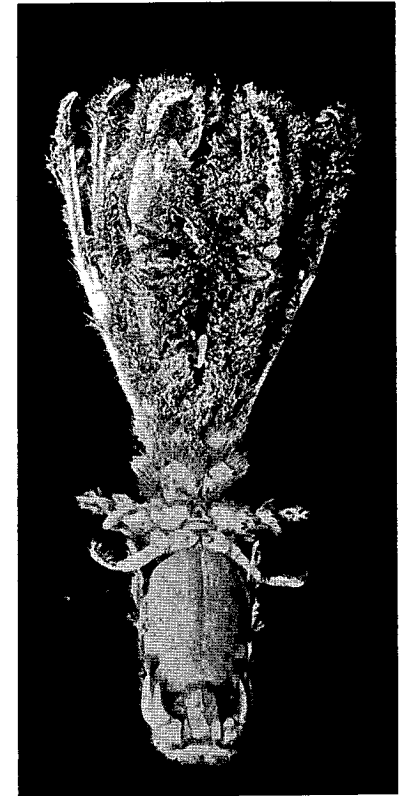
1 a



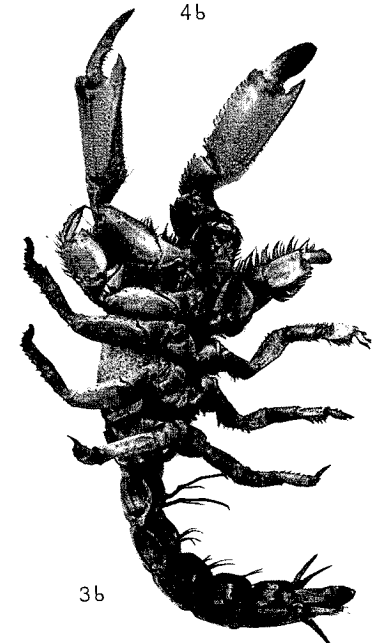
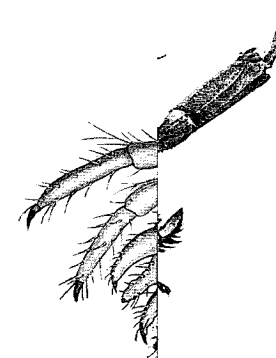
1 b



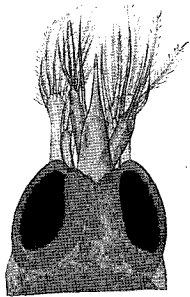
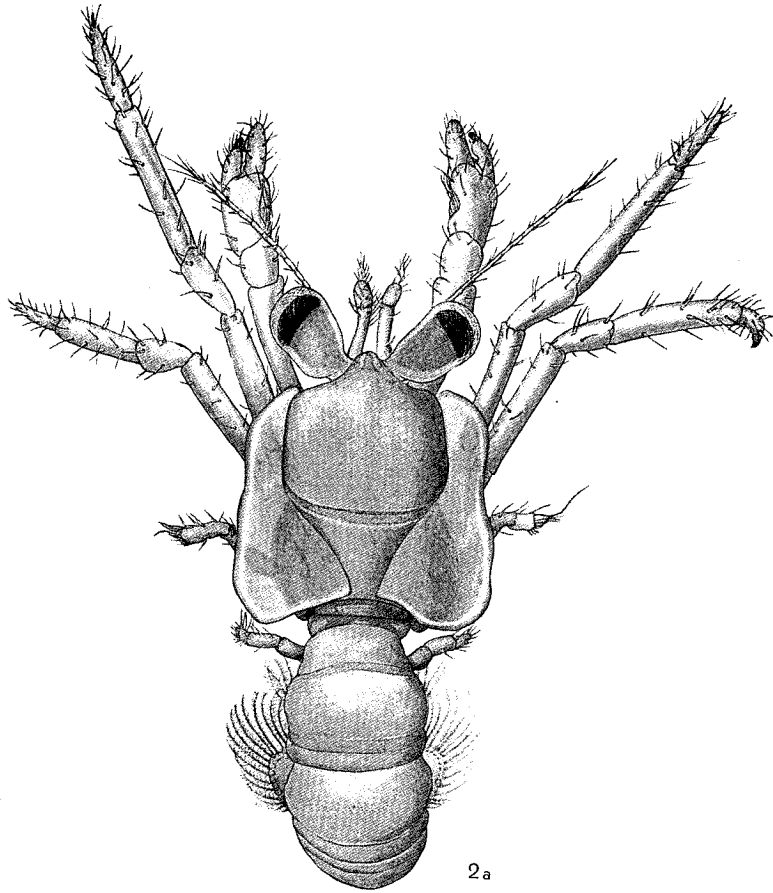
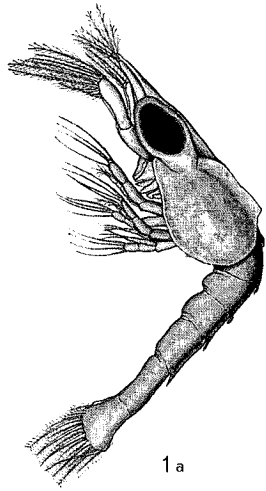
1 c



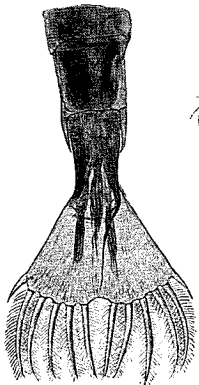
4 b



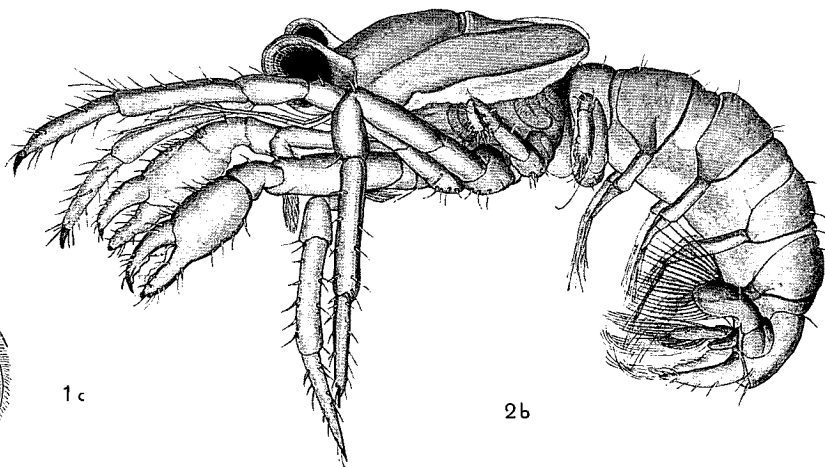
3 b



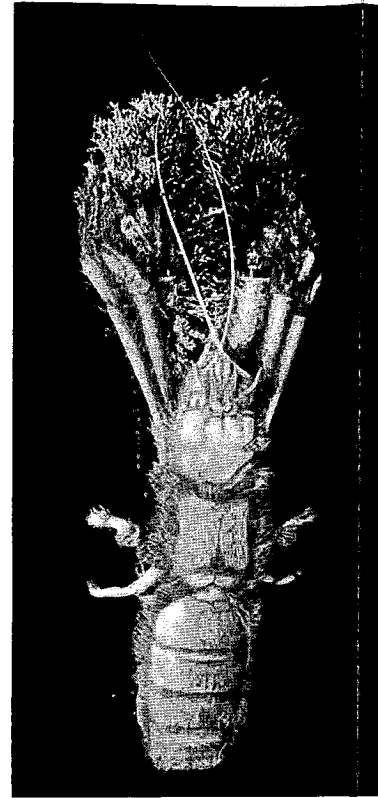
1b



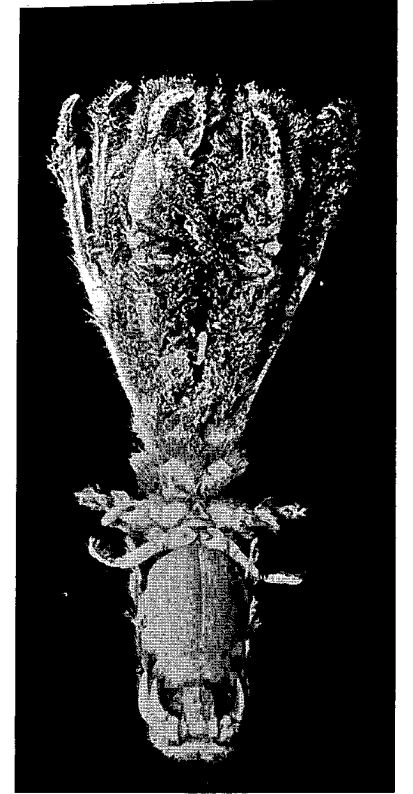
1c



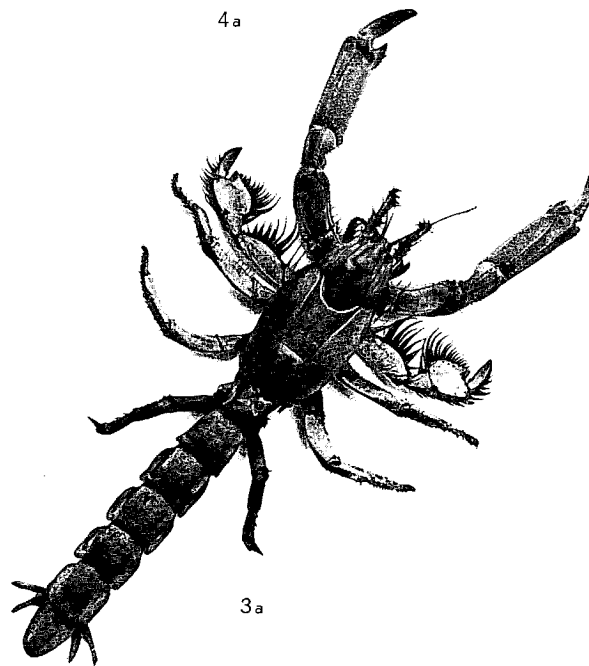
2b



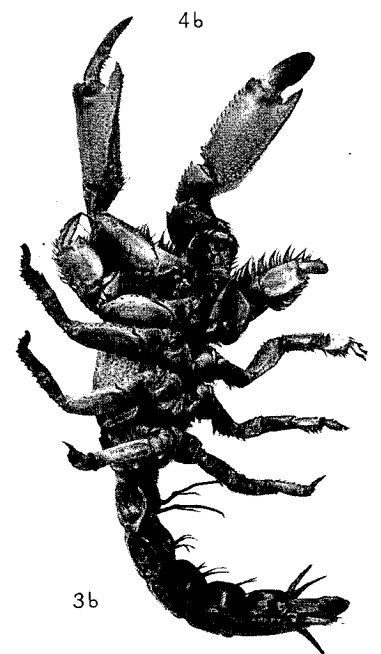
4a



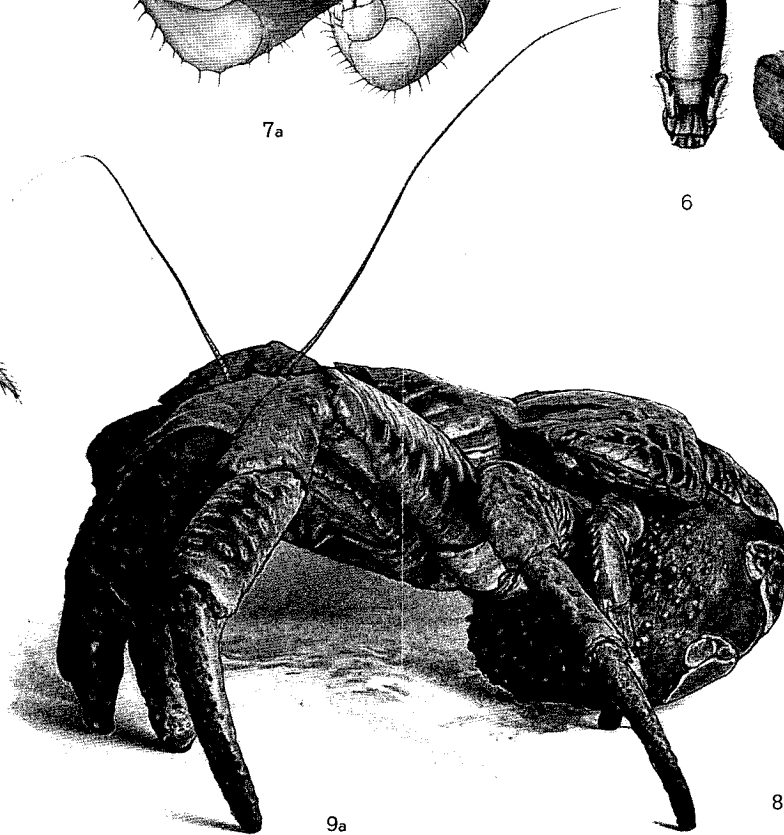
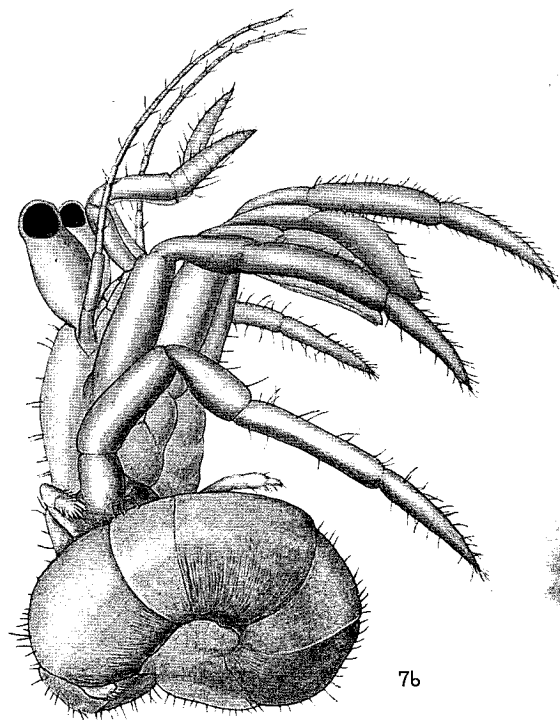
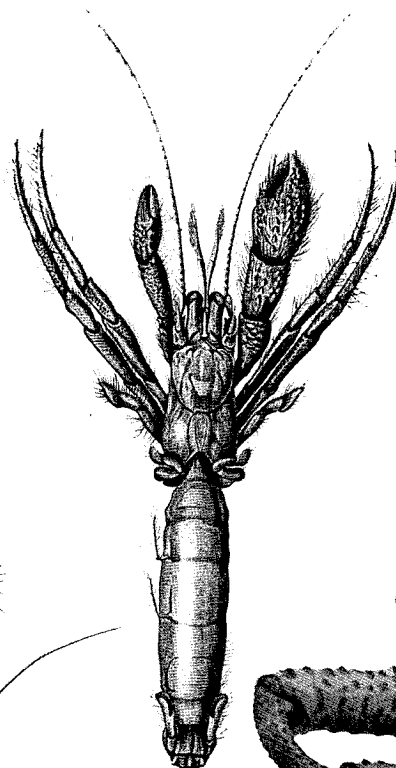
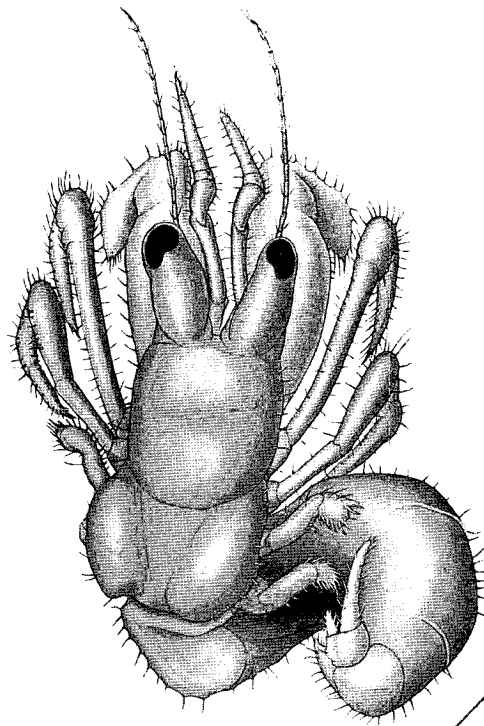
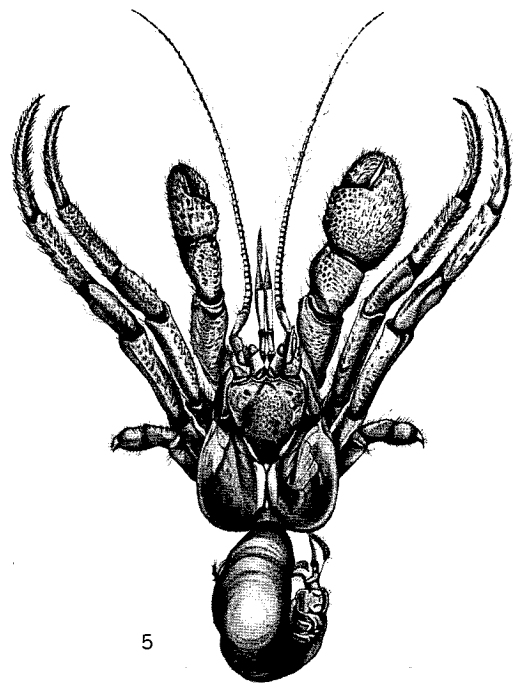
4b

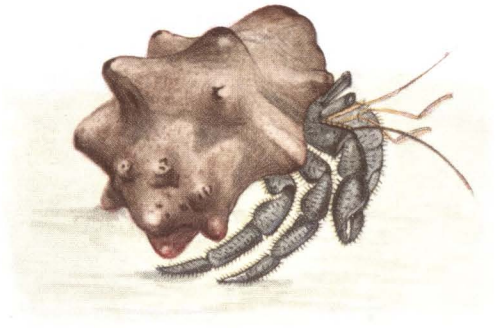


3a

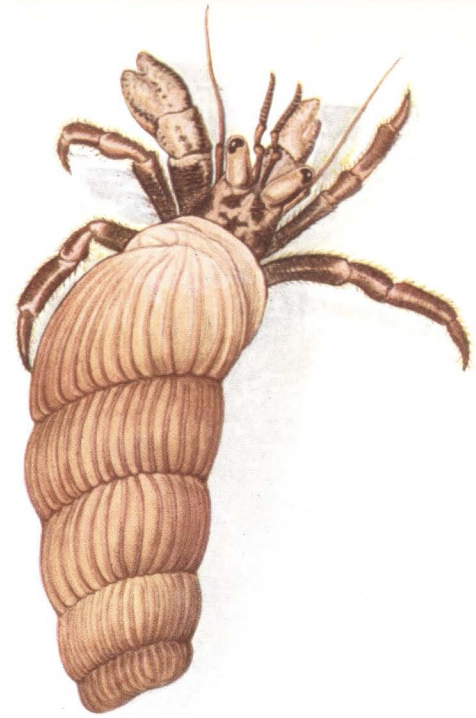


3b

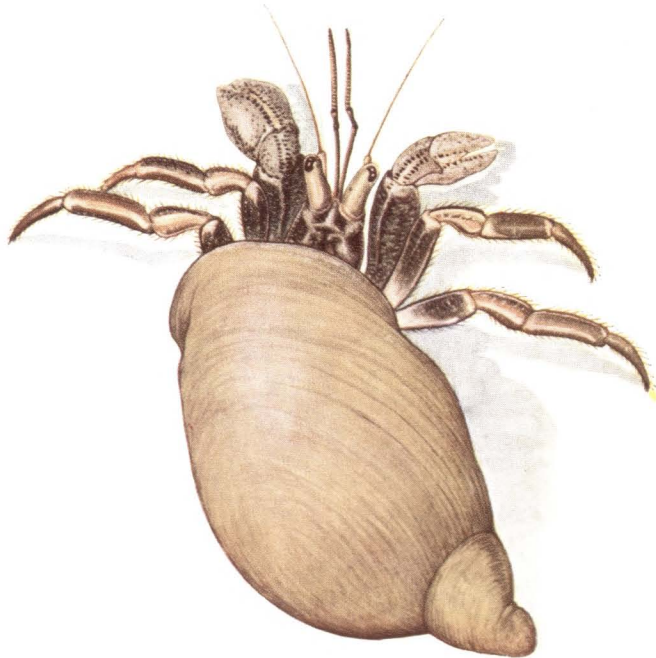




10



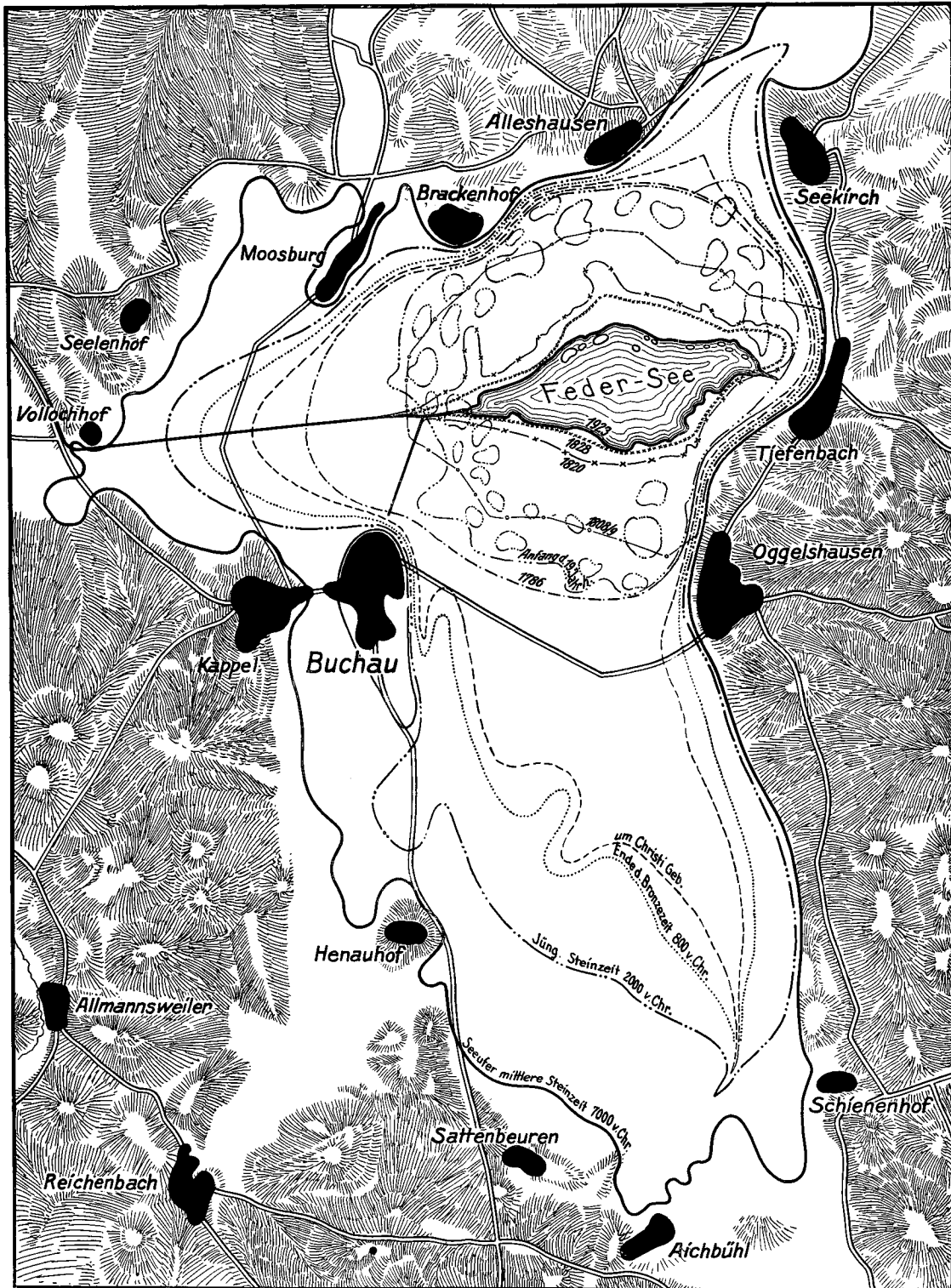
11



12



13



HARMS, WANDLUNGEN DES ARTGEFÜGES

WANDLUNGEN
DES

ARTGEFÜGES

VON

J. W. HARMS