©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Niphargus-Probleme

Von Vincenz Brehm

Mitteilungen aus der Biologischen Station Lunz

(Mit 42 Textabbildungen)

(Vorgelegt in der Sitzung am 10. Mai 1955)

Die im folgenden gemachten Mitteilungen wurden durch die Zuweisung einer Subvention aus der Seegner-Stiftung seitens der Österreichischen Akademie der Wissenschaften in Wien ermöglicht, wofür hier vom Verfasser ergebenster Dank ausgesprochen sei. Auch Untersuchungen über die Quell- und Subterranfauna wurden durch diese Subvention ermöglicht, deren Ergebnisse aber erst später publiziert werden können, da sie noch einer Ergänzung und Vertiefung bedürfen.

I. Vorbemerkungen über Herkunft, Systematik und geographische Verbreitung des Genus Niphargus.

Es ist bezeichnend, daß wiederholt verschiedene Autoren ihre Arbeiten über Niphargus unter dem Titel „Niphargus-Probleme" publizierten (z. B. Mrazek, Schellenberg). — Es zeigt sich bereits daran, daß die Niphargiden uns vor eine ganze Reihe von Problemen stellen, die nur zum geringsten Teil gelöst werden konnten. Schon bezüglich der Systematik dieser Gattung und ihrer Herkunft stoßen wir auf widersprechende Meinungen, und eine ganze Anzahl sicher fehlerhafter Ansichten finden wir selbst in der neuesten Literatur. So finden wir auf Seite 534 des sonst so originellen und kritischen Werkes „Biologie der Süßwassertiere" von Wesenberg-Lund folgende Mitteilung: „Sehr nahe verwandt mit Gammarus ist die Gattung Niphargus. Sie weicht im wesentlichen von Gammarus nur dadurch ab, daß die Augen fehlen oder rudimentär sind." Dem gleichen Irrtum begegnen wir auch in der letzten Auflage des Werkes „Das Leben der Binnengewässer" von K. Lampert. Hier heißt es: „Der Gattung Gammarus sehr nahestehend und aus ihr wie wir schrittweise verfolgen können im Laufe von Generationen entstanden ist Niphargus. Der Haupt-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

unterschied liegt in der Rückbildung des Auges." Da diese Auflage zum Teil von mir neu bearbeitet wurde, sei bemerkt, daß die Crustacea derselben nicht von mir redigiert wurden. Diese Worte sind offenbar von der alten Anschauung inspiriert, daß Niphargus ein durch den Aufenthalt im Dunklen modifizierter Gammarus sei. Diese irrtümliche Auffassung wurde schon 1879 von Fries in seiner Arbeit „Mitteilungen aus dem Gebiete der Dunkelfauna" widerlegt, wenn er mit Rücksicht auf die von ihm auf Helgoland entdeckten Niphargusko lonien betont, daß die marine Gattung Eriopisa mit Niphargus nächstverwandt sein müsse und daß es nötig wäre, zur Aufklärung dieses Verwandtschaftsverhältnisses mit Eriopisa Experimente nach dem Muster der von Schmankevitsch seinerzeit durchgeführten Artemia-Versuche vorzunehmen. Ausdrücklich sagt Fries: „Irgendwelche Übergänge zwischen Gammarus pulex und puteanus (dies der damalige Name für Niphargus), zu deren Auffindung an dem geschilderten Ort — nämlich die Falkensteiner Höhle — die günstigste Gelegenheit geboten wäre, konnte ich nicht entdecken, obgleich ich besonders darauf geachtet und viele Exemplare untersucht habe." Ferner rechnet Fries nicht mit einer rezenten Einwanderung eriopisaähnlicher Vorläufer aus dem Meere in das Helgoländer Süßwasser, sondern vermutet ganz richtig, daß die Helgoländer Kolonie vom Kontinent herstammen müsse, und zwar aus einer Zeit, da Helgoland mit dem Kontinent landfest verbunden war, so daß die Besiedlung vom Kontinent her leicht möglich war, um so mehr, da das heute auf die kleine Insel Helgoland reduzierte Areal von Fosetisland genug Quellwässer besaß, die heute nicht mehr existieren. — Seit 1880 wurde auf Helgoland kein Niphargus mehr gesehen, doch konnte Arndt noch feststellen, daß die alten Funde von Fries und Dalla Torre der Species aquilex ssp. Vejdovskyi angehört hatten.

Einen exakten Nachweis dafür, daß Niphargus und Gammarus generisch verschieden sind, konnte bereits Vejdovsky erbringen. Er wies darauf hin, daß die Augenreduktion der Gattungen Gammarus und Niphargus unabhängig voneinander eingetreten sein muß und daher für die Trennung der beiden Genera irrelevant sei. Hingegen wäre eine Trennung derselben auf Grund anderer anatomischer Besonderheiten gegeben, zum Beispiel durch den Bau der Hautsinnesorgane.

Bezüglich der schon von Fries gemachten Annahme, daß die Niphargen dem Meere entstammen, verdanken wir Schellenberg wichtige Überlegungen, in denen der Umstand eine besondere Rolle spielt, daß Niphargus entgegen den Angaben früherer

©Akademie d. Wissenww.biologiezentrum.at

Autoren auf Europa und das angrenzende Asien beschränkt ist. Besonders auffallend ist dabei — besonders wenn wir mit Komarek annehmen, daß die Urheimat der Niphargen auf der Balkanhalbinsel, also im mediterranen Gebiet, zu suchen sei —, daß in Nordafrika keine Niphargusarten vorkommen, wo wir an deren Stelle das Genus Pseudoniphargus antreffen, das aber nicht etwa auf den afrikanischen Kontinent beschränkt ist, sondern auch in Dalmatien, auf Korsika, in Spanien und auf Madeira vorkommt, überraschenderweise aber überall in der gleichen Species africanus auftritt.

Zu den von Schellenberg für Niphargus gemachten Verbreitungsangaben kommen noch solche russischer Autoren hinzu, welche einen Niphargus Glontii aus einer 2450 m hoch gelegenen Quelle in Grusinien beschrieben haben, sowie neben der neuen Gattung Zenkevitchia noch drei neue Niphargen aus Abchasien. Beachtung verdient ferner der von Karaman auf der Insel Samothraki entdeckte N. Adei, der zeigt, wie die anatolischen Niphargen von der supponierten Balkanheimat über das ägäische Festland nach Anatolien gelangt sein können, eine Parallele zu dem oben gestreiften Fall der Helgoländer Niphargus-Kolonien.

Auch die schon 1879 von Fries erkannten Beziehungen zu Eriopisa wurden von Schellenberg weiter aufgeklärt, der auch Eriopisella, die im Bau der Gnathopoden sehr an Microniphargus Leruthi erinnert, in seine Betrachtungen einbezog. Er betont, daß der Übergang von der augentragenden zur augenlosen Form sich bei beiden Gattungen schon im Meere vollzogen habe, wofür unter anderen das Vorkommen der augenlosen Eriopisella pusilla in Hohlräumen des Kieses an französischen Meeresküsten spricht. Die Einwanderung der blinden Niphargusformen ins Süßwasser muß mit Rücksicht auf die Vorkommen von Helgoland und Samothrake in der geologischen Vergangenheit stattgefunden haben, vielleicht spättertiär, während bei Pseudoniphargus mit Rücksicht auf das Vorkommen auf Madeira mindestens mit einem miozänen Einwandern gerechnet werden muß. Übrigens spricht auch das Vorkommen des Niphargus und Pseudoniphargus auf Korsika für eine nicht allzuspäte Einwanderung. Aber das Verbreitungsgebiet dieser Formen reicht noch viel weiter ostwärts.

Der Formenreichtum im östlichen Mediterrangebiet — auf der Iberischen Halbinsel fehlt Niphargus! — läßt Komárek vermuten, daß hier, und zwar speziell auf der Balkanhalbinsel, der „Schöpfungsherd" des Genus zu sehen sei und daß von hier aus ein Vordringen nordwärts bis England eingetreten ist. Unerwartet ist aber das Verbreitungsbild, wenn man bedenkt, daß die ver-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

mutliche Stammform Eriopisa nahezu kosmopolitisch ist und trotzdem nur im mediterranen Raum es zur Entstehung der Niphargen kam. — Wenn man bedenkt, daß Nordamerika und Europa noch im Glazial in enger Verbindung standen, muß das Fehlen von Niphargus in Amerika überraschen, um so mehr, als ja hier bei der Verbindung dieser Gebiete, wie sie die Wegenersche Theorie voraussetzt, ein Übergang innerhalb der Süßwasserkommunikationen denkbar wäre. In diesem Punkt haben wir eine Parallele zu dem Verhalten der Syncaridengattung Bathynella, die ja auch in Amerika zu fehlen scheint. Doch sind Bathynellen außerhalb Europas weit verbreitet und auch fehlt bei ihnen als tertium comparationis der Übergang aus dem Meere ins Süßwasser in geologisch junger Zeit. —

Wenn nun auch die Niphargus-Kolonien Mitteleuropas — in Nordeuropa fehlt Niphargus aus naheliegenden Gründen — von einem südeuropäischen Herd abgeleitet werden, so ist trotzdem der Formenreichtum auch hier kein geringer. So dringt vom Westen her die auch als eigene Gattung aufgefaßte Niphargopsis Casparyi von Grenoble bis München vor, den Mittelteil der Alpen umsäumt im Norden das Areal der zum Formenkreis Foreli gehörigen Niphargen, die sich speziell zwischen Bodensee und Salzburg häufen. In den Brunnen von Salzburg konnte Dr. G. Dichtl neben Crangonyx und etlichen unbestimmbaren Niphargen folgende Niphargus-Arten nachweisen: Fontanus, tatrensis, inopinatus, Iovanovici, Laisi.

Die ssp. Vornatscheri fand sich in Quelltrichtern im Wiener Prater, die Form Gebhardti in einer Höhle des Mecsekgebirges, die Form transsilvanicus im Retyezat, und selbst noch im Ohridsee fand sich eine hiehergehörige Form. Mehr dem Osten gehören jene Formen an, die sich um tatrensis gruppieren und uns daher spezieller interessieren. Von Salzburg ab finden wir Tatrensis-Kolonien nicht nur in den Alpen, sondern auch in den Karpaten, von wo ja der Typus beschrieben wurde, ferner im Sudetengebiet und im dinarischen Grundwasser. Das Bild würde durch die Varietät Stadleri Karaman gestört werden, doch diese wurde irrtümlich zu tatrensis gestellt und gehört dem Puteanus-Kreis an. —

Wenn innerhalb des erwähnten Areals der Gattung da und dort Lücken klaffen, so hängen diese vielleicht mit ökologischen Besonderheiten zusammen, die wohl auch den endemischen Charakter einzelner Typen verständlich machen. Allgemein gilt Niphargus als stenothermer Kaltwasserbewohner. Daß dies nicht für alle Formen zutrifft, zeigt schon die Entdeckung der Art thermalis in einem 24 Grad warmen Thermalteich in Ungarn. In seiner

©Akademie d. Wissen www.biologiezentrum.at

Arbeit „Die subterranen Amphipoden des Maintales“ (Arch. f. Hydrobiol., Bd. 36, 1940) erwähnt Schellenberg, daß im langsam strömenden Grundwasser kleine Amphipoden mit relativ großen Chemoreceptoren leben, während im rascher strömenden Spaltenwasser größere Arten vorkommen, deren Nahrungssuche nicht durch Chemoreceptoren sondern durch besser ausgebildete Tastorgane besorgt wird. Ein weiteres Beispiel ökologischer Spezialisierung bietet die von mir aus Yucatan beschriebene Hyalella sapropelica, die, wie der Name besagt, in sapropelem Milieu gefunden wurde. Daß dies kein Zufall war, beweist der Umstand, daß Schellenberg diese Form, und zwar wieder in saprobem Gewässer an ganz anderer Stelle, wiederfinden konnte. Worauf es zurückzuführen ist, daß bisher im Hochgebirge fast gar keine Niphargusfunde zu verzeichnen sind, bedarf noch der Aufklärung. Daß die Milieuverhältnisse hier nicht allein maßgebend sind, zeigt der Fund einer Niphargus-kolonie in einer 2360 m hoch gelegenen Quelle von Corrandoni, den Zschokke bekanntgab. Im Lunzer Gebiet liegen bisher nur Funde vor, die nicht oberhalb des Mittersees liegen. Doch wäre eine Auffindung in höherer Lage noch möglich. Während der Drucklegung dieses Berichtes wurde von Dr. Lundblad ein Vorkommen im Lechner-Graben bei 1100 m Seehöhe gefunden.

Zur Systematik.

Wenn man bedenkt, daß lange Zeit Niphargus lediglich als ein durch Aufenthalt im Dunklen modifizierter Gammarus angesehen wurde, darf es nicht überraschen, daß man die ganze Formenfülle, die Niphargus bietet, kurzerhand unter einem Namen subsumierte, als Niphargus puteanus. Zwar hatte Chevreux frühzeitig eine Reihe besonderer Arten aufgestellt, aber die meisten Autoren blieben sozusagen im Puteanus-Stadium der Niphargus-Systematik stecken, obwohl doch Vejdovsky bereits die Grundlagen zu einer Niphargus-Systematik geschaffen hatte. So konnte es kommen, daß Enslin in seiner Abhandlung „Die Höhlenfauna des Fränkischen Jura“ auf Seite 324 sagen konnte: „Ein derart minuziöses Charakteristikum“ — er meint damit den Bau der Mundwerkzeuge! —, „das nur bei starker Vergrößerung gesehen werden kann, kann doch keinesfalls als Gattungsunterschied gelten“. — Ähnliche Ansichten anderer Autoren veranlaßten mich in der kleinen Mitteilung „Über ostalpine Niphargiden“ (Arch. f. Hydrob. Bd. 10, 1915) zu sagen: „Die Formenfülle der Organismen ist doch keine Realisation der platonischen Idee eines Bestimmungsschlüssels.“ Von dieser eben genannten Arbeit nahmen leider spätere Autoren keine Notiz.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Schellenberg zitiert sie nicht, und Spandl, der sich in seinen „Studien über Süßwasseramphipoden" (Sitzber. d. Akad. d. Wiss. Wien, 1924) sogar auf von mir geschriebene Referate über Amphipodenarbeiten beruft, scheint die erwähnte Arbeit nicht gekannt zu haben. Ebensowenig zitiert sie D'Ancona in seiner Abhandlung „Variabilita, Differenziamento di razze locali e di species nel genere Niphargus", obwohl er auf Seite 164 sagt: „Tale fatte e stato gia rilevato dal Brehm." Und doch hätte meine kleine Mitteilung einiges zur Klärung von Niphargus-Problemen beitragen können. Schon deshalb und weil sie sich auch mit tatrensis befaßt, möchte ich hier mit wenigen Worten wenigstens das der Vergessenheit entreißen, was für unser Thema in Betracht kommt.

Ein Vergleich zahlreicher Kolonien, die von Fundorten stammten, die rings um das ungarische Tiefland gelegen waren, also dem tatrensis-Areal angehörten, ergab, daß die Merkmale der einzelnen Kolonien ein buntes Durcheinander aller möglichen Kombinationen der möglichen Merkmale aufwiesen, so daß es kaum möglich war, die einzelnen Kolonien spezifisch zu trennen. Es machte den Eindruck, als ob die in der Systematik verwendeten Kennzeichen lauter voneinander unabhängige, nicht in Korrelation stehende Merkmale wären und daß man beliebig auf dem Papier entworfene Kombinationen auch in der Natur realisiert vorfinden könnte. Erschwerend kam aber hinzu, daß diese beliebigen Kombinationen auch innerhalb einer einzigen Kolonie auftreten können und daß sogar an einem einzigen Individuum eine Mischung solcher Kennzeichen auftreten kann. Ein Versuch, die verwandtschaftlichen Verhältnisse graphisch darzustellen, nahm notgedrungen die Annahme eines Verwandtschaftsnetzes an, wie ein solches z. B. von Hayata in die botanische Systematik eingeführt wurde. Bevor ich das an konkreten Beispielen belege, sei noch folgendes bemerkt:

Auch Schellenberg hat die Schwierigkeiten nicht übersehen, da er darauf aufmerksam macht, daß innerhalb der jungen longicaudatus-Gruppe die Merkmale innerhalb einer Population sehr stark variieren, und zwar auch Merkmale, die bei der älteren aquilex-Gruppe eine deutliche Unterscheidung von Unterarten ermöglichen. Die Wertigkeit hängt nach ihm vom Evolutionsstadium einer Gruppe ab. — Unter solchen Umständen ist es begreiflich, daß Chappuis in seinem Werke „Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer" die Gattung Niphargus unerörtert ließ, da es ihm eine verlorene Arbeit schien, sich damit zu befassen, wenn ein Amphipodenkenner wie Spandl in einem kurz vorher unter dem gleichen Namen publizierten Werke sich zur Niphargus-Frage wie

©Akademie d. Wissenw.biologiezentrum.at

folgt äußerte: „Die chaotischen Verhältnisse sowie die große Variabilität der Formen haben eine Unmenge von Neubeschreibungen veranlaßt, die aber nicht ausreichen, eine Art halbwegs genau zu bestimmen. Es ist heute ganz ausgeschlossen, von einer Artberechtigung dieser oder jener Art zu sprechen." Das war im Jahre 1927 und deckt sich so ziemlich mit dem von mir 1915 eingenommenen Standpunkt. Ohne Zweifel ist seither durch Schellenbergs Arbeiten die Lage günstiger geworden. Aber von einem befriedigenden Zustand sind wir, wie die weiteren Zeilen zeigen sollen, noch weit entfernt.

Vorher aber soll noch kurz einiges Konkrete aus meiner Mitteilung vom Jahre 1915 rekapituliert werden. Es wurde gezeigt, daß die Bewehrung des Telson nicht nur innerhalb ein und derselben Population von Individuum zu Individuum schwankt, sondern auch beim selben Individuum je nach der Altersstufe. Ja daß sogar am selben Tier die linke Telsonhälfte anders bewehrt sein kann als die rechte.

Man kennzeichnete die Species N. Ladmiraulti durch den Besitz von basal-medialen Stacheln am Telson. Ferner die Art Virei durch den dreieckigen Umriß der Gnathopoden. Nun konnte ich an Niphargus-Kolonien aus Südosteuropa zeigen, daß diese Merkmale auch bei Niphargen vorkommen, die mit den übrigen Verhältnissen der Arten Ladmiraulti bzw. Virei nicht übereinstimmen. Und zwar entweder durchgängig an der ganzen Population oder als individuelle Abweichung an einzelnen Exemplaren. So fand sich ein Ladmiraulti-Telson an bosnischen Tieren, die sich im übrigen von Ladmiraulti deutlich unterschieden. Oder Virei-Gnathopoden an dem zum tatrensis-Kreis gehörigen Aggtelekiensis. Ferner fand ich Uropoden vom Plateaui-Typus bei einer ungarischen Kolonie, die im übrigen nichts mit Plateaui zu tun hatte. Einen besonders krassen Fall dieser Art hat seither Dudich beschrieben, nämlich eine Form des N. mediodanubialis mit ungespaltenem Telson, die er als forma aschizotelson beschrieb. — Diese Telsonform wird bekanntlich zur Trennung von Gattungen verwendet. Wenn ich auf Grund solcher Befunde seinerzeit an der Berechtigung der Arten Ladmiraulti, Virei usw. zweifelte und mich darauf beschränkte, von einem Ladmiraulti-Typus des Telsons, einem Virei-Typus der Gnathopoden oder einem Plateaui-Typus des Urosoma zu reden, so war dieser Standpunkt wohl etwas überspitzt. Aber daß die eben skizzierten Verhältnisse dem Systematiker ungelegen sein müssen, liegt auf der Hand. — Wir müssen wohl auch heute noch sagen, daß die meisten zur Speciescharakterisierung der Niphargen verwendeten Merkmale nicht in Korrelation stehen und daher bei ver-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

schiedenen Arten zum Vorschein kommen können. Die enorme Zahl der Kombinationsmöglichkeiten bedingt das Auftreten zahlreicher Formen, deren Analyse man vom Genetiker erwarten möchte. Dies um so mehr, als auch neuere Versuche hier Ordnung zu schaffen auf morphologischer Grundlage noch zu keiner definitiven Klärung führten. Man vgl. Mehels: „Neue Wege der Niphargusforschung". Leider aber scheint auch der Versuch, auf genetischem Wege einen Erfolg zu erreichen, wenig erfolgversprechend zu sein. Ich schließe dies daraus, daß — wie ich von Herrn Prof. Geitler hörte — die Chromosomenverhältnisse bei Gammarus denkbar ungünstig sind und bei Niphargus voraussichtlich ähnliche Verhältnisse herrschen dürften. Dazu kommt noch der Umstand, daß — wenigstens nach Untersuchungen an anderen Amphipoden — hormonale Einflüsse die morphologischen Verhältnisse stark beeinflussen. Und da solche Befunde aus verschiedenen Amphipodengruppen vorliegen, wird in dieser Hinsicht Niphargus kaum eine Ausnahme machen.

So stellte M. L. Roux in der Abhandlung „Recherches sur la sexualite des Gammarus" (Bull. Biol. France. Belg. Suppl. XVI, 1933) fest, daß die an den Oostegiten von Gammarus befindlichen Borsten von der Dotterbildung abhängen. Es werden bei der Dotterbildung Stoffe an das Blut abgegeben, die die Borstenbildung auslösen. An diesen an Gammarus gemachten Befund wird man um so eher auch bei Niphargus denken dürfen, da ein solcher Vorgang bei Crustaceen überhaupt allgemein Geltung zu haben scheint. A. Lloyd zeigte, daß bei Dekapoden das Auftreten von Eier tragenden Abdominalborsten und Kittdrüsen aneinandergekoppelt ist und daß beide Bildungen gemeinsam auf ein Ovarialhormon zurückzuführen sind. Bleibt nach der Eiablage dieses Hormon aus, so verschwinden die erwähnten Borsten und Kittdrüsen. Nach der folgenden Häutung aber tritt mit dem Wiederinfunktiontreten des Ovars auch die Ausbildung der erwähnten Organe von neuem ein (Lloyd: Correlation between egg-carrying setae and cement glands in Decapod-Crustacea. — Nature 1940). Selbst die gerade für Niphargus so viel diskutierte Frage nach den Vorgängen bei der Augenrückbildung konnte bereits unter analogen Gesichtspunkten betrachtet werden, denn Cotta vertritt in seiner Abhandlung „Sur la depigmentation et la cecite chez les especes cavernicoles (Reun. Assoc. Physiol. Marseille, 1939) die Meinung, daß der Verlust der Lichtsinnesorgane der subterranen Tiere auf eine Hypovitaminose des Vitamins A zurückzuführen sei.

Trotz solcher Befunde, die eine Untersuchung auf physiologischer Basis notwendig erscheinen lassen, dürften die im folgenden auf rein morphologischer Basis gewonnenen Resultate für die

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Systematik nicht wertlos sein, obwohl auch da noch gewisse Vorbehalte zu machen sind.

Für eine verläßliche Beurteilung der aufgeworfenen Fragen wäre es nötig gewesen, Niphargus zu züchten, um die aufeinanderfolgenden Häutungsstadien zu vergleichen. Leider hatten Zuchtversuche keinen Erfolg. Es gelang nicht, reife Tiere zur Fortpflanzung zu bringen. Sie hielten über ein Vierteljahr aus, ohne eine Veränderung zu zeigen, obwohl sie sich anscheinend ganz wohl befanden und selbst einen versehentlich eingetretenen Aufenthalt bei wärmerer Wassertemperatur, der zwei Tage währte, gut überstanden. So blieb nichts anderes übrig, als aus ein und derselben Population Tiere von verschiedener Größe zur vergleichenden Untersuchung auszuwählen und aus den aufsteigenden Größenklassen die aufeinanderfolgenden Altersstadien zu rekonstruieren. Daß in diesen Reihen Lücken sein konnten, war kaum zu vermeiden. — Diesen Weg hat übrigens auch Umberto d'Ancona in einem ähnlichen Falle eingeschlagen.

Beobachtungen an Lunzer Niphargus-Kolonien.

Bereits in seinen „Mitteilungen aus der Biologischen Station Lunz", die Wolterеck 1906 im Biologischen Centralblatt veröffentlichte, konnte er auf das Vorkommen von Niphargus in den Quelltrichtern des Mittersees hinweisen sowie auf das Vorkommen im unterirdischen Zufluß des Mausrodelteiches. Im zweiten Band der Wolterеckschen Revue konnte ich die Zugehörigkeit dieser Tiere zu der Art tatrensis bekanntgeben, wobei aber mitzuteilen war, daß die Lunzer Exemplare im wesentlichen zwar mit der Beschreibung übereinstimmen, die Wrzesniowski in der Zeitschr. f. wissenschftl. Zoologie, Bd. 50, im Jahre 1890 veröffentlich hat, daß aber hinsichtlich des Spürkolbenbesatzes der antennula und der Länge des Nebenflagellums sich Unterschiede zeigten und daß gegenüber der von Wrzesniowski gegebenen Figur (Fig. 14 a auf Tafel 31) folgender Unterschied besteht. Statt der dort in Einzahl vorhandenen „neben dem Stachel befindlichen bedeutend kürzeren breiteren und mit stumpf gezähnelten Rändern versehenen Borste" sind hier 2 oder 3 solche Gebilde vorhanden. Ferner konnte ich darauf hinweisen, daß die Niphargen aus dem verdunkelten Wasserbehälter am Südufer des Sees[1] sich in manchen Punkten von den Mitterseetieren unterscheiden. So trugen die 14 μ langen Hautsinneskapseln im unteren Drittel der Sinneshaare ein Büschel, so wie es Vejdovsky für die Art puteanus abbildet. Auch bei anderen im folgenden besprochenen Lunzer Populationen

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

ergaben sich da und dort Unterschiede gegenüber der Darstellung bei Wrzesniowski, doch konnten alle bisher bei Lunz gefundenen Formen zum Formenkreis tatrensis gestellt werden.

Die Bauverhältnisse verschiedener Lunzer Populationen.

1. Der Kanal-Niphargus: Um über den Biotop dieser Tiere keine falschen Vorstellungen aufkommen zu lassen, sei erwähnt, daß der „Kanal" ein vom Seebach abgezweigter Wasserarm ist, in dem langsam kühles Wasser über einen Schlickboden zieht. Aus dem Grundwasser des angrenzenden Geländes gelangen ständig Niphargen in den Kanal, der überdies von Gammarus bewohnt wird.

Die morphologischen Veränderungen der aufeinanderfolgenden Altersstufen verhalten sich folgendermaßen:

Antennula: Das jüngste Stadium (3 mm) hatte 12gliedrige antennulae. Hier wie in allen weiteren Fällen ist immer das Stielglied mitgezählt! — und eine bereits zweigliedrige Nebengeißel. — Ein 4,5 mm langes Exemplar hatte 15 Glieder, ein 5 mm langes 17. — Ein 6 mm langes hatte ebenfalls 17 Glieder, ein 8 mm langes deren 21 und ein 10 mm langes 24. Bei einem Tier von 12 mm Länge war die linke antennula 25-, die rechte 26gliedrig. Es zeigt sich also mit zunehmender Größe bzw. zunehmendem Alter eine ständige Vermehrung der Glieder, während die Nebengeißel konstant zweigliedrig ist.

Antenna: Analog ist das Verhalten der antenna, wie die Gegenüberstellung der Körperlänge und der zugehörigen Gliederzahl zeigt.

Körperlänge:	Gliederzahl:	Körperlänge:	Gliederzahl:
3 mm	8	8 mm	10
4,5 mm	8	9 mm	11
5 mm	9	10 mm	12
6 mm	8	12 mm	12

Mandibula: Diese zeigt bereits bei 5 mm langen Tieren die definitive Gestalt. Der breiten hyalinen lacinia mobilis folgen 8 bis 9 Stacheln. Vor dem Molar stehen einige kleine Börstchen.

Maxillula: Ein 5 mm langes Exemplar hatte an der Außenlade 5 Stacheln, von denen 4 mit je einer Zinke versehen waren. Der Palpus trug nur am distalen Ende Borsten, und zwar deren 6. — Bei 10 mm langen Tieren betrug die Zahl der Außenladestacheln bereits 7, von denen 4 mit je einer Zinke versehen waren. Hingegen trug ein 12 mm langes Tier nur 6 Stacheln, von denen an der linken maxillula 3, an der rechten nur 2 eine Zinke trugen.

©Akademie d. Wissenw.biologiezentrum.at

Durchschnittlich nimmt die Zahl der Stacheln mit dem Alter zu, während hinsichtlich der mit Zinken versehenen eine erhebliche Variabilität herrscht. Bei einem 8 mm langen Tier z. B. lagen 7 Stacheln vor, von denen nur ein einziger eine Zinke besaß.

Maxilla: An dieser fielen keine besonderen Veränderungen auf.

Maxilliped: Die Zahl der Stacheln am Ende der Innenlade betrug in allen Stadien 2, doch nahm mit dem Alter deren Dicke zu.

Gnathopoden: Bei dem nur 3 mm langen Stadium fehlte die Flächenbewehrung gänzlich. Neben dem großen Eckstachel ist nur ein einziger Fiederstachel vorhanden. Der Hinterrand des Propodus trägt nur zwei Borstenbüschel, die von je 3 Borsten gebildet werden. Der Konkavrand des Dactylus hat nur zwei Sinnesstifte. Bei einem 5 mm langen Tier war die Flächenbewehrung bereits vorhanden. Doch wird sie nur von Einzelborsten gebildet. Neben dem großen Eckstachel sind bereits 2 Fiederstacheln entwickelt. Der Dactylus trägt 3 Borsten an der Konvexseite und 4 Sinnesstifte am Innenrand. Die Zahl der Borstenbüschel am Hinterrand ist auf 5 gestiegen. 6 mm lange Tiere, bei denen bereits 7 Borstenbüschel vorhanden sind, hatten als Flächenbewehrung immer noch Einzelborsten. Erst bei einem 9 mm langen Exemplar treten als Flächenbewehrung Borstenpaare auf, und die Zahl der Borsten am Konvexrand des Dactylus erreicht fünf. Ein 10 mm langes Exemplar überbrückte die Verhältnisse zu denen, die bei 12 mm Länge sich zeigten: Hier finden sich am Dactylus außen 6 Borsten, am Konkavrand 9 Sinnesstifte. Der Hinterrand des Propodus trägt 8 Borstenbüschel. Die Zahl der Fiederborsten neben dem Eckstachel betrug rechts 3, links 4. — Die Flächenbewehrung ist, wie Abb. 16 zeigt, borstenreicher.

Pereiopoden: Bei ganz jungen Tieren sind die Dactyli immer nur einstachelig. Die Zahl der Borstenbüschel an dem dem Dactylus vorangehenden Glied nimmt mit der Größenklasse zu. 10 mm lange Tiere und ältere Exemplare trugen an allen Dactylen 2 Stachelchen.

Epimeren: Haben in allen Stadien rechtwinklige, scharf markierte Hinterecken.

Urosom II: Bei 3 mm langen Tieren nur mit 1 Stachel als Rückenbewehrung, bei 5 mm langen bereits mit 2 und bei noch älteren Tieren kommt noch eine kleine Borste hinzu.

Der dritte Uropod hatte bei dem 3 mm langen Exemplar einen eingliedrigen Außenast, der nur wenig beborstet war. Bei 5 mm langen Tieren erreichte er das zweigliedrige Stadium, dessen zweites Glied aber noch sehr kurz war. Bei 12 mm langen Exem-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

plaren war die Länge beider Außenastglieder gleich, und mit deren Verlängerung war eine Zunahme ihrer Beborstung zu konstatieren, da etwa 6 Borstenbüschel an der Längsseite jedes Gliedes vorhanden waren. Der eingliedrig und klein bleibende Innenast zeigt sich während der ganzen Entwicklung unverändert. Er bleibt ungefähr halb so lang wie das Grundglied und trug bei einem 5 mm langen Tier nur 2 Endborsten, während 12 mm lange Exemplare außer 2 Seitenstacheln terminal eine kleine Borste, eine größere Fiederborste und 2 Stacheln trugen.

Telson: Wie die Abb. 21—25 erkennen lassen, waren beim 3 mm langen Stadium außer den beiden am Außenrand befindlichen Sinneshaaren nur 3 Endstacheln vorhanden. Dieses Stadium fiel besonders dadurch auf, daß es median und basal auf dem Telson einen Stachel trug, was als Ladmiraulti-Typus bereits oben erwähnt wurde. — Überraschenderweise fand sich diese Besonderheit an keinem älteren Stadium. Es dürfte sich hier aber wohl nur um eine individuelle Bildung handeln, und es wäre verfrüht zu behaupten, daß hier der Ladmiraulti-Typus des Telsons für frühe Stadien der Ontogenie charakteristisch sei. Der Befund müßte in dieser Hinsicht an reicherem Material nachgeprüft werden. Bei einem 4,5 mm langen Tier zeigte sich auf der linken Telsonhälfte außerdem ein Seitenstachel neben einem überzähligen Sinneshaar. Die ersten Dorsalstacheln, und zwar auf jeder Telsonhälfte einer, traten von 5 mm Körperlänge an auf, wobei aber die Zahl der Endstacheln zunächst noch immer auf 3 beschränkt blieb. Ein 6 mm langes Tier trug einen Dorsalstachel, die beiden seitlichen Sinneshaare und 3 Endstacheln. Ein 8 mm langes Exemplar zeigte das gleiche Bild, nur trug die eine Telsonhälfte schon 4 Endstacheln. Beiderseits 4 Endstacheln fanden sich erst beim 9-mm-Stadium, das auf der einen Hälfte auch zwei Dorsalstacheln aufwies. Ein 10 mm langes Tier hatte zwar wieder nur 3 Endstacheln, aber dafür jederseits 2 Außenrandstacheln, von denen der eine vielleicht einem Endstachel oder dem fehlenden Dorsalstachel homolog war. Die stärkste Bewehrung zeigte ein 12 mm langes Tier, das außer den beiden Sinneshaaren und 2 Dorsalstacheln an der einen Telsonhälfte 6, an der anderen 7 Stacheln trug, wobei nicht deutlich zwischen End- und Außenrandstacheln zu unterscheiden war.

Der Mittersee-Niphargus.

Auch hier war das jüngste erbeutete Stadium nur 3 mm lang, während das größte und wohl älteste Tier 17 mm lang war. Bezüglich des kleinsten Exemplars sei folgendes erwähnt: Da die anten-

©Akademie d. Wissen www.biologiezentrum.at

nulae beschädigt waren, kann über deren Gliederzahl nichts gesagt werden. Die Nebengeißel war zweigliedrig und trug am ersten Glied eine Seitenborste und am Endglied 3 Terminalborsten. Die antenna war achtgliedrig, was eventuell einen Rückschluß auf die Gliederzahl der antennula erlaubt, wenn man sich vor Augen hält, daß bei einem gleich großen Stadium des Kanal-Niphargus der achtgliedrigen antenna eine zehngliedrige antennula entsprach. Die maxillula trug an der Außenlade nur 4 Stacheln, von denen 2 glatt und 2 mit je einer Zinke versehen waren. Am Ende des zweiten Gliedes des palpus waren 3 Terminalborsten. Am Mandibularpalpus fanden sich am zweiten Glied 4 Seitenborsten, am Endglied 2 Seiten- und 3 Terminalborsten. Die Gnathopoden besaßen nur eine einzelne, ober der Mitte des Randes gelegene Borste als Flächenbewehrung. Der Hinterrand des Propodus trug 3 Borstenbüschel, von denen das proximale nur durch eine Einzelborste repräsentiert war. Der Dactylus hatte am Konvexrand 2 Borsten, am Konkavrand beim linken Gnathopoden 2, beim rechten 3 Sinnesstifte. Die zweiten Gnathopoden besaßen 3 Einzelborsten als Flächenbewehrung, 4 Borstenbüschel am Hinterrand und zeigten am Dactylus die gleichen Verhältnisse wie die ersten Gnathopoden. Mit diesen stimmten sie auch darin überein, daß die Zahl der neben dem Eckstachel vorhandenen Fiederstacheln links und rechts verschieden war.

Die Pereiopoden zeigten durchwegs einstachelige dactyli. Das zweite Urosom trug nur einen einzelnen Dorsalstachel. Der dritte Uropod hatte einen zweigliedrigen Außenast, dessen Endglied 2 seitliche und 3 winzige terminale Borsten trug. Der eingliedrige Innenast trug nur eine Endborste. Das Telson wies 3 Endstacheln auf und 2 Sinneshaare am Außenrand, aber weder einen Außenrand- noch einen Dorsalstachel.

Besondere Aufmerksamkeit verdiente ein 9 mm langes Stadium, weil dieses ein braunes Augenpigment zeigte, das aus 5 voneinander getrennten Partien bestand. Vgl. Abb. 5 und die Ausführungen auf Seite 507 ff. — Die antennulae waren 21gliedrig. Die Nebengeißel war zweigliedrig und mit 2 Borsten am ersten und 3 Terminalborsten am Endglied versehen. Die antenna bestand aus 12 Gliedern. Die Mandibel trug außer der lacinia mobilis 9 behaarte Stacheln. An der maxillula trug die Außenlade bereits 7 Stacheln, von denen der äußerste 4 Zinken zeigte, während die 2 innersten zinkenlos waren. Der palpus hatte am Endglied 2 seitliche und 4 terminale Borsten. An der Innenlade des Maxillarfußes fanden sich 2 stark entwickelte kurze Dornen. Die Borstenbewehrung der Handflächen des ersten Gnathopodenpaares zeigte die auf Abb. 3

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

dargestellte reiche Ausgestaltung. Der Hinterrand der Hand zeigte 7 Borstenbüschel. Eckständige Fiederborsten waren 3 vorhanden. Der Dactylus hatte beim linken Gnathopoden 5, beim rechten 6 Borsten an der Konvexseite; die Zahl der Sinnestifte am Innenrand betrug 10. — Die zweiten Gnathopoden trugen eine etwas schwächere Flächenbewehrung. Der Hinterrand der Hand war links mit 11, rechts mit 12 Borstenbüscheln ausgerüstet, die Fiederborsten neben dem Eckstachel waren beiderseits in Dreizahl vorhanden. Der Dactylus trug 6 Borsten am Konvexrand, jedoch nur 7 Sinnestifte am Innenrand. Das zweite Außenastglied des dritten Uropoden hatte 20 Borsten. Der kurze Innenast trug außer einem kleinen Seitenstachel 2 Terminalborsten. Von den Pereiopoden hatten die 2 ersten zweidornige, die folgenden eindornige Dactyli. Das symmetrisch gebaute Telson zeigte auf jeder Hälfte 4 Endstacheln, ferner einen in der Nähe der Einlenkungsstellen der seitlichen Sinneshaare inserierten Dorsalstachel und distal von diesem einen kürzeren Seitenstachel. Das Endglied der Mittersee-Serie, das 17 mm lang war, zeigte folgenden Bau:

Antennula mit 26 Gliedern. Nebengeißel zweigliedrig.

Antenna: 14gliedrig.

Mandibel: Palpus mit 16 Borsten am zweiten und 22 Borsten am Endglied.

Maxillula: Außenlade beiderseits mit 6 Stacheln, von denen links 3 mit einer Zinke versehen, 2 zinkenlos und einer zweizinkig waren. Rechts waren außer 3 zinkenlosen 2 einzinkige und 1 vierzinkiger Stachel vorhanden.

Erste Gnathopoden: Reicher Borstenbesatz auf der Fläche, 3 Fiederstacheln neben dem großen Eckstachel und 8 bzw. 9 Borstenbüschel am Hinterrand der Hand. — Der Dactylus trägt beiderseits 6 Borsten am Konvexrand und 8 Sinnesstifte an der Innenseite.

Zweite Gnathopoden: Bei schwächerer Flächenbewehrung sind 15 Borstenbüschel am Hinterrand und 10 Sinnesstifte am Dactylus vorhanden.

Pereiopoden: Die vorderen haben zweizähnige, die hinteren dreizähnige Dactyli. Das zweite Urosom ist mit 2 Dorsalstacheln bewaffnet.

Uropod 3.: Das zweite Außenastglied hat nur ein Drittel der Länge des ersten. Der Außenast ist reich beborstet. Das Endglied allein trägt 27 Borsten. Der Innenast besitzt 2 seitliche und 3 Terminalborsten.

Telson: Die reiche Bestachelung — die eine Hälfte allein trägt 7 Stacheln — ist aus der Abb. 31 zu ersehen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Von Niphargen aus anderen Stellen — Reservoir der Stationswasserleitung, Kazimquelle, Synagapetusquelle, Grundwasseraustritt beim Fischerhaus, Quellwasser beim Hexenhäusl, Gentianaquelle, Mausrodelhöhle, Stollenwasser beim Deuretzbacher — lagen zu wenig Tiere der verschiedenen Größenklassen vor, als daß man daraus den Entwicklungsgang hätte rekonstruieren können. Nur ein Beispiel sei erwähnt, da ein Entwicklungsstadium von nur 2,3 mm Länge vorlag. Dieses stammte aus der Gentianaquelle. — Mit diesem Namen bezeichne ich eine kleine Limnokrene, die sich am Rehberghang etwa 10 Minuten oberhalb der Biologischen Station befindet. Die Stelle ist durch einen Bestand von Gentiana Clusii — das Gehänge ist sonst nur von G. verna besiedelt — und durch reiches Vorkommen von Scorzonera humilis leicht auffindbar. Dieses Exemplar ist wohl das jüngste Stadium des ganzen Materials.

Das vermutlich jüngste Stadium eines Lunzer Niphargus.

Antenulla zwölfgliedrig. Nebengeißel zweigliedrig. Deren proximales Glied mit 2 Borsten, das distale Glied ebenfalls mit 2 Borsten und außerdem einem Stiftchen bewehrt.

Antenna nur siebengliedrig.

Mandibel: Bereits vom fertigen Typus! Palpus: Vorletztes Glied mit einer Borste, Endglied mit 3 Seiten- und 3 Terminalborsten.

Maxillula: Außenlade mit 7 Stacheln, von denen 3 je eine Zinke tragen.

Maxilliped: Mit 2 kurzen starken Dornen, die aber noch nicht so verdickt sind wie bei älteren Stadien.

Erste Gnathopoden: Die Abb. 36 und 37 zeigen, daß die Flächenbewehrung, abgesehen von einer Gruppe von 3 Stacheln, die nahe der Mitte des Vorderrandes steht, aus Einzelstacheln besteht. Vor dem Eckstachel stehen bereits 3 Fiederstacheln. Am Hinterrand nur 2 Borstenbüschel. Der Dactylus trägt nur 2 Borsten am Außenrand und 2 Stifte am Innenrand.

Zweite Gnathopoden: Die Flächenbewehrung besteht aus 2 Einzelborsten auf der Außenfläche und einer Einzelborste auf der Innenfläche der Hand. 2 Fiederborsten neben dem Eckstachel. Hinterrand mit 2 Borstenbüscheln. Dactylus mit nur einer Borste am Konvexrand und 2 Sinnesstiften am Innenrand.

Pereiopoden: Sämtliche Dactyli einstachelig.

Urosom II: Nur ein Dorsaldorn.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Uropod III: Endglied des Außenastes halb so lang wie das vorhergehende Glied. Es trägt nur 2 Seitenbörstchen. Innenast mit nur einer Terminalborste.

Telson: Nur 3 Endstacheln, aber weder Außenrand- noch Dorsalstacheln vorhanden.

Vergleich dieser Ergebnisse mit denen, die Schellenberg an einer anderen Tatrensis-Form gewonnen hat.

Die zum Vergleich herangezogenen Angaben Schellenbergs wurden von diesem an 64 Exemplaren der Form aggtelekiensis gewonnen. Sie sind in dessen Abhandlung „Alters-, Geschlechts- und Individualunterschiede des Niphargus tatrensis f. aggtelekiensis" (Zool. Jahrb., Abt. Syst., Bd. 71, 1938) enthalten. Kurz zusammengefaßt erhielt Schellenberg folgende Resultate:

1. Mit dem Alter nehmen zu:
   Die Länge des dritten Stielgliedes der antennula.
   Die Borstenzahl am Ende des palpus der maxillula.
   Die Zahl der dicken Stacheln an der Innenlade des Maxillipeds.
   Die Länge des Stiels und des zweiten Außenastgliedes des ersten Uropoden.
2. Unberührt vom Alter bleiben:
   Die Länge der Nebengeißel der antennula.
   Der Bezahnungstypus der Außenladestacheln der maxillula.
   Die Bewehrung des Telson.
   Das Längenverhältnis des Innen- zum Außenast des ersten Uropoden.
3. Mit dem Alter nimmt ab:
   Die Zahl der Stacheln am zweiten Urosom.
4. Unabhängig vom Alter variieren in beiden Geschlechtern:
   Die Borstenzahl der Innenlade der maxillula und
   die Bestachelung der Pereiopodendactyli.

Da mir Schellenbergs Abhandlung erst zugänglich wurde, als die vorliegende Arbeit nahezu abgeschlossen war, blieben in meiner Arbeit einige Punkte, die bei Schellenberg behandelt wurden, z. B. der Bau der ersten Uropoden, unberücksichtigt. Immerhin stehen genug Vergleichspunkte zur Verfügung, die eine Gegenüberstellung ermöglichen.

©Akademie d. Wissen www.biologiezentrum.at

Beim Kanal-Niphargus ist wie bei aggtelekiensis eine Zunahme der Borstenzahl am Palpus der maxillula und der Länge des zweiten Außenastgliedes des dritten Uropoden mit zunehmendem Alter zu konstatieren. Hingegen blieb die Zahl der kurzen dicken Stacheln an der Innenlade der Maxillipeden unverändert. Während ferner bei aggtelekiensis der Bezahnungstypus der Außenlade der maxillula vom Alter unberührt blieb, ist beim Kanal-Niphargus durchschnittlich eine Zunahme der Stachelzahl von fünf auf sieben zu beobachten. Überdies auch eine Abnahme der Zinkenzahl. Besonders auffallend ist der Gegensatz im Verhalten des Telson. — Bei den Lunzer Tieren zeigte sich eine Zunahme der Stachelzahl von drei auf neun, während beim Schellenberg schen Material keine Veränderung beobachtet wurde. Auffallend ist ferner das Verhalten der Bewehrung des zweiten Urosoms. Bei aggtelekiensis zeigt dieses eine Abnahme, beim Kanal-Niphargus eine Zunahme der Stachelzahl. Bezüglich der Pereiopoden scheint ein gleiches Verhalten der beiden Kolonien vorzuliegen, indem eine vom Alter unabhängige Variabilität vorliegt.

Ein Vergleich des Mittersee-Niphargus mit aggtelekiensis zeigt eine Übereinstimmung in der Zunahme der Terminalborsten am Palpus der maxillula, ferner in der Zunahme der Länge und Beborstung des zweiten Außenastgliedes des dritten Uropoden. Hingegen zeigt sich wieder ein abweichendes Verhalten der Außenladestacheln der maxillula. Beim Mittersee-Niphargus nimmt mit dem Alter deren Zahl zu, und es stellt sich auch eine Steigerung der Zinkenzahl ein, indem sich mehrzinkige Stacheln einstellen, also Übergänge zu Kammborsten. Dies trifft für aggtelekiensis nicht zu. Abweichend ist auch das Verhalten des Telson, das wie beim Kanal-Niphargus von einem dreistacheligen Anfangsstadium zu einer Form mit sechs oder sieben Stacheln übergeht. Beim zweiten Urosom finden wir eine Zunahme der Stacheln von eins auf zwei, während bei Schellenberg eine Abnahme der Stacheln festgestellt wurde. Im Einklang mit Schellenberg steht wieder das Verhalten der Pereiopoden, deren Dactyli eine vom Alter unabhängige Variation in beiden Fällen erkennen lassen.

Betrachtungen zur Eigenschafts-Analyse bei Niphargiden.

Überblickt man die Beschreibungen und Abbildungen verschiedener Alters- bzw. Größenklassen von Niphargus-Kolonien, so bemerkt man, daß oft bei der Beschreibung einer Art Kennzeichen Verwendung finden, die bei einer anderen Art für Jugendstadien

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

typisch sind und später verschwinden oder sich bei einer anderen Kolonie als individuelle Abweichung einstellen. Hiefür sollen einige Fälle erörtert werden:

1. Die Dorsal- und Außenrandbewehrung des Telson.

Für tatrensis charakteristisch ist das Vorhandensein beider Stachelgruppen. In der Diagnose von Schellenberg heißt es: „Telsonrücken jederseits mit einem Hauptstachel, neben dem jedoch noch 1—2 kleinere Stacheln stehen können." — Betrachten wir in Abb. 21—25 die Telsonformen des Kanal-tatrensis, so zeigt sich, daß die jüngsten Stadien weder Rücken- noch Außenrandstacheln besitzen, daß bei 8 mm langen Tieren nur die Außenrandstacheln vorhanden sind und bei 12 mm Länge erst paarige Dorsalstacheln auftreten. Was hier als zeitliches Nacheinander zum Vorschein kommt, finden wir beim Vergleich verschiedener Species nebeneinander. So besitzt N. Laisi — vergleichbar dem 3-mm-Stadium des tatrensis — nur die Endstacheln, aber weder Außenrand- noch Dorsalstacheln. Die Art Foreli wiederholt das 8-mm-Stadium des tatrensis, da das Telson außer den Endstacheln zwar Außenrand- aber keine Dorsalstacheln aufweist. Man hat den Eindruck, daß diese Arten in ihrer Entwicklung bei einzelnen Organen, hier dem Telson, auf einer frühen Entwicklunsstufe stehenbleiben, während die übrigen Organe einer weiteren Entwicklung unterworfen sind. Da wir geschlechtsreife Formen, die im Körperbau auf einem jugendlichen Stadium stehengeblieben sind, als neotenisch bezeichnen, könnte man hier von einer partiellen Neotenie sprechen, als einer Erscheinung, die dem Systematiker Schwierigkeiten bereitet. Immerhin könnte dieses Verhalten bei der Feststellung weiterer Fälle zur Aufhellung der verwandtschaftlichen Verhältnisse beitragen. Man könnte sie zu der von Paläontologen mehrfach diskutierten Heterochronie in Beziehung setzen. Es sei da auf die Abhandlung „Un paradoxe evolutif. La neotenie chez oursins" (C. R. Acad. Sc. Paris. — 212. — 1941) von Cuenot verwiesen. Er bespricht den Fall der Neolobiten des Cenoman, die sich im Stadium der Goniatiten des Devon bis Perm befinden, obwohl sie nicht von diesen abstammen, sondern von Ammoniten mit komplizierten Lobenlinien. Ferner wird auf den Seeigel Echinocyamus pusillus verwiesen, der außerordentlich primitive Züge trägt, obwohl er nicht primitiv ist, ferner auf den der Cassianer Zwergfauna angehörenden Tiarechinus, der sich ähnlich verhält. Er sieht archaiisch aus, ist aber eine neotene Form. Wie hier in der phylogenetischen Formenfolge Gestalten

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

auftreten, die hinsichtlich gewisser Organisationsverhältnisse älteren Typen entsprechen, obwohl sie selbst jüngsten geologischen Horizonten angehören, so sehen wir bei den hier mit partieller Neotenie behafteten Fällen nebeneinander Formen, die in Einzelheiten ungleich alten Entwicklungsstadien entsprechen, also auch in gewissem, wenn auch etwas anderem Sinne als die erwähnten paläontologischen Fälle heterochron sind. — Ähnlich, wenn auch wohl dem Wesen nach verschieden, sind die als Prothetelie und Hysterothelie bekannten Erscheinungen, wo im ersten Falle einzelne Organe der ganzen übrigen Entwicklung vorauseilen oder im zweiten hinter ihr zurückbleiben. Es handelt sich da aber um teratologische Vorgänge, die etwa mit den von der Entwicklungsmechanik unternommenen Einschnürungsversuchen bei Raupen in Parallele gesetzt werden müßten, welche letztere mit hormonalen Störungen kausal verknüpft sind. Eher könnte man die Gedankengänge zum Vergleich heranziehen, die Jeannel in der Arbeit „L'apterisme des coleopteres des iles australes et sa repercussion hereditaire" (C. R. Ac. Paris. 211. — 1940) verfolgte, wenn er sagt, daß die bekannte Flügellosigkeit der Kergueleninsekten eine Neotenieerscheinung sei. Die Flügelausbildung sei die Krönung der Metamorphose. Unter bestimmten Bedingungen käme die Metamorphose nicht durchwegs ans Ziel. Es würde dann z. B. nicht mehr zur Flügelbildung kommen, während die anderen Organe sozusagen ihr Ziel erreichen.

2. Das Verhalten der Gnathopoden.

Betrachten wir die von den zweiten Gnathopoden der Mittersee-Kolonie wiedergegebenen Abbildungen, so sehen wir: Der Dactylus des 3-mm-Stadiums trägt 2 Borsten am Konvexrand und 2 bzw. 3 Stifte am Innenrand. Der Propodus trägt auf der Außenfläche nur 2 Flächenborsten nahe der Hinterrandecke und auf der Innenseite nur 3 isolierte flächenständige Borsten. Der Hinterrand selbst weist nur 4 Borstenbüschel auf. Beim 17-mm-Stadium hingegen trägt der Dactylus 6 Borsten auf der Konvexseite, 10 Stifte an der Innenseite. Auf der Innenseite trägt der Propodus nahe dem Hinterrandstachel statt der 2 flächenständigen Borsten ein Büschel von 6 Borsten und außerdem nahe dem Vorderrand eine Einzelborste und ein Borstenpaar. Auf der Außenfläche sehen wir statt der 3 isolierten Einzelborsten 6 Borstengruppen, die teils von je 2, teils von je 3 Borsten gebildet werden. Halten wir unter den verschiedenen Niphargusarten Umschau, so sehen wir, daß mehrfach die Borstenbewehrung des Dactylus auf eine einzige

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Borste beschränkt sein kann (N. Strouhali, Niphargellus Arndti) oder daß die Zahl der Borstenbüschel am Hinterrand des Propoditen gering sein kann, etwa fünf bei Strouhali und etwa zwei bei Niphargellus. In anderen Fällen — leider fehlen hierüber für die meisten Arten Angaben bzw. Abbildungen — bleibt die Flächenbewehrung der Gnathopodenhände auf einem frühen Entwicklungsstadium stehen. Auffallend sind die Abbildungen, die Umberto d'Ancona auf Seite 151 seiner Arbeit „Variabilità, differenziamento di razze locali e di specie nel genere Niphargus" (Mem. Ist. Ital. Idrobiol., Vol. I, 1942) mitgeteilt hat. Wir sehen hier Formen von sieben verschiedenen Fundorten, an denen die reiche Beborstung des Außenrandes des Dactylus sowie die große Zahl der Borstenbüschel am Hinterrand des Propodus auffällt; sie schwankt von 11 bis 17. Bemerkenswert ist aber die Flächenbewehrung der Hand, die sonst eine reiche ist und etwa der des vollentwickelten tatrensis entspricht; sie fehlt bei den Formen von Preluca und aus der Grotta della Guerra sozusagen ganz. Dabei handelt es sich in beiden Fällen um Tiere von 23 bzw. 24 mm Länge, also wohl um vollentwickelte Tiere. Dies geht auch schon aus der Bewehrung des Dactylus und des Hinterrandes der Gnathopodenhand hervor. Es kommt offenbar innerhalb mehrerer Arten vor, daß einzelne Kolonien bezüglich eines oder des anderen Merkmales auf früherer Entwicklungsstufe stehenbleiben, vergleichbar dem Jeannelschen Beispiel für Flügellosigkeit bei Insekten.

3. Das Verhalten der Stacheln an der Außenlade der Maxillen.

Es sei vorausgeschickt, daß verschiedene Autoren großes Gewicht auf den Unterschied zwischen gekämmten und kammlosen Kaustacheln legen. Schellenberg trennt in seiner Bestimmungstabelle durch diesen Unterschied die aquilex-Gruppe von der Art Strouhali, und Umberto d'Ancona führt auf Seite 159 überhaupt die Trennung zweier großer Gruppen auf Grund dieser zwei Kaustacheltypen durch. Die Lunzer tatrensis-Exemplare zeigen in ihren Jugendstadien durchwegs nur mit einer Zinke versehene Stacheln, neben denen auch zinkenlose vorkommen. Je älter die Tiere werden, desto mehr steigt die Tendenz zur Vermehrung der Zinken, indem sowohl die Zahl der mit Zinken versehenen Stacheln zunimmt als auch neben einzinkigen zweizinkige Stacheln zur Ausbildung kommen. Das jüngste Stadium mit einem zweizinkigen Kaustachel war ein 8 mm langes Tier aus dem Kanal.

©Akademie d. Wissen www.biologiezentrum.at

Die Mittersee-Kolonie ist dadurch ausgezeichnet, daß sie zwar auch mit einzinkigen Kaustacheln ihre Entwicklung beginnt — das jüngste Stadium, Abb. 35, hatte zwei zinkenlose und zwei einzinkige Kaustacheln —, daß aber dann rasch eine Tendenz zu erhöhter Zinkenbildung sich einstellt. Man findet dann vom 9-mm-Stadium an neben einzinkigen Stacheln vereinzelt zwei- und auch mehrzinkige. Besitzen solche 4 oder 5 Zinken, wie das bei 17 mm langen Tieren, wenn auch immer nur an einem Stachel, beobachtet wurde (Abb. 34), so stellen diese Formen bereits einen Übergang zu jenen Niphargen dar, die nach Schellenberg und d'Ancona, wie oben gesagt wurde, einer anderen Abteilung im System angehören. Man wird nicht gut annehmen können, daß etwa dieser Gegensatz zwischen Gruppen mit Kammstacheln und kammlosen auf zwei verschiedene Gene zurückzuführen wäre, sondern eher das Dazwischentreten anderer Faktoren, vielleicht hormonalen Charakters, annehmen dürfen oder an labile Gene denken, die in ihrer Wirkungsweise je nach den Außenbedingungen schwanken, wie dies A. Ernst in der Arbeit „Vererbung und labile Gene" (Verh. Schweiz. Nat.-Ges. 117, 1936) erörtert hat.

4. Über die Augenrückbildung der Niphargiden.

Da gerade Lunzer Niphargen bereits einmal Gegenstand bedeutsamer Untersuchungen über Augenrückbildung bei Amphipoden waren (Strauss: „Das Gammaridenauge." Wissenschaftl. Ergebn. d. Deutschen Tiefsee-Expedition, XX, 1909), mag der damit zusammenhängende Fragenkomplex nochmals übersichtlich auf Grund der neuen Untersuchungen von Wolsky („Über einen blinden Höhlengammariden, Niphargus aggtelekiensis, mit Bemerkungen über die Rückbildung des Gammaridenauges." Verh. Intern. Vereinigung Limnologie, Bd. VII, 1935) skizziert werden. Hiezu liegt um so mehr Grund vor, als der von Wolsky untersuchte Niphargus zum Formenkreis des tatrensis gehört und weil, wie bereits oben erwähnt wurde, aus dem Mittersee ein Exemplar vorlag, bei dem nicht nur der opticus zum Teil erhalten war, sondern auch das Augenpigment zur Ausbildung kam.

Die Rückbildung des Sehapparates ist bei verschiedenen Niphargus-Arten ungleich weit fortgeschritten. Bei elegans befindet es sich in einem Zustand, der etwa einer embryonalen Anlage entspricht, bei puteanus ist es durch ein sehnenähnliches Band vertreten, welches das Gehirn mit dem Chitinpanzer verbindet. In diesem Auge konnte Strauss noch relativ gut erhaltene Spuren von Kristallkegeln nachweisen. Bei tatrensis aus Lunz war nur noch

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

ein Rest des Sehnerven nachzuweisen. Bei aggtelekiensis ist auch der Sehnerv total rückgebildet. Es ergibt sich also eine morphologische Stufenleiter, die mit dem normalen Gammaridenauge beginnt und dann, schrittweise in zentripetaler Richtung fortschreitend, Stück um Stück des Sehapparates verschwinden läßt. Schon Vejdovsky kam gelegentlich seiner Untersuchung der Bathyonyx de Vismesi — vermutlich steckt hinter diesem Namen eine Jugendform eines Niphargiden — zu der Auffassung einer derartigen phylogenetischen Entwicklung der Blindformen unter den Niphargiden. Er unterscheidet drei Etappen auf diesem Wege, für die er folgende Beispiele anführt:

Sehende Formen:	Halbblinde:	Völlig Augenlose:
Gammarus pulex	*G. pulex* var. *subterranea*, *Bathyonyx de Vismesi*	„*Gammarus fragilis*" Chilt. aus Neu-Seeland
Crangonyx gracilis *Crangonyx recurvus* usw.	*Cr. compactus* Chilt. mit 2—3 Kristallkegeln, doch ohne Pigment	
	Cr. subterraneus Bate mit Pigment, aber ohne Kristallkegel	
Hypothetische, sehende Niphargus-Formen	*N. elegans* Garb. mit Pigment, aber ohne Kristallkegel	*Kochianus* Bate mit Ganglion

Für die von Vejdovsky aus der Tiefe (150 engl. Fuß) des Sees Lough Mask als Bathyonyx beschriebene Form gibt ihr Entdecker an, daß die Hautsinnesorgane nach Zahl und Ausbildung reduziert sind, daß die Zahl der Kristallkegel zwischen 11 und 24 schwankt und daß sie vielfach sehr klein und durch Inhomogenität optisch unbrauchbar sind. Das Pigment ist aufgelockert und zerteilt. Reduktion und Störung der Harmonie kennzeichnen diese Augen als in Rückbildung begriffene Organe, wobei der Reduktionsprozeß zentripetal verläuft.

Ganz den gleichen Weg der Rückbildung sehen wir auch in der obenerwähnten Arbeit von Strauss eingehalten, die sich auf die Untersuchung zahlreicher mariner Amphipoden stützt und zur Aufstellung des folgenden Schemas führte:

1. Ampelisca-Stadium: Degeneration der Kristallkegel.

2. Lilljeborgia-Stadium: Auge ohne Kristallkegel, aber noch mit gut erhaltener retinula.

3. Tryphosa-Stadium: Degeneration der retinula.

©Akademie d. Wissen w.biologiezentrum.at

4. Harpinia-Stadium: Das Auge ist nur noch durch eine Hypodermisverdickung repräsentiert, doch ist der Sehnerv noch vorhanden.

5. Andaniexis-Stadium: Auch der Sehnerv ist reduziert.

Überträgt man dieses Schema auf die Niphargusarten, so können wir sagen, daß N. puteanus dem Tryphosa-Stadium entspricht, der Lunzer tatrensis unter das Harpinia-Stadium abgesunken ist und aggtelekiniensis mit dem Andaniexis-Stadium in Parallele gesetzt werden kann.

Was nun diese Verhältnisse besonders interessant macht, ist der Umstand, daß wir unter den Gammariden noch ein anderes Beispiel für den Vorgang der Augenrückbildung antreffen, nämlich eine Mutationsreihe bei Gammarus Chevreuxi, welche von F. W. Sexton genetisch untersucht worden ist. Vgl. dessen Arbeit „Degeneration and loss of the eye in the Amphipod Gammarus Chevreuxi" (Journ. Marin. Biol. Assoc. Bd. 18 — 1932) und „Experiments on the Mendelian inheritance of eye colour in the Amphipod Gammarus Chevreuxi" (Ibidem, Bd. 11 — 1916). — Die weitere Verfolgung der Arbeiten Sextons durch Wolsky führte nämlich zu dem überraschenden Ergebnis, daß die mutativ erfolgende Augenrückbildung dieser Gammarusart in zentrifugaler Richtung stattfindet. Zunächst degenerieren die nervösen Elemente und dann folgen die distal gelegenen Teile, so daß oft Kristallkegel und Füllzellen noch gut entwickelt sind, ja sogar zuweilen hypertrophisch, während die inneren Augenteile, besonders die retinula, schon ganz verschwunden sind.

Dieser Gegensatz scheint mir in der aktuellen Frage, ob Makro- und Mikroevolution zwei toto genere verschiedene Prozesse sind, zugunsten dieser Annahme zu sprechen. Denn die auf Grund der vergleichenden Morphologie konstruierte phylogenetische Reihe steht durch ihre zentripetal erfolgende Augenreduktion in striktem Gegensatz zu jener Reduktionsreihe, die sich aus den zentrifugal erfolgenden Mutationsschritten ergibt. Man wird diesem Gegensatz um so mehr Bedeutung beimessen dürfen, als ganz analoge Fälle bei ganz anderen Organen und in anderen Tierabteilungen nachweisbar sind. Es sei auf die Flügelreduktion der Insekten verwiesen, worüber Hennig in der Arbeit „Über Bau und Verwandtschaft der Kerguelenfliege Calycopteryx Moseleyi Eat" (Zool. Anz. Bd. 108 — 1934) guten Aufschluß gibt, indem er die Untersuchungen von Mercier und Cuenot mit seinen Calycopteryxuntersuchungen in Zusammenhang bringt. Mercier und Cuenot unterscheiden zwei Reduktionstypen der Flügel-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

rückbildung, die sie als Chersodromiatyp und Drosophilatyp bezeichnen. Beim Chersodromiatyp erfolgen die Reduktionsvorgänge zentrifugal, da zuerst die Flugmuskeln der Rückbildung anheimfallen. Beim Drosophilatyp hingegen ist die Flugmuskulatur intakt, aber die Flügel sind in verschieden starkem Maße rückgebildet, indem sie der Reihe nach die von den Genetikern als miniature, rudimentary, vestigial und nowings bezeichneten Stufen durchlaufen. Der Vorgang verläuft hier also zentrifugal. Beim Chersodromiatyp, zu dem auch die Kerguelenfliege gehört, ist also die Muskelatrophie das Primäre, beim Drosophilatyp, zu dem unter anderem die Fliege Geomyza zählt, ist die Flügelreduktion das Primäre.

Da, ganz abgesehen von den Ergebnissen der Paläontologie — die Fossilien sind ja die einzigen sicheren Zeugen für das Aussehen der ausgestorbenen Vorläufer der rezenten Organismen und nicht die am grünen Tisch ersonnenen Stammformen —, schon die Phallosthetidenarbeit Wolterecks dahin entschieden hat, daß die Makroevolution nichts mit der Mikroevolution zu tun hat, mag diese Seite unserer Angelegenheit hier nicht weiter erörtert werden, sondern noch auf das Vorkommen von Niphargen mit Augenrudimenten unter den Lunzer Formen hingewiesen werden. — Wie wir oben sahen, fand Strauss, daß der Lunzer tatrensis unter das Tryphosa-Stadium gesunken ist, ein Befund, den ich nach dem mir vorliegenden Material völlig bestätigen kann. Wenn nun schon Ausnahmen vorkämen, würde man erwarten, daß diese in einer noch weiteren Reduktion des Sehapparates bestünden. Wider Erwarten aber zeigte das hier mehrfach erwähnte Exemplar aus dem Mittersee noch das Vorhandensein von Pigmentflecken, etwa in der Art der Ausbildung, wie sie Vejdovsky von seiner Bathyonyxart beschrieben hat. Das braune Pigment war auf fünf ungleich große Parzellen verteilt und ergab so auch ein Bild, wie es Spandl für Synurella ambulans in Abb. 6 b seiner Arbeit „Studien über Süßwasseramphipoden", I. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Bd. 133 — 1924) mitteilt. Bemerkenswert ist an diesem Falle auch, daß der übrige Körper keine Pigmentbildung zeigte, obwohl doch potentiell eine solche bei Niphargen gegeben sein mag, weil Vire bei seinen im Licht kultivierten Niphargen Pigmentbildung beobachtete. Auch aus einem anderen Grunde hätte man mit einer Körperpigmentierung rechnen können: Denn Kosswig stellte fest, daß bei Asellus Augenrückbildung und Körperdepigmentierung gekoppelt und polyfaktoriell bedingt sind, so daß mit dem Augenpigment auch eine Körperpigmentierung erwartet werden konnte, wenn man auch Beobachtungen an Asellus nicht ohne weiteres auf

©Akademie d. Wissen www.biologiezentrum.at

Niphargus übertragen kann. Denn nach Untersuchungen von H. Mühlmann („Variationsstatistische Untersuchungen an unter- und oberirdischen Populationen von Gammarus", Zool. Anz. 1938) muß bei Gammariden zwischen einer genotypischen irreparablen und einer umweltbedingten Depigmentierung unterschieden werden, welch letztere wieder rückgängig gemacht werden kann. Die Niphargen dürften sich in dieser Hinsicht wohl so wie Gammarus verhalten.

Die geographische Rassenbildung des Niphargus tatrensis.

Bei der weiten geographischen Verbreitung, die der tatrensis-Typus aufweist, ist es begreiflich, daß zahlreiche Lokalformen unterschieden wurden. Schellenberg gliedert in der „Tierwelt Deutschlands" diesen Formenkreis in folgende Lokalrassen:

schneebergensis
reyersdorfiensis
lunzensis
ötscherensis
salzburgensis und lurensis.

Von diesen interessieren uns die letzten vier als ostalpine Formen und die dritte und vierte als speziell dem Lunzer Gebiet angehörende. — Zu diesen aus dem Bereich der deutschen Fauna beschriebenen Arten kommen ferner noch aggtelekiensis Dudich aus der Slowakei, Hraběi Karaman aus Tümpeln zwischen Komorn und Budapest, Komareki Karaman aus den Nordostkarpaten und Valachicus Dobr. — Sehr wahrscheinlich wären ferner anzuschließen: thermalis Dudich aus einem Thermalteich bei Budapest und meridiodanubialis Dud aus Ungarn. — Dudich hat allerdings die Arten thermalis, Hraběi, mediodanubialis und valachicus aus der tatrensis-Gruppe herausgenommen und zu einem neuen Genus Phaenogammarus vereinigt. Ohne auf diese Angelegenheit näher einzugehen sei betont, daß für zwei von diesen Arten das Vorhandensein medialbasaler Dornen auf dem Telson kennzeichnend ist, was uns deshalb interessiert, weil diese „Ladmirault-Stacheln" auch bei Lunzer tatrensis-Kolonien auftreten können. Vgl. Abb. 21 und 25.

Die Aufstellung der Form lunzensis nahm Schellenberg nach Tieren aus dem Kanal und aus der Wilhelminenhöhle vor. Der Form ötscherensis lagen Proben aus den Ötscherhöhlen und der Nixhöhle bei Frankenfels (nördlich vom Ötschergebiet) zugrunde. — Die Unterscheidung der beiden ist nach Schellenberg durch folgende Kennzeichen möglich:

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Lunzensis: Urosom II mit 3 Stacheln, Telson mit 2 bis 3 Dorsalstacheln, Innenlade des Maxilliped mit 3 kurzen, starken Stacheln. Die Dactyli der Pereiopoden tragen 2, beim letzten Paar 3 Stacheln.

Ötscherensis: Urosom mit 2 Stacheln. — Telson mit einem Dorsalstachel. Innenlade des Maxilliped mit 3 kurzen, dicken Stacheln, während bei salzburgensis und lurensis deren nur 1 bis 2 vorhanden sind. Die Dactyli der Pereiopoden sind nicht näher charakterisiert. Als Länge der Weibchen wird für beide Arten 14 mm angegeben.

Wenn wir nun an einem von zahlreicheren Fundstellen des Lunzer Gebietes stammenden Material die Eingliederung in diese Rassen versuchen, so zeigt sich, daß eine deutliche Trennung unmöglich ist. Je mehr Individuen man untersucht, desto größer wird die Zahl der sich nicht in das Schellenbergsche Schema fügenden Formen. Es wiederholt sich hier anscheinend das gleiche, was Schellenberg in seiner Arbeit „Subterrane Amphipoden Osteuropas" (Zool. Jahrb. Syst. Bd. 74 — 1940) konstatierte, wenn er sagt, daß in der relativ jungen longicaudatus-Gruppe selbst innerhalb einer Population solche Merkmale stark variieren, durch welche in der aquilex-Gruppe Unterarten sicher gesondert werden können. Bei unserem Material zeigt sich diese Inkonstanz z. B. in folgenden Fällen, wobei ich mich auf ältere Stadien beziehe, weil beim Vergleich jüngerer Formen die Unstimmigkeiten natürlich noch viel größer werden. Der Mittersee-Niphargus entspricht zwar dem Typus lunzensis hinsichtlich der Bezahnung der Dactyli der Pereiopoden, aber er entspricht dem ötscherensis durch die Zweizahl der Stacheln am zweiten Urosom und durch einen einzigen Dorsalstachel auf dem Telson. Er stünde also nach Schellenberg dem ötscherensis näher als dem lunzensis. Das 20 mm lange Exemplar vom Fischerhäusl hat am zweiten Urosom außer den drei für lunzensis typischen Stacheln noch eine Borste, die Innenlade des Maxilliped trägt wie die beiden Vergleichsformen drei dicke kurze Stacheln. Das Telson ist zwar divergent wie bei ötscherensis, unterscheidet sich aber von beiden Vergleichsformen durch den Mangel des Dorsalstachels. Bezüglich der Pereiopoden erwies sich ein Vergleich nicht durchführbar, weil die Bezahnung derselben ganz unregelmäßig ist. Es können bei einem Paar z. B. rechts zwei Zähne auftreten und links nur einer.

Der Kanalniphargus ist — obwohl doch auch Schellenberg von dieser Lokalität Proben hatte, nicht mit der Diagnose des genannten Autors in Einklang zu bringen, was auf erhebliche Variabilität dieser Kolonie schließen läßt. Das zweite Urosom trägt

©Akademie d. Wissenw.biologiezentrum.at

statt der drei Stacheln nur zwei und eine Borste. Das Telson entspricht durch den Besitz nur e i n e s Dorsalstachels dem ötscherensis und nimmt durch das gelegentliche Auftreten des Ladmiraulti-Stachels eine Sonderstellung ein. Auch hinsichtlich der Pereiopoden ergibt sich ein Widerspruch. Denn sie tragen mit Ausnahme des letzten Paares nur einen Zahn, das letzte Paar aber zwei, während bei lunzensis die vorderen Pereiopoden zweistachelig sind und das letzte Paar dreistachelig.

Über Epibionten der Lunzer Niphargen.

Während Gammarus sehr stark von den für ihn so charakteristischen Epibionten besetzt ist — besonders Kanal-Exemplare zeigen regelmäßig Dendrocometes, Spirochona, Embata und außerdem zuweilen einen Organismus, den Prof. Geitler fand und der nach ihm zu den Trichobakterien gehören dürfte —, ist Niphargus fast nie von einem Organismus bewachsen. Es fällt dies speziell bei Proben aus dem Kanal auf, wo neben reich besiedeltem Gammarus die kahlen Niphargen leben. Es scheint also ein Übergehen der Gammarus-Epibionten auf Niphargus nicht so leicht möglich zu sein. Hingegen fand sich auf Mitterseetieren nicht selten eine Suctorie, die an Tokophyra Stammeri erinnerte, aber nicht apfel-, sondern birnförmig war und statt der zwei Bündel Saugröhrchen deren im ganzen nur sechs besaß (Fig. 9).

Teratologisches.

Mißbildungen scheinen selten aufzutreten. Bei dem umfangreichen Material kam nur eine eigenartige Umformung zur Beobachtung, und zwar an einem Mittersee-Niphargus. Dieser besaß, wie Abb. 42 zeigt, Dactylen, die in ihrer Form sehr an die Greifer männlicher Ostrakoden erinnerte. — Häufiger zeigen sich kleine Symmetriestörungen, bezüglich derer man daran denken möchte, daß sie mit der Bewegungsweise zusammenhängen, weil sie meist auf eine Asymmetrie zwischen links und rechts hinauslaufen. Bekanntlich bewegen sich unsere Süßwasseramphipoden vorwiegend in Seitenlage — Synurella ambulans macht davon eine Ausnahme, da sie gleich terrestrischen Amphipoden mit nach oben gekehrtem Rücken auf der Unterlage hinläuft, was ja ihren Speziesnamen veranlaßt hat. Die Bewegungsweise der übrigen Süßwasseramphipoden erinnert an die Verhältnisse bei Schollen und Flundern, was den Gedanken nahelegt, daß in Farbe und Augenausbildung eine Symmetriestörung ausgelöst wird, wie sie bei den erwähnten Fischen vorliegt. Man könnte erwarten, daß bei den betreffenden

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Amphipoden die eine Körperseite hell und die andere dunkel wäre oder daß eine einseitige Rückbildung des Sehapparates vorkäme. Dies ist aber nicht der Fall, wohl deshalb, weil diese Amphipoden die Seitenlage wechseln, so daß keine Einseitigkeit zur Geltung kommen kann. Kleine Rechts-Links-Asymmetrien, die nicht selten bemerkt, z. B. die ungleiche Krallenzahl beim selben Pereiopodenpaar, werden also nichts mit der Körperlage zu tun haben.

Kurze Übersicht der Ergebnisse.

1. Während anderwärts im Vorland der Ostalpen bis zu vier Amphipodenarten an einem Biotop gefunden werden konnten, ist im Lunzer Gebiet bisher nur Niphargus tatrensis beobachtet worden.

2. Dieser fand sich nicht nur im Grundwasser und in Spaltengewässern, sondern trat auch oberirdisch an Stellen auf, die mit dem Grundwasser in Verbindung stehen: Mittersee, Kanal.

3. Im Gegensatz zu Gammarus erwies sich Niphargus nahezu frei von Epibionten.

4. Die Altersvariation wurde an zwei getrennt lebenden Kolonien untersucht. Sie verlief bei diesen verschieden und wich auch von den Veränderungen ab, die Schellenberg für die nahestehende Form aggtelekiensis beschrieben hat.

5. Ein Vergleich der adulten Tiere von verschiedenen Stellen zeigte, daß die Trennung der von Schellenberg aufgestellten ostalpinen Rassen lunzensis, ötscherensis sowie auch vermutlich salzburgensis und lurensis schwerlich aufrechtzuerhalten ist. Individuelle Variationen durchbrechen die Rassengrenzen. Es scheint, daß so wie ich in meiner 1915 erschienenen Arbeit annahm, in jeder Niphargusart s. l. latent die Merkmale aller dazugehörigen Formen enthalten sind und in beliebigem Wechselspiel immer wieder zum Vorschein kommen können. Als Beleg hiefür wird das Auftreten des Ladmiraultistachels behandelt.

6. Manche Arten zeigen im ausgebildeten Zustand Merkmale, die bei anderen Arten nur in Jugendstadien auftreten. Diese als „partielle Neotenie" bezeichnete Erscheinung wird mit der Heterochronie der Paläontologen verglichen.

7. Ein vereinzelter Fall von Augenpigmententwicklung bei einer Jugendform des Mittersee-Niphargus wurde zu dem Problem der Makro- und Mikroevolution in Beziehung gesetzt, indem auf die verschiedenen Wege der Augenreduktion bei Amphipoden Bezug genommen wurde, nämlich auf die zentrifugale Reduktion bei Mutationen und die zentripetale Reduktion, wie sie phylogenetisch eingetreten sein dürfte.

©Akademie d. Wissen... www.biologiezentrum.at

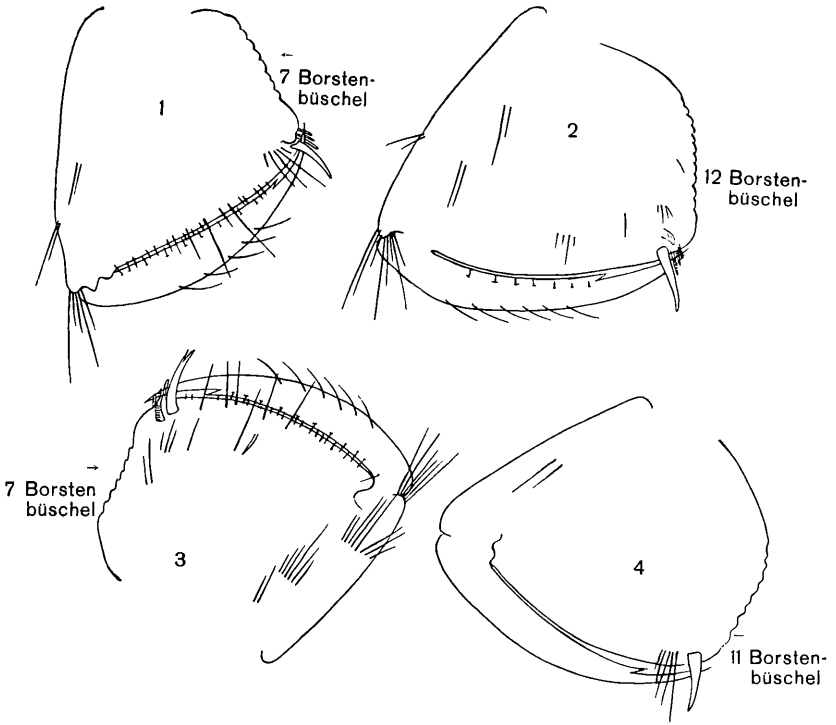

Abb. 1 und 3. Mittersee-Niphargus, 9 mm. Linker und rechter I. Gnathopod.
Abb. 2 und 4. Mittersee-Niphargus, 9 mm. Linker und rechter II. Gnathopod.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

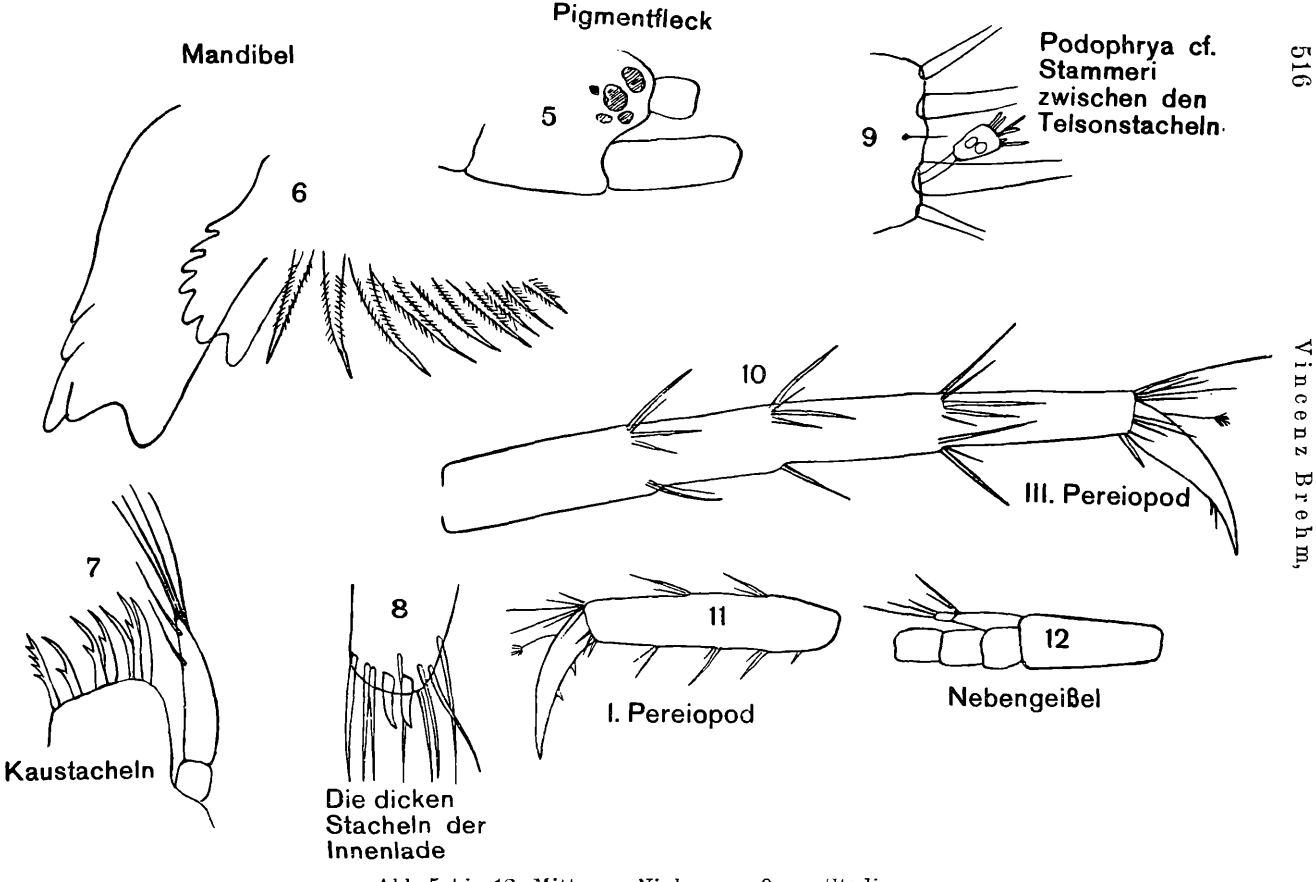

Abb. 5 bis 12. Mittersee-Niphargus, 9-mm-Stadium.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

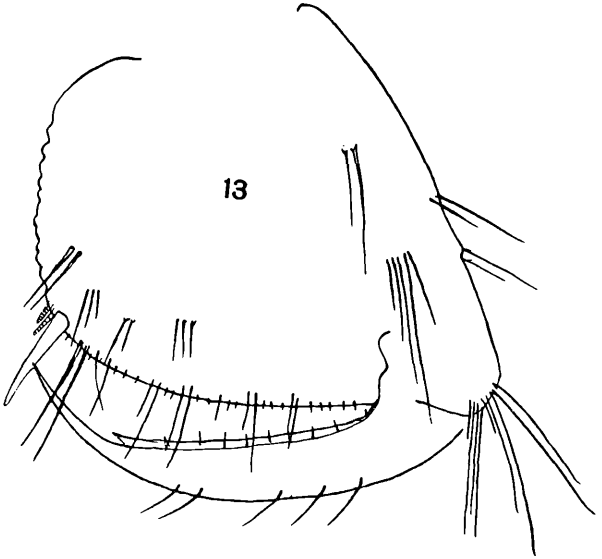

Abb. 13. Kanal-Niphargus, 12 mm. II. Gnathopod.

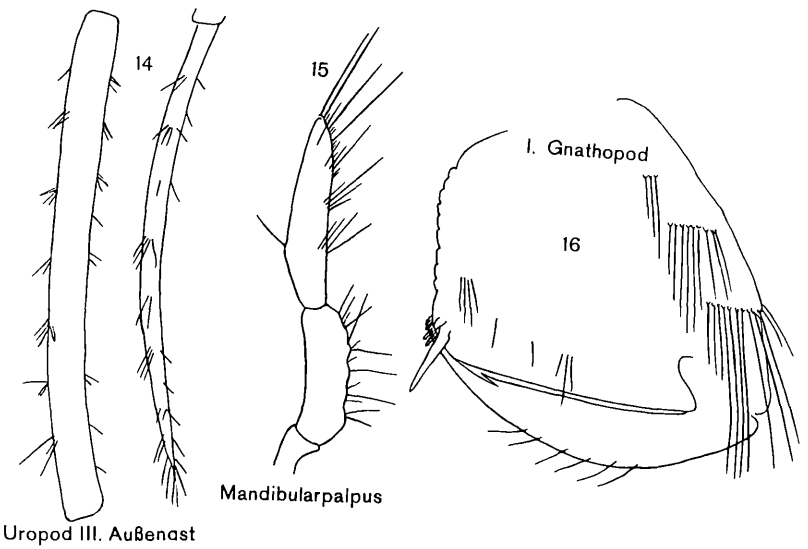

Abb. 14 bis 16. Kanal-Niphargus, 19 mm.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

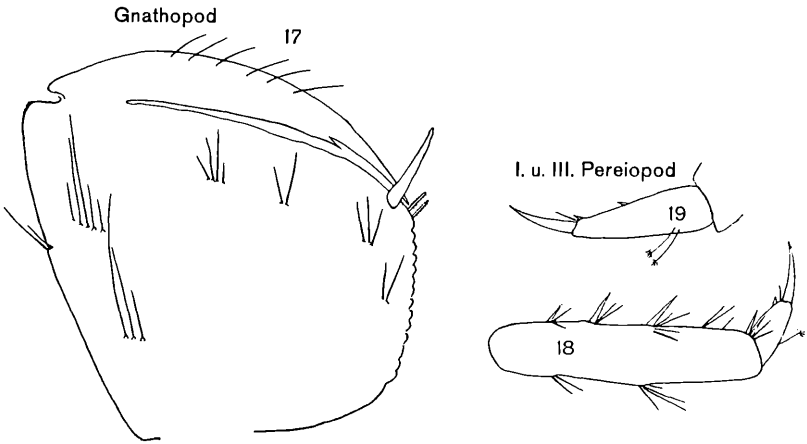

Abb. 17 bis 19. Kanal-Niphargus, 19 mm.

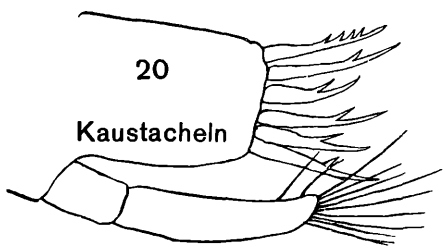

Abb. 20. Kanal-Niphargus, 19 mm.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

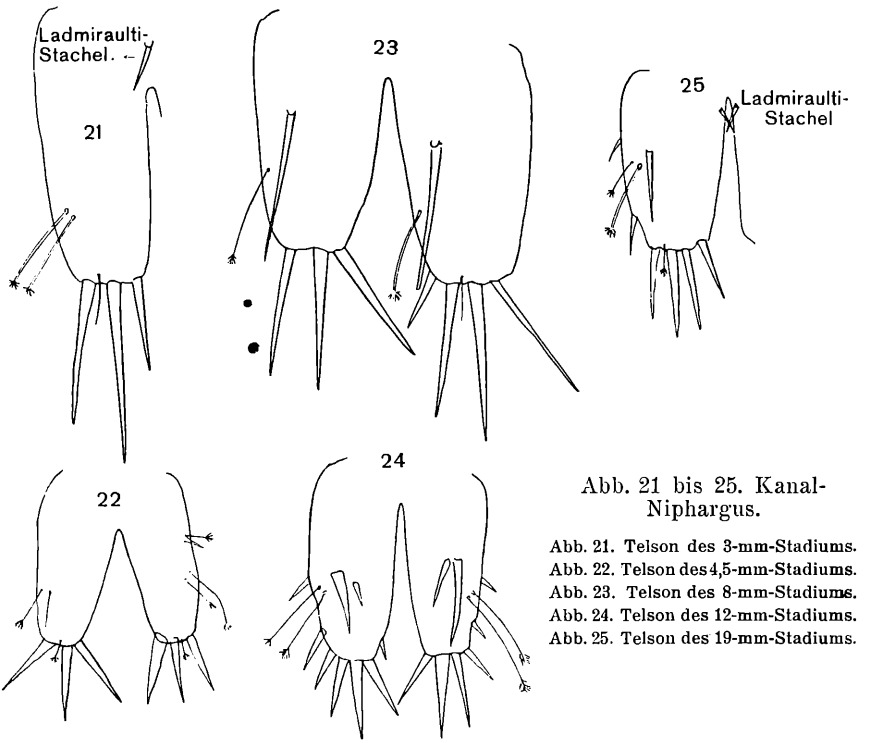

Abb. 21 bis 25. Kanal-Niphargus.

Abb. 21. Telson des 3-mm-Stadiums.
Abb. 22. Telson des 4,5-mm-Stadiums.
Abb. 23. Telson des 8-mm-Stadiums.
Abb. 24. Telson des 12-mm-Stadiums.
Abb. 25. Telson des 19-mm-Stadiums.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

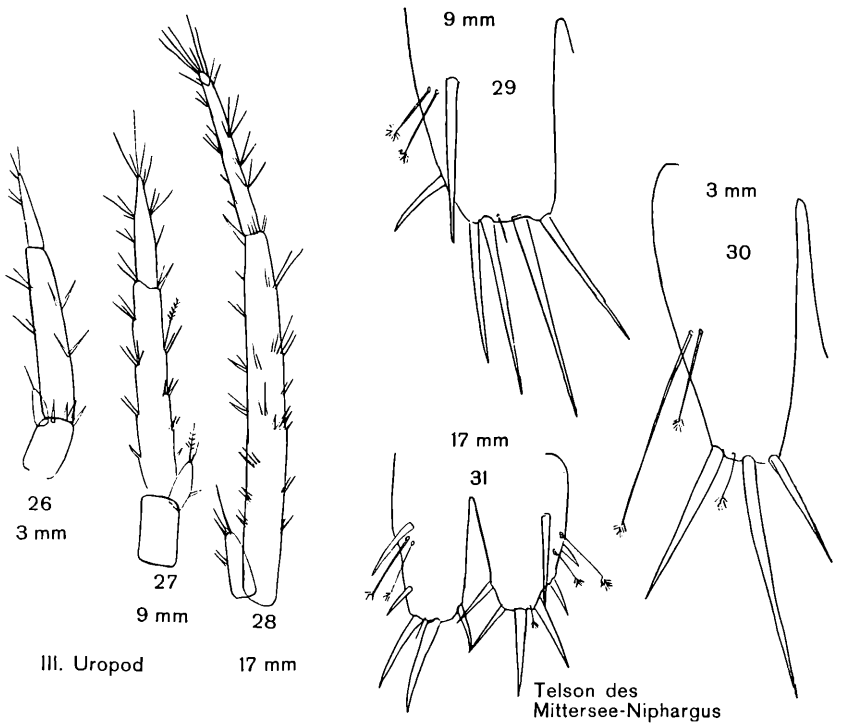

Abb. 26 bis 31. Mittersee-Niphargus.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

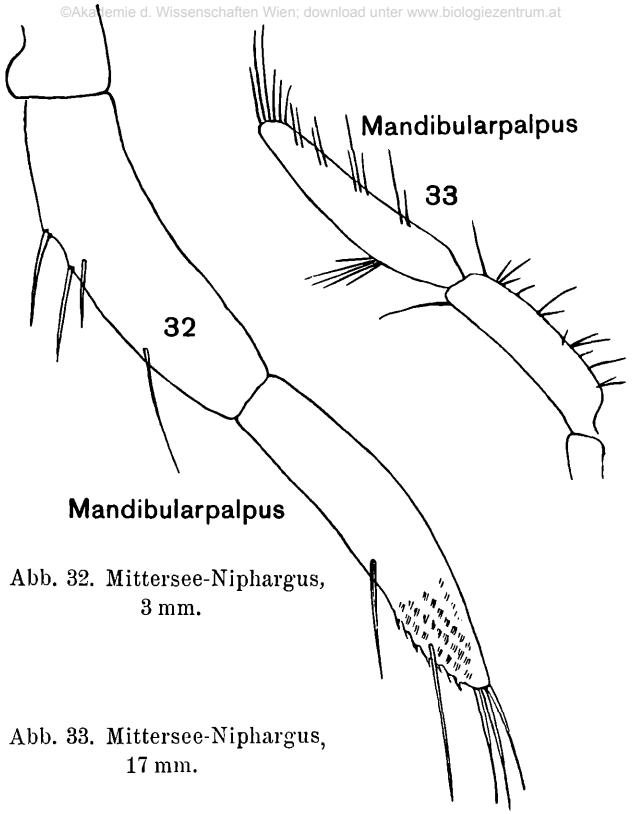

Abb. 32. Mittersee-Niphargus, 3 mm.

Abb. 33. Mittersee-Niphargus, 17 mm.

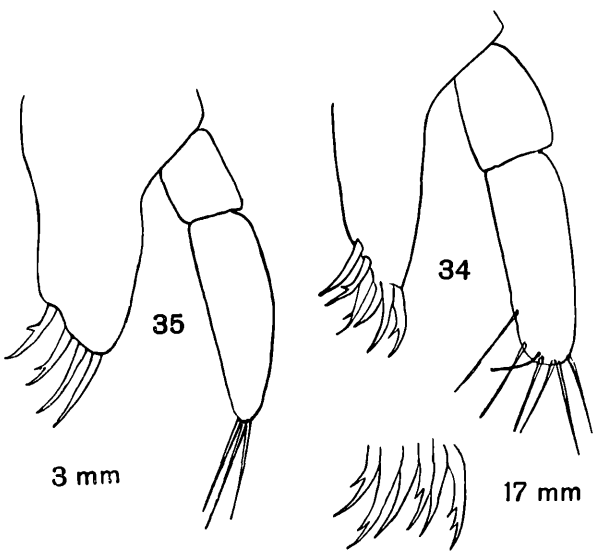

Abb. 34 und 35. Mittersee-Niphargus: Kaustacheln eines jungen und eines alten Exemplares.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

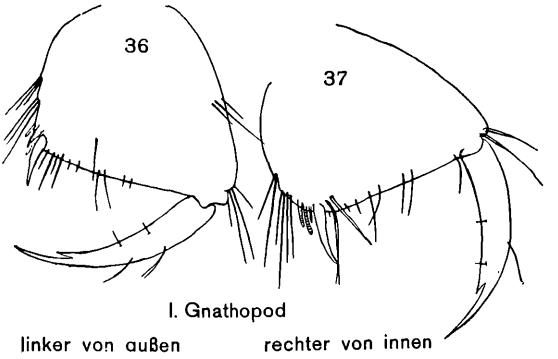

Abb. 36 und 37. Niphargus der Gentianaquelle.

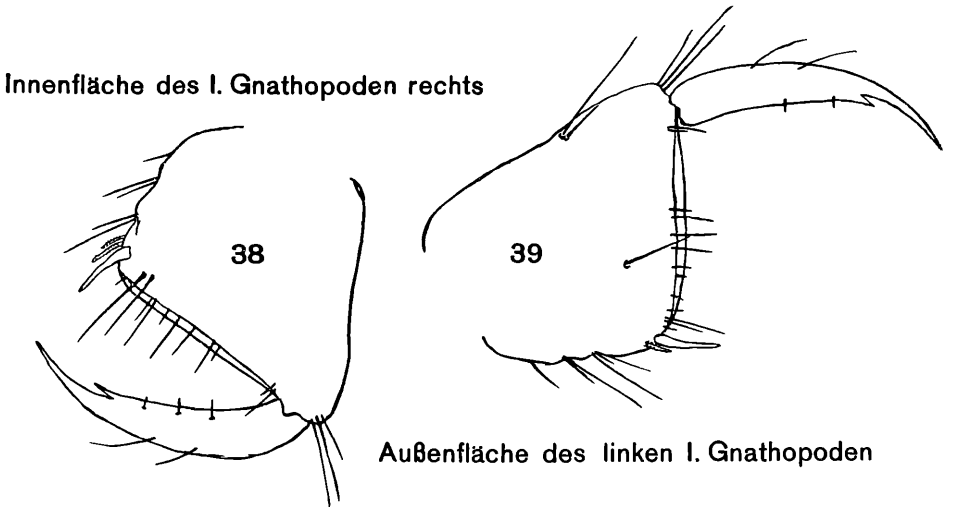

Abb. 38 und 39. Mittersee-Niphargus, 3 mm.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

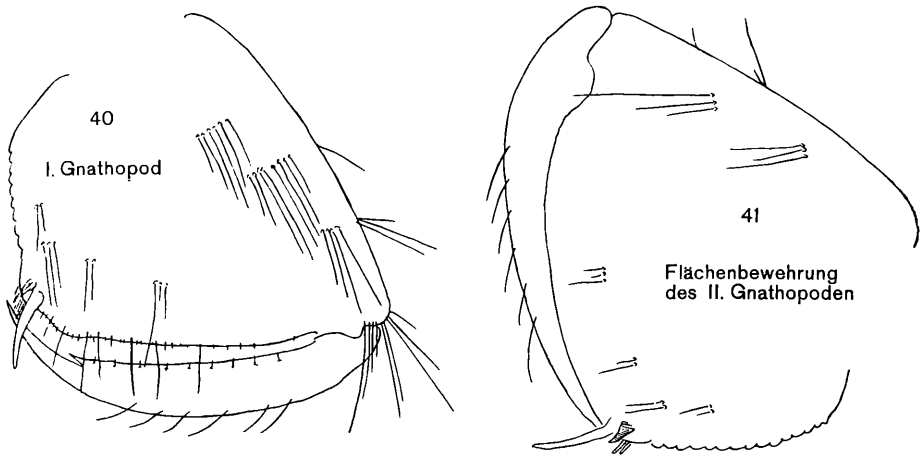

Abb. 40 und 41. Mittersee-Niphargus, 17 mm.

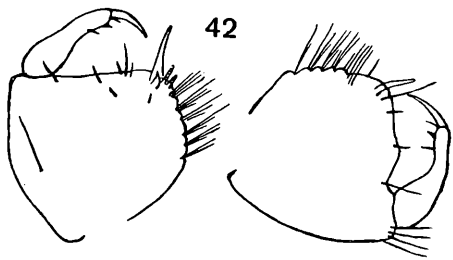

Abb. 42. Kanal-Niphargus, 5 mm. Teratologische Dactyli der Gnathopoden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse

Jahr/Year: 1955

Band/Volume: 164

Autor(en)/Author(s): Brehm Vincenz

Artikel/Article: Niphargus-Probleme. 487-523