

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Verzeichnis der anwesenden Mitglieder und Gäste	3
Kurze Übersicht über den Verlauf der Versammlung	4
Eröffnung der Versammlung und Begrüßungen	6
Geschäftsbericht des Schriftführers und Wahl der Rechnungsrevisoren . .	15
Referat des Herrn Prof. Lohmann: Die Probleme der modernen Plankton- forschung	16
Vortrag des Herrn Dr. Teichmann: Zur Biologie der Trypanosomen .	109
Vortrag des Herrn Prof. Simroth: Über die Entstehung der Tunicaten	116
Vortrag des Herrn Dr. Schaxel: Zur Analysis des Spiraltypus der Anne- lidenfurchung bei normalem und abnormem Verlauf	150
Diskussion: Herr Prof. Brandes	163
Vortrag des Herrn Dr. Schellack: Untersuchungen über die Coccidien aus Lithobius und Scolopendra	163
Vortrag des Herrn Prof. Gebhardt: Die Hauptzüge der Pigmentverteilung im Schmetterlingsflügel im Lichte der Liesegang'schen Niederschläge in Kolloiden'	179
Bericht des Herausgebers des „Tierreich“ und des „Nomenclator“, Herrn Prof. F. E. Schulze	205
Bericht des Delegierten der Deutsch. Zool. Ges. Herrn Prof. Kraepelin über die Tätigkeit des deutschen Ausschusses für den mathematischen und den naturwissenschaftlichen Unterricht im Jahre 1911	209
Wahl des nächsten Versammlungsortes	211
Antrag des Bundes für Schulreform	211
Antrag des Herrn Prof. Braun, betr. Unterstützung des Nomenclator und Bericht des Schriftführers über die finanzielle Lage der Gesellschaft	211
Beratung über das Prioritätsgesetz	214
Vortrag des Herrn Dr. Hempelmann: Das Problem der denkenden Pferde des Herrn Krall in Elberfeld	228
Diskussion: Herr Prof. Ziegler, Prof. zur Strassen, Dr. P. Sarasin, Dr. Thesing, Prof. Pütter	234
Vortrag des Herrn Prof. Heider: Über Organverlagerungen bei der Echi- nodermen-Metamorphose	239
Vortrag des Herrn Dr. Baltzer: Über die Entwicklungsgeschichte von Bonellia	252
Diskussion: Herr Prof. Spengel	259
Vortrag des Herrn Prof. Spengel: Einige Organisationsverhältnisse von Sipunculusarten und ihre Bedeutung für die Systematik der Tiere	261
Diskussion: Herr Prof. Ziegler und Prof. Spengel	272

	Seite
Vortrag des Herrn Dr. Steche: Beobachtungen über die Geschlechtsunterschiede der Hämolymphe von Insektenlarven	272
Diskussion: die Herren Prof. Goldschmidt, Dr. Pringsheim, Dr. Steche, Dr. Schulze und Dr. Steche	280
Vortrag des Herrn Dr. Hanitzsch: Bemerkungen zur Entwicklung der Narcomedusen	281
Vortrag des Herrn Prof. Hartmann: Blastosporidium schooi, ein neues Menschenpathogenes Protozoon (nur Titel)	309
Demonstration der Herren Prof. Spengel, Dr. Baltzer, Prof. Roux, Prof. Heidor, Prof. Schuberg und Prof. F. E. Schulze	309
Bericht der Rechnungsrevisoren	309
Vortrag des Herrn Prof. Spengel: Über den Hautmuskelschlauch gewisser Thalassema-Arten und seine Bedeutung für die Systematik der Tiere	309
Vortrag des Herrn Prof. Häcker: Untersuchungen über Elementareigenschaften	317
Diskussion: Herr Prof. Goldschmidt	319
Vortrag von Frau Dr. F. Moser: Die Hauptglocken, Spezialschwimglocken und Geschlechtsglocken der Siphonophoren, ihre Entwicklung und Bedeutung	320
Vortrag des Herrn Prof. Klunzinger: Über einige Ergebnisse meiner Studien über die Rundkrabben des Roten Meeres	333
Vortrag des Herrn Dr. Erhard: Die Verteilung und Entstehung des Glykogens bei <i>Helix pomatia</i> nebst Bemerkungen über seine Bedeutung bei Wirbellosen im allgemeinen	344
Vortrag des Herrn Dr. Huth: Zur Entwicklungsgeschichte der Thalassicollellae (nur Titel)	349
Vortrag des Herrn Prof. Jaekel: Bericht über die Dinosaurierfunde bei Halberstadt (nur Titel)	349
Vortrag des Herrn Prof. Scupin: Welche Ammoniten waren benthonisch, welche Schwimmer	350
Diskussion: Herr Prof. Jaekel	367
Vortrag des Herrn Dr. Mortensen: Über eine sessile Ctenophore	367
Diskussion: Frau Dr. Moser und Herr Dr. Mortensen	372
Demonstrationen der Herren Prof. Häcker, Dr. Huth, Prof. Hartmann, Prof. Gebhardt, Dr. Erhard, Prof. Goldschmidt	372
Schluß der Versammlung	372
Statuten der Gesellschaft	373
Mitgliederverzeichnis	377

Erste Sitzung.

Dienstag, den 28. Mai, 9—12 $\frac{1}{2}$ Uhr.

Der Sitzung wohnten der Kurator der Universität Herr Geh. Ober-Regierungsrat MEYER, der Rektor der Universität Herr Geh. Medizinalrat Prof. Dr. VEIT, der Stadtverordnetenvorsteher Herr Geh. Medizinalrat Prof. Dr. SCHMIDT-RIMPLER und Herr Stadtrat KÖCHER bei.

Der Vorsitzende Herr Prof. KORSCHOLT eröffnete die Sitzung mit folgender Ansprache:

Hochverehrte Anwesende!

Die 22. Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft sei damit eröffnet, daß ich Ihnen, die Sie zum Teil von recht weit her zu unserer Tagung herbeieilten, herzliche Grüße entbiete und Ihnen für Ihr Erscheinen danke. Die stattliche Zahl, in der Sie sich hier zusammenfanden, bürgt für den guten Verlauf der diesjährigen Versammlung.

Im Brennpunkt unseres Interesses stehen während dieser Tage die wissenschaftlichen Darbietungen, Vorträge und Demonstrationen, die in beträchtlicher Zahl angemeldet sind, seitdem aber durch weitere im Programm noch nicht enthaltene Vorträge vermehrt wurden. Da sie recht verschiedenartige Gegenstände behandeln, so dürfte schon hierdurch reiche Anregung gegeben und damit für die weitere Veranlassung unseres Zusammenseins, den persönlichen Verkehr und die gegenseitige Aussprache eine günstige Unterlage geschaffen sein. So denke ich, werden die Erwartungen, welche wir an den Verlauf der Tagung stellen, nach verschiedenen Richtungen ihre Befriedigung finden.

Übrigens werden wir uns diesmal noch mit anderen, nicht unwichtigen Fragen, nämlich mit denen der zoologischen Nomenklatur und dem Prioritätsgesetz zu beschäftigen haben, die für die Gesamtheit der Zoologen von Bedeutung sind und manchem einzelnen von uns des öfteren rechte Kümmernisse bereiteten. Schon wiederholt waren wir genötigt, diesen zumeist recht unerfreulich erscheinenden Dingen auf den Kongressen unsere Aufmerksamkeit zu widmen, und es dürfte allgemein bekannt sein, um welche verwickelten Fragen es sich dabei handelt. Hoffen wir, daß unsere Tagung dazu beitragen wird, die recht schwierige Materie einer für die Ordnung in unserer Wissenschaft erfreulichen Klärung entgegenzuführen, und ich darf die dringende Bitte an die Mitglieder der Gesellschaft

richten, sich diesen von vornherein nicht besonders vorführerischen Beratungen nicht entziehen, sondern vielmehr sich recht eifrig daran beteiligen zu wollen.

Von der bevorstehenden Tagung wendet sich der Blick unwillkürlich zurück auf diejenige des vergangenen Jahres. Die äußeren Verhältnisse, unter denen sich die vorjährige Versammlung vollzog, waren von denen der heutigen denkbar verschieden. Dort in Basel, beinahe an der Grenze deutschen Landes, außerhalb des Reichsgebietes und doch im Bereich ältester deutscher Kultur und in dem einer seit etwa 4 $\frac{1}{2}$ Jahrhunderten bestehenden, wenn auch nur kleineren, so doch altberühmten Universität, hier im Herzen unseres Vaterlandes und unter dem Schutz der auf diesem Boden zwar noch neueren Hochschule, die aber den ihr beigeesellten Namen der Reformationsuniversität stets mit Recht geführt und hoch in Ehren gehalten hat. Daß sie dies auch auf unserem Gebiet tut und die Traditionen der älteren, berühmten Schwester bewahrt, zeigen die Namen der an ihr tätig gewesenenen und noch wirkenden Gelehrten.

Recht lehrreich erscheint in letzterer Beziehung ein Blick auf diejenige Anstalt, in welcher sich während des kurz bemessenen hiesigen Aufenthalts unsere Haupttätigkeit abspielen wird. Die Männer, welche während der letzten drei Jahrzehnte am Zoologischen und dem ihm verwandten Anatomischen Institut der Universität Halle lehrten, erläutern in höchst anschaulicher Weise den Gang, welchen unsere Wissenschaft im vergangenen und zu Anfang dieses Jahrhunderts eingeschlagen hat.

Bis zum Beginn der achtziger Jahre sehen wir in GIEBEL und TASCHENBERG Vertreter der fast rein systematischen Richtung hier wirken und diese in recht entschiedener Weise vertreten. Abgelöst wurde sie erst spät durch die anderwärts bereits in voller Blüte stehende morphologische Richtung, und zwar durch einen so ausgezeichneten Vertreter wie unseren, nicht nur aus seinen vorbildlich exakten Untersuchungen auf dem Gebiete der Sinnesorgane rühmlichst bekannten und geschätzten Kollegen GRENACHER, den heute nicht unter uns sehen zu können, wir aufrichtig bedauern und dem unsere Grüße zu entbieten ich Ihre Ermächtigung erbitte.

Geradezu vorschriftsmäßig, möchte ich sagen, und wie es dem von der wissenschaftlichen Zoologie eingeschlagenen Gang entspricht, folgte, als GRENACHER vor einigen Jahren sein Amt niederlegte, auf ihn ein so ausgesprochener Vertreter der Zellen- und Vererbungslehre und gleichzeitig der experimentell biologischen Richtung, wie

wir ihn in dem jetzigen Leiter des Zoologischen Instituts, unserem verehrten, eigentlichen Gastgeber kennen und von ihm gewiß noch bedeutende Förderungen dieses interessanten und wichtigen Gebiets zu erwarten haben. Damit aber auch die modernste, seit den letzten zwei Jahrzehnten ihre Triumphe feiernde Richtung unserer Wissenschaft nicht fehlte, trat WILH. ROUX in den Kreis der hier lehrenden Biologen ein und förderte als gefeierter Begründer der Entwicklungsmechanik und beherrschender Vertreter der experimentellen Morphologie diesen Zweig unserer Wissenschaft in der von ihm bekannten energischen Weise.

So repräsentieren die genannten Forscher, von denen wir glücklicherweise nicht weniger als drei zu den unsrigen zählen dürfen, ein lebendiges Bild der wichtigsten Phasen unserer Wissenschaft.

Bei dem Streben nach neuen Forschungsbahnen und im Kampf zur Durchsetzung des als richtig Erkannten kommt es, wie auch sonst im Leben, leicht dazu, daß die Vertreter der neueren Richtung geneigt sind, mit einer gewissen Überhebung auf diejenigen der älteren herabzublicken. Wie sich das hier gestaltet hat, entzieht sich meiner Kenntnis, nur sollte man im allgemeinen nicht vergessen, daß die höher eingeschätzte neue Lehre ohne die von der älteren Richtung geschaffene Grundlage vielfach nicht denkbar ist und daß die eine durch die andere Richtung Förderung erfährt, häufig allerdings ohne es zu wünschen und sich dessen bewußt zu sein. Jeder aber sollte auf dem von ihm bearbeiteten Gebiet bedacht sein, das Ganze zu fördern, und sind es naturgemäß zumeist nur kleine Bausteine, die dem Gebäude der Wissenschaft angefügt werden, so tragen sie doch zum Wachstum und zur Ausgestaltung des ganzen Baues bei. So gebe ich denn der Hoffnung Ausdruck, daß auch unsere diesjährige Tagung der durch uns vertretenen Wissenschaft von Nutzen sein, den einzelnen Teilnehmern aber Anerkennung ihrer bisherigen Tätigkeit und Anregung zu weiterem Schaffen bringen möge.

Dann begrüßte Seine Magnifizenz der Rektor Herr Geh. Medizinalrat Prof. Dr. VEIT im Namen der Universität und der Stadtverordnetenvorsteher Herr Geh. Medizinalrat Prof. Dr. SCHMIDT-RIMPLER im Namen der Stadt die Gesellschaft.

Herr Prof. HACKER hielt alsdann folgende Ansprache:

Meine sehr geehrten Herren Kollegen!

Im Namen der hiesigen Zoologen und Fachnachbarn heie ich Sie herzlich willkommen. Wir hoffen, da Sie sich in Halle behaglich fhlen mgen und da Sie auer dem Gewinn an wissenschaftlichen Anregungen und freundlichen persnlichen Beziehungen, welche solche engere Vereinigungen, wie der Deutsche Zoologentag, in reichem Mae zu bringen pflegen, auch einige angenehme Erinnerungen an die Saalestadt und ihre Umgebung mit nach Hause nehmen.

Als ich vor 4 Jahren die Ehre hatte, Sie in Stuttgart zu begren, mute ich darauf hinweisen, da die Rume, welche damals in Stuttgart der Zoologie gewidmet waren, ein gewisses historisches Interesse beanspruchen: konnten sie doch den jungen Herren Kollegen den Status vor Augen fhren, auf welchem sich vor etwa 100 Jahren im allgemeinen die zoologischen Institute der deutschen Universitten befanden.

Die Geschichte der Halleschen Zoologie bietet in anderer Hinsicht ein historisches Interesse: nicht blo, weil hier in einer typischen Weise die Herausarbeitung der Zoologie als einer selbststndigen Wissenschaft mit selbststndigen Vertretern, Hilfsmitteln und Rumlichkeiten zu verfolgen ist, sondern weil bei der Aufzhlung der Ereignisse und Persnlichkeiten an Ihrem Gedchtnis eine verhltnismig groe Zahl von wohlbekanntem Namen vorbeiziehen wird. Freunde der Wissenschaftsgeschichte, deren es ja auch in unseren Reihen eine ganze Anzahl gibt, darf ich vielleicht gleich hier auf die zoologische Chronik hinweisen, welche Kollege TASCHENBERG anllich des zweihundertjhrigen Universittsjubilums geschrieben hat und der ich die meisten meiner Daten entnommen habe¹⁾.

In dem ersten Jahrhundert nach der Grndung der Universitt Halle (1694), also im achtzehnten Jahrhundert, ist die Zoologie von Medizinern, Philosophen und einmal sogar von einem Juristen teils als Nebenfach, teils als Liebhaberei betrieben und in Vorlesungen behandelt worden. Erwhnt sei nur der berhmtete Mathematiker und Philosoph CHRISTIAN WOLF, der bekannte Vertreter der LEIBNIZschen Philosophie, der in den ersten Jahrzehnten des achtzehnten Jahrhunderts in seinem Collegium experimentale mikroskopische Swasserorganismen, Spermatozoen und dergleichen vorgefhrt hat. Etwas spter (1759) wurde an der hiesigen Universitt eine der berhmtesten Dissertationen auf biologischem Gebiete verfat: die

¹⁾ O. TASCHENBERG, Geschichte der Zoologie und der zoologischen Sammlungen an der Universitt Halle 1694—1894. Abh. Naturf. Ges. Halle, Bd. 20, 1894.

Theoria generationis des Mediziners CASPAR FRIEDRICH WOLFF, des Begründers der epigenetischen Schule.

Ein Lehrstuhl für Naturgeschichte, einschließlich der Zoologie, wurde in der philosophischen Fakultät erstmals 1769 eingerichtet und dem Mediziner GOLDHAGEN übertragen. Sein privates Naturalienkabinett wurde angekauft und bildete den Grundstock der zoologischen und mineralogischen Universitätssammlungen. Noch zu Lebzeiten GOLDHAGEN'S wurde ein zweites Ordinariat für Naturgeschichte dem berühmten Forschungsreisenden JOHANN REINHOLD FORSTER, dem Begleiter COOK'S auf dessen großer antarktischer Reise (1772—1775), übertragen, hauptsächlich, um dem stellenlosen Manne zu helfen und durch den Glanz seines Namens der Universität zu nützen. Die Lehrtätigkeit FORSTER'S scheint wenig erfolgreich gewesen zu sein, aber der temperamentvolle, selbstbewußte und freimütige Mann war zweifellos eine der bedeutendsten Persönlichkeiten, welche am Ende des achtzehnten Jahrhunderts in Halle gewirkt haben. Er starb im Jahre 1798.

Wieder folgte eine Art Interimszeit, in welcher die Naturgeschichte und insbesondere die Zoologie nicht in einer Hand konzentriert war, sondern zum Teil mehr im Nebenamt von verschiedenen Mitgliedern der philosophischen und der medizinischen Fakultät vertreten wurde. Unter diesen dürften Ihr Interesse wecken der Botaniker KURT SPRENGEL und die Anatomen LUDW. FRIEDR. FRORIEP und JOH. FRIEDR. MECKEL, von denen der letztere während der Franzosenzeit auch Direktor des Naturalienkabinetts gewesen ist.

Im Jahre 1815 wurde dann CHRISTIAN LUDW. NITZSCH, der bei der Vereinigung der Universitäten Wittenberg und Halle hierher übersiedelt war, zum Professor der Naturgeschichte ernannt, und damit kam der erste reine Zoologe in Halle auf einen ordentlichen Lehrstuhl der philosophischen Fakultät. NITZSCH hat sich, wie bekannt, hauptsächlich mit Parasiten (Entozoen und Epizoen) und mit der Anatomie der Vögel beschäftigt, und sein Name ist weiten Kreisen dadurch geläufig, daß er für NAUMANN'S Naturgeschichte der Vögel die anatomischen Gruppenbeschreibungen verfaßt hat. Daneben hat er sich, Organisator und Ausstopfer in einer Person, um den Ausbau der Sammlung verdient gemacht, welche aus dem GOLDHAGEN'Schen Naturalienkabinett hervorgegangen war und nach mehrfachem Wechsel der Unterkunft im oberen Stockwerk des Universitätsgebäudes neben den Universitätskarzern Platz gefunden hatte. Eine Art Ergänzung fanden seine Vorlesungen in denjenigen des Entomologen und Paläontologen GERMAR, der im Jahre 1817 zum Professor der Mineralogie ernannt wurde.

Als Nachfolger von NITZSCH wurde 1837 HERMANN BURMEISTER berufen, ein Mann, der als ausgezeichneter Lehrer und vortrefflicher Systematiker in gleich hohem Ansehen stand und durch seine reiche Begabung und die Kraft seiner Persönlichkeit, aber auch durch manche Eigenarten des Charakters während seiner ganzen Wirksamkeit von sich reden machte. Seine Berühmtheit wurde besonders befestigt durch die beiden Sammel- und Forschungsreisen, die er, von Krone und Staat reichlich unterstützt, nach Südamerika ausführte, sein Andenken ist aber weniger günstig beeinflußt worden durch die Art, wie er im Jahre 1861 den Bruch mit seiner Heimat herbeiführte. Er starb im Alter von 85 Jahren als Direktor des Museo publico in Buenos Aires. Bei dem Ausbau der Sammlung, insbesondere ihrer entomologischen Abteilung, hat BURMEISTER in ERNST TASCHENBERG Vater, der im Jahre 1855 mit dem Titel eines Inspektors angestellt wurde, einen unermüdlichen, namentlich um die Entwicklung der praktischen Entomologie hochverdienten Arbeitsgenossen gefunden. Außerdem haben zu BURMEISTER'S Zeit vor allem noch die Anatomen ED. D'ALTON der Jüngere, der Nachfolger JOHANN FRIEDRICH MECKEL'S, und MAX SCHULTZE, dieser als Extraordinarius für Anatomie (1854—59), auf zoologischem und speziell vergleichend-anatomischem Gebiete gearbeitet und Vorlesungen gehalten.

Auf die dringende Empfehlung BURMEISTER'S hin, welcher seine Sammlungen keinem Vertreter der inzwischen in Blüte gekommenen morphologisch-entwicklungsgeschichtlichen Richtung überlassen wissen wollte, wurde im Jahre 1862 GIEBEL zum ordentlichen Professor der Zoologie ernannt (nachdem dieser schon während BURMEISTER'S Reise dessen Vorlesungen übernommen hatte). Dieser außerordentlich arbeitsreiche Mann hat sich besonders Verdienste um die Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse erworben, wie er denn auch der heutigen Zoologie hauptsächlich als Redakteur der Zeitschrift für die gesamten Naturwissenschaften bekannt sein dürfte. Mit ihm zusammen wirkten ERNST TASCHENBERG Vater und OTTO TASCHENBERG Sohn, welche, ersterer 1871, letzterer 1888 zu außerordentlichen Professoren ernannt wurden. Durch ihre hingebende Arbeit am Ausbau der Sammlung und im Unterricht und durch ihre wissenschaftliche Tätigkeit sind in dieser Periode manche Einseitigkeiten, welche der Persönlichkeit und dem Wirken GIEBEL'S anhafteten, weniger fühlbar gemacht worden.

Als Nachfolger GIEBEL'S wurde 1881 HERMANN GRENACHER VON ROSTOCK nach Halle berufen. Mit Überwindung der verschiedensten Schwierigkeiten ist es GRENACHER in zielbewußter, weitschauender

und im wahren Sinne des Wortes aufopferungsvoller Arbeit gelungen, der Zoologie innerhalb weniger Jahre ein wirkliches Heim zu schaffen. Schon im Jahre 1886 konnte die ehemalige medizinisch-chirurgische Klinik am Domplatz, nachdem sie nach Möglichkeit den Bedürfnissen der zoologischen Unterrichts- und Forschungstätigkeit angepaßt worden war, bezogen werden, und so waren für die Zoologie die Grundbedingungen einer gedeihlichen Entfaltung, Raum und Licht, geschaffen, namentlich nachdem die anfängliche Mitinhaberin des Gebäudes, die Leopoldina, ein neues Quartier gefunden hatte. Auch ein für die damalige Zeit sehr beträchtliches Instrumentarium konnte beschafft und die durch mehrere wertvolle Ankäufe und Schenkungen vergrößerte Sammlung nach verschiedenen Richtungen hin ausgebaut werden. So war das zoologische Institut in Halle nicht unvorbereitet, als sich in den letzten Jahren an allen deutschen Hochschulen ein vermehrter Zudrang zum naturwissenschaftlichen Studium bemerkbar machte, und speziell hier in Halle außer den naturwissenschaftlichen Lehramtskandidaten noch eine zweite Kategorie der Hörschaft, die Studierenden der Landwirtschaft, ein außerordentlich reges und rühmenswertes Interesse für die allgemeinen biologischen Probleme zu bekunden begannen.

Diesen veränderten Verhältnissen und vermehrten Bedürfnissen ist, wie der Nachfolger GRENACHER'S mit Dankbarkeit bekennen möchte, in den letzten Jahren von seiten der Behörde in vollem Umfang Rechnung getragen worden, und dem Entgegenkommen und der fortdauernden Unterstützung des Ministeriums und des Herrn Universitätskurators verdanken wir es, daß die Entwicklung des Instituts nicht stehen geblieben ist und daß von unsern zahlreichen Wünschen einer nach dem andern in das Stadium der Erfüllbarkeit und Erfüllung tritt.

Wenn Sie daher, hochgeehrte Herrn Kollegen, heute Nachmittag und an den folgenden Tagen in unserem Institute Ihre Sitzungen abhalten wollen, so werden Sie vieles Fertige und Ihres Interesses Werte finden, was wir als Erbstück von den vorangegangenen Generationen übernommen haben, es wird Ihnen aber auch, neben manchen Lücken und Unvollkommenheiten, die Ihnen nicht verborgen bleiben, einiges Neue und Werdenende entgegentreten. So heißen wir Sie denn nochmals herzlich willkommen und hoffen, daß unsere Räume und Einrichtungen den Anforderungen des Zoologentags einigermaßen genügen mögen.

Herr Geh. Medizinalrat Prof. Dr. W. Roux richtete darauf folgende Worte an die Versammlung:

Verehrte Anwesende!

Gestatten Sie mir, als dem hiesigen Vertreter des jüngsten Zweiges der Zoologie, einige Worte an Sie zu richten.

Die Zoologie ist eine der ältesten Wissenschaften. Es wäre daher nur natürlich, wenn sie altersschwach und unproduktiv wäre. Statt dessen sehen wir sie an Zahl ihrer Vertreter wachsen und in ihren Leistungen blühen und reiche neue Früchte treiben. Wie ist das möglich?

Der älteste Ast der Pflege der Zoologie, die Beschreibung des sichtbaren Seins und Geschehens der Lebewesen nähert sich wohl allmählich ihrer Vollendung, ohne sie jedoch schon erreicht zu haben; damit würde auch die alte rein deskriptive Systematik bald zu ihrem Ende gelangen. Aber an deren Stelle ist bereits auf Grund der Deszendenzlehre die neue genetische Systematik getreten, die als eine kausale Wissenschaft, wie jede kausale Wissenschaft nie zu Ende kommen, nie ihre Aufgaben erschöpfen kann, denn jede Erkenntnis von Ursachen gebiert die Frage nach den Ursachen dieser Ursachen, nach den Faktoren dieser Faktoren. Es sind dazu in den letzten Dezennien noch neue Zweige gekommen: Die vergleichende Physiologie und die „Biologie“ im engeren Sinne der Erforschung der Wirkung der Lebensumstände auf die Gestaltung und Struktur der Lebewesen und der Wirkung der Lebewesen aufeinander.

Als jüngster Zweig entstand die Entwicklungsmechanik der Lebewesen, die Lehre von den Faktoren der organischen Gestaltungen und von den Wirkungsweisen und Wirkungsgrößen dieser Faktoren. Das betrifft drei große Teile: die kausale Lehre der phylogenetischen Entstehung und der noch jetzt möglichen Umbildungen der Organismen, ferner die Ursachen der Vererbung und die Faktoren der individuellen Entwicklung, besonders aus dem Ei. Letztere Forschung stellt die Entwicklungsmechanik im engeren Sinne dar.

Alle diese drei Teile wollen Unsichtbares erforschen; denn alles primäre Wirken ist unsichtbar und die Faktoren des organischen Gestaltens sind meist unsichtbar klein. Das sichtbare Gestaltungsgeschehen integriert sich erst aus dem primären unsichtbaren Geschehen.

Wir können dies Unsichtbare nur mit Hilfe des Experimentes, und zwar des kausalanalytischen Experimentes erforschen, können es nur erschließen.

Von gegnerischer Seite hat man aber eingewandt, es würden sich dadurch die letzten Ursachen nicht gewinnen lassen. Das glaube ich auch; die letzten Faktoren werden wir bei keinem Geschehen ermitteln. Das ist aber kein Grund, auf die ursächliche Forschung zu verzichten. Man sagt ferner, es würde uns gehen, wie den Physikern, die trotz Jahrhunderte langer experimenteller Arbeit das Wesen des Lichtes nicht zu ermitteln vermocht hätten. Früher galt die Emanationstheorie, dann herrschte über hundert Jahre als ganz gesichert die Wellentheorie, und jetzt ist man in der Elektronentheorie wieder zu einer Art Emanationstheorie zurückgelangt. Wenn nun diese Alternative vielleicht auch jetzt noch nicht einmal sicher entschieden ist, so muß ich doch sagen: Wir Biologen werden sehr froh sein, wenn wir in der Erforschung des gestaltenden Lebensgeschehens bis zu Alternativen zwischen so einfachen Wirkungsweisen gelangt sein werden. Man hat ferner gesagt, die Entwicklungsmechanik würde bald abgewirtschaftet haben, denn es wären bald alle Eier angestochen und angeschnitten, und dann wäre sie fertig; andererseits auch, sie wäre eine Störung des ruhigen Ganges der Zoologie, und wenn sie hochkäme, würde sie das Ende der Biologie bedeuten.

Diejenigen Autoren, die in dieser Weise urteilen, stehen in ihrer Einsicht nicht ganz auf der Höhe unseres Programmes.

Kommen wir auf unsere eingangs gestellte Frage zurück, so erkennen wir:

Die Zoologie hat sich dadurch jung erhalten, sich geradezu verjüngt, daß sie neue Gedanken produziert und aufgenommen, und sie mit Sorgfalt, Fleiß und Scharfsinn bearbeitet hat. Möge das immer so bleiben. Zum Schluß möchte ich noch meiner Freude darüber Ausdruck geben, daß unter den zahlreichen anwesenden Vertretern der Zoologie auch eine Anzahl hervorragender Vertreter der Entwicklungsmechanik und auch viele junge Vertreter derselben, welche die Zukunft der deutschen Entwicklungsmechanik darstellen, sich finden. Und ich möchte ferner den Wunsch und die Hoffnung aussprechen, daß die Vertreter aller der verschiedenen Richtungen immer friedlich zusammen wirken, sich dadurch gegenseitig fördern mögen. Das wird auch ein Mittel sein, die Zoologie jung zu erhalten.

Nachdem der Vorsitzende für die Begrüßungen den Dank der Gesellschaft ausgesprochen hatte, verlas der Schriftführer den

Geschäftsbericht.

Die 21. Jahresversammlung fand vom 6. bis 9. Juni 1911 unter der Leitung des ersten Vorsitzenden, des Herrn Prof. Dr. ZSCHOKKE, in der zoologischen Anstalt in Basel statt. Sie war von 69 Mitgliedern und 37 Gästen besucht. Ein Ausflug nach der Frohburg und Aarau schloß sich der Tagung an.

Der Bericht über die Verhandlungen der 20. und 21. Jahresversammlung wurde Anfang August ausgegeben.

Am 1. Januar 1912 fand in Basel die Wahl des neuen Vorstandes statt. Herr Prof. KORSCHOLT wurde zum ersten, die Herren Prof. ZSCHOKKE, BOVERI und HEIDER zu stellvertretenden Vorsitzenden und Herr Prof. BRAUER zum Schriftführer gewählt.

Die Zahl der Mitglieder betrug am 1. April 1911 285 gegen 282 im Jahre 1910. Es sind 13 ausgeschieden, dafür 20 neu eingetreten, so daß die Mitgliederzahl am 1. April d. J. 292 (289 ordentliche und 3 außerordentliche) beträgt.

Entsprechend dem Beschluß der Gesellschaft ist der Bericht des Vorstandes über die Mängel des Literaturverzeichnisses im „Zoologischen Anzeiger“ und die Vorschläge zu ihrer Beseitigung der Verlagsbuchhandlung W. ENGELMANN und dem Herausgeber Herrn Dr. FIELD übersandt. Da aber nur die erstere geantwortet hat, der letztere nicht, so hatten die von der Gesellschaft bestimmten Mitglieder keine Veranlassung, mit beiden in Beziehung zu treten und bei der Regelung der Angelegenheit mitzuarbeiten.

Die Sammlungen des deutschen Subkomitees für das ANTON-DOHRN-Denkmal und die ANTON-DOHRN-Stiftung haben die Summe von 17261 Mk. ergeben.

Als ein für die deutsche Zoologie sehr erfreuliches Ereignis ist die Übernahme der Zoologischen Station des früheren Berliner Aquariums in Rovigno durch die Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft zu verzeichnen.

Der Rechenschaftsbericht schließt in folgender Weise ab:

Einnahmen	4984,84 M.
Ausgaben	3425,54 „
bleibt Kassenvorrat	<u>1559,30 M.</u>

Hierzu kommen:

Ausstehende Mitgliederbeiträge	180,00 „
Wertpapiere (Deutsche Reichsanleihe)	<u>11600,00 „</u>

Also Gesamtvermögen 13339,30 M.

Ich bitte den Bericht durch zwei Revisoren prüfen zu lassen und mir Entlastung erteilen zu wollen.

Zu Revisoren wurden die Herren Prof. MEISENHEIMER und F. WINTER gewählt.

Referat des Herrn Prof. LOHMANN (Kiel):

Die Probleme der modernen Planktonforschung.

Hochgeehrte Versammlung!

Das Thema, über das ich heute sprechen will, lautet: „Die Probleme der modernen Planktonforschung.“ Bei dem Umfange dieser Aufgabe und der Kürze der Zeit muß ich voraussetzen, daß Ihnen im allgemeinen bekannt ist, was unter Plankton zu verstehen ist, und ich will mich daher einleitend nur auf wenige allgemeine Bemerkungen beschränken, um die Bedeutung der Planktonforschung und ihrer Probleme klar herauszustellen und den allgemeinen Standpunkt zu kennzeichnen, von dem aus ich das Thema behandeln werde.

Nach HENSEN³⁸ haben wir unter Plankton alle jene Organismen zusammenzufassen, welche willenlos¹⁾ treibend im Meer oder Süß-

¹⁾ Das Wort „willenlos“ bedarf noch einer näheren Definition, da es sonst zu Mißverständnissen führen kann. Selbstverständlich sind alle mit besonderen Bewegungsorganen versehenen Planktonorganismen, also z. B. die Peridineen unter den Pflanzen und die Copepoden unter den Tieren nicht in dem Sinne willenlos, daß sie einfach leblosen, schwebenden Körpern gleichgestellt werden könnten und also in allen ihren Bewegungen passiv bestimmt wären. Jede Beobachtung lebender Individuen von Ceratium oder Oithona zeigt das Gegenteil. Aber die aktiven, vom Organismus selbst bestimmten Bewegungen sind gegenüber den Bewegungen, denen das Wasser, in dem sie leben und sich bewegen, unterworfen ist, wie z. B. der Rotationsbewegung des Seeganges, der Gezeitenbewegung, der Vertikal- und Horizontalzirkulation gegenüber, so völlig bedeutungslos und machtlos, daß ihnen gegenüber allerdings die Planktonorganismen als einfach passiv treibende Körper betrachtet werden müssen. Anders ist es dagegen bei einem großen Teil der Cephalopoden sowie bei allen Seewirbeltieren, deren Wanderungen diesen Bewegungen des Mediums nicht passiv unterworfen sind, sondern ganz unabhängig von ihnen erfolgen können. Daß die Wanderungen dieser Nectonten im einzelnen vielfach den Meeresströmungen folgen, hängt mit Ernährungs-, Temperatur- und Salzgehaltsverhältnissen zusammen, die durch sie bedingt werden und für die Nectonten von Bedeutung werden. Diese Abhängigkeit ist also keine unmittelbare, sondern eine durch die Sinne der Tiere vermittelte.

wasser ihr Leben führen. Ihr Wohnort ist die gesamte Wassermasse, welche unsere Hydrosphäre bildet. In der Atmosphäre, dem zweiten großen Lebensgebiete unserer Erde, ist das Luftmeer selbst keine Wohnstätte lebender Wesen geworden; es dient nur als Verkehrsweg für fliegende Organismen oder leichte, von den Luftströmungen vorübergehend fortgeführte Keime; der Boden allein erzeugt und ernährt Leben, soweit nicht Kälte oder Hitze mit der Fortnahme des tropfbar flüssigen Wassers aus dem Boden und der Luft auch hier die Möglichkeit jedes aktiven Lebens auf weiten Flächen der Polargebiete, des Hochgebirges und der Fels- und Sandwüsten zerstört. Die Hydrosphäre hingegen ist, soweit sie die großen Ozeanbecken erfüllt, nirgends von Leben entblößt; in den eisbedeckten Polarmeeren wie in den warmen Meeren der Tropen ist die ganze gewaltige Wassermasse von der Oberfläche bis zum Boden dauernd von Organismen bewohnt und nur auf dem Lande, das sie mit einem dichten Geäder von Seen, Teichen, Bächen, Flüssen und Strömen bedeckt, setzen Frost und Hitze auch ihrem Leben Grenzen. Das Wohngebiet des Planktons ist also das gewaltigste Wohngebiet, das unsere Erde entwickelt hat. Dem nur flächenhaft entwickelten Lebensraum des Landes steht der nach allen drei Dimensionen des Raumes sich ausdehnende Lebensraum des Planktons gegenüber. Da nun die Fläche des Ozeans schon die Grundfläche des Landes um mehr als das Doppelte übertrifft und die Mächtigkeit der Wassermasse des Weltmeeres durchschnittlich nicht weniger als $3\frac{1}{2}$ Kilometer beträgt, so ist das Übergewicht dieses Wohngebietes ein ganz ungeheures.

Es ist aber keineswegs dieses räumliche Übergewicht allein, welches die Bedeutung des Planktons begründet, sondern vor allem der Umstand, daß das Plankton eine in sich geschlossene und daher selbständige Lebensgemeinschaft bildet, von der zwar alle anderen Lebensgemeinschaften zehren, die aber selbst vollständig für sich zu leben imstande ist. Die Planktonpflanzen bilden die Produzenten, welche, die Energiequellen des Mediums ausnutzend, neue lebendige Substanz aufbauen und so die Nahrung für die Planktontiere schaffen. Die Planktonbakterien aber führen die Stoffwechselprodukte von Pflanzen und Tieren und deren abgestorbenen Körper wieder in anorganische Pflanzennahrung über. Man kann daher von biologischem Standpunkte aus, auch jene als Produzenten, diese als Konsumenten und die Bakterien als Reduzenten bezeichnen. So wird von den Planktonorganismen ein vollständiger Kreislauf des Lebens gebildet und die Produktion

an Nährstoffen, die die Planktonpflanzen Jahr für Jahr leisten, ist so enorm, daß von ihnen auch alle anderen Lebensgemeinschaften des Meeres abhängig sind. So führt also das räumliche Übergewicht notwendig auch zu einer absoluten biologischen Herrschaft, und wegen dieser zentralen Stellung des Planktons im Lebenshaushalte der Hydrosphäre ist die Erforschung gerade dieser Organismenwelt von so hervorragender Bedeutung für die Biologie. Denn im Gegensatz zur Atmosphäre, die nur eine bodenständige Organismenwelt hat ausbilden können, da das Luftmeer als solches den Pflanzen nur CO_2 bieten kann, an allen anderen Pflanzennährstoffen¹⁾ aber viel zu arm ist, sind in der Hydrosphäre alle Gebiete von Leben bewohnt, da das Wasser überall gelöst die für die Pflanze notwendigen Nahrungsstoffe enthält und mit Recht als eine verdünnte Pflanzennährlösung bezeichnet werden kann. Daher haben wir in jedem Teile der Hydrosphäre eine bodenständige und eine vom Substrat unabhängige Organismenwelt: ein Benthos und ein Pelagial²⁾ zu unterscheiden. Beide Lebensgemeinschaften bestehen aus Pflanzen, Tieren und Bakterien und man könnte daher a priori erwarten, daß auch jede für sich einen geschlossenen Kreislauf bilden und dauernd sich selbst erhalten könnte. Aber während die Pflanzenwelt des Benthos natur-

¹⁾ Wie die Stickstoff-bindenden Bakterien⁸⁷ (*Azotobacter* und *Clostridium*) zeigen, ist das Protoplasma auch imstande, den N. der Luft auszunutzen; aber den Pflanzen geht dieses Vermögen ab.

²⁾ Mit „Pelagial“ ist ursprünglich nur die vom Boden unabhängige Lebewelt des Wassers in den oberen vom Licht erhellten Wasserschichten bezeichnet. Ihr steht gegenüber das „Abyssal“. Ein zusammenfassender Ausdruck für diese beiden, nicht zum Benthos gehörenden Bezirke fehlte zunächst merkwürdigerweise vollständig. CHUN hat dann (1887)²⁰ hierfür einfach das Wort „Pelagial“ übernommen, und ihm ist auch STEUER⁹⁴ gefolgt. HAECKEL hat (1890)³⁶ statt dessen das Wort „Plankton“ vorgeschlagen und empfiehlt, für das Plankton s. str. HENSEN's ploterische Organismen zu sagen. Dieser Vorschlag dürfte, nachdem sich das Wort Plankton im HENSEN'schen Sinne vollständig eingebürgert hat, unannehmbar sein. Ich folge daher hier CHUN's Vorgange. Die verschiedenen Lebensräume und Lebensgemeinschaften würden also folgende Bezeichnung erfahren:

I. Atmosphäre (Atmobios)	II. Hydrosphäre (Hydrobios)
1. Atmobenthos (Atmobenthal)	1. Hydrobenthos (Hydrobenthal)
	2. Hydropelagos (Hydropelagial)
	a) Hydroplankton
	b) Hydronecton

τὸ βένθος (die Tiefe) und τὸ πέλαγος (die Hochsee) bezeichnen den Wohnort, davon sind Benthos und Pelagial für die Bevölkerung abgeleitet.

gemäß nur auf den schmalen Küstensaum der Hydrosphäre beschränkt und auch hier noch durch die Natur des Bodens der Flachsee und die Bewegungen des Wassers vielfach eingeengt ist, dehnt sich die Pflanzenwelt des Pelagials ununterbrochen über die ganze gewaltige Fläche der Hydrosphäre aus und geht, ohne auf ein anderes Hindernis als den Boden des Gewässers zu stoßen, von der Oberfläche bis zu 200 und selbst 400 m Tiefe hinab. Sie bildet also das gewaltigste Weidegebiet, das unsre Erde aufweist, ein Weidegebiet, das außerdem nie abstirbt, sondern jahraus jahrein ununterbrochen produziert und, indem seine Abfallsprodukte in die unter ihm liegenden lichtlosen Tiefen niedersinken, auch dem küstenfernen Boden der Hydrosphäre stets Nahrung zuführt. Für die Hochsee ist also das Plankton und insbesondere natürlich das pflanzliche Plankton die Nahrungsquelle, der gegenüber jede andere vollständig zurücktritt, so daß wir sie geradezu als die Urnahrung bezeichnen können. In der küstennahen Flachsee gewinnen die benthonischen Pflanzen schon an Bedeutung, weniger wie es scheint durch ihr lebendes Gewebe als durch den Detritus, der aus ihren zerfallenden Geweben sich fortgesetzt bildet⁸⁰); und so wächst mit der Abnahme der Wassermassen und der Zunahme der pflanzenbewachsenen Bodenfläche die Bedeutung des Bodenlebens gegenüber dem planktonischen Leben. Infolgedessen werden im Süßwasser die Beziehungen zwischen Pelagial und Benthos außerordentlich kompliziert und variieren von Ort zu Ort. Wollen wir daher möglichst einfache und klare Verhältnisse studieren, so müssen wir auf den Ozean hinausgehen und womöglich die küstenferne Hochsee aufsuchen. Hier tritt uns die Hydrosphäre in ihrer reinsten und großartigsten Entwicklung entgegen, hier ist auch die pelagische Lebewelt am vollständigsten und reinsten entwickelt. Aus diesem Grunde wird es sich empfehlen, stets von der Erforschung des Meeresplanktons auszugehen und auch heute diejenige des Süßwasserplanktons, da eine gleichmäßige Behandlung bei der Kürze der Zeit leider von vornherein ausgeschlossen ist, nur zur Ergänzung heranzuziehen. Es darf darin also nicht eine mindere Bewertung der Süßwasserforschung gesucht werden, die, wie schon R. HERTWIG vor Jahren betont hat⁴⁴ und auch dieser Vortrag zur Genüge zeigen wird, für Entwicklung und Fortgang der Planktonforschung von fundamentaler Bedeutung ist.

Es existiert jedoch noch eine Organismengruppe im Meer, deren Lebensraum ebenso umfassend ist, wie der des Planktons, das sind die schwimmenden Organismen oder das Necton. Ihre Bewegungen

sind im Gegensatz zu denen des Planktons so ausgiebig, daß sie den Organismen Wanderungen unabhängig von den Bewegungen des Wassers erlauben; das sind also vor allem die Wale und Fische und die größeren Cephalopoden. Die Robben, Pinguine, Seeschlangen und Schildkröten gehen zwar auch weit in das Pelagial hinein, sie sind aber durch ihr Brutgeschäft an die Küste gebunden. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß diese Nectonten mit dem Plankton zusammen eine einheitliche Lebensgemeinschaft bilden, da sie denselben Lebensraum bewohnen und direkt oder indirekt vom Plankton leben. Es gibt daher im Grunde nur zwei Lebensgebiete der Hydrosphäre: den Boden oder das Benthos und die freie Wassermasse oder das Pelagos. Es ist daher auch durchaus berechtigt, wenn CHUN in seinem Reisewerk der Valdivia-Expedition nur die pelagische und die benthonische Organismenwelt unterscheidet. Sobald wir aber von dem rein ökologischen Gesichtspunkte absehen und statt des Wohngebietes die Lebensweise und die Bedeutung der verschiedenen Lebewesen im Haushalte der Hydrosphäre in den Vordergrund rücken, gewinnen die Planktonorganismen eine so eigenartige und zentrale Stellung im Leben des Wassers und unserer Erde überhaupt, daß ihre Sonderung vom Necton nötig wird. Sie stellen den frei schwimmenden und den an den Boden gebundenen Organismen gegenüber die frei schwebenden Wesen dar; den ersteren lassen sich die fliegenden Tiere der Atmosphäre vergleichen, die Bodenorganismen des Landes und des Wassers entsprechen einander; den Schwebewesen des Wassers aber vermag sich keine Organismengruppe der Atmosphäre an die Seite zu stellen; ihr Bau, ihre Verteilung im Raum, ihre Lebensweise steht einzig auf unserer Erde da. Wodurch das Plankton aber als unversiegbare Nahrungsquelle für alles übrige Leben der Hydrosphäre eine überragende Bedeutung erhält, ist bereits dargelegt.

Das Plankton ist also eine in sich geschlossene Lebensgemeinschaft, die das größte Lebensgebiet unserer Erde erfüllt und vermöge ihres Pflanzenreichtums die überragende Nahrungsquelle für das gesamte übrige Leben der Hydrosphäre darstellt, zugleich aber eine Welt von frei im Medium schwebenden Organismen bildet, wie sie nur der Hydrosphäre eigen ist und der Atmosphäre vollständig fehlt. In diesen drei Eigenschaften des Planktons liegt seine Bedeutung für die gesamte Biologie begründet; die Planktonforschung trägt daher keineswegs den Charakter einer

Sonderforschung, sondern hat eine ganz allgemeine Bedeutung für die Erforschung des Lebens auf unserer Erde überhaupt. Gelingt es der Forschung, die Gesetze aufzudecken, nach denen diese größte Lebensgemeinschaft unserer Erde sich gebildet hat, erhält und fortdauernd erneuert, so hat sie damit eine Arbeit geleistet, die für die Wissenschaft vom Leben von fundamentaler Bedeutung sein muß. Wir werden aber sehen, wie nirgends sonst auf der Erde eine Lebensgemeinschaft existiert, die einer exakten Erforschung so zugänglich ist, wie die des Planktons. Diesen Beweis geliefert zu haben, ist das große Verdienst der modernen Planktonforschung, und somit fällt mein Thema zusammen mit der dankbaren Aufgabe, zu zeigen, wie und von wem dieser wertvolle Beweis in der Geschichte der Planktonforschung geführt wurde, und was fernerhin zu leisten sein wird, um in der exakten Erforschung des Planktons weiter vorzudringen.

I. Kurzer Abriß der Geschichte der Planktonforschung.

Meine erste Aufgabe wird es sein, einen Überblick über die Entwicklung der Planktonforschung zu gewinnen, um daraus abzuleiten, was wir unter moderner Planktonforschung zu verstehen haben und welche Probleme dieselbe bewegen.

Es versteht sich von selbst, daß die Organismen des Planktons seit den ältesten Zeiten die Aufmerksamkeit der Naturforscher auf sich gelenkt haben. Aber bis gegen die Mitte des vorigen Jahrhunderts bot die Erforschung dieser Wesen des freien Wassers so große Schwierigkeiten, daß ihr Studium gegenüber dem der Bodentiere, Fische und Landtiere und der festsitzenden Wasser- und Landpflanzen ganz in den Hintergrund trat. Die mikroskopische Kleinheit vieler derselben, die Zartheit und Vergänglichkeit der Körper, ganz besonders aber die Umständlichkeit des Fanges waren große Hemmnisse. Die größeren Formen wie Medusen, Salpen, Siphonophoren konnten vom Boote aus mit Glashäfen geschöpft werden; die kleineren Arten aber, die mit bloßem Auge nur schwer oder gar nicht erkennbar und im allgemeinen so spärlich im Wasser verteilt waren, daß an eine derartige Fangmethode nicht zu denken war, wurden nur dann erbeutet, wenn sie in außerordentlicher Masse auftraten, so daß sie das Wasser in dichtester Masse erfüllten und Verfärbungen oder Meerleuchten hervorriefen. Wie hilflos man noch in den dreißiger Jahren des vorigen Jahrhunderts dem Plankton der Hochsee gegenüberstand, zeigen am besten

DARWIN'S Versuche auf dem Beagle mit sackförmigen Netzen aus undurchlässigem Segeltuch die größeren Organismen zu fangen¹⁾; natürlich füllten die Beutel sich sofort mit Wasser, das in ihnen blieb, und es konnten während des weiteren Zuges durch das Wasser nur solche Organismen in dieses ruhende Meerwasser hineingeraten, die zufällig vor den Beuteingang gerieten und bei den Fluchtversuchen versehentlich nicht vom Beutel weg, sondern in denselben hineinschwammen. DARWIN erhielt auf diese Weise daher auch nur dürftige Resultate. Der Gedanke bei dem Fange des Planktons war offenbar stets der, daß man die Organismen aus dem Wasser herausschöpfen müsse, und so gebrauchte man bei Wasserverfärbungen kleine Schalen oder Flaschen, bei größeren Tieren Glashäfen oder große Segeltuchpützen. Eigentliche Netze kannte man in dieser Zeit nicht oder wandte sie jedenfalls nicht allgemein an; ihr großer Wert war noch nicht erkannt.

Trotzdem sind in dieser ersten Periode, die etwa bis 1850 reicht, bereits sehr wichtige Entdeckungen gemacht, auf die hier ganz kurz hingewiesen werden mag. Im allgemeinen verfolgten die Untersuchungen von Planktonorganismen den Zweck, unsere Kenntnisse über den Bau, die Entwicklung und die Systematik der Tiere zu erweitern, und in dieser Beziehung besitzen wir viele wertvolle Untersuchungen von CHAMISSO, MERTENS, LESUEUR, PERON, ESCHHOLTZ und zahlreichen anderen Forschern über Salpen, Pteropoden, Appendicularien, Sagitten, Krebse usw. Daneben aber ergaben sich auch allgemeine Gesichtspunkte, denen bis in die Gegenwart hinein die Planktonforschung mit immer feineren Beobachtungsmethoden nachgegangen ist. So untersuchte SCORESBY 1820⁹² im Grönländischen Meere das durch Diatomeen verfärbte Wasser, dem die Wale bei ihren Wanderungen folgen, und er wies nach, daß jeder Kubikzentimeter des geschöpften Wassers nicht weniger als 5—6 große Coscinodiscen enthielt, die er freilich für kleine Medusen ansah. EHRENBURG²⁹ entdeckte dann 1844 in Schöpfproben, die ihm in noch verschlossenen Flaschen vom offenen Ozean zugesickt waren, von Stellen, die völlig klares Wasser aufwiesen, zahlreiche Skelette von Diatomeen und Radiolarien, die er zugleich auch am Boden des Ozeans auffand. Er schloß daraus mit ALEXANDER VON HUMBOLDT⁴⁷, daß die ganze Wassermasse des Ozeans von mikroskopischem Leben erfüllt sei. Da auch EHRENBURG die pflanzliche Natur der Diatomeen nicht erkannte, so blieb es

¹⁾ Reise eines Naturforschers um die Welt. Übersetzung von VICTOR CARUS, 1875, pag. 185—188.

rätselhaft, wovon diese reiche Tierwelt des Weltmeeres sich ernährte. Aber 1847 löste der englische Botaniker HOOKER⁴⁶ dieses Problem, indem er in den Diatomeen, die in den antarktischen Gewässern das Wasser ebenso verfärbten wie im Norden, die mikroskopischen Pflanzen erkannte und ihnen für das gesamte Meer dieselbe Rolle zuwies, welche den Pflanzen auf dem Lande für die Erhaltung des Tierlebens zukommt. In den warmen Meeren, so nahm er an, seien indessen diese Pflanzen so spärlich im Wasser verteilt, daß sie keine für uns direkt wahrnehmbare Verfärbung hervorriefen, und daher seien sie dort dem Menschen bisher entgangen. Vorkommen aber müßten sie überall im Meere, da sonst kein tierisches Leben existieren könne. Ergänzt wurden diese bedeutungsvollen Entdeckungen durch den dänischen Naturforscher ÖRSTEDT⁷⁵, der 1849 in den Tropenmeeren die Trichodesmien in großer Menge fand und diesen Fadenalgen, die oft gelbe und rote Meeresverfärbungen hervorriefen, für die warmen Meere die gleiche Rolle zuwies, wie sie die Diatomeen in den kalten Gebieten besitzen. Auch er wies wie HOOKER auf das Mißverhältnis zwischen den überall verbreiteten Tieren und den auf die Küste beschränkten größeren Pflanzen des Meeres hin und verglich die Rolle dieser mikroskopischen Meeresalgen mit derjenigen der Pflanzen auf dem Lande. HOOKER war schließlich der erste, welcher die Bedeutung der Planktondiatomeen für die Bildung der Bodensedimente der Polarmeere erkannte.

Seither sind unsere Vorstellungen über die Rolle der Diatomeen und Schizophyceen sowie der am Boden der Ozeane gefundenen Radiolarien-Skelette wesentlich geändert, aber sowohl die Allbelebtheit des Meeres wie die Bedeutung der mikroskopischen Planktonpflanzen im Haushalt desselben, die EHRENBERG, HOOKER und ÖRSTEDT erkannten, haben sich bestätigt und bilden zwei Entdeckungen von fundamentaler Bedeutung aus dieser ersten Periode der Planktonforschung.

Dem großen Physiologen JOHANNES MÜLLER^{69, 70} gebührt jedoch das Verdienst, das Netz als filtrierenden Fangapparat in die Forschung eingeführt und die enorme Tragweite dieser neuen Methode klar erkannt und ausgesprochen zu haben. Indem man nicht mehr eine notwendigerweise stets nur sehr beschränkte Wassermasse schöpfte, sondern fast beliebig große Wassermassen durch Beutel aus durchbrochenem Gazezeug filtrierte, war man zunächst imstande, sich größere Mengen auch sehr kleiner, mikroskopischer Organismen zu verschaffen, und es zeigte sich bei den Versuchen mit den ganz primitiven, zunächst wie ein Schmetterlings-

netz an einem Stabe befestigten Netzen sofort, die Richtigkeit der EHRENBURG'schen Funde. Denn überall, wo man das Netz nur lange genug durch das Wasser zog, fing man zu jeder Zeit zahlreiche Planktonorganismen. Vielleicht noch wichtiger aber war der weitere Vorteil, daß man nämlich jetzt nicht nur Oberflächenwasser untersuchen konnte, sondern, indem man das Netz an einer Leine aufhing und beschwerte, in jede beliebige Tiefe versenken und also die ganze Wassermasse des Ozeans durchfischen konnte. Endlich wies MÜLLER aber auf einen dritten Punkt hin, der ihm als Physiologen sehr nahe lag, daß es nämlich nun möglich sei, in einfachster Weise die Masse der lebendigen Substanz zu bestimmen, die in einer bestimmten Masse von Wasser enthalten sei und daß man so, indem man den Inhalt gleicher Wassermassen aus verschiedenen Meerestiefen und verschiedenen Meeresteilen feststellte, zu sicheren Vorstellungen über den Reichtum des Meeres an Leben gelangen könne. Es ist sehr zu bedauern, daß dieser geniale Naturforscher durch unglückliche persönliche Erlebnisse in seinen späteren Jahren von der Meeresforschung abgelenkt wurde; sonst wäre er sicher schon damals der Begründer der selbständigen, eigenen Problemen folgenden Planktonforschung geworden. Dazu kam, daß DARWIN'S Deszendenztheorie bald hernach alle Forscher, und unter ihnen gerade die hervorragendsten am mächtigsten, auf ganz andere Probleme hinführte. Allerdings wurde die nun der Forschung so leicht zugänglich gemachte und über alles Erwarteten formenreiche Welt des Planktons auf das eifrigste erforscht, aber nur um neues Material für die Entwicklungslehre zu bringen. Die biologische Seite der Forschung dagegen ruhte so gut wie ganz.

Jedoch fällt in diese Periode die größte wissenschaftliche Expedition, die bisher ausgesandt wurde, die Challenger-Expedition (1873—1876), und wie für alle anderen Gebiete der Ozeanographie, brachte sie auch der Planktonforschung eine ungeahnte Förderung. Zum ersten Male wurde auf ihr im vollsten Maße von der Entdeckung JOH. MÜLLER'S Gebrauch gemacht und mit noch sehr einfachen Gaze-netzen die ganze Wassermasse des Ozeans in vertikaler und horizontaler Richtung während der langen Reise abgefischt. Es ist die erste umfassende Untersuchung des freien Meeres, die der Mensch überhaupt ausgeführt hat, die erste wissenschaftliche Erforschung des gewaltigsten Lebensgebietes, das die Erde besitzt. Das bedeutendste Ergebnis war, daß in den tieferen Wasserschichten Planktonorganismen lebten, die nie gefangen wurden, wenn die Netze in den oberen Schichten allein

gefischt hatten, und von denen also mit Sicherheit angenommen werden mußte, daß sie auf diese Tiefen beschränkt seien. Als solche Tiefenformen stellten sich insbesondere die nach dem Schiff benannten Challengeriden heraus, eine Familie der Radiolarien. Diese Entdeckung einer eigenartigen planktonischen Tiefseefauna ist von der größten Bedeutung für die Planktonforschungen der nächsten Jahrzehnte geworden, in denen eine große Zahl von Forschern sich bemühte, sogenannte Schließnetze zu konstruieren, die weder beim Hinablassen noch beim Aufzuge, sondern nur in der Tiefe fischen und daher lediglich Organismen der abgefischten Tiefenzone heraufbringen. Außerdem wurde die erste Grundlage einer geographischen Verbreitung der Planktonorganismen gelegt, und durch die Untersuchung der Bodensedimente des Ozeans der große Anteil nachgewiesen, den die planktonischen Pteropoden, Globigerinen, Radiolarien, Diatomeen und Coccolithporiden an der Sedimentbildung haben. Die letztgenannten Organismen, deren Skelette durch EHRENBURG²⁸ 1836 in der Kreide entdeckt, aber für anorganische Gebilde gehalten wurden, hatte WALLICH⁹⁷ zuerst (1865) an der Oberfläche des Meeres lebend gefunden und für Entwicklungsstadien von Globigerinen angesehen. Die Challenger-Expedition fand sie überall an der Oberfläche des Meeres verbreitet; da sie zu klein waren, um mit den Netzen gefangen zu werden, so war dieser wichtige Nachweis nur dadurch möglich, daß der Darminhalt der größeren Planktontiere und die Gallertmassen der Radiolarien und Coelenteraten regelmäßig auf kleinere Organismen untersucht wurden. Erst 1900 erkannte Frau WEBER-BOSSE⁹⁸ die Pflanzennatur der Coccolithporiden, die neben den Diatomeen und Peridineen die wichtigste Algenfamilie des Meeres bilden. Die Formenkenntnis der Planktonen wurde durch die großen monographischen Bearbeitungen aller einzelnen Gruppen außerordentlich erweitert, aber die Untersuchung der Formen war ganz und gar von systematischen, vergleichend-anatomischen, histologischen und deszendenztheoretischen Gesichtspunkten beherrscht. Eine selbständige Behandlung der Planktonorganismen gab es noch nicht.

CHUN und HENSEN haben mit dieser Betrachtungsweise gebrochen und von ganz verschiedenem Standpunkte aus eine selbständige Planktonforschung begründet. Es ist von hohem Interesse, dem Gedankengange beider Forscher nachzugehen.

CHUN hatte seit 1876 sich mit dem Plankton des warmen Wassers beschäftigt, zuerst im Mittelmeer, dann im östlichen Atlantischen Ozean, insbesondere bei den Canaren. Gleich in seiner

ersten großen Arbeit über die Ctenophoren des Golfes von Neapel (1880)¹⁹, tritt seine Eigenart, überall auf die Bedürfnisse des lebenden Tieres zurückzugehen und Organisation und Lebensweise als in engster Harmonie miteinander stehende Dinge aufzufassen, in glänzender Weise hervor. Ich verweise hier besonders auf die Darstellung der Locomotion der Ctenophoren, die Zurückführung der eigenartigen Gestaltung und Organisation der Beroiden auf den Verlust der Fangtentakel und ihren Nahrungserwerb, ferner auf die Ableitung des Einflusses, den die verschiedene Bewegungsweise auf die differente Gestalt von Medusen- und Rippenqualle gehabt hat, und endlich auf das Kapitel über die Lebensweise der Ctenophoren und ihr Auftreten in der Bucht von Neapel. Überall wird die Untersuchung durch Beobachtung am lebenden Tiere geprüft und vielfach werden Experimente angestellt. Die gleiche Forschungsweise leitet auch die Untersuchungen über die Siphonophoren des Mittelmeeres und der Canaren (1882—1888) und führt ihn zur Entdeckung der Luftatmung der Vellelen und der Porpiten. Durch das jahreszeitliche Auftreten der Ctenophoren, die im Sommer von der Oberfläche des Meeres verschwanden, aber schon 1877 von CHUN in geringer Tiefe aufgefunden wurden, wurde CHUN veranlaßt, das Plankton der Tiefsee eingehend zu untersuchen, und zwar mit Hilfe besonderer Schließnetze, die später eine weite Verwendung gefunden haben. Die reichen und überraschenden Ergebnisse dieser bei Neapel und im Atlantischen Ozean bei den Canaren ausgeführten Untersuchungen sind allgemein bekannt; in der Bearbeitung derselben, und zwar vor allem in der 1894 abgeschlossenen „Atlantis“, rückte er dann die biologische Beobachtungsweise ganz in den Mittelpunkt und betont ausdrücklich den Gegensatz zu der herrschenden rein morphologischen Betrachtungsart. So wurden die eigenartigen Körperfortsätze der Cirripedenlarven entgegen CLAUD als Balancierapparate gedeutet, während die langen Borstenbesätze der vorderen Extremitäten als Reuseneinrichtungen zum Filtrieren von Wasser und zum Fange des kleinsten Planktons erkannt wurden, das er im Darminhalte fand. So analysierte CHUN auch den Bau der Augen der Tiefseeschizopoden, ihre Sonderung in Front- und Seitenauge, die Längsentwicklung der Facettenglieder, die Ausbildung des Iris- und Retinapigmentes usw. Die Anordnung und der Bau der Leuchtorgane dieser Krebse wurden in der gleichen biologischen Weise studiert und schließlich auch die verwandtschaftlichen Beziehungen der Schizopoden der Oberfläche zu denen der Tiefsee und des Meeresbodens untersucht, um die allmähliche Ausbildung dieser eigenartigen Formen

aufzuhellen. Hier dienten also nicht mehr die Planktonorganismen als Material zur Bereicherung der Anatomie, Histologie, Ontogenie und Phylogenie, sondern gerade umgekehrt wurden diese Wissenschaftszweige und ihre Methoden herangezogen, um dem Forscher zur Analyse der Organisation des Planktonorganismus zu dienen. Wollen wir das Problem, das CHUN sich stellte, mit einem kurzen Ausdrucke bezeichnen, so können wir es das „Gestaltungsproblem“ nennen.

HENSEN wurde durch Untersuchungen über die Frage der Überfischung der deutschen Meere zu einer vollständig anderen Problemstellung geführt³⁸. Indem er versuchte, aus der Menge der im Meere treibenden planktonischen Fischeier einen Maßstab für die Mindestzahl der leichenden Weibchen der betreffenden Fischarten zu gewinnen, erkannte er, daß alle Planktonorganismen als willenlos in dem stets bewegten Wasser schwebende Körper nach rein physikalischen Gesetzen die Tendenz haben müßten, sich möglichst gleichmäßig im Medium zu verteilen, derart, daß es möglich sein müsse, mit ganz wenigen Stichproben einen zuverlässigen Anhaltspunkt zu gewinnen über die Menge und Art der in einem Gebiet gleicher biologischer Verhältnisse im Wasser enthaltenen Planktonten. Eine mühsame, sehr sorgfältige Prüfung ergab, daß dieser Schluß richtig sei, und er hat sich in der Tat in der Folgezeit immer mehr und mehr bestätigt. Mit dieser Erkenntnis war nun aber zugleich die Möglichkeit gegeben, die Lebensgemeinschaft des Planktons in einer so exakten Weise nach ihrer Zusammensetzung und Masse und dem Wechsel in Raum und Zeit zu verfolgen, wie das bei keiner anderen Lebensgemeinschaft unserer Erde möglich ist, und dadurch schließlich zu einer vollständigen Analyse des verwickelten Getriebes derselben zu gelangen. Es handelt sich für HENSEN also nicht um das einzelne Individuum, sondern um die Gesamtheit der Individuen, sei es einer Art oder Familie oder aller Planktonten überhaupt. Den Mittelpunkt aber seiner Untersuchungen, die er zuerst 1887³⁸ veröffentlichte, bildete die Frage nach den Gesetzen, von denen die Produktion vom Plankton abhängt und nach der Rolle, die das Plankton als Nahrung für die übrigen Tiere des Meeres hat. Mit anderen Worten: HENSEN hat vor jetzt 25 Jahren das Problem des Stoffwechsels im Meere nicht nur aufgestellt, sondern auch sofort energisch in Angriff genommen und durch Ausarbeitung quantitativer Methoden den Weg gebahnt, auf dem die Forschung sicher zu einer Lösung dieser großen Aufgabe wird gelangen können. Hatten sich die Forscher bis dahin begnügt, die Verbreitungsgrenze der einzelnen

Organismen festzustellen und eventuell noch anzugeben, wo die betreffende Art am zahlreichsten gefunden wurde, so wurde es jetzt nötig, gerade dem Wechsel der Volkszahl nachzugehen, ihren Auf- und Niedergang in Raum und Zeit möglichst exakt zahlenmäßig festzulegen und die Faktoren aufzusuchen von denen die Zunahme und die Abnahme der Bevölkerungsdichte abhängig sind. Hierzu war es erforderlich, die Menge des Planktons vergleichbarer Wassermassen¹⁾ bestimmen zu können, und so sah sich HENSEN genötigt, durch sehr schwierige und zeitraubende Experimente und Berechnungen besondere quantitativ fischende Netze zu konstruieren, deren Filtrationsgröße bekannt war und die, wie schon JOH. MÜLLER vorgeschlagen hatte, nicht horizontal, sondern vertikal gezogen wurden. Da sich ferner ergab, daß die Bestimmung der Fangmasse nur einen ersten Anhalt zu geben vermochte, für jede tiefergehende Forschung aber eine Analyse dieser Masse nach Organismengruppen und Arten unumgänglich notwendig war, so gesellte sich zu den quantitativen Fangapparaten noch eine quantitative Verarbeitungsmethode der Fänge hinzu, die es ermöglichte, die mit den Netzen ausgeführten Stichproben von Plankton so weit zu analysieren, daß von jeder sicher unterscheidbaren Form die Individuenzahl im Fange festgestellt wurde. Das ergab ein von jeder subjektiven Schätzung unabhängiges, exaktes, objektives Bild der Zusammensetzung der Netzfänge, das zahlen- und kurvenmäßig festgelegt und als Grundlage für eine weitere Erforschung benutzt werden konnte, die nun darauf ausgehen mußte, die so gewonnenen Bilder aus den hydrographischen und biologischen Verhältnissen als mit Notwendigkeit bedingt zu erklären. Nicht die Ausführung der quantitativen Fänge und ihre quantitative Analyse ist die wissenschaftliche Arbeit, sondern diese beginnt erst mit der verstandes-

¹⁾ Wie HENSEN³⁸ dargelegt hat, kann man eine solche Vergleichung in zweifacher Weise vornehmen. Entweder stellt man die Bevölkerungsdichte gleicher Wassermassen, also etwa von 1 cbm für größere Formen oder von 1 Liter für kleinere Organismen fest und vergleicht diese Werte untereinander, oder aber man vergleicht die unter gleicher Meeresfläche gefangenen Organismenmengen. In diesem Falle ist die Einheit in der dem Plankton Sonnenlicht zuführenden Fläche gegeben, und es muß dann alles unter dieser Fläche lebende Plankton, vor allem das pflanzliche Plankton, in die Rechnung einbezogen werden. In der Flachsee wird man daher in diesem Falle stets die ganze Wassersäule von 0 m bis zum Boden zu untersuchen haben, auf der Hochsee kann man sich bei der schnellen Abnahme der Pflanzen mit der Tiefe mit Wassersäulen von 400 oder auch 200 m Höhe begnügen. Man berechnet die Menge der Planktonten dann nach 1,0 oder 0,1 qm Meeresoberfläche. Welche Methode man im einzelnen Falle anwendet, hängt natürlich von der Aufgabe ab, die man verfolgt.

mäßigen Analyse der Ergebnisse jener rein mechanischen, aber unumgänglich notwendigen methodischen Vorarbeiten, die nur die Beschaffung des Materials zur Aufgabe haben¹⁾. Als die beiden wichtigsten Faktoren, die die Volkszahl eines Organismus regeln, ergaben sich: die Vermehrungsschnelligkeit (Vermehrungsfuß in 24 Stunden nach HENSEN) und die Vernichtungsgröße („Necrotoccus“ in 24 Stunden nach HENSEN), denen eine Art durch anorganismische Einwirkungen und Feinde ausgesetzt ist. Die Menge des Lichtes und der Pflanzennährstoffe, die Temperatur und der Salzgehalt, die Menge und Art der geformten Nahrung waren zu untersuchen und ihr Einfluß auf die Bevölkerungsdichte festzustellen. Um tiefer in die Stoffwechselforgänge einzudringen, wurde auch die chemische Zusammensetzung der wichtigsten Planktonorganismen durch HENSEN zu erforschen gesucht. Die Dauer und Zahl der einzelnen Entwicklungszustände und die Lebensdauer der Planktonten waren ebenfalls von Bedeutung. So ergaben sich immer neue Fragen, die meist noch vollständig unberührt waren und mit neuen Methoden in Angriff genommen werden mußten. Suchen wir auch für diese Forschungen HENSEN's einen kurzen, bezeichnenden Ausdruck, so werden wir sie am besten als Untersuchungen über das Bevölkerungsproblem bezeichnen können. Sie schließen dann, wie es auch tatsächlich der Fall ist, alle Studien über die geographische, horizontale und vertikale Verbreitung der Planktonorganismen in sich, erheben sie aber auf einen weit höheren Standpunkt als früher und machen sie exakter Forschung zugänglich.

Durch die Arbeiten dieser beiden Forscher war also die Planktonforschung zu einer selbständigen Wissenschaft geworden. Zwar

¹⁾ Arbeiten, die im wesentlichen nichts weiter als Zähltabellen mit mehr oder weniger ausführlichen Begleitworten über das zahlenmäßige Auftreten der einzelnen Planktonten geben, haben daher nicht den mindesten selbständigen wissenschaftlichen Wert. Überhaupt würde es entschieden das Niveau aller statistischen Planktonarbeiten, einerlei ob auf subjektiver Schätzung oder exakter Zählung beruhend, sehr heben, wenn streng darauf gesehen würde, daß der Text für sich ohne die angehängten Tabellen verständlich wäre und jede Behauptung durch kleine Zusammenstellungen der betreffenden Werte im Texte bewiesen würde. Nur so ist auch eine wirklich kritische Behandlung der in den großen Tabellen enthaltenen, unter sich oft außerordentlich ungleichen Werte möglich. Eine möglichst klare Herausarbeitung und Ableitung der Ergebnisse ist nirgends ein so dringendes Erfordernis wie gerade bei statistischen Arbeiten, da es dem Leser hier in den meisten Fällen geradezu unmöglich, immer aber sehr schwer und zeitraubend ist, an der Hand der Gesamttabellen die Schlüsse des Autors nachzuprüfen.

sind die beiden Hauptprobleme, die sie aufstellten, im Grunde der biologischen Erforschung einer jeden Lebensgemeinschaft eigen, da sie nichts anderes zum Gegenstande haben, als Erklärung des einzelnen Organismus und der ganzen Bevölkerung aus den biologischen und anorganischen Faktoren, unter denen beide entstehen, leben und sich dauernd zu erhalten suchen. Aber während wir sonst überall auf die verwickeltsten Verhältnisse stoßen und meist überhaupt nicht imstande sind, die in Betracht kommenden Faktoren zu überblicken und in ihrer Wirkung zu verfolgen, sind diese beim Plankton nicht nur viel einfacher und wegen der großen Einformigkeit der Lebensbedingungen viel leichter zu übersehen, sondern es sind auch die Untersuchungsmethoden einer viel exakteren Ausbildung fähig. So werden wir sicher dahin gelangen, für irgendeinen Teil des Meeres oder Süßwassers genau und erschöpfend die Zusammensetzung seiner gesamten Planktonwelt und zugleich alle wesentlichen chemischen und physikalischen Eigenschaften des Mediums feststellen und in ihren Wechselbeziehungen durch exakte zahlenmäßige Vergleiche untersuchen zu können, während das für jedes andere Lebensgebiet von gleicher Bedeutung ausgeschlossen erscheint. Insbesondere dürfen wir mit Recht hoffen, auf diesem Wege in das Problem der Artbildung und des Kampfes ums Dasein weit tiefer eindringen zu können, da wir sowohl den Wechsel der Existenzbedingungen, wie die Vermehrungsgröße der einzelnen Arten und die Vernichtungsgröße, der sie ausgesetzt sind, Schritt für Schritt genau werden verfolgen können.

HENSEN'S Untersuchungen führten zur Plankton-Expedition (1889), CHUN'S Forschungen zur Deutschen Tiefsee-Expedition (1898/99). Die erstere war ausschließlich der Erforschung des Planktons gewidmet, während die letztere das gesamte Tier- und Pflanzenleben des Meeres und vor allem der Tiefsee zum Programm hatte. Aus den reichen Erfolgen beider Fahrten mögen hier nur zwei hervorgehoben werden, die für die vorliegenden Fragen von Bedeutung sind. HENSEN'S zahlreiche quantitative Fänge im Atlantischen Ozean brachten den Beweis, daß die tropischen Teile desselben wesentlich ärmer an „Netzplankton“ sind, als die Gebiete, in denen kaltes und warmes Wasser sich mischt, wie vor allem in der Irminger-See. Diese überraschende Thatsache widersprach aller Erwartung, da man ganz allgemein angenommen hatte, die warmen Meere seien wie an Arten so auch an Menge des Planktons den hohen Breiten überlegen. Sie ist aber neuerdings durch Untersuchungen, die auch das Zentrifugenplankton heranzogen⁶⁴, bestätigt und der Ausgangs-

punkt für eine Reihe sehr fruchtbarer Arbeitshypothesen geworden. Dieses eine Ergebnis allein beweist schon, wie wichtig es war, daß an die Stelle bloßer subjektiver Schätzungen exakte Messungen und Zählungen gesetzt wurden. Auf der Valdivia-Expedition wurden gleichfalls quantitative Netzfänge gemacht; ihre Ergebnisse sind aber noch nicht veröffentlicht. Es wird von ganz besonderem Interesse sein, zu erfahren, wie die Bevölkerungsdichte in dem von den beiden anderen Ozeanbecken so sehr abweichenden Indischen Ozean sich verhält. Von großer Wichtigkeit ist aber ferner der von dieser Expedition geführte Nachweis, daß wie die Tierwelt so auch die Pflanzenwelt des Planktons eine vertikale Gliederung ausgebildet hat und eine durch eigentümliche Arten ausgezeichnete Schatten- oder Dämmerflora zwischen 80 und 400 m Tiefe existiert.

Inzwischen hatte APSTEIN³ die quantitative Planktonforschung auch auf das Süßwasser übertragen, und KOFOID, der das Flußgebiet des Illinois-River in Nordamerika untersuchte, machte hierbei die überaus wichtige Entdeckung, daß selbst die feinste von HENSEN eingeführte Müllergaze Nr. 20 einen so erheblichen Teil der Planktonorganismen durch ihre Maschen entweichen ließ, daß es erforderlich erschien, andere Fangmethoden zu erproben, wenn es darauf ankam, ein zuverlässiges Bild von der Zusammensetzung des Planktons und von dem Auftreten speziell dieser kleinen Organismen zu erhalten (1897)⁵⁴. Um die gleiche Zeit war LOHMANN auch für das Meer zu der gleichen Überzeugung gekommen, indem er fand, daß die Appendicularien, die in allen Meeren zu den häufigsten Gewebstieren des Planktons gehören, sich ausschließlich von Organismen nähren, die durch die Netzmaschen nicht zurückgehalten werden (1896, 97)^{62, 63}, und in der Folgezeit haben dann VOLCK⁹⁶, LOHMANN^{59, 60, 61} u. A. neue Methoden ausgearbeitet, die es jetzt ermöglichen, auch die kleinsten uns bekannten Planktonorganismen sicher zu fangen und ihr Vorkommen quantitativ festzustellen. Filtrationen von geschöpftem oder gepumptem Wasser durch die gehärteten Filter von Schleicher & Schüll in Düren (Rheinland) und Zentrifugierung kleiner Mengen geschöpften Wassers haben sich bisher am besten bewährt. Durch die Einführung dieser Methoden ist es nun möglich geworden, das „Gesamtplankton“ einer bestimmten Wassermasse zu untersuchen, während man bis dahin sich damit begnügen mußte, ein „Teilplankton“ zu studieren, von dem man nicht wissen konnte, welchen Bruchteil vom Gesamtplankton es ausmachte. Einwandfrei werden mit den Netzen nur die Gewebstiere und einige sehr große Protozoen und Proto-

phyten gefangen, und selbst von den Metazoen gingen noch manche Eier und jüngste Larvenstadien verloren. Jetzt kann man für jeden Organismus, den man in seinem Auftreten studieren will, die beste Fangmethode auswählen und mit Filter und Zentrifuge vermag man jederzeit auch solche Organismen sich zu verschaffen, die mit den Netzen gar nicht oder nur zufällig gefangen werden, wie z. B. die nackten Flagellaten und die Coccolithophoriden.

Zum ersten Male war es jetzt also möglich, ein zuverlässiges Bild von der Zusammensetzung des Planktons im Meer- oder Süßwasser zu entwerfen und die Beziehungen der Pflanzen und Tiere sowie der verschiedenen Pflanzen- und Tierfamilien zueinander zu studieren. Auf Grund von LOHMANN'S Untersuchungen im Mittelmeer und in der westlichen Ostsee suchte dann PÜTTER⁵² diese Beziehungen physiologisch zu verwerten und kam zu dem Schluß, daß die im Wasser vorhandene Menge an Plankton in keiner Weise genüge, die Planktonfresser zu ernähren und daß daher noch andere Nahrungsquellen vorhanden sein müßten. Als solche nahm er Stoffwechselprodukte der Planktonalgen an, die diese an das Wasser abgeben und die dann von den Tieren in Form gelöster flüssiger Nahrung aufgenommen werden sollen.

Die erste Expedition, auf der neben den Netzen auch Filter und Zentrifuge planmäßig und mit Erfolg verwendet wurden, ist die von Sir JOHN MURRAY und HJORT geleitete MICHAEL-SARS-Expedition⁴⁵ gewesen, die 1910 den Nordatlantischen Ozean erforschte; ihr folgte im Jahre darauf die „Deutschland“ der Deutschen Antarktischen Expedition^{64, 65} auf ihrer Ausfahrt nach Buenos Ayres, bei der also auch die Südhemisphäre untersucht werden konnte.

Überblicken wir jetzt noch einmal den Entwicklungsgang der Planktonforschung, bei dessen Besprechung absichtlich nur die wirklich für die Fortbildung der Forschung entscheidenden Untersuchungen erwähnt sind, so sehen wir, daß die Probleme seit ihrer Aufstellung durch CHUN und HENSEN unverändert dieselben geblieben sind, während die Methoden, die zu ihrer Lösung verwandt werden, sich sehr erheblich verfeinert haben. Hier konnte im wesentlichen nur auf die Methoden eingegangen werden, die an HENSEN'S Forschungen sich angeschlossen haben; bei der Besprechung des Gestaltungsproblems wird sich aber zeigen, wie auch CHUN'S Forschungsrichtung sich immer schärferer und präziserer Methoden bedient hat und in gleicher Weise rüstig fortgeschritten ist. Ich will nur kurz auf OSTWALD'S Analyse des Schwebvorganges⁷⁸ und auf die Kulturversuche WOLTERECK'S¹⁰² und ALLENS¹ hinweisen.

Doch lassen sich vorläufig nach ihnen keine Perioden abgrenzen, wengleich es sehr wohl möglich ist, daß in späterer Zeit Experimente und Kulturen eine neue Forschungsepoche bedingen. Zurzeit aber stehen diese wertvollen Methoden noch zu sehr im Anfange ihrer Entwicklung, als daß davon die Rede sein könnte. Es ist dies aber ein Gebiet, für das gerade die Süßwasserforschung von großer Bedeutung werden kann.

Wenn wir also von den Problemen der modernen Planktonforschung sprechen, so können wir unter diesen Problemen nur das Gestaltungsproblem und das Bevölkerungsproblem verstehen und müssen als moderne Planktonforschung die letzten 25—30 Jahre, die seit CHUN's und HENSEN's fundamentalen Arbeiten verfloßen sind, auffassen. Ihr würde die ganze ältere Planktonforschung gegenüberzustellen sein, und wie diese nach den Methoden in zwei Unterabschnitte zerfällt (vor und nach der Einführung der filtrierenden Netze), so könnte man auch jene einteilen in die Zeit vor und nach der Einführung der Filter und Zentrifugen. Damals bedeutete die Einführung des Netzes die Möglichkeit, das gesamte Wohngebiet des Planktons nach allen Richtungen hin zu erforschen und beliebig große Wassermassen zu untersuchen; durch die Filter und Zentrifugen wurde das Gesamtplankton der Forschung zugänglich gemacht, während man vorher auf die Untersuchung des Netzplanktons beschränkt war.

Als ich an dieses Referat heranging, schien es mir das Natürlichste, die Perioden nach den großen Unternehmungen in der Planktonforschung abzugrenzen. Aber es zeigte sich bald, daß das nicht möglich war, weil diese entweder das Ergebnis und die Frucht von Arbeiten einzelner Forscher sind, wie die Plankton- und Valdivia-Expedition, oder aber zu der Planktonforschung als selbständiger Wissenschaft überhaupt in keiner direkten Beziehung stehen, wie die Internationale Erforschung der Nordischen Meere. Denn diese wurde unternommen zur Förderung der hydrographischen und fischereiwirtschaftlichen Kenntnisse und die Planktonuntersuchungen standen zunächst vollständig in dem Dienste dieser beiden Hauptaufgaben und werden auch jetzt noch wesentlich in diesem Sinne fortgeführt. Eine Gliederung der Planktonforschung nach diesem Gesichtspunkte wäre also eine ganz äußerliche und unnatürliche gewesen und deshalb mußte auf die einzelnen Forscher zurückgegangen werden, denen wir die hauptsächlichsten Fortschritte verdanken.

Zusammenfassende Werke über die Planktonforschung besitzen wir nur in sehr geringer Anzahl. Eigentlich kann man nur STEUER'S Planktonkunde⁹⁴ hierher rechnen; ein außerordentlich verdienstvolles Buch, das eine treffliche Zusammenstellung der wichtigsten Arbeiten auf dem Gebiete der Meeres- wie auch der Süßwasserforschung gibt und ein unentbehrliches Handbuch für jeden Planktonforscher ist. Es erschien aber erst vor 2 Jahren. Vorher hatte schon J. JOHNSTONE einen kurzen Abriß der quantitativen biologischen Meeresuntersuchungen gegeben, der unter dem Titel „Conditions of Life in the Sea“ in den Cambridge Biological Series 1908 erschien und in sehr anschaulicher Weise ein Bild von den Untersuchungen entwirft, die die allgemeinen Lebensbedingungen und vor allem auch den Stoffwechsel des Meeres betreffen. Eine sehr anregend geschriebene kurze Zusammenfassung der gleichen Fragen gab derselbe Verfasser im vorigen Jahre heraus (Life in the sea, Cambridge Manuals of Science and Literature, 1911).

Eine Veröffentlichung von allergrößter Bedeutung besitzen wir ferner in dem von APSTEIN und BRANDT herausgegebenen „Nordischen Plankton“, das seit 1901 erscheint und in Form von Lieferungen eine kurze Charakterisierung aller in den nordischen Meeren (nördlich von 50° Br.) bisher beobachteten Planktonten geben soll. Wir verdanken sie einer Anregung HJORTS, der eine derartige Zusammenstellung für die damals in Vorbereitung begriffenen internationalen Untersuchungen für unentbehrlich hielt und die Kieler Forscher leicht für seine Idee gewann. An der Vollendung fehlen jetzt nur noch wenige Tiergruppen, die hoffentlich recht bald erscheinen und den Abschluß dieses großen Werkes möglich machen. Für die übrigen Meeresgebiete sind wir bisher auf die Werke der großen Expeditionen angewiesen, die sich spezieller der Planktonforschung widmeten, also in erster Linie der Plankton- und Tiefsee-Expedition.

II. Das Gestaltungsproblem.

Unter dem Gestaltungsproblem hatten wir alle jene Fragen zusammengefaßt, die die äußere und innere Gestaltung oder die gesamte Organisation der Planktonten betreffen und eine Antwort darauf verlangen, inwiefern dieser Bau der notwendige Ausdruck der Anforderungen ist, welche die Existenzbedingungen an den Organismus stellen, wenn er sich ihnen gegenüber erfolgreich durchsetzen will. Das Problem würde gelöst sein, wenn es uns gelänge, den Körper der Planktonten als

das notwendige Instrumentarium zu verstehen, das ihnen die Mittel gewährt, sich im Leben zu behaupten, oder wenn wir, mit anderen Worten, ein volles biologisches Verständnis für die Ursächlichkeit und Zweckmäßigkeit der verschiedenen Lebenswerkstätten gewonnen hätten, als welche wir jeden Organismus zu betrachten haben.

Gehen wir an eine solche Analyse der Planktonten heran, so haben wir zunächst in jedem Organismus dreierlei Bildungen zu unterscheiden: erstens solche, die in der allgemeinen Organisation des Lebendigen überhaupt begründet sind, zweitens Eigenschaften, die aus den Organisationsverhältnissen der Vorfahren abzuleiten sind und drittens die Anpassungen der gegenwärtig lebenden und unsrer Untersuchung unterworfenen Formen an die jetzigen Existenzbedingungen. Als Beispiele für die erste Gruppe will ich nur hinweisen auf DREYER'S²⁷ Zurückführung der Grundform des Spumellarien- und Nassellarienskeletts (der Vierstrahler) auf die Blasenstruktur des Plasmas und RHUMBLER'S⁸⁸ Nachweis, daß der Winkel, unter dem jede neue Kammerwand der Foraminiferen sich an die vorhergehende ansetzt, für jede Art konstant, von Art zu Art aber verschieden ist und auf die spezifisch verschiedene Konsistenz des Plasmas der einzelnen Arten zurückgeführt werden muß. Die phyletisch bedingten Bauverhältnisse sind durch die vergleichend anatomischen und vergleichend entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen für die wichtigeren Planktontengruppen jedem Forscher in den allgemeinen Zügen geläufig; es fehlt aber meist an einer biologischen Deutung, wie sie für das Verständnis der Entstehung und Herkunft der Planktonformen wichtig wäre. CHUN'S Untersuchungen über die Beziehungen der planktonischen Tiefsee-Schizopoden und Decapoden zu den Krebsen der Oberfläche und des Meeresbodens könnten als Beispiel einer solchen Untersuchung angeführt werden. Die letzte Gruppe umfaßt dann alle anderen Gestaltungen der Planktonten, die in der Regel unter dem Begriff der „Anpassungen der Planktonorganismen an ihre Lebensweise“ zusammengefaßt werden und über die bereits eine äußerst reiche Literatur besteht. Leider fehlt es aber, von wenigen Arbeiten abgesehen, an einer planmäßigen Durcharbeitung dieses sehr wichtigen Forschungsgebietes, das bisher fast stets nur gelegentlich und erst in zweiter Linie behandelt zu werden pflegt.

Wir können die Anforderungen, welche an die Planktonorganismen durch ihre Lebensbedingungen gestellt werden, in drei Gruppen sondern. Wie bei allen anderen Lebewesen wird zunächst erfordert, daß das Individuum imstande ist, sich selbst und seinen Stamm zu

erhalten. Dazu muß es fähig sein, durch Nahrungserwerb den steten Kräfteverbrauch im Betriebs- und Baustoffwechsel zu decken, sich vor den schädigenden und vernichtenden Einflüssen der leblosen und lebendigen Umgebung erfolgreich zu schützen, endlich eine Nachkommenschaft in solcher Zahl zu erzeugen, daß der Bestand der Stammesfolge gesichert erscheint und so viel Anpassungsvermögen besitzen, daß der Stamm nicht bei größeren Änderungen der Existenzbedingungen zugrunde geht. Zu diesen zwei Bedingungen kommt aber nun für die Planktonen noch eine dritte Forderung hinzu, die nur an sie gestellt wird, das ist die der Fähigkeit, sich dauernd im Wasser schwebend zu erhalten. Die Schwebefähigkeit ist also dasjenige Bedürfnis, durch welches die Planktonorganismen sich von allen anderen Lebewesen unterscheiden und durch welches daher ihre Gestaltung in der eigenartigsten Weise beeinflußt werden muß. Insofern hat OSTWALD⁷⁸ recht, wenn er die Analyse der Bedingungen des Schwebens die Kernfrage der Planktonforschung nennt.

Es würden also im ganzen fünf Forderungen sein, die sich folgendermaßen gruppieren lassen:

1. Das Vermögen der Selbsterhaltung:
 - a) durch ausreichende Ernährung,
 - b) durch ausreichenden Schutz.
2. Das Vermögen der Stammeserhaltung:
 - a) durch ausreichende Vermehrung,
 - b) durch ausreichendes Variationsvermögen.
3. Das Vermögen des dauernden Schwebens.

Viel zu weit würde es führen, obwohl es eine sehr lohnende Aufgabe wäre, wenn wir darlegen wollten, was bisher bei den Planktonen über den gestaltenden Einfluß jeder dieser fünf Anforderungen festgestellt ist. Eine kurze Orientierung über die wichtigsten Arbeiten und ein spezielleres Eingehen auf eine einzige Anforderung, die der Ernährung, muß hier genügen.

Schon JOHANNES MÜLLER, HAECKEL, RICH. HERTWIG, MOSLEY, MURRAY, STUDER, SEMPER und viele andere haben eine große Zahl von Anpassungen der Planktonorganismen beschrieben und erörtert, vor allem handelte es sich hierbei um Schweb- und Schutzeinrichtungen. Die ersten zusammenfassenden Darstellungen sind dagegen erst 1892 in dem Reisewerke der Planktonexpedition von SCHÜTT⁹¹ und BRANDT¹³ gegeben. Während letzterer im wesentlichen eine Übersicht über wichtigere Anpassungserscheinungen liefert, welche bis dahin bei den Planktontieren beobachtet waren,

brachte SCHÜTT eine an neuen Gesichtspunkten reiche und umfassende Beschreibung der Anpassungen bei den Planktonpflanzen des Meeres, die bisher überhaupt noch nicht studiert waren. Von besonderer Wichtigkeit ist seine Ableitung der Einzelligkeit und Kleinheit derselben aus den eigenartigen Bedingungen der Nahrungsgewinnung; die Mittel zum Steigen, Sinken und Schweben werden eingehend erörtert und durch Abbildungen erläutert, die Schutzapparate gegen die Tiere (Stichwaffen und Sperreinrichtungen) nachgewiesen, und auch bereits die geographischen Variationen der Schwebearparate bei den Peridineen gezeigt. SCHÜTT hat in dieser ausgezeichneten Arbeit das Fundament zu jener „morphologisch-biologischen“ Betrachtungsweise der Planktonpflanzen gelegt, die nachher durch WESENBERG-LUND (1900)¹⁰⁰, NATHANSON⁷², KARSTEN⁵² u. a. weiter ausgebaut ist.

Große Bedeutung haben OSTWALD's Arbeiten (1902 u. ff.)^{78, 79} gewonnen, in denen er eine genaue Analyse der Bedingungen des Schwebens vornahm und die Bedeutung der Viskosität oder Dichte des Wassers darlegte. Indem er jedoch nicht nur Größe und Gestalt der Planktonen und deren Temporalvariationen, wie sie zuerst von WESENBERG-LUND¹⁰⁰ beobachtet waren, sondern auch die täglichen und jährlichen vertikalen Wanderungen der Planktonen auf diese Schwebbedingungen zurückzuführen versuchte, schoß er weit über das Ziel hinaus. Immerhin ist der Erfolg seiner Arbeiten gewesen, daß keine Anpassungsform bisher so genau verfolgt ist, wie gerade die Schwebearrichtungen; man kann kaum eine Arbeit über Planktonen in die Hand nehmen, in der nicht diese Frage besprochen ist. Allerdings macht sich auch hier wieder derselbe Fehler bemerkbar wie auf so vielen anderen Gebieten der Biologie, daß viel zu wenig Beobachtungen und Experimente gemacht werden. Untersuchungen, wie sie von BRANDT für Radiolarien¹⁷ angestellt sind, müßten viel häufiger gemacht werden.

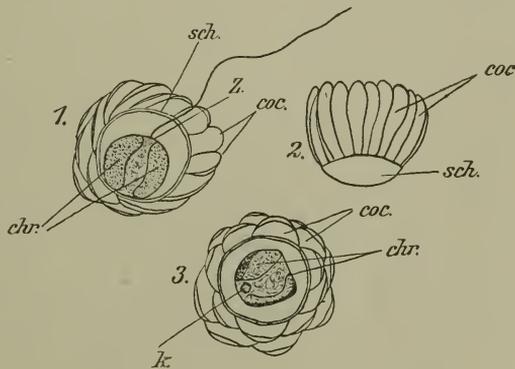
Neben den Schwebearpassungen haben die Schutzeinrichtungen eine größere Beachtung gefunden, so die Schutzfarben, die Durchsichtigkeit der Gewebe, die Absonderung und Fortschleuderung phosphoreszierender Sekrete, die Ausbildung von Dornen und Stacheln usw. Doch gehen über viele dieser Anpassungen die Ansichten noch sehr auseinander. In vortrefflicher Weise haben RHUMBLER⁸⁸ den Schalenbau der Foraminiferen und HAECKER³⁷ das Skelett der Radiolarien auf die Prinzipien der mechanischen Widerstandsfähigkeit zurückzuführen gesucht, zwei Forscher, die überhaupt bemüht gewesen sind, in ihren Arbeiten stets das biologische Moment in den Vordergrund zu rücken.

Ganz vernachlässigt erscheint dagegen das Ernährungsbedürfnis und ebenso die Forderung der Stammeserhaltung. Das erstere beeinflußt neben der Anforderung der Schwebefähigkeit die Gestaltung der Planktonten wahrscheinlich am stärksten. Trotzdem ist diese Bedeutung bisher sehr wenig gewürdigt, und eine zusammenfassende Behandlung fehlt noch vollständig. Es läßt sich daher gegenwärtig auch der Anteil, den dieser Faktor auf die Gestaltung der Planktonorganismen hat, noch gar nicht seinem ganzen Umfange nach übersehen; es ist aber sehr wahrscheinlich, daß er in Wirklichkeit alle anderen Einflüsse bei weitem übertrifft. Und das sollte eigentlich selbstverständlich sein, da die Nahrung die einzige Energiequelle der Lebewesen bildet, und von ihr also alle Lebensfunktionen in erster Linie abhängen.

Die erste Nahrungsquelle, die für das Plankton in Frage kommt, sind das Sonnenlicht und die anorganischen im Wasser gelösten Nährstoffe der Pflanzen. Das erstere dringt bekanntlich nur äußerst wenig in das Wasser ein und erleidet vor allem eine mit der Tiefe, in die es vordringt, rasch zunehmende Änderung seiner Zusammensetzung, indem die roten Strahlen sehr bald, die des blauen Endes des Spektrums dagegen erst spät absorbiert werden. Zugleich nimmt aber auch die Zeit, während welcher täglich Licht von etwa Tagesstärke in der Tiefe herrscht, rapide ab, und REGNARD⁸⁶ konnte bei Madeira im März 1889 feststellen, daß in 20 m der Tag um 3 Stunden, in 30 m um 7 Stunden kürzer war als an der Oberfläche des Meeres, und daß etwa in 40 m die photographische Platte nur noch für wenige Minuten eine schwache Wirkung des Lichtes bewirkte, wie sie an Bord des Schiffes beim Sonnenaufgang auf der Platte des Kontrollapparates sich abzeichnete. Die Lichtmenge nimmt also äußerst schnell mit zunehmender Tiefe ab¹⁾, und es ist eigentlich erstaunlich, daß trotzdem noch die Planktonpflanzen bis 300 und selbst 400 m hinab zu assimilieren vermögen. Das Chromophyll, an dessen Gegenwart die Tätigkeit der CO₂-Assimilation gebunden ist, ist bald diffus im Zellkörper verteilt, wie bei den Schizophyceen, bald an besondere Organe die Chromophyllkörper gebunden wie bei allen übrigen Phytoplanktonten. Die Valdivia-Expedition hat zuerst die wichtige Entdeckung gemacht, daß im Ozean eine eigenartige Pflanzenwelt der lichtarmen Dämmerungszone zwischen etwa 80 und 400 m Tiefe sich ausgebildet hat, die

¹⁾ Schon in 1 m Tiefe ist nach Experimenten von REGNARD $\frac{1}{2}$ der einfallenden Lichtmenge absorbiert.

vor allem durch das Vorherrschende großer, scheibenförmiger Diatomeen gekennzeichnet wird. Diese coscinodiscoiden Pflanzen bieten durch ihren flächenhaften, horizontal schwebenden Körper dem Lichte eine möglichst große Fläche dar, und die Chromatophoren sind dieser Fläche eng angelagert. Kragenartige Membranen, die den Rand der Diatomeen umgeben, sichern die Orientierung im Wasser, und KARSTEN⁵², der die aus vielen Arten zusammengesetzte Schattenflora untersuchte, spricht die Vermutung aus, daß die mannigfach stukturierte Schalenfläche wie eine aus zahllosen kleinen Kondensorlinsen zusammengesetzte Fläche dazu dienen könnte, die auffallenden Lichtstrahlen zu sammeln und zu konzentrieren. Auf der Fahrt der Deutschland fand ich auch zwei Coccolithophoriden, die dieser Tiefenflora angehören, und dadurch der Lichtarmut sich angepaßt haben, daß die Schwebearparate der Schale, die bei den verwandten Arten allseitig die Schale umgeben, auf einen Äquatorring beschränkt sind, und so ganz wie bei den Gossleriellen und Planktoniellen einen Schwimgürtel bilden. Besonders interessant ist noch, daß bei der einen Art (Fig. 1) die Schale, die bei allen



Figur 1.

Kalkalge der Dämmerzone (100 m Tiefe; *Deutschlandia anthos* Lohm.); sch. linsenförmige Schale mit zungenförmigen Schwebcoccolithen (coc.) am Rande; Z. Zelle mit Kern (k.) und zwei Chromatophoren (chr.). (Vergr. 1:1200, nach dem Leben.)

andern Coccolithophoriden kugelig ist, linsenförmig abgeflacht ist, so daß sie auch darin den Coscinodiscoideen sich nähert. In der gleichen Zone kamen ferner zwei Coscinodiscoide Diatomeen vor⁶⁴, die ihre Schwimgürtel von Coccolithophoriden sich bauen lassen, die auf ihrem Gürtelbande sich ansiedeln. Die Schattenflora ist also sehr eigenartig gebaut und sehr deutlich der Lichtarmut ihres Wohnortes angepaßt.

Wie SCHÜTT⁹¹ zuerst die Beziehungen zwischen dem Schwebvermögen der Pflanzen und ihrem Bau dargelegt hat, so hat er auch zuerst den Einfluß gezeigt, den die besondere Art der Ernährung auf die Ausbildung der Planktonpflanzen hat. Licht und gelöste anorganische Nährstoffe sind in jeder Zone des Meeres annähernd oder sogar völlig gleichmäßig verteilt.

Sie brauchen also nicht aufgesucht zu werden. Es kommt nur darauf an, sie möglichst vollkommen auszunutzen, und das ist nur möglich, wenn jede Zelle für sich bleibt, von allen Seiten von dem als Nährlösung dienenden Wasser umspült wird, und bei farblos durchsichtigen Skeletten und Zellmembranen dem Lichte allseitig freien Zutritt gestattet. Jede Bildung kompakter Zellverbände würde einen Teil der Zellen und große Partien auch der peripher gelegenen Zellen von der direkten Berührung mit dem Wasser und dem Sonnenlicht ausschließen und die Ausnutzung dieser Nahrungsquellen herabsetzen. Es ergibt sich hieraus also ungewungen, weshalb im Gegensatz zu den Pflanzen des Meeresbodens und des Landes alle Planktonpflanzen ausnahmslos einzellig sind¹⁾ und die Koloniebildungen, die unter ihnen vorkommen, sich auf Kettenbildung und die Formung locker gefügter, verästelter oder Hohlkugeln von Gallert bildender Verbände beschränkt. Es wird daher aus diesem Gesichtspunkte auch verständlich, weshalb die Planktonpflanzen nicht ein dem Wasser gleiches spezifisches Gewicht haben, sondern im allgemeinen etwas schwerer sind und zum sehr großen Teile sogar die Fähigkeit selbständiger Lokomotion besitzen. Denn es ist Grundbedingung für die im Wasser schwebenden Pflanzen, daß sie fortgesetzt mit frischem Wasser in Berührung kommen, dessen Nährstoffe sie noch nicht gebraucht und an das sie noch nicht ihre Ausscheidungsprodukte abgegeben haben. Von den vier großen Familien der Planktonpflanzen sind zwei mit Geißeln versehen (Peridineen und Chrysomonadinen), zwei ohne selbständige Bewegungsorgane (Diatomeen und Schizophyceen). Unter den ersteren finden wir sogar eine Reihe von Formen, die besondere lichtempfindliche Organe (Stigmata bei Pouchetia, Carteria, Eutreptia, Euglena im Meer; Glenodinium, Gymnodinium, Dinobryon im Süßwasser) besitzen, die ihnen ermöglichen, Gebiete aufzusuchen, in denen eine ihrem Gedeihen entsprechende Lichtintensität herrscht. Insofern solche Stigmata diesen Pflanzen dazu dienen, die Ausnutzung des Lichtes viel weiter zu treiben als die stigmenlosen Formen, ist also auch hierin eine durch die Ernährungsweise bedingte

¹⁾ NATHANSOHN⁷² sucht die Einzelligkeit der Planktonpflanzen mit dem in steter Bewegung befindlichen Medium in Beziehung zu bringen, das keine Ausbildung größerer Gewebsverbände zuließe. Ich halte diese Erklärung für nicht richtig. Da die von SCHÜTT erörterten fundamentalen Lebensbedingungen von vornherein jede Gewebsbildung hindern, so können die Strömungen des Wohnelementes gar keinen Einfluß mehr ausüben. Sie finden nichts vor, was sie hemmen könnten.

Organisation zu sehen. Im Süßwasser sind diese Stigmata bei den Planktonpflanzen viel weiter verbreitet als im Meere, und SCHÜTT sieht wohl mit Recht die Ursache in dem viel größeren Wechsel zwischen Licht und Schatten, der in den Süßwasserbecken besteht, als in dem völlig schattenlosen, jedes Schlupfwinkels entbehrenden Meere.

Eine eigenartige Erscheinung unter den geißeltragenden Planktonpflanzen besteht darin, daß sie vorübergehend oder dauernd ihr Chromophyll verlieren. Damit werden sie unfähig, anorganische Stoffe zu assimilieren und müssen notwendig organische Verbindungen aufnehmen, so weit sie nicht während dieser Periode ruhen. In einzelnen Fällen soll die Aufnahme geformter Nahrung durch chromophyllose Peridineen beobachtet sein, und DOGIEL¹⁾ hält diese animale Ernährungsweise sogar für sehr verbreitet unter den farblosen Peridineen. Er beschreibt die Defäkation der Ballen, in denen er Diatomeen- und Radiolarienreste nachweisen konnte. Die Aufnahme soll durch Plasma erfolgen, das aus der Geißelspalte austritt. Danach würden diese chromophyllosen Peridineen also keine Saprophyten sein, sondern sich von den Körpern anderer Organismen ganz nach Art der Protozoen ernähren. Mir selbst ist nie ein Nahrungsballen bei den zahlreichen Gymnodinien des Meeresplanktons, die ich in den Zentrifugenfängen fing, zu Gesicht gekommen; auch ist die Mehrzahl der farblosen Gymnodinien so klein, daß nur Bakterien und kleine Monadinen als Nahrung in Frage kommen könnten. Jedenfalls ist die Frage, wie diese Formen sich ernähren, von erheblicher Wichtigkeit, da die Zahl, in der sie am pflanzlichen Plankton sich beteiligen, recht bedeutend ist, und sie bei saprophytischer Ernährung auf die direkte Aufnahme der im Wasser vorhandenen Stoffwechselprodukte der übrigen Pflanzen und Tiere angewiesen wären. Ein Teil der Gymnodinien lebt ecto- und endoparasitisch an Planktontieren und entnimmt also seine Nahrung dem Körper ihrer Wirte.

Im Gegensatz zu den Pflanzen sind alle Tiere auf die Ernährung durch organische Nährstoffe angewiesen, und zwar nahm man bisher ganz allgemein an, daß diese in der Form von andern Pflanzen und Tieren oder deren festen Zerfallsprodukten aufgenommen werden. Diese „geformte Nahrung“, wie man sie im Gegensatz zu der flüssigen, gelösten Nahrung der Pflanzen und der von den Darmwänden resorbierten Verdauungssäfte nennen kann,

¹⁾ Mitteilungen Zool. Stat. Neapel, Bd. 18, 1906, p. 38 u. ff.

wird von dem Tier erbeutet und nun durch bestimmte vom Plasma ausgeschiedene Fermente in Lösung oder Emulsion übergeführt, so daß eine Resorption erfolgen kann, die dann eine Verteilung im ganzen Körper ermöglicht. Nur bei denjenigen Tieren, welche sich wie manche Darmparasiten von den Verdauungsresten anderer Tiere oder wie manche andere Parasiten von den Körpersäften ihrer Wirte nähren, kann dieser Vorgang der Verdauung fortfallen, da er ja bereits von dem Wirtstiere besorgt ist. In diesen Fällen fehlen dann aber auch die Verdauungsapparate oder zeigen die deutlichsten Kennzeichen der Rudimentierung. Die Apparate zur Erbeutung und zur Verdauung lebender und toter Organismen sind also das Kennzeichen der von geformter Nahrung lebenden Tiere. Bei den Parasiten erfahren diese Organe eine Reduktion und können ganz schwinden. Das sind Verhältnisse, die ganz allgemein für alle Tiere gelten, einerlei ob es sich um Tiere der Atmosphäre oder Hydrosphäre, des Benthos, Necton oder Plankton handelt. Sie stehen also ihrer geformten Nahrung nicht in gleicher Weise wie die Pflanzen gegenüber und statt Kleinheit und Einzelligkeit zu begünstigen, wird sogar der Vorteil einer gewissen Größe und der Ausbildung kräftiger Lokomotions- und weitreichender Sinnesorgane einen hochkomplizierten Körperbau, wie ihn nur die Metazoen entwickeln können, begünstigen. Wir sehen dementsprechend auch die Gewebstiere in großer Mannigfaltigkeit der Gestaltung und unter einem sehr starken Massenübergewicht (bei Laboes i. D. $7\times$, i. Min. $2\times$, i. Max. $13\times$) neben dem Protozoen auftreten, so daß ein fundamentaler Unterschied gegenüber den Planktonpflanzen sich ausgebildet hat.

Die Tiere des Planktons sind aber ihrer Nahrung gegenüber insofern in ganz besonders günstigen Verhältnissen, als sowohl die Pflanzen wie die Tiere, die ihnen zur Nahrung dienen, über weite Gebiete so gut wie gleichmäßig verteilt sind und nur in vertikaler Richtung auf kleinem Raume starke Änderungen in bezug auf Zahl und Art erfahren. Es steht also im allgemeinen allen Individuen einer Art in einer Tiefenzone und in einem Gebiete gleicher hydrographischer Verhältnisse die gleiche Nahrung zur Verfügung, und auch wenn die Individuen aus ihrem momentanen Niveau emporsteigen oder niedersinken, erfahren alle Individuen die gleiche Änderung der Ernährungsbedingungen. Es fehlen aber vollkommen die großen Dauerbestände von Pflanzensubstanz, wie sie in den Thallomen der Bodenpflanzen der Hydro-

sphäre und in den ausdauernden Kräutern, Büschen und Bäumen der Atmosphäre zu so hoher Entwicklung gelangen und einer Schar von Pflanzenfressern das Leben ermöglichen. Vielmehr ist hier die ganze Vegetation in einzelne, äußerst kurzlebige Zellen aufgelöst, die rasch durch Teilung sich vermehren, und in der ganzen produktiven Zone der Hydrosphäre zugleich mit den Planktontieren verteilt sind. Weder in der Größe noch in der Gestalt unterscheiden sich die Pflanzen wesentlich von den einzelligen Tieren, und so kommt es, daß im allgemeinen die Planktontiere unterschiedslos Pflanzen und Tiere der ihnen zuzugenden Größenordnung verzehren und also gemischte Kost zu sich nehmen. Eine Ausnahme machen nur die eigentlichen Räuber, die unter den Tieren sich ihre Beute auslesen. Pflanzenfresser in dem Sinne wie auf dem Lande fehlen also unter den Planktonten, wenn auch in vielen Fällen die Protophyten im Wasser so überwiegen werden, daß in Wirklichkeit manche Tiere zeitweise nur Pflanzenkost erhalten. Aber das liegt dann nicht an einer Auswahl des Fressers, sondern an dem Überwiegen der Pflanzen im Wasser.

Versucht man die Planktontiere nach der Art der Nahrungsgewinnung in Gruppen zu sondern, so ergibt sich meiner Ansicht nach eine Einteilung in drei Gruppen als die natürlichste, die man als Taster, Sedimentierer und Jäger bezeichnen könnte.

Zu den Tastern stelle ich diejenigen Tiere, welche auf irgendeine Weise das Wasser auf Nahrung abtasten, während sie selbst in Ruhe bleiben. Fernsinne fehlen ihnen naturgemäß oder sind rückentwickelt.

Hierher gehören zunächst die Globigerinen und Radiolarien, die allseitig Pseudopodien in das Wasser entsenden und aus demselben Diatomeen, Peridineen und andere Pflanzen, aber auch so große Tiere wie Copepoden herausgreifen, durch ein Gift lähmen und nun entweder in ihren Körper hineinführen oder aber außerhalb desselben anverdauen und nur die Weichteile aufnehmen. HACKER (1908)³⁷ und RHUMBLER³⁸ (1911) verdanken wir interessante Aufschlüsse über diese primitivste, aber wie es scheint sehr ergiebige Art der Nahrungsgewinnung.

Die Siphonophoren, welche wie *Physalia*, *Veleva*, *Porpita* an der Oberfläche des Meeres treiben, tasten in ähnlicher Weise mit ihren Tentakeln das unter ihnen liegende Wasser ab; auch bei ihnen lähmen zum Teil äußerst heftige Gifte die Beute, die bei den Physalien aus Fischen bestehen kann; die Tentakel können eine

riesige Länge erreichen; so sollen bei *Physalia* 30 m lange Fangfäden beobachtet sein.

Bei flottierenden Mollusken (*Janthina*) und Crustaceen (Cirripedien) wird die Nahrung mit Haken und Borsten ertastet und erfaßt; eine Giftwirkung ist nicht bekannt. Bei der Veilchenschnecke ist die Radula, wie SIMROTH⁹³ nachgewiesen hat, durch Ausbildung langer Haken, bei den Rankenfüßlern sind die Extremitäten zu Greifapparaten ausgebildet, die fortgesetzt reflektorisch in das Wasser hineingreifen und wieder zurückgezogen werden. Bei *Janthina* ist außerdem die Schnauze rüsselartig verlängert. Die Tiere sind sehr gefräßig, sie verzehren ihresgleichen, Siphonophoren und Cirripedien. Eine *Janthina*, die ich beobachtete, erbrach zahlreiche Tentakeln von Porpiten.

Eine höhere Stufe des Nahrungserwerbes wird durch die Sedimentierer gebildet, welche das sie umgebende Wasser in strömende Bewegung setzen und aus demselben die Organismen niederschlagen. Das so gewonnene Sediment dient als Nahrung; Fernsinne sind meist niedrig entwickelt; Bewegung ist stets vorhanden und oft eine sehr energische und ausgiebige aber völlig ziellose, da sie nur die Aufgabe hat, eine Durchstreifung des Wassers zu gestatten. Bei den Appendicularien beschreibt die Bahn des Gehäuses z. B. eine Spirallinie; durch Verengung oder Erweiterung der Windungen kann rasches oder langsames Vorschreiten, Wendung nach rechts, nach links usw. bedingt werden.

Am einfachsten ist¹⁾, soweit sich das bisher übersehen läßt, der Nahrungserwerb dieser Gruppe bei den thecosomen Pteropoden, welche während des Schwimmens durch Wimpern das Wasser über den Mundlappen zur Mundöffnung treiben, wo die Nahrungskörper, wohl weil das Wasser sich hier staut und die

1) Wahrscheinlich wird sich eine noch einfachere Form der Sedimentierung für eine Reihe von Tiefseeorganismen ergeben, die sich von dem niedersinkenden Detritus ernähren; doch würden noch weitere Untersuchungen anzustellen sein. Bei der Betrachtung der *Pelagothuria ludwigi*²⁴ und der *Tuscarusa chuni*³⁷ kam mir nämlich der Gedanke, ob nicht die weit ausgebreitete Oralfäche der *Holothurie* und die riesenhafte Gitterkugel, welche die 8 *Tusarusen* trägt, die Bedeutung haben, als Fangfläche für die niedersinkenden Organismenreste zu dienen. Hier würde also das Tier selbst oder ein von mehreren Individuen gebildetes Gerüst rein passiv den ihrer Schwere folgenden Nährstoffen sich in den Weg stellen und sie auffangen. Die zahlreichen Mundtentakel oder über das Gerüst sich ausspannende Pseudopodien würden dann von Zeit zu Zeit das Sediment einsammeln und seiner Bestimmung zuführen.

bewegende Kraft der Wimperschläge aufhört, sich ansammeln und aufgeschluckt werden.

Viele niedere Krebse (die meisten Cladoceren, viele Copepoden, die Nauplien der Cirripedien) besitzen an ihren Mundextremitäten reusenartige Borstenbesätze, durch welche bei der Fortbewegung des Tieres das Wasser getrieben wird. Dabei lagern sich die in ihm enthaltenen Organismen auf den Borsten ab, werden an die Mandibeln weitergegeben, verrieben und in den Darm gebracht. CHUN²¹ ist der erste gewesen, der diese Nahrungsgewinnung bei den Cirripediennauplien beschrieben und zugleich im Darm der Lepadiden-Larven Reste von Radiolarien, Globigerinen, Silicoflagellaten und Diatomenen nachgewiesen hat (1896, p. 90). Für die Copepoden haben DAKIN 1908 und LOHMANN 1909¹⁾ Nahrung und Nahrungserwerb aufgeklärt, wobei vor allem auch zahlreiche Coccolithophoriden und Peridineen gefunden wurden, während WOLTERECK 1909¹⁰² das gleiche für *Hyalodaphnia* gelang, wobei er sogar in Kulturen die Cladoceren füttern und experimentell die Wirkung der Fütterung verfolgen konnte.

Pyrosomen, Salpen und Doliolen treiben fortgesetzt Wasser durch ihre enorm weite Kiemenhöhle, um nicht nur ihr Atembedürfnis zu decken, sondern zugleich auch sich selbst durch das Wasser hindurch zu bewegen. Aus dem strömenden Wasser aber werden durch Schleimfetzen, die die Endostylldrüse absondert und die durch Wimperbänder durch die Kiemenhöhle verteilt werden, die Schwebkörper festgehalten und in die Speiseröhre geführt. Hier ist also ein ganz eigenartiges Mittel zur Sedimentierung benutzt, das aber auch schon von Menschen angewandt ist, um kleine, mit den üblichen Netzen nicht fangbare Organismen aus dem Wasser zu erhalten. So berichtet J. MURRAY⁷¹, daß die Coccolithophoriden während der Challenger-Expedition dadurch gefangen wurden, daß man die Planktonfänge, die weiter nicht verwertet werden sollten, des Nachts über stehen ließ und dann die Gallert der Radiolarien und anderer Planktonen mikroskopisch absuchte. FOL²⁾ hat diese eigenartige Funktion des Endostyls für *Doliolum* 1872 experimentell nachgewiesen. Der Darm der Salpen ist wie der der Pteropoden seit alten Zeiten her eine Fundgrube für Skelette von Radiolarien, Diatomenen und Coccolithophoriden, daneben kommen auch Tintinnen und Copepodenhäute vor.

1) Internat. Revue Hydrobiol. Hydrograph. Bd. I, p. 772 ff., 1908; Verhandlung. Deutsch. Zoolog. Gesellsch., 1909, p. 234—236.

2) H. FOL, Appendiculaires de Messine, Genève, 1872.

Eine vierte wiederum abweichende Methode der Sedimentierung haben die Appendicularien ^{63, 67} ausgebildet. Ihre Kiemenhöhle ist ganz reduziert, der Endostyl klein und kurz und bei einer Gattung sogar völlig geschwunden; alle Rumpfmuskeln fehlen, so daß also kein kraftvoller und reicher Wasserstrom durch den Kiemenkorb geführt werden kann. Jedoch scheidet das Tier eine äußerst kompliziert aus Membranen und Gallertfäden zusammengesetzte Cuticula aus, die durch einen Häutungsprozeß von ihrer Matrix sich löst und in deren Hohlräume mit Hilfe des muskulösen Schwanzes Wasser eingetrieben wird. Dadurch bläht dieselbe sich zu einer vor dem Munde des Tieres hängenden Blase oder einem das ganze Tier umhüllenden Gehäuse auf, in denen ein feiner Reusenapparat oder Fangapparat aufgehängt ist. Durch diesen wird bei den Undulationen des Schwanzes fortgesetzt Wasser getrieben und filtriert und schließlich das Filtersediment von dem Tier aufgesogen und in den Darm geführt. Auch hier ist der Darm immer dicht mit Fäkalmasse gefüllt und das im Fangapparat gefangene Nahrungsmaterial so reichhaltig, daß es ein unübertroffenes Material für das Studium der Nannoplanktons abgibt.

Die dritte Gruppe ist die der Jäger. Diese stellt die höchsten Anforderungen an das Tier, das seine Beute einzeln erfaßt und verzehrt. Es muß also hoch entwickelte Fernsinne haben und imstande sein, rasch und zielmäßig sich zu bewegen. Hier sind vielleicht zwei Gruppen zu unterscheiden, die ich als Späher und Spürer unterscheiden möchte. Doch reicht meine persönliche Erfahrung nicht aus, um zu entscheiden, ob sie in der Natur sich als berechtigt erweisen wird.

Die letzteren sind in steter Bewegung und durchschwimmen ihr Jagdgebiet nach allen Richtungen; sie spüren die Beute auf. Ich würde unter anderem die Ctenophoren, Medusen, Polychaeten, gymnosomen Pteropoden, Cephalopoden und Jungfische hierher rechnen.

Die Späher dagegen stehen ruhig an einem Punkte, wechseln denselben plötzlich nach einiger Zeit und fahren so fort, bis sie Beute gefunden haben. In diese Gruppe würde ich die Sagitten, Schizopoden und Decapoden stellen.

Wir haben hier deutlich eine Stufenfolge von Modalitäten des Nahrungserwerbes vor uns. Die Taster stellen die primitivste Form dar, die Jäger die vollkommenste und dementsprechend ist auch die Größe des von dem Tier ausnutzbaren Lebensraumes bei den ersteren ein relativ kleiner, bei den letzteren

ein relativ sehr weiter¹⁾. Am beschränktsten ist er bei den Janthinen und Cirripeden, denen eine Eigenbewegung vollständig abgeht und bei denen die Greifapparate nur wenig über den Körperbezirk hinausreichen. Für die flottierenden Siphonophoren gilt im allgemeinen dasselbe, doch erweitern die Physalien ihren Fangbereich durch die langen Fangfäden so gewaltig, daß er 10—50 mal die Höhenausdehnung der Kolonie übertrifft. Aber erst die Globigerinen und vor allem die Radiolarien sind imstande, durch Auf- und Niedersteigen Räume auszunutzen, die um das hundert- und tausendfache den Bereich der Pseudopodien übertreffen. Die zum Teil höchst komplizierten Einrichtungen, welche diese Tiere besitzen, um solche Vertikalwanderungen auszuführen, sind durch die Untersuchungen HERTWIGS, DREYERS, BRANDTS u. a. so genau untersucht, daß ich hier nur auf die Arbeiten dieser Forscher hinzuweisen brauche. Am vollkommensten sind sie bei den Radiolarien ausgebildet, wo CO₂-haltige Vakuolenflüssigkeit und kontraktile Apparate zur Ausdehnung und Kompression des extrakapsulären Zelleibes zu hoher Differenzierung gekommen sind. Über die Schnelligkeit dieser Vertikalbewegung liegen aber leider noch keine Beobachtungen vor. Für Globigerinen sind von RHUMBLER nach den Ergebnissen der Planktonexpedition gleichfalls solche Wanderungen nachgewiesen; wir sind aber über die Mittel, welche dieselben hierzu verwenden, nicht genau unterrichtet, da unsere Kenntnis vom Bau der lebenden Globigerinen noch außerordentlich dürftig ist. Hier wäre noch ein reiches Feld für Untersuchungen gegeben.

Bei den Sedimentierern und den Jägern ist die Lokomotion ein wesentlicher Faktor für den Nahrungserwerb überhaupt; die Lokomotionsorgane erreichen bei beiden Gruppen daher eine starke, jedoch für jede einzelne Gruppe wieder eigenartige Entwicklung und bei den Jägern werden auch die Sinnesorgane, vor allem die Augen zu höchster Ausbildung gebracht. Wie groß der täglich ausnutzbare Raum für diese Tiere ist, läßt sich vorläufig nicht feststellen, da wir über die Wanderungen und die Ausgiebigkeit der Bewegungen der Planktonen noch sehr mangelhaft unterrichtet sind. Für *Calanus finmarchicus* hat ESTERLY (1911)²⁾ an der kalifornischen Küste vertikale tägliche

¹⁾ PÜTTER hat als Lebensraum dasjenige Wasservolumen bezeichnet, das den täglichen Bedarf einer Organismenart an O₂ deckt. Dieser Raum ist selbstverständlich sehr viel kleiner als der hier besprochene, den man „Nährgebiet“ nennen könnte, worin zugleich ausgedrückt ist, daß der Plankton den Nährgehalt in keiner Weise erschöpft, sondern nur von ihm zehrt.

²⁾ Internat. Revue Hydrob. Hydrogr. Bd. 4, p. 140f. 1911.

Wanderungen von 300 m Weite festgestellt; da die aufsteigende Wanderung des Abends beginnt und um Mitternacht im wesentlichen beendet erscheint, muß sie in höchstens 5—6 Stunden vollzogen werden, was eine Leistung von 1 m in der Minute verlangen würde; für einen großen, nicht näher bestimmten Copepoden (wahrscheinlich Euchaeta) fand ich im Mittelmeer eine Schnelligkeit des Emporsteigens von $1\frac{3}{4}$ Minuten für 1 m, während er im Sinken sogar $4\frac{1}{2}$ —5 Minuten für die gleiche Strecke gebrauchte. Die Wanderung erscheint also als eine sehr schnelle und ausgiebige und auch bei der absteigenden Bewegung muß aktives Schwimmen beträchtlich mitgewirkt haben. Die einfachste Erklärung für derartige Wanderungen scheint mir die zu sein, daß die Tiere lichtscheu sind, daher am Tage in der Tiefe sich aufhalten und von den hier nur spärlich vorhandenen Nahrungsmitteln sich nähren, mit dem Aufsteigen der Dunkelheit aber rapide in die an Nahrung reichen oberen Schichten emporsteigen, um sich hier vollzufressen und danach ebenso rapide wieder in die Tiefe zurückkehren. Es wären diese Wanderungen also tatsächlich Wanderungen nach reicherer Weide. Davon ganz verschieden sind die aufwärtssteigenden Bewegungen von Larven, die in der Tiefe schwebenden Eiern (von Veellen, Appendicularien usw.) entschlüpft sind und nun der Oberfläche zustreben. Für sie ist eine rein physikalische Bestimmung durch die Lichtwirkung zweifellos, während bei den Dämmer- und Nachttieren das Nahrungsbedürfnis ausschlaggebend sein dürfte.

HENSEN hat 1890⁴¹ sich mit Recht gegen die Auffassung gewandt, daß die ausgiebige Verwertung glasklarer, ja für menschliche Augen oft kaum wahrnehmbarer farbloser Gallertmassen und Gallertgewebe bei den Planktonen durchgehend als Schutzmittel anzusehen sei, und hat darauf hingewiesen, daß sie in vielen Fällen zweifellos nur Ausdruck des Hungerlebens ist, unter dem die Tiere der Hochsee offenbar zum großen Teile stehen. Das Gallertgewebe ist das billigste Material, das den Planktonen zum Aufbau ihrer Körper zur Verfügung steht und dabei doch den Vorteil bietet, fast jeden Konsistenzgrad von der weichen, leicht zerfließenden Gallert mancher Algen und Ctenophoren bis zu der knorpelhaften Masse mancher Salpen und Pyrosomen zu gestatten und, wenn man von Borsten absieht, jede beliebige Gestaltung mit Leichtigkeit zuzulassen, ohne bei ihrem gewaltigen Wassergehalt das spezifische Gewicht des Organismus zu erhöhen. Andere Forscher, wie z. B. CHUN^{19, 21} und SIMROTH⁹³, betonen die außerordentliche Gefräßigkeit

der Planktontiere, die sich nicht nur in den fast stets dicht mit Nahrung gefüllten Verdauungsapparaten und der Menge der Fäkalien ausspricht, die man in den Planktonfängen findet, sondern auch ausdrückt in dem Verhalten der Tiere zueinander und zu den Pflanzen in den lebenden Fängen. Vor allem bemächtigen sich die Sagitten und craspedoten Medusen aller Beute, die sie bewältigen können, und selbst die so empfindlichen Appendicularien bilden neue Gehäuse und Gallertblasen und füllen ihren Darm mit Nannoplankton. Am auffälligsten aber tritt der Kampf um die geformte Nahrung in dem Bau der Tiefseekrebse hervor, deren Raubtiergestaltung uns in so anschaulicher Weise durch CHON'S Untersuchungen im Mittelmeer und bei den Canaren klargelegt ist. Die langen Raubfüße, die enorm vergrößerten und in Front- und Seitenaugen getrennten Augen mit ihren speziellen Leuchtorganen, die zur Anlockung von Beute dienenden Leuchtorgane am übrigen Körper sind ebenso viele Apparate, die das Aufsuchen und Ergreifen anderer Tiere möglichst erleichtern. Bei den aberrantesten Formen erreichen die Augen einen Längsdurchmesser von $\frac{1}{6}$ der Körperlänge; sie werden nur noch übertroffen von den Augen gewisser Tiefseetintenfische, die an Volumen fast dem des ganzen Eingeweidesackes gleichkommen.

Wir sehen also, daß der Nahrungserwerb einen geradezu gewaltigen Einfluß auf die Gestaltung der Planktonpflanzen wie Planktontiere ausübt, und daß die verschiedene Ernährungsweise beider Organismengruppen gerade beim Plankton zum allerschärfsten Ausdruck im Körperbau kommt: die von der Sonnenenergie und gelösten Nährstoffen lebenden Pflanzen durchweg einzellig und meist sehr klein, mit farblosem Skelett und farblosem Plasma, aber farbigen Chromatophoren; die von anderen Organismen sich ernährenden Tiere durchgehend mit einem Körper, der dem Fange und der Verdauung dieser geformten Nahrung auf oft sehr komplizierte Weise angepaßt, bald einzellig, bald aus Geweben aufgebaut ist und durch die Gewebs- und Organbildung in weitestgehender Arbeitsteilung leistungsfähige Lokomotions- und Sinnesorgane wie bei den übrigen Bewohnern der Hydro- und Atmosphäre zur Ausbildung bringt.

Daß die Aufnahme geformter, aus anderen Organismen oder deren Leichen bestehender Nahrung für die nicht parasitisch lebenden Tiere von allergrößter Bedeutung ist, kann also nicht geleugnet werden. Die Ausgestaltung des Tierkörpers ist von den Protozoen an fortgesetzt von dem Zwange beherrscht worden, geformte Nahrung

zur Fristung des Lebens erwerben und verdauen zu müssen. Dennoch kann die Möglichkeit nicht geleugnet werden, daß eine Ernährung von Tieren auch allein durch in Lösung befindliche Nährstoffe, ohne Verdauung, stattfindet. Viele Endoparasiten führen den Beweis hierfür, und stets ist bei diesen Formen dann auch die Organisation des Körpers durch Rudimentation oder gänzlichen Fortfall aller jetzt unnütz gewordenen Organe umgeändert. Jedoch auch bei freilebenden Formen scheint dieser einfachere Modus der Ernährung vorzukommen.

Über die chlorophyllosen Planktonpflanzen wurde bereits oben gesprochen; da Aufnahme geformter Nahrung für sie nachgewiesen sein soll, können sie nicht als beweisend gelten. Es ist aber dringend eine genaue Nachprüfung nötig, da sie ihrer großen Zahl halber eine bedeutende Rolle im Stoffwechsel der Hydrosphäre spielen.

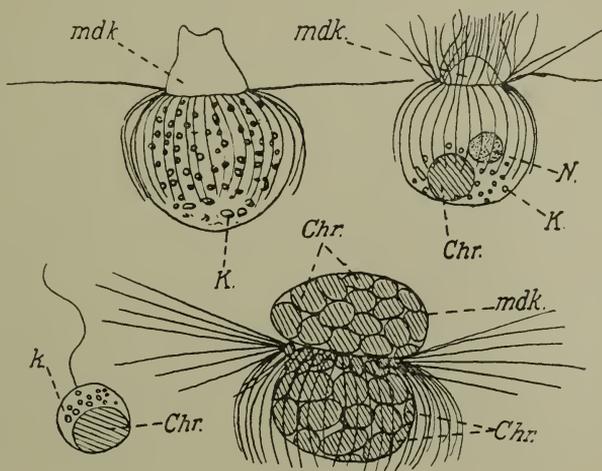
Dann leben im Körper und in den Gallertmassen zahlreicher Planktontiere, wie der Globigerinen, Radiolarien, vieler Coelenteraten und einiger Turbellarien, kleine Algen mit gelben, grünen oder auch rotbraunen Chromatophoren⁹. Dieselben kommen unter Umständen in enormer Zahl in einem Wirt vor und werden von demselben normalerweise nicht verdaut. Nach den zahlreichen Untersuchungen, die über diese Symbiose vorliegen, geben die Algen an ihren Wirt sicher ihren Sauerstoff ab, während sie selbst von ihm die Kohlensäure und stickstoffhaltige Exkrete als Nahrung empfangen. Es würde also im allgemeinen der Gewinn, den die Tiere von den Algen haben, recht gering sein und die Aufnahme und das Bedürfnis nach geformter Nahrung in keiner Weise von dieser Symbiose betroffen werden. Jedoch vermag *Convoluta* sicher ohne geformte von außen aufgenommene Nahrung zu leben¹⁾, wenn sie reich mit solchen Algen infiziert ist, und nach BRANDT²⁾ waren auch in älteren, mit gelben Algen reich durchsetzten Radiolarien keinerlei Reste anderer geformter Nahrung nachweisbar. Endlich hat PÜTTER 1911⁸⁴ durch Stoffwechseluntersuchungen an Actinien nachzuweisen gesucht, daß der Wirt von der Alge auch gelöste organische Nährstoffe erhält und von diesen unter Umständen seinen ganzen Stickstoffbedarf zu decken vermag. Wenn diese Resultate sich bestätigen, so würde man selbstverständlich auch für andere mit Algen in Symbiose lebende Tiere ein gleiches Verhältnis annehmen können. Es ist jedoch sehr auffällig, daß die Coelenteraten und, wie RHUMBLER⁸⁸

1) F. KEEBLE, *Plant-Animals*, Cambridge 1910.

2) K. BRANDT, *Die Kolonie bildenden Radiolarien*, Fauna und Flora des Golfs von Neapel, Monogr. 13, 1885.

hervorhebt, auch die Globigerinen, selbst bei reicher Besiedelung mit Algen, in unvermindertem Grade geformte Nahrung aufnehmen, während man doch erwarten sollte, daß diese Ernährungsweise nun aufhören würde. Diese Verhältnisse bedürfen also noch immer weiterer Prüfung.

Es kommt aber der zuletzt erwähnte Fall bei Planktonten ebenfalls vor. In der Flachsee bei Kiel tritt ein *Mesodinium rubrum* auf⁶¹, das in der Jugend farblos ist und wie andere Arten einen weiten Mund besitzt, der auf einem Mundkegel sich öffnet (Fig. 2). Wachsen



Figur 2.

Mesodinium rubrum Lohm. (nach dem Leben); links oben junges Tier mit Mundöffnung und ohne symbiotische Algen (10–18 μ); rechts oben Tier nach Einwanderung der Alge (*Chr.*) und Schluß des Mundkegels (*mdk.*) (20 μ); links unten die Alge im freilebenden Zustande; rechts unten großes Tier mit zahlreichen Algen und mächtig ausgewachsenem Mundkegel (30–50 μ). — *N.* Kern, *K.* stark lichtbrechende Körper.

die Ciliaten aber heran, so treten zuerst in der Nähe des Kernes am hinteren Pol der Zelle kleine rote Plättchen auf, die rasch an Zahl zunehmen und sich der Innenfläche der Zellmembran anlegen; sie stellen die Chromatophoren kleiner Algen dar (*Erythromonas haltericola*), von denen bis zu 100 in einem Tiere leben können. Während dieser Ansiedelung der Algen schließt sich nun der Mund vollständig, der Mundkegel rundet sich ab und erreicht allmählich die Größe des ganzen übrigen Körpers, so daß die ganze Gestalt des *Mesodiniums* vollständig geändert wird, während die Cilien und Schweb- und Springborsten unverändert erhalten bleiben und in früherer Weise funktionieren. Das Tier kann dabei eine Größe von 50 μ erreichen. Hier hört also die Aufnahme geformter Nahrung

seitens des Wirtes auf, sobald die Symbiose beginnt; aber es wird auch der zur Aufnahme derselben dienende Mund rückgebildet. Ernährungsweise und Organisation stehen in voller Harmonie.

Neuerdings hat KEEBLE bei *Convoluta* (1910)¹⁾ festgestellt, daß die Turbellarien in der ersten Zeit ihrer Besiedelung mit Algen zunächst auch die animale Ernährung beibehalten, später aber völlig holophytisch leben, sich also ebenso wie *Mesodinium rubrum* verhalten. Zum Schluß zehrten sie in den Kulturen allerdings ihre Algen auf und starben ab.

PÜTTER^{82, 83, 85} hat nun auf Grund vielfacher Versuche mit Wasser-tieren der verschiedensten Klassen die Hypothese aufgestellt, daß die Tiere nicht nur imstande sind, die gelösten organischen Stoffe aufzunehmen und im Stoffwechsel zu verwerten, die ihnen ihre Wirtstiere (bei Parasiten) oder symbiotische Algen liefern, sondern daß sie auch die von den frei im Wasser lebenden Algen an dieses abgegebenen Stoffwechselprodukte resorbieren und als Energiequelle im Stoffwechsel verwerten können. Ja, PÜTTER geht so weit, daß er in seinen ersten Veröffentlichungen (1907) dieser bisher gänzlich außer acht gelassenen Nahrungsquelle den bei weitem wichtigsten Anteil am tierischen Stoffwechsel des Wassers zuschrieb. Die geformte Nahrung, die bis dahin als die einzige Nahrungsquelle der Tiere angesehen war, sollte nur einen „sehr geringen Teil des Stoffwechsels decken“.

Er stützt seine Ansicht darauf, daß die geformte Nahrung, welche den Tieren des Wassers zur Verfügung steht, völlig unzureichend ist, um den Nahrungsbedarf zu decken. Die Berechtigung dieser Behauptung wird später bei der Erörterung des Bevölkerungsproblems untersucht werden; hier handelt es sich nur um die Frage, ob die Gestaltung der Planktonorganismen irgendeinen Einfluß einer solchen Notwendigkeit, große Mengen gelöster Nährstoffe aufzunehmen, erkennen läßt. Reichen die geformten Nährstoffe nicht aus, so muß natürlich ungeformte Nahrung den Bedarf decken, und und da können nach PÜTTER nur „lösliche Kohlenstoffverbindungen“ in Frage kommen, die im Meere in einer vielfach größeren Menge vorhanden sind als die gleichzeitig vorhandene geformte Nahrung enthält²⁾. Diese Verbindungen leitet PÜTTER, da bei dem geringen

¹⁾ Plant-Animals, Cambridge Manuals Science and Literature, 1910.

²⁾ PÜTTER berechnet nach den Bestimmungen aus dem Christianiafjord (GRAN und NATHANSOHN) und aus der Kieler Bucht (RABEN, LOHMANN), daß der

Einfluß der Küste auf das Meer eine nennenswerte Zufuhr vom Lande ausgeschlossen erscheint, von dem Stoffwechsel der Planktonpflanzen ab. Sie müssen daher überall in der Produktionszone des Meeres vorhanden sein und durch die Zirkulation des Meerwassers und durch Diffusion auch in die Tiefsee verbreitet werden, so daß allen Meerestieren diese ergiebige Nahrungsquelle zur Verfügung stände.

Wie verhält es sich nun mit den Anpassungen der Organisation an diese Ernährungsweise? In doppelter Hinsicht wären solche zu erwarten. Einmal könnten die resorbierenden Oberflächen der Tiere besonders vergrößert werden; es scheint aber, daß überall die das Atembedürfnis befriedigenden Flächen zugleich auch den etwaigen Ansprüchen der Aufnahme gelöster Nahrung genügen; vor allem macht sich im Gegensatz zu den Planktonpflanzen keine derartige Bevorzugung der Einzelligkeit geltend; vielmehr besitzen die Protozoen trotz ihrer Kleinheit durchschnittlich eine nur 25—75 mal größere Individuenzahl als die Gewebstiere und die letzteren übertreffen die Protozoen sowohl an Masse wie an Mannigfaltigkeit der Organisation und Bedeutung im Stoffwechsel des Meeres erheblich. Das ist aber umso bemerkenswerter, als die dritte biologische Organismengruppe, die Bakterien, entsprechend ihrer Ernährung durch gelöste Nährstoffe ebenfalls wie die Pflanzen nur aus einzelligen und meist sehr kleinen Individuen gebildet wird.

Auf der andern Seite könnte eine Reduktion oder ein völliger Schwund der Fangapparate und Verdauungsapparate eintreten, da die Aufnahme geformter Nahrung ja ganz bedeutungslos sein soll. Aber auch das ist merkwürdigerweise fast nirgends der Fall. Nur dürfen wir nicht den Fehler begehen und die für den Stoffwechsel bedeutungslosen Gallertgewebe als vollwertige lebendige Substanz betrachten. Tut man das letztere, dann erscheint natürlich der Darm einer Salpe oder der Gastrovaskularapparat einer Meduse viel zu winzig für den Riesenkörper; scheiden wir aber in Gedanken die die Gallert durchsetzende Wassermasse aus, so verliert sich dies Mißverhältnis zwischen Darmapparat und Körpermasse vollständig.

PÜTTER hat endlich versucht nachzuweisen, daß eine Reihe von Tieren besondere Apparate besäße, um die

organisch gebundene Kohlenstoff im Meer 260mal und der organisch gebundene Stickstoff 23mal die Menge der gleichen Stoffe, soweit sie im Plankton einer gleichen Wassermasse enthalten sind, übertreffen. Das ist also ein außerordentlich hoher Überschuß der im Wasser vorhandenen, gelösten Verbindungen. (1909, p. 107.)

geformte Nahrung fernzuhalten⁸³ und nur das Wasser mit seinen gelösten Nährstoffen dem Körper zuzuführen. Ein solcher Schutz- oder Abwehrapparat soll das Gehäuse der Appendicularien sein, und er stellt es auf eine Stufe mit den Tentakeln der Oktokorallen, die gleichfalls geformte Nahrung vom Gastrovaskularraum der Kolonie fernhalten sollen. Diese Deutung ist eine so irrige, daß es sich gar nicht lohnen würde, auf sie näher einzugehen, wenn sie PÜTTER nicht in seiner vergleichenden Physiologie⁸⁵ wiederholt und sogar durch die Abbildung des Gehäuses noch zu illustrieren versucht hätte.

In Wirklichkeit liegen die Verhältnisse folgendermaßen: Ohne PÜTTER's Schutzapparat sind die Oikopleuren überhaupt nicht imstande, geformte Nahrung in irgend nennenswerter Menge aufzunehmen; das verhindert die Kleinheit ihrer Kiemenhöhle, die Geringfügigkeit des Atemstromes, die Kleinheit der Endostylldrüse und die enge Mundspalte. Natürlich würde das Atemwasser auch geformte Partikel mit sich führen; dies würden aber nur kleinste Formen sein können und stets nur so wenige, daß von einer Füllung des Darmes gar keine Rede sein könnte. Es ist also ohne weiteres klar, daß ein besonderer Schutzapparat überhaupt gar keinen Zweck haben kann, er wäre vollständig unnötig! Käme es darauf an, Plankton oder Detritus von den Appendicularien fernzuhalten, so hätte die Natur zunächst allen Appendicularien den Fangapparat nehmen und ihnen nur einfache Schwebapparate, wie sie viele Fritillarien in ihrem breiten, gallertigen Rumpfe und ihrer breiten Schwanzflosse besitzen, geben müssen. Wenn man *Fritillaria gracilis* den Fangapparat fortnehme, so hätte man ein solches PÜTTER'sches Appendicularien-Ideal. Da nun aber der Fangapparat das wesentliche Charakteristikum aller Appendicularien ist, durch dessen Dasein der Bau dieser Klasse bis ins einzelste hinein bestimmt und beherrscht wird, so würde damit das Dasein dieser wichtigen Gruppe von Planktontieren als völlig unerklärlich nachgewiesen sein.

Ein Schutzapparat gegen geformte Nahrung ist der Fangapparat der Appendicularien also unter keinen Umständen. Dieser Deutungsversuch PÜTTER's ist völlig verfehlt. Was leistet er nun aber den Copelaten für einen notwendigen und so über alle Maßen bedeutungsvollen Dienst, daß die ganze Körperbildung der Klasse und die Sonderung der Familien, Gattungen und selbst Arten ganz und gar von seiner Ausbildung hat beherrscht werden können? Dieser Dienst ist kein anderer, als daß der Fangapparat die Tiere

in den Stand setzt, eine vielfach größere Wassermasse, als sie der kleine Kiemenkorb bewältigen kann, mit Hilfe ihres mächtig entwickelten und zu diesem Zwecke vom Rumpfe abgeknickten und um 90° gegen die Medianebene gedrehten Schwanzes durch eine kutikulare, außerhalb des Körpers gelegene Reuse zu treiben und die in diesem Wasser enthaltene und ihrer Mundöffnung der Größe nach zugängige geformte Nahrung dem Verdauungsapparat zuzuführen. Der Eingang zur Reuse hat bei *Oikopleura albicans* eine etwa 30mal größere Öffnung als der Mund dieser Art, und da das Wasser unter Druck durch die Reuse getrieben wird, wird der sie durchsetzende Strom den nur durch Cilien getriebenen Atemstrom gewaltig an Umfang übertreffen. Bei anderen Arten aber ist das Übergewicht des Reusenstromes über den Atemstrom noch viel größer. Es sammeln sich daher, sobald der Schwanz den Filtrationsstrom in Bewegung setzt, rasch die geformten Bestandteile des Wassers in der Reuse und vor allem vor dem Eintritt in die Reuse an, so daß der unmittelbar vor dem Munde des Tieres gelegene unpaare Abschnitt des Fangapparates immer dichter und dichter mit Nannoplankton sich füllt. Durch das Mundrohr des Fangapparates schlürft das Tier von Zeit zu Zeit diesen konzentrierten Fang auf, so daß sich der Magen und Darm schnell mit ihm füllt. Der Fangapparat allein setzt die Appendicularie also in den Stand, die für sie geeignete geformte Nahrung in ausreichender Menge schnell und sicher dem Wasser zu entziehen und dem Verdauungsapparat zuzuführen. Dieselbe Arbeit, die bei den übrigen Tunicaten die Rumpfmuskulatur, der kolossal erweiterte Kiemenkorb und der mächtig entwickelte Endostyl besorgen, leisten bei den Copelaten Schwanz und Fangapparat. Es muß also die Gewinnung dieser geformten Nahrung, mag sie nun den Gesamtstoffwechsel decken oder nicht, unter allen Umständen von entscheidender Bedeutung für die Copelaten sein. Daß in den Reusengängen Fangmasse liegen bleibt, die vom Tiere nicht abgeschlürft werden kann und bei reichem Gehalt des Wassers an Plankton oder Detritus sogar zur Verstopfung der Reuse führen kann, ist eine notwendige Folge der Mechanik des Filtrationsvorganges, die auch bei den Filtrationsapparaten der Menschen keineswegs immer zu vermeiden ist; ebenso ist es unvermeidlich, daß ein großer Teil auch des noch brauchbaren Fanges verloren geht, wenn das Tier bei plötzlicher Gefahr den Fangapparat im Stich lassen muß. Diese Fehlerquellen ändern an der Bedeutung des Fangapparates selbstverständlich nicht das geringste.

Lehrreich ist auch ein Vergleich der Appendicularien und Bartenwale, wenn er nicht in der falschen Weise PÜTTER'S durchgeführt wird. Berechnet man nämlich den Raum, den der Reusenapparat (also nur $\frac{1}{2}$ des ganzen Fangapparates!) von *Oikopleura albicans* einnimmt, so ist derselbe $1\frac{1}{2}$ mal größer als das Volumen des ganzen Tieres (Rumpf und Schwanz) und 45mal größer als der Inhalt der Kiemenhöhle. Bei *Balaena mysticetus* dagegen würde die Mundhöhle allerhöchstens $\frac{1}{2}$ des Körpervolumens ausmachen. Bei den Bartenwalen ist der Verdauungsapparat nach PÜTTER stets mit dem Filtrerrückstand erfüllt; genau dasselbe ist bei den Appendicularien der Fall. Ja es sind hier sogar bei den gehäusebildenden Arten Vorkehrungen am Darm getroffen, um die Menge des Kotes, die er fassen kann, möglichst zu steigern, weil diese Kotmassen im Gehäuse hinderlich sind. So ist bei *Appendicularia* der Enddarm zu einem kolossalen Sacke erweitert, der in gefülltem Zustande 50 Fäkalballen zu fassen vermag und fast die Hälfte des ganzen Rumpfes einnimmt. Einen leeren Darm findet man nur bei solchen Individuen, die zurzeit keinen funktionsfähigen Fangapparat besitzen, und Experimente mit Karminpulver zeigen, daß bei ihnen auch die Endostyl-drüse keinen Schleim sezerniert. Man wird daher annehmen müssen, daß während der Neubildung von Gehäuse- und Fangapparat-Substanz durch das Oikoplastenepithel die Endostyl-drüse ruht und umgekehrt während der Schleimabsonderung die Tätigkeit der Oikoplasten stille steht.

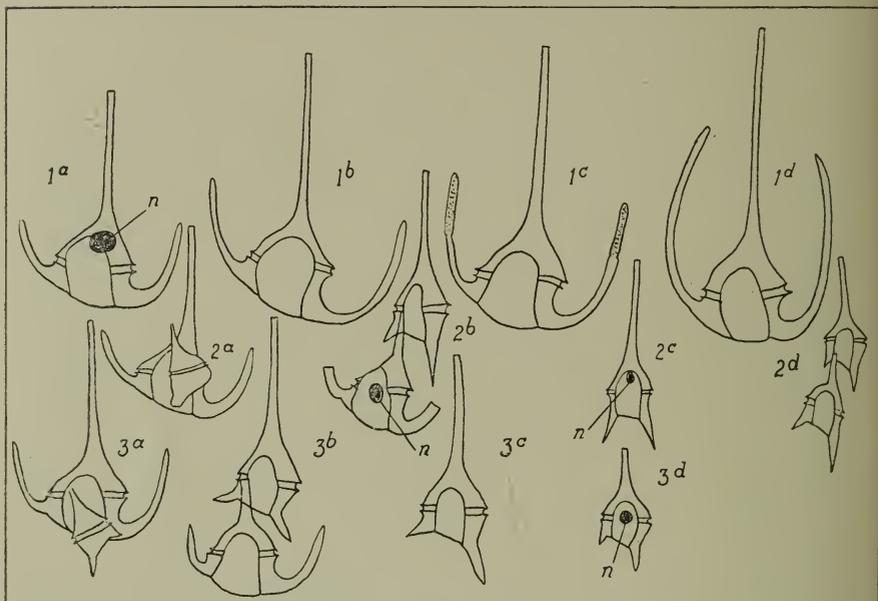
So kommen wir also zu dem Ergebnis, daß für die Gestaltung der Planktontiere ausschließlich das Bedürfnis nach geformter Nahrung maßgebend gewesen ist und geradezu einen beherrschenden Einfluß auf die Ausbildung des Körpers ausgeübt hat, sich dagegen nur in ganz wenigen Fällen eine spezielle Anpassung an die Aufnahme gelöster Nährstoffe nachweisen läßt, die für die allgemeine Organisation der Planktontiere völlig bedeutungslos sind. Umgekehrt zeigt sich der Bau der Planktonpflanzen, neben seiner Anpassung an die Verwertung des Sonnenlichtes, beherrscht von der Notwendigkeit der Aufnahme gelöster Nährstoffe.

Zum Schluß noch einige Bemerkungen über die auf Stammeserhaltung zielenden Anpassungen der Planktonorganismen, die gleichfalls erst in sehr geringem Umfange unter diesem biologischen Gesichtspunkte erforscht sind. Solange keine Variation oder Artenumbildung erfordert wird, handelt es sich hierbei ledig-

lich um die Produktion einer hinreichenden Nachkommenschaft und die möglichste Herabminderung der dieselbe während ihrer Entwicklung treffenden Vernichtung. Hierauf soll nicht weiter eingegangen werden; ich will nur hinweisen auf die von GRAN³³ und KARSTEN⁵² beschriebenen Ruhestadien der Hochseediatomeen, die den Dauer-sporen der Küstenformen biologisch vergleichbar als „Schwebesporen“ in die Tiefe sinken, und auf die von CHUN bei den Ctenophoren entdeckte Dissogonie²⁰, durch welche diesen Tieren eine enorme Steigerung der Produktion während der warmen Jahreszeit ermöglicht wird.

Das Vermögen, in Varietäten- und Artbildung einzutreten, wenn die Erhaltung der Stammesfolge es erfordert, ist in den verschiedenen Gruppen der Planktonorganismen ebenso verschieden wie in anderen Lebensgemeinschaften; das zeigt der Grad der individuellen Variabilität. Neben Formen, die sehr stark variieren, wie den Radiolarien, Tintinnen und Rotatorien, finden sich wieder andere, bei denen eine geradezu staunenswerte Konstanz aller Charaktere herrscht, wie die Appendicularien. Im allgemeinen erhält man aber den Eindruck, daß das Maß der Variation erheblich geringer ist als bei den benthonischen Organismen des Wassers und der Luft, wie das auch der Gleichförmigkeit der Existenzbedingungen entsprechen würde. Dieser Eindruck wird noch dadurch verstärkt, daß ein sehr großer Teil derjenigen Variationserscheinungen, die man früher als fluktuierend ansah, sich seit WESENBERG-LUND'S¹⁰⁰ hervorragenden Untersuchungen als eine Form bestimmt gerichteter Variationen herausgestellt hat, die man seitdem als Temporalvariationen zusammenfaßt, obwohl es bisher nicht gelungen ist, sie auf eine einheitliche Ursache zurückzuführen. Im Süßwasser sind sie bei Diatomeen, Peridineen, Rotatorien und Cladoceren außerordentlich verbreitet und äußern sich darin, daß zu bestimmter Jahreszeit die Gestalt der einander folgenden Generationen sich ändert, indem sie größer, länger oder aber breiter werden und bestimmte Körper- und Skelettfortsätze sich verlängern oder verkürzen. WESENBERG-LUND sah in dieser Gestaltänderung eine Anpassung des Planktonorganismus an die mit der Temperatur sich ändernde Tragfähigkeit des Wassers, WOLTERECK¹⁰² wies jedoch nach, daß sie bei Cladoceren von der Ernährung abhängig ist, und DIEFFENBACH²⁶ zeigte dasselbe für Rotatorien. Dazu kommt ein großer Wechsel im Ablauf der Variation und ihrer Stärke nach den verschiedenen Wasserbecken, so daß die Bedingungen, von denen ihr Auftreten abhängt, ent-

schieden viel verwickelter sind, als man angenommen hat. Im Meer kommen sie gleichfalls vor und sind vielleicht auch hier allgemein verbreitet. Sicher nachgewiesen sind sie aber bis jetzt nur für das *Ceratium tripos* der westlichen Ostsee. Da es dringend erwünscht ist, auf solche bestimmt gerichtete Variationen im Meeresplankton genau zu achten und sie möglichst scharf von den Erscheinungen der fluktuierenden Variation und des



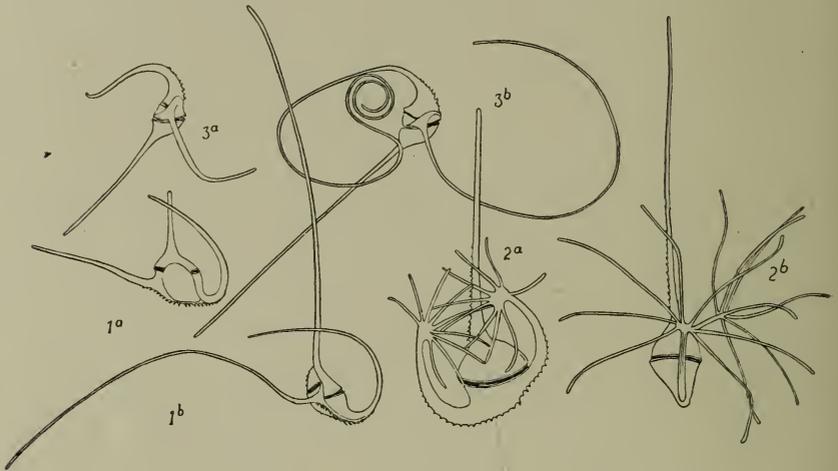
Figur 3.

Ceratium tripos balticum Schütt. (nach Lohmann und Apstein): 1a typische Form; 1b–1d Temporalvariation mit langen Hinterhörnern (*f. pendula*); 2a–d Bildung der *f. lineata*, 2a durch Knospung (Apstein), 2b durch Teilung der von 1a durch Teilung gebildeten *f. truncata*; 3a–d Bildung der *f. lata*, 3a durch Knospung (Apstein), 3b durch Teilung direkt von 1a. — n Kern, um die verschiedene Größe bei *f. typica* und *pendula* (1a), *truncata* (2b), *lineata* (2c) und *lata* (3d) zu zeigen. — Alle Figuren sind bei gleicher Vergrößerung mit dem Zeichenapparat gezeichnet.

mit der Fortpflanzung verknüpften Polymorphismus zu unterscheiden, stelle ich die hier von APSTEIN² und mir⁶¹ unterschiedenen Formen von *Ceratium tripos balticum* zusammen: es sind drei Reihen von Nebenformen, die vom Typus (1a) aus zur Entwicklung kommen. Als Temporalvariation kann von ihnen aber nur die Reihe 1a–d bezeichnet werden, deren Rumpf dem Typus an Größe und Form gleicht, deren Hörner aber bedeutend verlängert und eigenartig gebogen sind. Sie ist im Dezember und

Januar am zahlreichsten, fehlt im Juli und August, und ist in den übrigen Monaten selten. Wie bei den Temporalvariationen anderer Planktonten handelt es sich hier um eine stärkere Entwicklung der Körperanhänge, die zu bestimmter Jahreszeit beginnt, im Winter ihr Maximum erreicht und dann wieder zurückgeht. Zur Zeit des Maximums ist sie doppelt so zahlreich wie die typische Form, die im August kulminiert, wenn die Temporalvariation (*forma pendula*) geschwunden ist. Mit der Tragfähigkeit des Wassers kann ihr Auftreten nicht in Beziehung gebracht werden, da diese gerade im Winter am höchsten ist (86—96 gegenüber 64—65 im Sommer). Dagegen haben die beiden anderen Reihen nichts mit Temporalvariation zu tun, sondern sind lediglich Polymorphismen, die mit der Vermehrung im Zusammenhang stehen; sie sind von vornherein dadurch charakterisiert, daß die aberranten Formen kleiner als der Typus und die Hörner ganz kurz sind. Entweder entstehen sie als kleine Knospen an der ungeteilt bleibenden Mutterzelle (2^a , 3^b), und dann kann in kürzester Zeit eine große Zahl neuer Zwergformen gebildet werden, oder aber es erfolgt eine gewöhnliche Teilung, bei der aber das sich neu bildende Hinterende in ganz abweichender Weise sich gestaltet, so daß keine homomorphen, sondern heteromorphe Ketten entstehen. Das Entscheidende aber ist, daß hierbei stets zwei verschiedene Formreihen auftreten (2^{a-d} und 3^{a-d}), die sich nach Panzerstruktur, Größe und Gestalt von Rumpf und Hörnern und durch die Größe des Kernes scharf unterscheiden (*forma lata* 3^d , *forma lineata* 2^{c-d}). Beide Reihen treten gleichzeitig im Hochsommer und Herbst (August bis November) auf, wenn die typische Form kulminiert. Eine Rückkehr dieser kleinen furca-ähnlichen Formen zu dem Typus erfolgt nicht; es spricht alles dafür, daß eine Konjugation von *f. lineata* und *lata* erfolgt; dieselbe ist aber noch nicht beobachtet. Zwischen den Typus und die *forma lineata* schiebt sich noch ein Stadium mit kurzen, normal gerichteten, aber glatt abgeschnittenen Hinterhörnern ein, wodurch der Unterschied beider Reihen noch weiter gesteigert wird. Auch auf der Hochsee und auch bei anderen *Ceratium*-Arten⁵⁶ sind heteromorphe Ketten beobachtet, so daß analoge Erscheinungen wahrscheinlich bei vielen Ceratien, wenn nicht gar bei allen Spezies vorkommen; es ist aber bei keiner anderen Art bisher gelungen, Temporalvariationen und Fortpflanzungspolymorphismus von einander zu trennen, was selbstverständlich nötig ist, wenn man Klarheit über den Formenreichtum einer einzelnen Art erreichen will.

Durch KARSTEN'S⁵² Bearbeitung der Protophyten des Valdivia-Planktons ist uns eine zweite Form bestimmter gerichteter Variation bei Peridineen und Diatomeen bekannt geworden, die man der Temporalvariation gegenüber als Localvariation wird bezeichnen können. Sie besteht in charakteristischen Unterschieden gewisser Planktonpflanzen des Indischen Ozeans von den gleichen Pflanzenarten des Ostatlantischen Ozeans, indem die ersteren ganz allgemein ihre Schwebapparate weit stärker entwickeln als die letzteren. Beistehende Figur zeigt drei *Ceratium*-Formen; die drei mit a be-



Figur 4.

Drei *Ceratium*-Formen aus dem Indischen und Ostatlantischen Ozeanbecken (nach Karsten). Mit a sind die ostatlantischen, mit b die indischen Exemplare bezeichnet. 1a—b *Ceratium reticulatum* Pouchet, var. *contorta* Gourret, 2a—b *Ceratium palmatum* Schröder; 3a—b *Ceratium reticulatum* Pouchet, var. *spiralis* Kofoid. — 1 und 3 125 \times , 2 250 \times vergrößert.

zeichneten Exemplare wurden im Atlantischen, die mit b bezeichneten im Indischen Ozean gefunden. KARSTEN sieht die Ursache in dem bestimmenden Einfluß der geringeren Wasserdichte des Indischen Tropenwassers (1,021—1,022 gegenüber 1,023) und der größeren Konstanz der Lebensbedingungen im letzteren, die die Schwebgürtel der *Planktoniella* und die Schwebhörner der Ceratien von Generation zu Generation in gleicher Richtung sich weiter ausbilden läßt, während unter dem häufigen Dichtigkeitswechsel des ostatlantischen Wassers diese Stetigkeit fehlt.

Endlich hat HAECKER³⁷ bei Radiolarien ganz ähnliche Unterschiede innerhalb einer Art bei den Individuen der oberen und tieferen Wasserschichten nachgewiesen, indem die Bewohner der kalten Tiefen ein schwereres Skelett mit weniger entwickelten

Schwebfortsätzen besaßen als die Oberflächenbewohner (z. B. *Challengeron willemoesii*).

Solche bestimmt gerichteten, zeitlich, geographisch oder vertikal gebundenen Variationen werden sich bei genauerem Studium wahrscheinlich in allen gestaltenreichen Gruppen von Planktonorganismen in großer Zahl nachweisen lassen und nicht nur auf die Schwebeanpassungen beschränkt sein. Ihre Untersuchung ist sehr wichtig, um leitende Gesichtspunkte in die Durcharbeitung der erstaunlichen Formenmannigfaltigkeit der Planktonten zu bringen.

Die Artenbildung steht bei den Planktonten unter ganz eigenartigen Bedingungen, so daß es von vornherein als eine der lohnendsten Aufgaben erscheinen muß, ihr im einzelnen nachzugehen. Nirgends sonst leben Organismen unter so einförmigen Existenzbedingungen wie sie auf hoher See, vor allem in den Tropen, gegeben sind; in horizontaler Richtung sind Belichtung, Temperatur, Salzgehalt, Gehalt an Gasen und gelösten Stoffen außerordentlich weite Strecken hin völlig gleich und nur in vertikaler Richtung tritt eine schnelle Änderung ein, die indessen wieder überall in gleicher Richtung und gleicher Stärke erfolgt. In den größeren Tiefen ist aber auch dieser Wechsel sehr gering und die planktonische Tiefsee bietet nahezu von Pol zu Pol in allen Ozeanen die gleichen Existenzbedingungen. Dennoch bringt jeder Netzzug aus den Tropen eine solche Fülle verschiedener Pflanzen- und Tierarten, daß ihre restlose systematische Durcharbeitung eine äußerst mühevoll und langdauernde Arbeit sein würde. Als die Fänge der Planktonexpedition statistisch verarbeitet wurden, ergaben sich nicht weniger als 800 verschiedene Formgruppen, die bei den Zählungen unterschieden waren, und im Tropengebiet kamen auf einen einzigen Fang aus 200—0 m Tiefe 300 solche Gruppen⁴². Diese Gruppen entsprachen naturgemäß nur in den seltensten Fällen, z. B. bei einigen Copepoden und Peridineen, einzelnen Arten, sondern umfaßten meist ganze Gattungen, Familien und selbst Ordnungen. Wie hat sich diese erstaunliche Mannigfaltigkeit an Formen bilden können, obwohl die äußeren Existenzbedingungen, unter denen sie leben, von einer so erdrückenden Einförmigkeit sind? Diese Frage ist um so berechtigter, als diese Lebensbedingungen bereits seit langen geologischen Zeiträumen sich unverändert erhalten haben und speziell für die warmen Meeresgebiete wahrscheinlich bis in die ältesten Zeiten des Meereslebens hinein überhaupt nicht wesentliche Änderungen erlitten haben.

Eine räumliche Isolierung ist, von den beiden Polargebieten abgesehen, nur in ganz beschränktem Umfange möglich. So ist das Indo-pazifische Warmwassergebiet von dem Atlantischen Warmwassergebiet durch kalte Ströme an den Südspitzen der sie trennenden Kontinente geschieden. Es ist also von vornherein ausgeschlossen, die Mannigfaltigkeit durch Isolierung und durch Anpassung an verschiedene Existenzbedingungen zu erklären, und damit tritt die Bedeutung der in den Organismen selbst liegenden Faktoren der Formbildung hier ganz besonders in den Vordergrund.

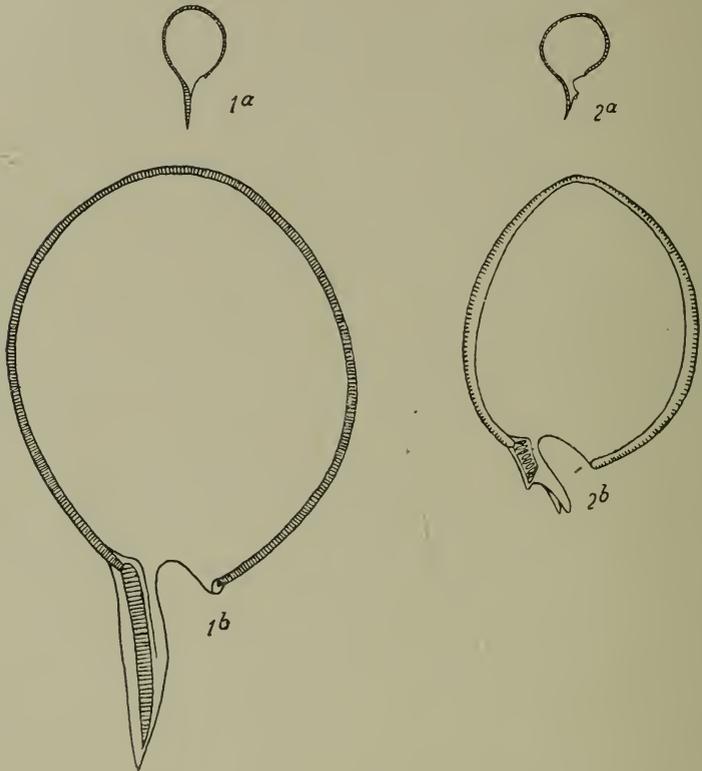
Dadurch bekommt aber das natürliche System der Planktonorganismen ein ganz besonderes Interesse, indem es möglich sein muß, hier reiner als bei irgendwelchen andern Lebewesen aus demselben abzulesen, welche Bedürfnisse ausschlaggebende Bedeutung für die Herausbildung der verschiedenen Gruppen gehabt haben. Deshalb würde eine Bearbeitung, wie sie RHUMBLER⁸⁸ für die gesamten Foraminiferen durchgeführt hat, sich ganz besonders für die Planktonen empfehlen. Statt ganz abstrakt die Verwandtschaftsverhältnisse der Arten einer Familie oder Klasse festzustellen, untersucht RHUMBLER, welche Bedeutung für das Leben der betreffenden Organismen die Änderungen haben müssen, durch welche die Arten sich auseinander entwickelt haben und findet, daß bei den Foraminiferen eine Festigkeitsauslese die ganze Stammesentwicklung beherrscht. Für einen großen Teil der Radiolarien scheint nach HAECCKER'S³⁷ Arbeiten das gleiche der Fall zu sein, während bei den Appendicularien der Nahrungserwerb ausschlaggebende Bedeutung gehabt hat. Durch eine derartige Behandlung gewinnt die Systematik ein ganz anderes Leben, weil sie uns nun lehren kann, in welcher Weise die Lebensmaschine während der Stammesentwicklung ungeändert wurde und welchen Effekt diese Änderung auf die Leistung der Maschine und infolgedessen auf das Leben des Organismus hatte. Die Arten aber erscheinen dann als Ausdruck der verschiedenen technischen Möglichkeiten, die dem Leben innerhalb jeder einzelnen Gruppe bis jetzt zur Verfügung standen, um unter den einformigen Existenzbedingungen sich möglichst fest zu behaupten.

Bei einer solchen biologischen Betrachtung der systematischen Gruppen fällt nun sofort in die Augen, daß diejenigen Arten, welche die größte Volksstärke besitzen, in vielen Fällen ihrem Baue nach zu den einfachsten Formen gehören, während die morphologisch am meisten differenzierten Arten einen ganz geringen Volksbestand haben. So bildeten

Oithona und *Oncaea* während der Plankton-Expedition über 62% aller Copepoden im Fahrtgebiet⁴³ und unter den Coccolithophoriden⁶⁴ kamen während der Fahrt der Deutschland auf die eine Art: *Pontosphaera huxleyi* nicht weniger als 71% aller Individuen, während die 29 anderen Arten sich auf die übrigen 29% verteilten. Nun besitzt *P. huxleyi* einen ganz primitiven Schalenbau ohne irgendwelche speziellen Schwabanpassungen, während die im Bau der Schale am weitesten differenzierten und mit besonderen Schwebfortsätzen versehenen Arten nicht mehr als 4% der Volksmenge bildeten! Desgleichen ist die im ganzen Warmwassergebiet dominierende Appendicularie: *Oikopleura longicauda* die primitivste Oikopleuraart, die wir kennen. Es müssen also diese einfach gebauten, volksstarken Arten Vorteile über die anderen Arten ihrer Gruppe haben, welche sie der Ausbildung aller komplizierteren Anpassungen vollständig überheben, während jene volksarmen, aber hoch differenzierten Arten solcher Bildungen bedürfen, um sich überhaupt nur existenzfähig zu halten. Am nächsten liegt es, die Ursache solcher Unterschiede in der Vermehrungsstärke der dominierenden Arten zu suchen, doch wissen wir vorläufig nichts darüber.

Ganz abgesehen von den Beziehungen zwischen Organisation und Volkszahl ist aber auch schon die so häufig bei den Planktonten wiederkehrende Erscheinung der absoluten Präponderanz einer einzelnen oder ganz weniger Arten über zahlreiche andre Arten einer natürlichen Gruppe sehr bemerkenswert. HENSEN hat zuerst nachdrücklich hierauf hingewiesen (Das Leben im Ozean, S. 377—378) und auch eine Erklärung dafür zu geben versucht. Er stellt sich vor, daß bei dem hohen Alter des Planktons im Ozean alle Arten, die überhaupt Existenzmöglichkeit haben, innerhalb der Gruppen der Planktonten bereits gebildet seien und somit keine wirklich neuen konkurrenzfähigen Arten mehr entstehen könnten. Die jetzt herrschenden Arten hätten somit sich definitiv ihre Herrschaft in vergangenen Zeiten in der Konkurrenz gegen ausgestorbene Arten erobert. Aber es wäre damit natürlich nicht die Entstehung von Arten überhaupt erloschen; vielmehr wiederholten sich unter bestimmten äußeren Verhältnissen oder aus inneren Ursachen wie bei den Mutationen Artbildungen aus der Vorzeit, die sich dann kürzere oder längere Zeit hielten und wieder schwänden. Solchen Formen würden die volksarmen Arten der Gegenwart entsprechen können. Doch gibt HENSEN diese Hypothese mit allem nötigen Vorbehalt.

Eine letzte Erscheinung, auf die noch hingewiesen werden soll, ist die Größenzunahme so vieler Formen (z. B. Globigerinen, Radiolarien, Siphonophoren, Sagitten, Ostracoden, Copepoden und Cope-laten) mit der Tiefe, von der Fig. 5 zwei gute Beispiele gibt, HÆCKER³⁷ bringt diesen auffälligen Unterschied mit der verschiedenen Dichte des Wassers in den oberflächlichen und tiefen Schichten in



Figur 5.

Vier *Challengeria*-Arten, um den Größenunterschied der Oberflächen- und Tiefenformen zu zeigen (nach Haecker): 1a *Ch. xiphodon* (0–200 m, 136 μ lang) und 1b *Ch. naresii* (900–2700 m, 856 μ lang); 2a *Ch. tridens* (Oberflächenform) und 2b *Ch. thomsoni* (Tiefenform).

Zusammenhang. Es ist aber zu bedenken, daß noch verschiedene andere Faktoren in Betracht kommen können. So fand POPOFF nach RHUMBLER'S⁸⁸ Angabe, daß *Stylonychia mytilus* in Kulturen bei 25° Wärme nur 289 μ groß wurde, bei einer Temperatur von 17–19° C aber schon eine Masse von 532 μ erreichte und bei nur 10° C auf 706 μ anwuchs. Ihr Volumen war also bei einer Erniedrigung der Temperatur um 15° auf mehr als das Doppelte

gewachsen. Die mit der Tiefe abnehmende Temperatur allein würde mithin bereits eine Zunahme der Größe bedingen können, um so mehr als sie gleichzeitig, wie RHUMBLER bemerkt, die generativen Prozesse verlangsamt. Auch zeigt sich ein ähnlicher Unterschied zwischen den Bewohnern polarer Gewässer und tropischer Meeresgebiete. Für die Tiere der nahrungsarmen Tiefen könnte endlich auch die bedeutendere Größenentwicklung eine notwendige Forderung des Nahrungserwerbes sein, indem nur solche Formen, die ein relativ großes Gebiet ausnutzen können, imstande sind, sich hier zu ernähren. Man müßte dann annehmen, daß die Jugendformen in den nahrungsreichen oberen Schichten lebten, und erst später in die Tiefe hinabgingen.

Um die großen und bedauernswerten Lücken zu beseitigen, die in der Erforschung des Gestaltungsproblems sich noch finden und ein Verständnis des biologischen Geschehens in der Hydrosphäre hemmen, erscheint es vor allem wünschenswert, daß weit mehr als bisher bei den Arbeiten über Planktonformen das Leben der Organismen in ihrer natürlichen Umgebung und in Gefangenschaft durch Beobachtung, Experiment und Kulturen erforscht wird. ALLEN & NELSON¹ haben gezeigt, daß auch Planktonpflanzen des Meeres der Kultur erfolgreich unterworfen werden können, und wenn es CHUN 1886 gelang²⁰, die zarten Ctenophorenlarven 4—5 Wochen am Leben zu erhalten, und sogar auch ihre ganze postembryonale Entwicklung im Aquarium durchlaufen zu lassen, so müssen wir mit unseren jetzt weit vollkommeneren Hilfsmitteln viel weiter kommen und auch bei anderen marinen Planktontieren Züchtungs- und Kulturerfolge gewinnen können. Vor allem aber ist bei den Expeditionen auf dem Ozean ganz besonderer Wert auf die Beobachtung lebender makroskopischer und mikroskopischer Planktonten zu legen; das Sammeln konservierter Fänge muß notwendig eingeschränkt oder Nichtforschern anvertraut werden; dann wird sich auch von selbst ergeben, daß das Schiff nicht von Station zu Station eilt, sondern daß je nach dem Ergebnis der Beobachtungen in einem Meeresgebiete längere Zeit, eventuell 8 Tage und länger Halt gemacht und intensiv biologisch gearbeitet wird. Es wird dann auch bei der Bearbeitung der Planktonorganismen das Gestaltungsproblem in seiner biologischen Bedeutung voll gewürdigt werden und, wie es bereits jetzt bei der Besprechung der morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Ergebnisse stets zu geschehen pflegt, auch diese biologische Seite der Forschung in zu-

sammenhängender und möglichst erschöpfender Weise berücksichtigt werden. Es handelt sich hier nicht um eine Herabsetzung der Bedeutung der übrigen Zweige der botanischen und zoologischen Wissenschaft, sondern vielmehr um eine wesentliche Erhöhung ihres Wertes durch eine innige Verknüpfung mit dem lebendigen Organismus und seinen Lebensansprüchen.

III. Das Bevölkerungsproblem.

Wenn wir die Art und Weise betrachten, wie die Planktonten das freie Wasser bevölkern, so kommen vor allem drei Gesichtspunkte in Betracht. Einmal können wir prüfen, wie weit eine jede Art oder Organismengruppe in demselben verbreitet ist, dann aber, in welcher Volksstärke sie innerhalb dieses Verbreitungsgebietes auftritt und endlich wie die Zusammensetzung des Gesamtplanktons nach Zeit und Raum sich gestaltet. In allen drei Fällen handelt es sich zunächst um eine einfache Feststellung von Tatsachen; wir werden aber erst dann von einem wissenschaftlichen Erfolge unserer Untersuchungen sprechen können, wenn es uns gelingt, Gesetzmäßigkeiten in diesen Tatsachen nachzuweisen, und das Ziel muß sein, noch hierüber hinaus ein Verstehen dieser gesetzmäßigen Erscheinungen zu erreichen. Wir würden also 1. die Verbreitung der Planktonten, 2. den Wechsel ihrer Bevölkerungsdichte und 3. die Struktur des Planktons als Lebensgemeinschaft zu untersuchen haben.

1. Im großen und ganzen ist die Verbreitung der Planktonten im Meere sehr einfach, viel einfacher als die Verbreitung der Bodentiere und vor allem der Landorganismen.

Über die allgemeinen Grundzüge der Verbreitung der Planktonorganismen des Meeres sind wir daher dank den ausgezeichneten Arbeiten der großen Expeditionen und zahlreicher Forscher gegenwärtig einigermaßen unterrichtet. Nur wenige große Planktontypen lassen sich unterscheiden, es sind im ganzen 6, von denen je 2 als Gegensätze zusammengehören:

1. das Plankton der Flachsee und der Hochsee,
2. das Plankton der produktiven oberen und der unproduktiven tieferen Wasserschichten,
3. das Plankton des warmen und des kalten Wassers.

Alle diese Gebiete haben ihre charakteristische Planktonwelt und im allgemeinen fällt es keineswegs

schwer, im einzelnen Falle genau die Grenze zu bezeichnen, wo das Küstenplankton dem der Hochsee weicht, das Warmwasserplankton aufhört und das des kalten Wassers beginnt, und wo das eigentliche Tiefseep plankton auftritt. Zum großen Teil hängt das deutlich mit bestimmten hydrographischen Verhältnissen zusammen. So hat schon STUDER⁹⁵ bemerkt, daß das tropische Plankton an eine Mindesttemperatur von 20° C gebunden erscheint; die Planktonexpedition konnte das nur bestätigen und auch auf der Reise der Deutschland fiel der Wechsel im Plankton auf der Nord- wie auf der Südhemisphäre mit dieser Temperaturgrenze zusammen. Das betrifft aber nur den Gesamtcharakter des Planktons; sobald man die Verbreitung einzelner Familien oder Arten untersucht, ändert sich das Bild vollständig und man findet Warmwasserarten bis weit in die polaren Gebiete hinein, nördlich von Spitzbergen und am südlichen Polarkreise im besten Ernährungszustande und mit gut entwickelten Keimdrüsen bei Wassertemperaturen, die nur wenige Grad über dem Gefrierpunkte oder sogar mehr als 1° unter demselben liegen. Ganz das gleiche gilt von der Abgrenzung des Küstenplanktons und des Planktons der Hochsee; auf den Bermuden fand die Planktonexpedition auf kleinstem Raume beide Typen scharf getrennt: im Hafen von Georgstown ein ausgesprochenes Küstenplankton, außerhalb desselben das reine tropische Hochseep plankton. Vor dem westlichen Ausgange des Englischen Kanals aber gehen die Küstendiatomeen zu bestimmten Jahreszeiten weit auf die Hochsee hinaus und HENSEN vermochte⁴³ den Einfluß des Amazonen- und Tocantinstromes durch das Vorkommen der litoralen *Biddulphia mobiliensis* bis in die Gegend der Azoren wahrscheinlich zu machen¹⁾. Endlich liegt im allgemeinen die

¹⁾ Die Zahlen sind sehr interessant, ich gebe sie daher hier wieder; sie gelten für eine Meeresfläche von etwa 0,1 qm. Eine Berechnung der Dichte ist leider unmöglich, da die vertikale Verbreitung nicht festgestellt wurde und diese Diatomeen wohl nur in den ganz oberflächlichen Wasserschichten geschwebt haben werden. Beigefügt habe ich die Länge der Entfernung vom Tocantin in der Fahrtlinie des Schiffes. Alle Zahlen sind abgerundet:

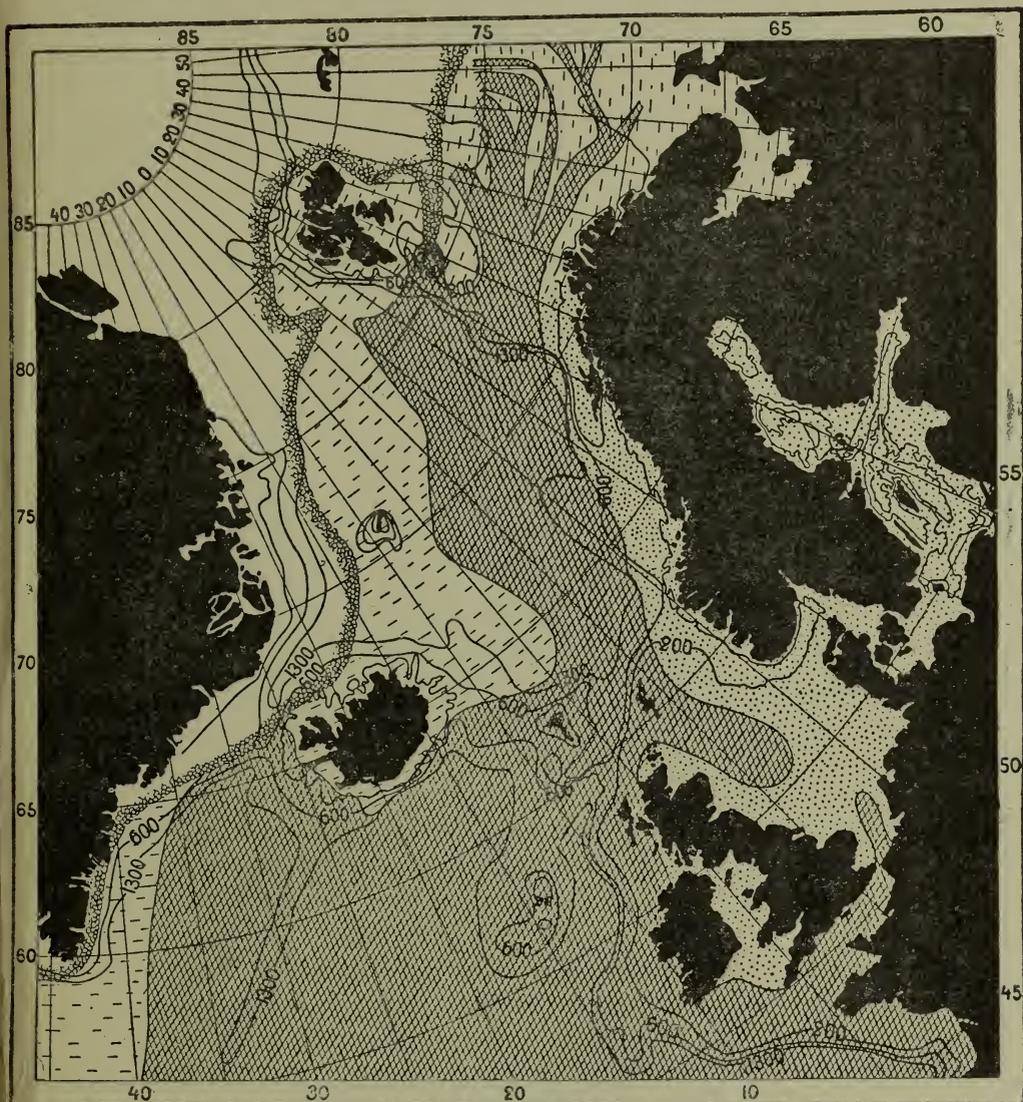
Datum 1889	24. IX.	8. X.	9. X.	11. X.	12. X.	13. X.	16. X.	18. X.	19. X.
Individuenzahl i. Fang.....	3 100 000	120 000	2700	1700	500	250	200	100	90
Länge der Weg- strecke vom To- cantin ab, in km	—	75	200	1000	1400	1800	2800	3500	4200

obere Grenze des typischen Tiefsee-Planktons mit seinen tief roten Crustaceen und schwarzen Fischen zwischen 300 und 500 m, in Gebieten starker vertikaler Wassermischung findet man aber diese Formen in weit höheren Schichten und selbst unmittelbar an der Oberfläche.

Doch beteiligen sich an diesem Vordringen über die normalen Grenzen des eigentlichen Wohngebietes hinaus stets nur bestimmte Formen, die eben widerstandsfähiger sind als ihre Wohngenossen, so daß sich geradezu eine Stufenfolge von Arten jeder Planktongemeinschaft aufstellen läßt, die mit empfindlichsten Arten beginnt und mit den widerstandsfähigsten Arten endet. So sind von den etwa 40 Warmwasser-Appendicularien rund 25 auch im Mittelmeer (etwa 40° n. Br.) gefunden, aber nur 6 gehen auf europäischer Seite bis zum 60. Breitengrade und in die Nordsee empor (*Oikopleura longicauda*, *fusiformis*, *dioica* und *parva*; *Fritillaria venusta*; *Appendicularia sicula*) und nur eine einzige derselben ist noch nördlich Spitzbergen unter etwa 80° Breite gefunden. Dieses weite Vordringen nach den Polen zu erklärt sich aus den Strömungsverhältnissen, die diesen Teil des Ozeans charakterisieren und in dem Verlaufe des Golfstromes zum Ausdruck kommen. Da das warme und salzreiche Wasser dieses mächtigen Stromes im Norden in die Tiefe sinkt und von kaltem und salzarmem Wasser überlagert wird, finden sich auch die Warmwasser-Appendicularien hier in Tiefen von mehr als 200 m, und nur Arten, die sowohl die extreme Abkühlung wie diesen Wechsel der Tiefenlage ertragen, können den weiten und viele Monate dauernden Transport aushalten. Daher ist es auch verständlich, daß *Oikopleura parva*, die bis in das Polarmeer vordringt, eine Art ist, die auch in ihrer Heimat die Tiefe bevorzugt. Auf der Südhemisphäre muß vom Indischen Ozean aus Warmwasser polwärts strömen; denn auch hier treten nahe dem Polarkreise, wie die Deutsche Südpolarexpedition nachwies¹⁾, im Tiefenwasser Warmwasser-Pteropoden, -Salpen und -Copelaten auf, während die darüber liegenden Wasserschichten nur antarktische Planktonten beherbergen. Auch hier finden wir *Fritillaria venusta* und *Oikopleura parva* wieder, die auch im Norden sich so

¹⁾ MEISENHEIMER, Die Pteropoden der Deutschen Südpolar-Expedition, 1906. — APSTEIN, Die Salpen der Deutschen Südpolar-Expedition, 1906; beide Arbeiten in: Deutsche Südpolar-Expedition, Bd. IX, Zoologie Bd. 1. — LOHMANN, Über einige faunistische Ergebnisse der Deutschen Südpolar-Expedition, Schriften Naturwiss. Verein, Schleswig-Holstein, Bd. XIV, 1908.

widerstandsfähig erwiesen; dazu kommen aber vier andere Arten des Warmwassergebietes, die auf unserer Hemisphäre weit empfindlicher zu sein scheinen (*Fritillaria formica*, *haplostoma*, *gracilis*



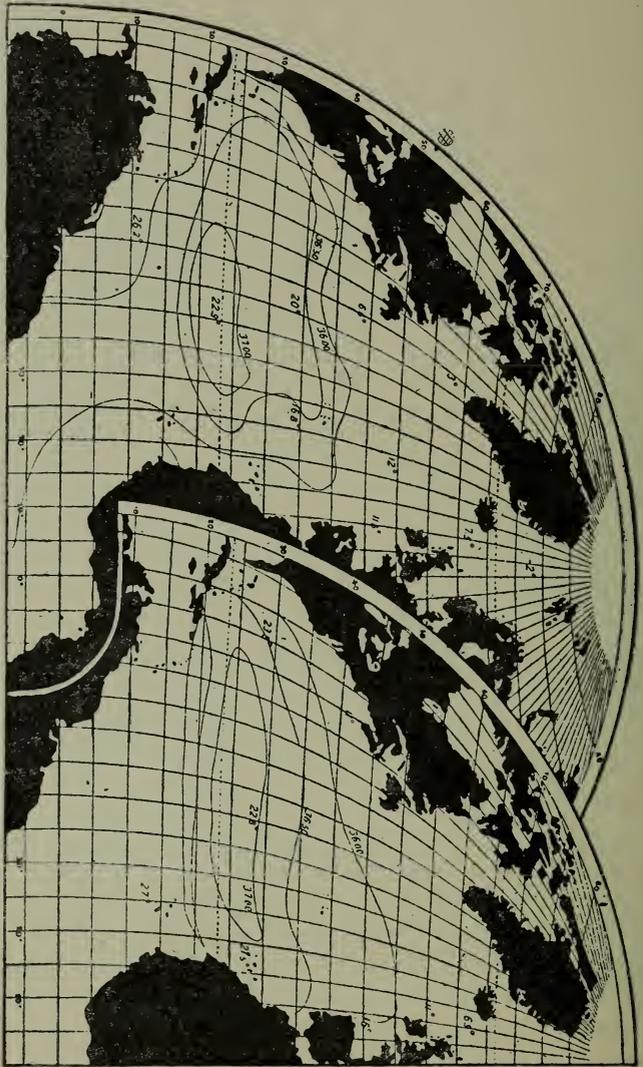
Oberflächenkarte August 1896

Atlantisches Wasser
 Arktisches Wasser
 Küsten- und Bankwasser

Figur 6.

Verbreitung des Küsten-, Arktischen und Atlantischen Wassers in den nordeuropäischen Meeren im Sommer 1896. Außer der Wasserbeschaffenheit sind auch die Tiefenlinien eingetragen. Nach Pettersson, Rapports et Procès-Verbaux d. Cons. Perm. Internat. p. l'explorat. d. l. mer, vol. III, p. IV, 1905.

und *Stegosoma pellucidum*) und sehr deutlich auf eine zunächst nur physiologische Differenzierung der nordischen und südlichen Warmwasserarten hinweisen. Würde dieselbe in morphologischen Eigentümlichkeiten zum Ausdruck kommen, so hätten wir hier



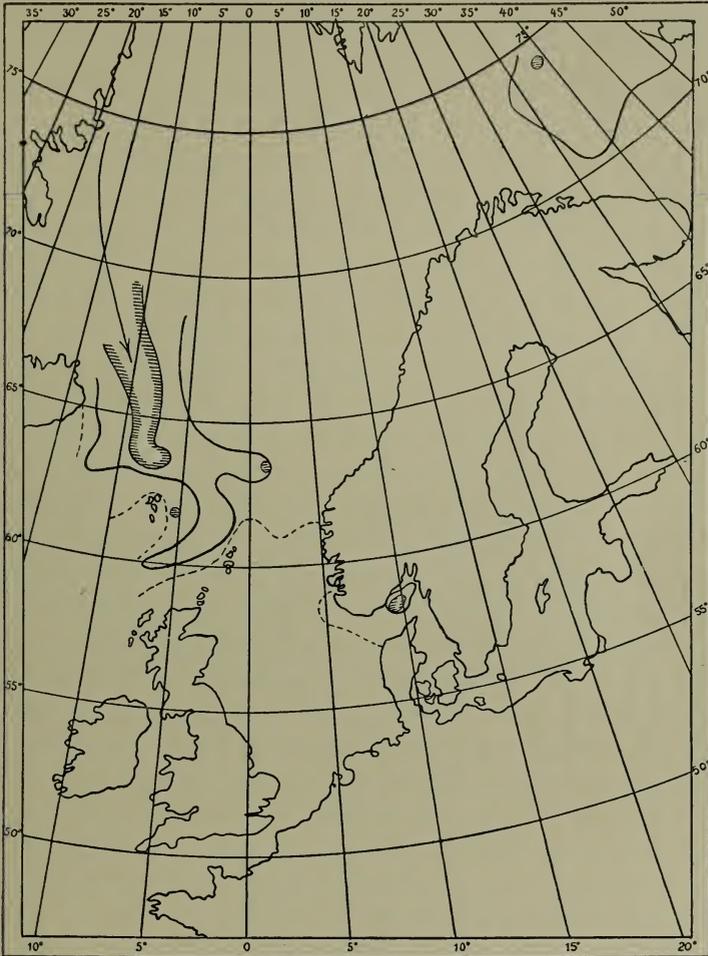
Figur 7.

Nordgrenze des 36^{0/1000} Salzgehalt aufweisenden Wassers der Golfstrom-Zirkulation im März (links) und im November (rechts) 1890. Nach Petersson, Rapports et Procès-Verbaux d. Cons. Penn. Internat. p l'explorat. d. l. mer., vol. III, p. 10, 1905.

die Ausbildung besonderer Varietäten für die Warmwasserarten der Nord- und der Südhemisphäre vor uns, die ein Verständnis dafür bringen könnten, wie von dem über das ganze Weltmeer verbreiteten einheitlichen Warmwasserplankton doch an der Süd- und

Nordgrenze ganz verschiedene Arten der Mischgebiete und schließlich der Polargebiete ihren Ursprung nehmen können.

Durch die Wasserbewegungen werden also Planktonten unter Umständen weit aus ihrer eigentlichen Heimat fortgeführt und

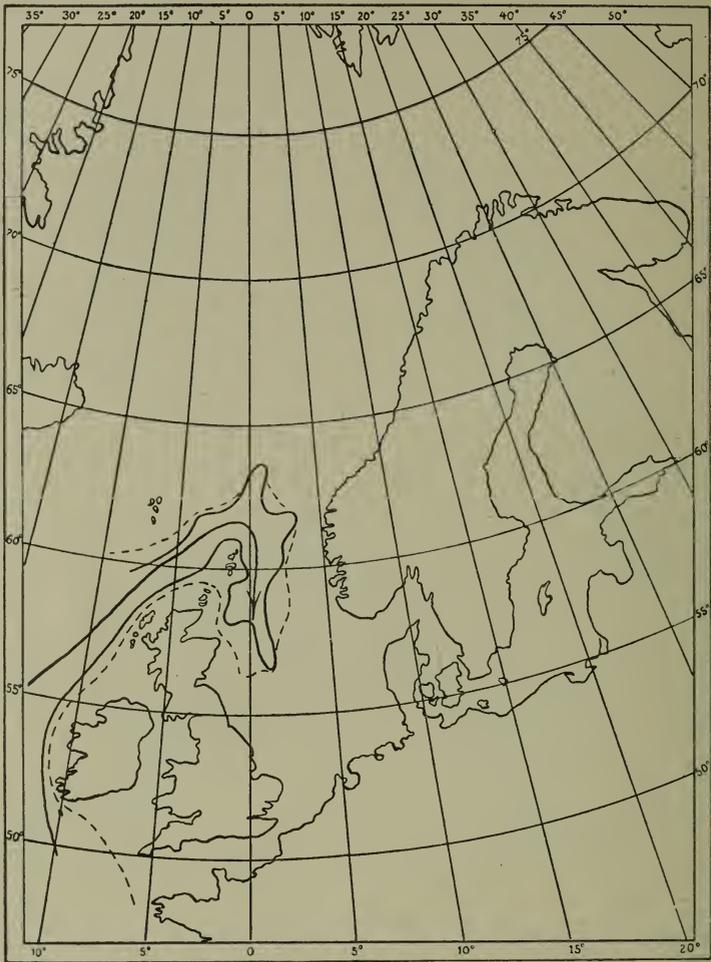


Figur 8.

Verbreitung von *Calanus hyperboreus* nach den Ergebnissen der internationalen Erforschung der nördlichen Meere. --- Äußerste Grenze des Verbreitungsgebietes; — Gebiet, in dem die Art als „häufig“ vorkommend bezeichnet wird; ▨▨▨▨ Gebiet, in dem die Art als „sehr häufig“ vorkommend bezeichnet wird; —> Richtung, in der das arktische Wasser sich bewegt (eingezeichnet). — Résumé sur le Plankton 1902—1908, 2^{me} pt. 1911, pl. XI.

unter Plankton versetzt, dessen Heimat ganz anderer Art ist. In Grenzgebieten und vor allem in der Hochsee können dadurch die Verhältnisse außerordentlich kompliziert werden, wie sich bei der

internationalen Erforschung der nordischen Meere mit großer Deutlichkeit gezeigt hat. Figur 6 zeigt die Zusammensetzung des Wassers im August 1896 nach den Untersuchungen PETERSSON's.



Figur 9.

Verbreitung von *Aetideus armatus* nach den Ergebnissen der internationalen Erforschung der nordischen Meere. --- Äußerste Grenze des Verbreitungsgebietes; — Gebiet, in dem die Art in wenigstens 25% der Untersuchungen gefunden wurde; —> Richtung, in der das atlantische Wasser sich bewegt (eingezeichnet). — Résumé sur le Plankton 1902—1908, 2^{me} pt. 1911, pl. XI.

Man sieht die weite Ausbreitung des warmen, salzreichen, atlantischen Wassers der Golftrift, das in zwei Armen (von Norden her und durch den Kanal von Süden aus) in die Nordsee vordringt; die Erfüllung der Ostsee und Nordsee und Irischen See mit Küsten-

wasser, das sich weit an der norwegischen Küste emporzieht; das von Spitzbergen her im Westen nach Island zu sich ausdehnende kalte, salzarme, arktische Wasser, das nach den Faröern zu sich weit östlich vorschiebt. Im Herbst (Oktober) erreicht das atlantische Wasser seine mächtigste Entwicklung, im Frühjahr (März) ist es am schwächsten entwickelt, da, wie Fig. 7 zeigt, die Nordgrenze dieses Wassers im atlantischen Gebiete im Laufe des Jahres eine sehr beträchtliche Verlagerung erleidet und infolgedessen im Herbst am weitesten nach NO. vorgeschoben, im Frühjahr am weitesten nach SW. zurückgewichen ist. Zugleich wächst im Frühjahr die Masse des arktischen Wassers bedeutend an. Diese Verhältnisse bestimmen zunächst die Verbreitung der Planktonformen auf das entscheidendste. Fig. 8 zeigt z. B. die Verbreitung des für das arktische Wasser charakteristischen *Calanus hyperboreus* und Fig. 9 diejenige des dem atlantischen Wasser angehörenden *Aëtidius armatus* nach den von 1902—1908 ausgeführten Untersuchungen. In ähnlicher Weise sind *Phaeocystis poucheti* (Alge), *Cyrtocylis denticulata* (Tintinnus), *Metridia longa* und *Oikopleura vanhoeffeni* an das arktische Wasser, *Halosphaera viridis*, *Coccolithophora pelagica* und *Rhinocalanus nasutus* an das atlantische Wasser gebunden. Wie die Fig. 6 zugleich zeigt, zieht um die Südküste Norwegens eine tiefe Rinne in das Skagerrak hinein; in diese gelangt sowohl arktisches wie atlantisches Wasser und ruft hier eine höchst merkwürdige Mischung von atlantischen und arktischen Formen hervor (z. B. *Sagitta maxima* als arktische, *Salpa fusiformis* als atlantische Art). Je nach der Jahreszeit verschieben sich naturgemäß mit der Ausbreitung beider Wassersorten auch die Verbreitungsgebiete dieser Arten. Im Küstenwasser selbst werden die Verhältnisse aber noch verwickelter. Auf der einen Seite führen der atlantische und der arktische Strom Jahr für Jahr Hochseearten nordöstlich von Schottland in die Nordsee und im Süden in die Irische See und den Kanal hinein, während auf der anderen Seite die Flachsee selbst ihre eigenen Küstenformen produziert. Diese endemischen Planktonformen sind zum Teil leicht von den eingeführten Arten zu unterscheiden, zum Teil ist es aber, jedenfalls bis jetzt, völlig unmöglich, die Fremdlinge von den Eingeborenen zu trennen. In der von Brackwasser erfüllten östlichen Ostsee ist das endemische Plankton, was schon HENSEN 1890³⁹ nachwies, sehr arm, und in hohem Grade auf die stete Zufuhr vom Westen angewiesen; *Limnochlide flos aquae* ist eine Charakterform der Haffe; *Dinobryon pellucidum* und *Bosmina maritima*, ebenso das *Ceratium tripos* der Ostsee haben ihre Heimat

in der Ostsee und werden nur durch den ausgehenden Strom in die Nachbargebiete verschleppt. *Temora longicornis* ist ferner ein typischer Küsten-Copepod des ganzen Gebietes und bei einer Reihe anderer Arten ist eine Varietätenbildung eingetreten, indem eine Küstenvarietät zur Ausbildung gekommen ist (z. B. bei *Cyrtocylis denticulata*). In anderen Fällen aber können wir nur feststellen, daß Arten, die der atlantische oder arktische Strom Jahr für Jahr in die Flachsee hineinführt, wie z. B. die Kaltwasserarten *Fritillaria borealis f. typica* oder *Pseudocalanus elongatus* und zahlreiche atlantische Arten wie *Ceratium furca, fusus, tripos, Acartia clausi, longiremis* und *Paracalanus parvus*, in der Flachsee an einzelnen Stellen oder allgemein das ganze Jahr hindurch vorkommen und z. T. wie viele der genannten Copepoden sogar in weit größerer Menge, oft schwarmweise, auftreten als im Ozean. Hier müssen wir also annehmen, daß ein Teil der Individuen wirklich einheimisch ist, ein anderer Teil aber der jährlichen Zufuhr entstammt. Da die letztere in ganz bestimmter Weise mit der Jahreszeit schwankt, kann das jahreszeitliche Verhalten der Volkszahl dieser Arten uns Anhaltspunkte über den Anteil der Fremdenzufuhr geben, und es lassen sich alle Übergänge nachweisen von Arten, die ganz unabhängig erscheinen, bis zu Arten, deren Zahl zur Zeit der stärksten Zufuhr des betreffenden Wassers kulminiert, von da ab aber immer mehr abnimmt und schließlich auf ein Minimum hinabgeht. Schwindet die Zahl zu einer Zeit, in der die Zufuhr des Wassers minimal ist, ganz, wie bei allen Salpen des Gebietes, so ist die Art überhaupt nicht in der Flachsee einheimisch, sondern nur ein Gast im Gebiet. Und hier ist dann wieder die Verbreitung, die der Fremdling zur Zeit der maximalen Zufuhr erreicht, eine von Art zu Art und auch in den einzelnen Jahren sehr wechselnde.

Es gehört ohne allen Zweifel zu den schwierigsten Aufgaben, die der Planktonforschung gestellt sind, die Bevölkerung eines hydrographisch und biologisch so komplizierten Gebietes, wie das der internationalen Untersuchung der nordischen Meere, zu erforschen. Das Süßwasser bietet weit einfachere Verhältnisse, und am lohnendsten ist das Gebiet der Hochsee, weil sich hier, bei der Einfachheit und Konstanz der Verhältnisse, mit relativ sehr wenig Untersuchungen allgemein gültige und bedeutsame Ergebnisse in kurzer Zeit erreichen lassen. Wäre daher nicht das Hauptziel der internationalen Erforschung die Förderung der Fischerei durch die Anbahnung einer rationellen Bewirtschaftung der Fanggebiete, so wäre als Ausgangs-

punkt einer Erforschung des Planktons der Ozean geeigneter gewesen, wozu durch die Planktonexpedition bereits ein bedeutsamer Anfang gemacht war. Auf der anderen Seite werden diese Untersuchungen der Küstenmeere eine vorzügliche Vorschule für die Hochseeforschung bilden.

Bei dieser kommt allerdings die Erforschung der Tiefsee als neues Gebiet hinzu. Hier sind nun zwar die methodischen Schwierigkeiten erheblich größer als in der Flachsee, die Verbreitungsverhältnisse aber in horizontaler Hinsicht sehr viel einfacher. Ich begnüge mich damit, hier nur CHUN's Worte mitzuteilen, in denen er das Ergebnis der Valdivia-Expedition über die geographische Verbreitung des Tiefseep planktons zusammenfaßt²⁴ (p. 524/525): „Als ein wertvolles Ergebnis unserer Expedition können wir in erster Linie den Nachweis bezeichnen, daß entschieden die pelagische Tiefenfauna in allen Meeresgebieten einen außerordentlich gleichmäßigen Charakter zur Schau trägt. Wir haben einen so auffällig großen Bruchteil der pelagischen Tiefenfische in identischen Formen sowohl im atlantischen wie im antarktischen und indischen Meere erbeutet, daß man schwerlich den Versuch machen wird, die pelagische Tiefenfauna in einzelne tiergeographische Regionen zu gliedern. Was für die Fische gilt, trifft ebenso für die Cephalopoden, Crustaceen, Sagitten, Medusen und sonstigen charakteristischen pelagischen Tiefenformen zu. Wir verzichten darauf, dies an einzelnen Beispielen zu belegen, und versichern, daß solche sich überreichlich darbieten. Wenn manche der interessantesten pelagischen Tiefenformen nur in einem der genannten Gebiete zur Beobachtung gelangten, so liegt dies wesentlich daran, daß es sich um seltene Organismen handelt, die überhaupt nur in wenigen Exemplaren in unsere Vertikalnetze gerieten.“

Über die vertikale Verteilung der Planktonen mögen noch kurz einige Bemerkungen gemacht werden. Eine Gliederung des Wohngebietes in Tiefenzonen ist vielfach ausgeführt worden, sowohl für das Gesamtplankton wie für die einzelnen Organismengruppen. Beides läßt sich nur empirisch durchführen und ist vor allem deshalb so schwierig, weil die Verteilung nicht nur geographisch, sondern ganz besonders auch zeitlich erheblichem Wechsel unterworfen ist. STEUER⁹⁴ hat diese Verhältnisse in seiner Planktonkunde ausführlich behandelt, so daß ich darauf verweisen kann. Allgemein gültig dürfte nur sein, daß man überall eine produktive Zone mit Pflanzenwuchs von einer unproduktiven pflanzenlosen Region unterscheiden muß und die erste, deren untere Grenze etwa bei 400 m liegt, nach

den Befunden der Valdivia-Expedition in eine Zone der Lichtflora (0—60 oder 80 m Tiefe) und der Dämmerflora (60 oder 80—400 m) zu trennen ist. Unter den Planktonten wird man ferner solche Arten zu unterscheiden haben, die nur eine untere Verbreitungsgrenze, nur eine obere Grenze oder beide Grenzen zugleich haben. Noch weniger als bei der horizontalen Verbreitung wird man hier ohne quantitative Feststellungen zu klaren, einwandfreien Ergebnissen kommen, da es natürlich in erster Linie notwendig ist, die Zone festzustellen, in der die betreffende Form am besten gedeiht, sich fortpflanzt und ihre Entwicklung durchmacht. Erschwert wird diese Untersuchung noch dadurch, daß manche Formen jahreszeitliche oder tägliche Wanderungen in vertikaler Richtung ausführen, die zum großen Teil in der Verteilung der Nahrung begründet sein werden, zum Teil aber mit der Entwicklung und der Vermehrung der Art zusammenhängen. Dazu kommen dann noch die hydrographisch bedingten passiven vertikalen Verschiebungen, die z. B. bei dem Zusammentreffen verschiedener Strömungen das Auftreten echter Tiefseeorganismen an der Oberfläche bedingen können. Nutritive, ontogenetische, generative und hydrographische Verschiebungen des Wohngebietes sind also zu berücksichtigen und dabei ist vor allem festzustellen, wie groß der Weg ist, den eine Art in vertikaler Richtung auf- oder niedersteigend überhaupt zurückzulegen imstande ist. Ohne solchen Maßstab kann man nicht beliebigen Planktonten tägliche Wanderungen von hundert Metern oder mehr zuschreiben. Es ist ferner die mechanische Wirkung, die der Wechsel der Wasserdichte, als eine Folge von Temperatur- und Salzgehalt-differenzen, auf solche passive und aktive Bewegungen hat, experimentell festzustellen, wie das zuerst APSTEIN⁴ versucht hat. Heliotropismus kann bei solchen Wanderungen natürlich eine Rolle spielen; er kann aber nie das biologisch ausschlaggebende Moment derselben sein, sondern vermag stets nur das Mittel abzugeben, um den betreffenden Organismen für ihre Ernährung oder Entwicklung notwendige Wanderungen zu ermöglichen. Mit dem Nachweis des Heliotropismus ist also noch keineswegs eine Erklärung der betreffenden Wanderung gegeben.

Auf die übrigen, wichtigen Ergebnisse der geographischen Verbreitung der Planktonorganismen näher einzugehen, scheint mir bei der Fülle des Stoffes, der notwendig besprochen werden muß, nicht nötig, da diese vielfach in zusammenfassender Weise ausgezeichnete Behandlung erfahren haben. Ich verweise hier nur auf die referierende

Besprechung derselben in STEUERS⁹⁴ Handbuch sowie auf die Arbeiten ORTMANN⁷⁶, CHUNS²³, KÜKENTHALS⁵⁷, MEINHEIMERS⁶⁸ u. a.

2. Sobald wir darangehen, das Verhalten der Bevölkerungsdichte zu untersuchen, tritt uns die Bedeutung der Vermehrungsschnelligkeit entgegen. Bei allen einzelligen Planktonen geschieht die Vermehrung im einfachsten Falle durch Teilung und es kann auf diese Weise in sehr kurzer Zeit eine gewaltige Zahl von Individuen entstehen, sobald die Vernichtung der neugebildeten Individuen minimal ist. Wäre die letztere gleich Null, was natürlich in der Natur nie vorkommen kann, so würde eine einzige Zelle bereits nach 10 Generationen 1000 Zellen, nach 20 Generationen 1 Million (1000^2) nach 30 Generationen 1 Milliarde (1000^3) Tochterzellen und so weiter von 10 zu 10 Generationen eine um 1 höhere Potenz von 1000 Zellen gebildet haben. Es hängt also, wenn wir zunächst von der Vernichtungshöhe oder dem Necrotococcus absehen, völlig von der Lebensdauer der einzelnen Generationen ab, in welcher Zeit die Volkszahl zu dieser rapiden Höhe anwächst. Für Bakterien hat FISCHER³¹ durchschnittlich jede $\frac{1}{2}$ Stunde eine Teilung beobachtet, für die farblose *Nitzschia putrida* BENECKE fand RICHTER⁸⁹ eine Teilungsgeschwindigkeit von 5 Stunden und bei einer mehrere Jahre fortgesetzten Kultur von *Paramaecium*¹⁰³ fand im Durchschnitt alle 15 Stunden eine Teilung statt. Nach Ablauf von 24 Stunden würde also eine Bakterie 48 Generationen oder über 1 Billion Zellen gebildet haben können, während die Diatomee nicht ganz 5 und das Infusor nur $1\frac{1}{2}$ Generationen erzeugt haben würde. An Stelle einer Zelle würden nach 24 Stunden also rund 1000 Billionen Bakterien resp. 16 Diatomeen und 2 Paramaecien getreten sein. Das heißt, irgendeine beliebige Volkszahl würde sich bei Ausschluß jeder Vernichtung im Laufe eines Tages um das ebenso Vielfache zu vermehren vermögen. Für die einzelligen Pflanzen des Planktons ist die Vermehrungsschnelligkeit durch Teilung sicher eine erheblich geringere als bei der saprophytischen benthonischen Nitschia. WHIPPLE¹⁰¹ stellte durch Kulturen von *Synedra* fest, daß ihre Teilungen in 13,4 aber auch erst in 30,5 Stunden einander folgten, und für *Ceratium* fand GRAN³⁴ bei Christiania durch Untersuchung der Planktonfänge eine maximale Geschwindigkeit von $2\frac{1}{2}$ Tagen (*Cerat. furca*). Im allgemeinen kann man nach den Feststellungen von HENSEN, APSTEIN, LOHMANN und KARSTEN 1—4 Tage Zwischenraum zwischen 2 Zellteilungen bei den Planktonalgen annehmen, muß sich aber stets bewußt bleiben, daß die Teilungsgeschwindigkeit nicht nur von der Belichtung und der Bewegung des Wassers⁵¹, sondern vor

allem auch von dem biologischen Zustande der Art sehr abhängig ist. Zu Beginn und Ende einer Wucherungszeit ist sie sehr niedrig, während der Höhe derselben erreicht sie ihr Maximum¹⁾. Kann schon hierdurch die Volkszahl in wenigen Tagen verdoppelt werden, so ermöglichen andere Vermehrungsvorgänge eine noch viel schnellere Vermehrung. Vor allem kommen hier die Schwärmerbildungen in Betracht, aber wie APSTEIN² bei *Ceratium tripos* nachweisen konnte, vermag auch ein Knospungsvorgang in einer einzigen Nacht die Zahl auf das Fünffache zu steigern! Natürlich sind in allen diesen Fällen die Tochterindividuen um ein Vielfaches kleiner als das Mutterindividuum, während bei der einfachen Teilung beide Teilungsprodukte gleiche Größe besitzen. Der Vermehrungsfuß, wie HENSEN die Zahl genannt hat, welche angibt, wie hoch die Nachkommenschaft eines Individuums nach Ablauf von 24 Stunden sich stellt, ist also von außerordentlicher Bedeutung für jeden Organismus, sowohl wenn es sich darum handelt, Verluste auszugleichen und die Vernichtung durch Feinde oder anorganische Schädigungen zu ertragen, als auch wenn besonders günstige Existenzbedingungen auszunutzen sind und die Volkszahl möglichst hoch gesteigert werden muß.

Bei den Gewebstieren liegen die Verhältnisse bedeutend komplizierter. Das wesentlichste Merkmal dieser Tiere ist ja offenbar darin gegeben, daß durch den Zusammenschluß zahlreicher Zellgenerationen zu einem Individuum höherer Ordnung und eine weitgehende Arbeitsteilung unter den einzelnen Zellkomplexen die Lebensdauer verlängert und die Arbeitsleistung erhöht wird. Während uns bei den Protisten stets nur eine Zellgeneration sichtbar wird, treten uns in jedem Gewebsorganismus zahlreiche Zellgenerationen entgegen. Doch überschätzt man die Zahl dieser Generationen entschieden im allgemeinen bedeutend, da schon nach 50 Generationen 1 Zelle 1000 Billionen Tochterzellen erzeugt hat, eine Zahl, die diejenige aller roten Blutkörperchen des erwachsenen Menschen um das 50fache übertrifft. Es ist daher möglich, in kurzer Zeit gewaltige Zellmassen zu produzieren; jedoch scheint bei fortgesetzter ungeschlechtlicher Teilung, wie sie hier erfordert wird, allmählich ein Altern der Zellen einzutreten, und so eine Grenze gesetzt zu werden. Diese Grenze liegt aber so hoch, daß sie in Wirklichkeit bei den wirbellosen Planktonten ruhig wird außer acht gelassen

¹⁾ So fand GRAN³⁴ bei *Christiania* bei *Ceratium tripos* im Juli nur $6\frac{1}{2}$ —13% der Zellen, im August aber 13—29% derselben in Teilung, woraus eine durchschnittliche Teilung in 15,5, 8 und 3,5 Tagen zu berechnen wäre.

werden können. Denn es gelang kürzlich WOODRUFF¹⁰³ von *Paramecium* nicht weniger als 2000 Generationen ohne Konjugation zu züchten, wobei keine Degeneration bemerkbar wurde, obwohl die Kultur 41 Monate währte. Sowohl über die Lebensdauer wie über die Zahl der Eier, die von einem Individuum während seines Lebens produziert wird, wissen wir leider nichts Sicheres, und damit fehlen uns auch alle Anhaltspunkte, die Vermehrungsstärke der Gewebstiere zu bestimmen. Hier ist noch alles zu tun. GRAN³³ hat für *Calanus finmarchicus* eine Lebensdauer von 1 Jahr angenommen; HENSEN⁴³ kommt für *Oithona* durch theoretische Erwägungen zu einer Schätzung der Lebensdauer auf höchstens 270 Tage, also $\frac{3}{4}$ Jahr; JURINE⁴³ beobachtete ein geschlechtsreifes Weibchen von *Cyclops quadricornis* 90 Tage, es hat dasselbe also sicher mehr als 100 Tage gelebt. Nur Kulturversuche und sorgfältige Beobachtung der Eiablage können hier weiter führen.

Auf die Lebensdauer der einzelnen Generationen sowohl der Zellen wie der Gewebstiere muß die Temperatur des Wassers von bedeutendem Einfluß sein, indem mit Zunahme der Wärme der Ablauf der Lebensvorgänge beschleunigt und die Lebensdauer verkürzt wird. Nach Untersuchungen VAN 'THOFF'S wird die Ablaufgeschwindigkeit chemischer Reaktionen bei einer Temperatursteigerung um 10° C etwa verdoppelt²⁵, und dasselbe gilt auch für Stoffwechsel- und Entwicklungsvorgänge bei Organismen, solange die Temperaturen des Experiments gewisse Grenzen nicht überschreiten. Wir werden also in den warmen Meeren kurzlebige Formen und zahlreichere Generationen im Laufe eines Jahres zu erwarten haben und derselbe Unterschied wird sich zwischen der Tierwelt der oberflächlichen, warmen und tiefen, kalten Wasserschichten geltend machen müssen. Diese Verhältnisse können in doppelter Hinsicht für die Ausbildung des Planktons in verschiedenen temperierten Gebieten von einschneidender Bedeutung sein: einmal werden im kalten Wasser mehr Generationen gleichzeitig nebeneinander leben und daher die Individuenzahl der einzelnen Arten der Gewebstiere eine relativ große sein, und ferner wird die Bildung neuer Varietäten und Arten im warmen Wasser durch die größere Zahl der in der Zeiteinheit sich folgenden Generationen sehr erleichtert sein, so daß sich hieraus der größere Formenreichtum aller Gruppen und die geringere Individuenzahl der Metazoen in den Tropen ableiten lassen würde. Aber auch die Individuenarmut der Protisten ließe sich daraus erklären, daß dieselben vermöge ihrer schnellen Teilungsfolge die Vernichtung durch Fraß und sonstige

Schädlichkeiten viel leichter ausgleichen können. Wenn z. B. im Norden die Peridineen durchschnittlich nur alle vier Tage sich teilen, in den Tropen dagegen dies schon jeden zweiten Tag tun, so darf dort nie mehr als $\frac{1}{4}$ der vorhandenen Individuen zerstört werden, während hier nahezu die Hälfte vernichtet werden kann. Der eiserne Bestand kann also in den warmen Gebieten viel weiter reduziert werden als in den kühlen Gebieten, und wenn das wirklich geschieht, so muß die Individuenzahl des Kleinplanktons in den Tropen bedeutend geringer sein als in den hohen Breiten, während die Menge der Fresser gleich sein könnte. Ersteres ist sicher der Fall, ob aber das letztere zutrifft, ist schwer zu entscheiden; im allgemeinen sprechen die Beobachtungen mehr dafür, daß diese gleichfalls in den Tropen minder zahlreich sind.

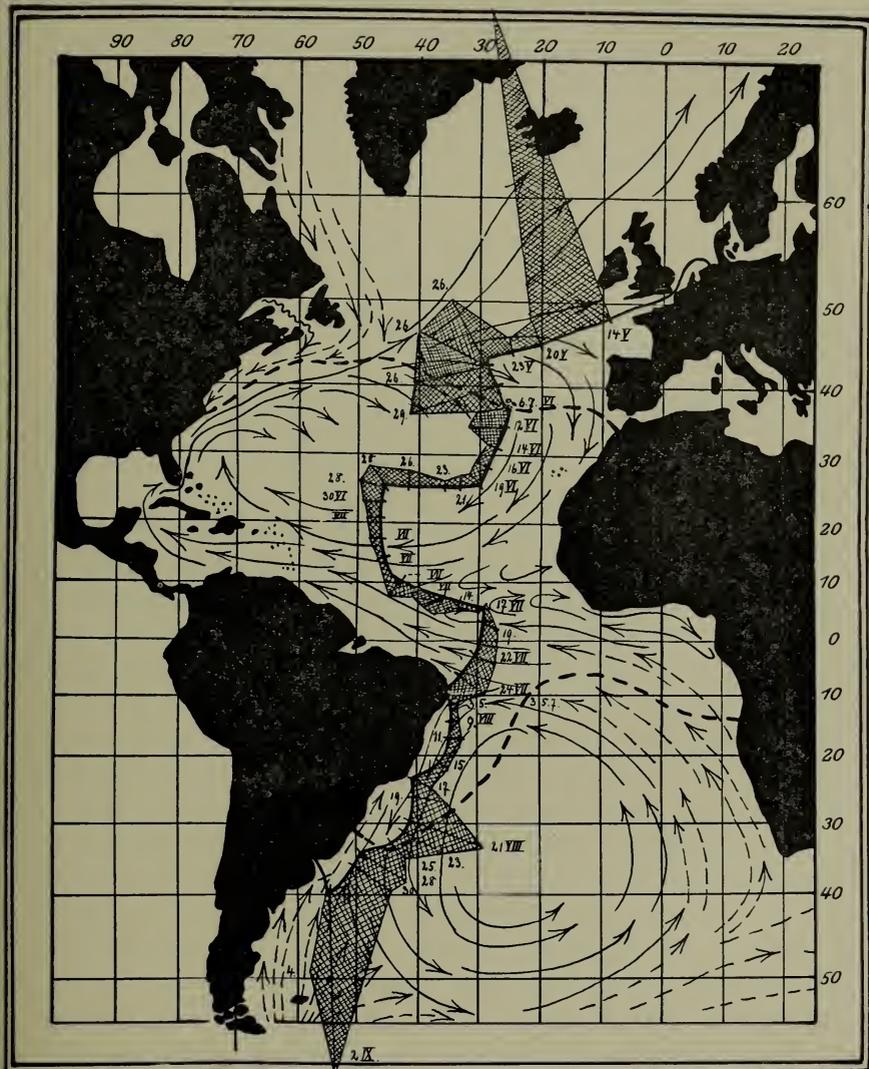
Endlich wird diese Beschleunigung der Entwicklungsvorgänge noch von größter Bedeutung für die Beurteilung der Jahresproduktion an Plankton in verschiedenen Breiten. Natürlich kann die zu irgendeiner Zeit in einem Meeresgebiet nachgewiesene Masse darüber nichts Entscheidendes aussagen. Es kommt vielmehr darauf an, wie oft diese Masse in der Zeiteinheit sich erneuert. Ist der durchschnittlich in $40-50^{\circ}$ n. Br. gefundene Betrag z. B. 5mal so groß wie der zwischen 20° und 0° n. Br. gefundene Betrag, erneuert sich aber jener bei durchschnittlich 15° Temperatur nur n-mal im Jahr, dieser dagegen bei 25° Temperatur 2n-mal in der gleichen Zeit, so würde in Wirklichkeit das Übergewicht des kühlen Gebietes nur 2,5 betragen.

Eine Einsicht in diese Verhältnisse, die sämtlich mit der Vermehrungsschnelligkeit und Lebensdauer zusammenhängen, wäre also von höchstem Interesse, und kann durch planmäßige Untersuchungen, die am leichtesten von festen Stationen aus sich würden anstellen lassen, sicher erreicht werden. Zurzeit fehlt aber noch alles.

Um die gesetzmäßigen Bewegungen, denen die Bevölkerungsdichte des Planktons unterworfen ist, an einigen Beispielen anschaulich darzulegen, sei es mir gestattet, hier etwas von den Ergebnissen der Ausreise der Deutschen Antarktischen Expedition mitzuteilen, die ich im vorigen Jahre auf der Deutschland mitmachte.

Figur 10 zeigt die Fahrtlinie, die den Atlantischen Ozean der Länge nach vom 50° n. Br. bis zum 40° s. Br. durchschnitt; auf jeder der 41 Stationen, an denen zentrifugiert wurde, ist eine Ordinate errichtet, deren Länge der Anzahl von Planktonindividuen proportional ist, die ich in 1 Liter der Wassersäule von 0—200 m

nachwies. Sie bezeichnet also die Bevölkerungsdichte jeder Station und die Kurve, welche durch die lineare Verbindung der Ordinatenendpunkte entsteht, gibt den Wechsel der Volksdichte während der Fahrt an. Man sieht nun sofort, daß zwischen den Azoren (6. bis 7. VI.)



Figur 10.

Bevölkerungsdichte des Planktons im Atlantischen Ozean während der Ausreise der „Deutschland“ 1911. Die Länge der Ordinaten, die auf der Fahrtlinie errichtet sind, entspricht der Anzahl von Planktonen, die in 1 Liter Wasser der Wassersäule von 0–200 m Tiefe mittelst Zentrifugierung nachgewiesen wurde. Die Kurve, die aus der linearen Verbindung der Endpunkte der Ordinaten entsteht, gibt also den Wechsel der Bevölkerungsdichte während der Fahrt an. Es sind durch —> die Warmwasserströme, durch - - -> die Kaltwasserströme eingetragen.

und einem Punkte südlich von Cap Frio (19. VIII.) die Bevölkerung eine sehr ärmliche und gleichmäßige war, während nördlich und südlich dieses Gebietes die Besiedelung gewaltig stieg aber zugleich sehr starken Schwankungen unterworfen war. Diese drei Gebiete entsprechen den Tropen und den kühlen Meeresgebieten und die Grenze der Tropen fällt mit dem Gebiete zusammen, in dem die Temperatur des Wassers an der Oberfläche des Meeres 20° und mehr betrug. Diese Beziehung zur Temperatur tritt noch klarer hervor, wenn man die Durchschnittswerte für Felder von je 10° Br. berechnet, wie folgende kleine Tabelle zeigt:

Bevölkerungsdichte (Zahl für 1 Liter) und Durchschnitts-
temperatur des Wassers in 0 und 50 m Tiefe.

Geogr. Breite	Norden					Süden			
	50-40°	40-30°	30-20°	20-10°	10-0°	0-10°	10-20°	20-30°	30-40°
0 m	14,5°	20,0°	24,5°	25,5°	26,5°	26,0°	24,5°	21,0°	13,5°
50 „	13,5°	17,0°	22,5°	25,5°	26,0°	25,5°	24,5°	20,5°	12,5°
Bevölk.-Dichte	6000	2000	600	500	600	600	500	2000	3000

Doch verwischt sich hier natürlich die Grenze, die in Fig. 10 und während der Fahrt selbst mit großer Schärfe hervortrat, infolge der Zusammenfassung mehrerer Werte zu Durchschnittswerten, und ebenso erscheint der Übergang vom kühlen Gebiet zu den Tropen etwas gemildert. Man sieht hier wie bei allen statistischen Forschungen, daß man stets Einzelbeobachtungen und Durchschnittswerte nebeneinander verwenden muß, und sich nie auf eine dieser beiden Gruppen allein verlassen darf, wenn man sich nicht der Gefahr schiefer Schlüsse aussetzen will. Interessant ist in der Tabelle die außerordentliche Gleichmäßigkeit der Volksdichte in den Tropen (500—600 Ind. in 1 Liter) und die Verschiebung, die das kühle Gebiet mit seiner hohen Besiedelung auf der Südhemisphäre äquatorwärts erfährt durch das direkt nordwärts gerichtete Vordringen des kalten Falklandstromes. Beachtung verdienen ferner die gleichen Werte von 2000 Individuen für die einander entsprechenden Felder von $40-30^{\circ}$ im Norden und $30-20^{\circ}$ im Süden. Das Übergewicht des Nordens zwischen $50-40^{\circ}$ Breite beruht darauf, daß die Expedition hier gerade zu einer Zeit passierte, als die Diatomeen in lebhafter Wucherung begriffen waren, während sie im Süden zwischen $30-40^{\circ}$ Breite eine solche zeitlich beschränkte Wucherung nicht antraf.

Diese stärkere Besiedelung des kühlen Wassers gegenüber den Tropen hat zuerst die Planktonexpedition nachgewiesen und es ist von großem Interesse, zu sehen, wie nahe die vergleichbaren Zahlen beider Expeditionen übereinstimmen. Da die National nur Netze verwandte, können die Protophyten und Protozoen nicht verglichen werden, weil die Werte für sie naturgemäß viel zu niedrig und ungenau sind. Andererseits geben die Zentrifugenwerte von den Metazoen nur die Zahlen der Copepoden in verwendbarer Form. Es wurden nun gefunden in 1 Kubikmeter Wasser aus 0—200 m Tiefe von der:

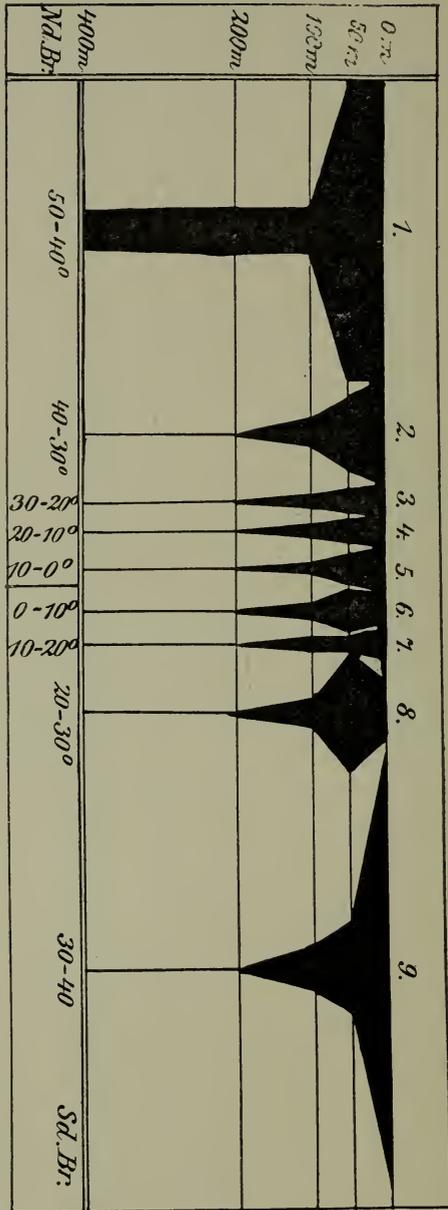
1. Planktonexpedition, VII.—XI. 89: im kühlen Wasser 5800, in den Tropen 3100 Copepoden.
2. Deutschen Antarktischen Expedition, V.—VII. 11: im kühlen Wasser 6000, in den Tropen 2500 Copepoden.

Danach war die Zahl der Copepoden im Norden rund doppelt so hoch wie in den Tropen. Bei dem Übergewicht, das dieser Tiergruppe zahlenmäßig im Ozean allen anderen Metazoen gegenüber zukommt (über 90 % aller Individuen im kalten wie im warmen Wasser!) wird dieser Wert als für die Summe aller Gewebstiere gültig anzunehmen sein.

Viel bedeutender ist das Übergewicht der Pflanzen im kühlen Gebiet, deren Zahl nach den Zentrifugenfängen fünfmal so hoch war als in den Tropen.

Von der Oberfläche des Meeres zur Tiefe nimmt im allgemeinen die Bevölkerungsdichte schnell ab. Jedoch ist das Verhalten derselben entschieden viel komplizierter als man sich bisher vorgestellt hat. Da die Menge der Pflanzen notwendigerweise die Grundlage für das Auftreten aller anderen Planktonten abgibt, sind die Ergebnisse der Zentrifugenfänge von besonderer Wichtigkeit, um so mehr, da sie bisher die einzigen sind, bei denen quantitative Angaben aus einzelnen Tiefen vorliegen und wir also nicht auf Durchschnittswerte allein angewiesen sind. Figur 11 zeigt nun zunächst, wie die Volksdichte in den verschiedenen Zehn-Breiten-grad-Feldern in den verschiedenen Tiefenschichten sich verhält. In sieben Feldern nimmt sie mit der Tiefe stetig ab, in zweien aber (6 und 8) ist sie in 50 m Tiefe am stärksten. Das Maximum liegt also nicht immer in 0 m, sondern schwankt in seiner Lage, wie wir noch weiter unten sehen werden. Unter 200 m Tiefe ist ferner die Volkszahl minimal, nur im ersten Feld bleibt sie noch beträchtlich; das ist aber lediglich bedingt durch die Ruhesporen

der Diatomeen, die hier in die Tiefe sinken. Es sind das also Verhältnisse, die nur vorübergehend auftreten. Die Abnahme der Be-



Figur 11.

Wechsel der Bevölkerungsdichte der Planktonpflanzen im Atlantischen Ozean von 10 zu 10 Breitengraden in den verschiedenen Tiefenzonen (1 mm Breite = 500 Zellen in 1 Liter Wasser der betreffenden Tiefe).

völkerungsdichte in den Tropen tritt für alle Tiefen von 0—200 m sehr deutlich hervor.

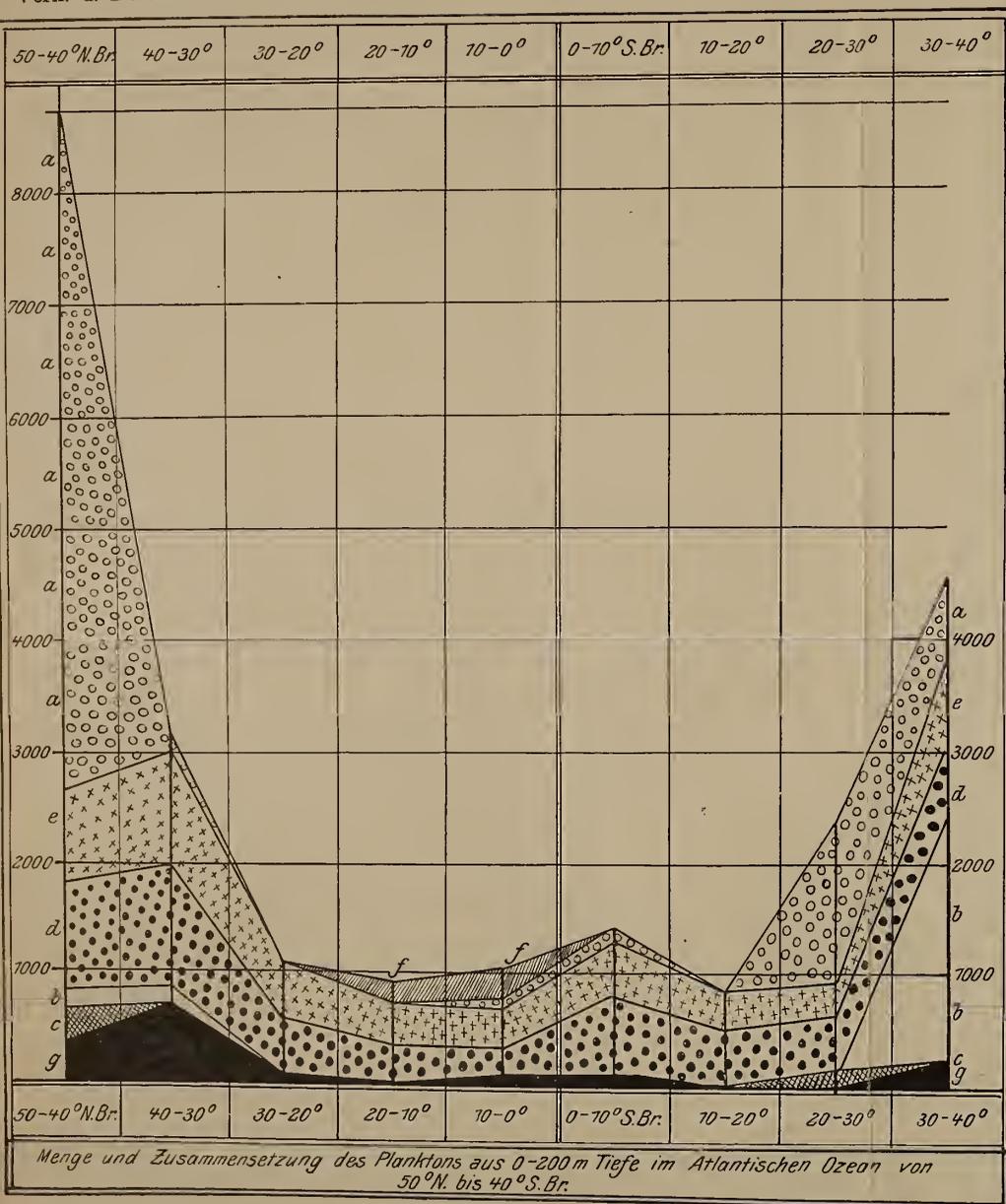
Auf Tafel I ist dann in der Kurve 2 die Bevölkerungsdichte einer einzelnen Art in dem ganzen Gebiete der Fahrtlinie von 50° n. B. bis 40° s. B. in ihrer vertikalen Verbreitung dargestellt. Die Gebiete gleicher Bevölkerungsdichte sind mit Linien umzogen und mit gleichartigen Zeichen ausgefüllt. Links ist Norden, rechts Süden, oben der Meeresspiegel, unten 800 m Tiefe; wo die Bevölkerungszahl unter 100 Zellen im Liter hinunterging, ist die Eintragung fortgelassen. Die weißen Felder bedeuten also nicht, daß hier die Art gefehlt hat, sondern nur, daß sie sehr selten war. Die Art ist die im ganzen Gebiet häufigste Coccolithophoride: *Pontosphaera huxleyi*, die sowohl als Nahrung für Planktontiere wie als Sedimentbildnerin am Meeresboden eine hohe Bedeutung im Meereshaushalte hat.

Man sieht sofort, daß die Linien gleicher Dichte in keiner Weise horizontal verlaufen, wie man das nach den allgemeinen Vorstellungen hätte erwarten sollen und ich auch zu finden erwartet hatte. Vielmehr treten eine Reihe von einander getrennter Maxima auf, um die sich die Gebiete geringerer Dichte konzentrisch lagern. Betrachten wir diese Maxima genauer, so finden wir sie in sehr verschiedenem Grade entwickelt. Am schwächsten ist das vom 26. VI. bis 3. VII., bei dem die Volkszahl unter 1000 im Liter bleibt; ihm schließt sich das im Süd-Äquatorialstrom gelegene Maximum vom 19.—24. VII. an, dessen höchste Dichte 2000 beträgt. Dann folgt die Kulmination vom 17.—25. VIII. mit nahezu 4000 Individuen im Brasilstrom und diejenige vom 23. V. bis 7. VI. in der Umgebung der Azoren, bei der die Volkszahl bereits 5000 Zellen überschritt. Den Höhepunkt bezeichnen die südlichsten und nördlichsten Stationen vom 30. VIII. bis 4. IX. im Falklandstrom und vom 14. V. vor dem englischen Kanal mit einer maximalen Volkszahl von 11500 resp. 6300 Individuen im Liter. Die Grenze zwischen dem nordatlantischen und südatlantischen Stromgebiet, die nicht mit dem Äquator zusammenfällt, liegt zwischen dem 17. und 19. VII.; jede Hemisphäre hat also drei Maxima und jedem der Nordhälfte entspricht eins der Südhälfte. Am schwächsten sind die beiden tropischen, am stärksten die beiden äquatorfernsten Maxima entwickelt.

Die Gebiete minimaler Volksdichte dringen von zwei Richtungen aus gegen die Maxima vor, von der Tiefe und von der Oberfläche: nur in zwei Stationen im Guineastrom (7. und 10. VII.) blieb die Bevölkerung in der ganzen Wassersäule minimal, sonst betrug sie

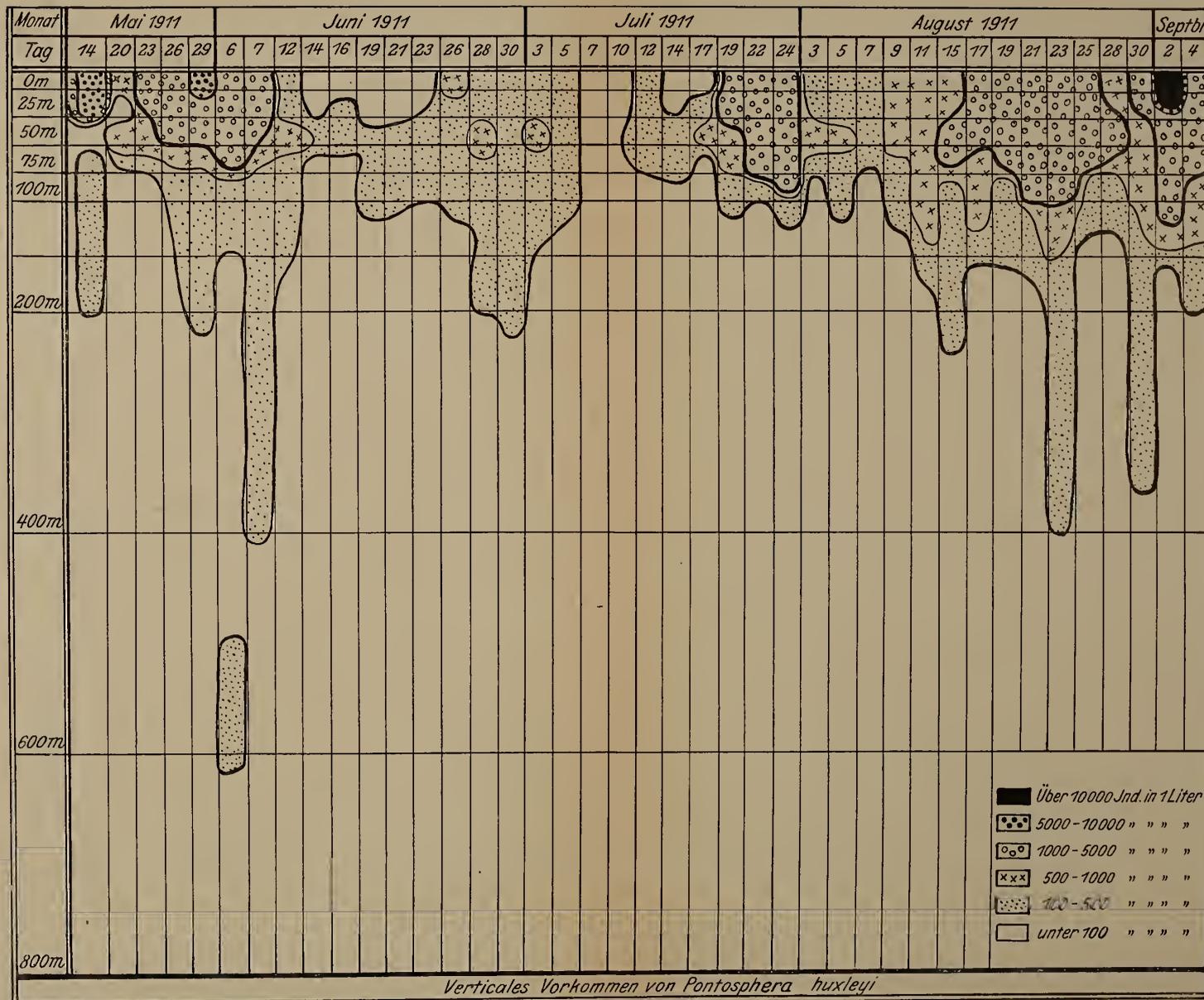
stets in einem Teile derselben mehr als 100 Individuen im Liter, und zwar reichte diese Zone in den Tropen meist von der Oberfläche bis 75 oder 100 m, in den kühlen Gebieten aber bis 150 und 200 m hinab. Doch gehen unter jedem Maximum diese Grenzen erheblich tiefer hinab. Nur an zwei Stellen im warmen Gebiet (14.—23. VI. und 14.—17. VII.) waren auch die oberen Schichten von 0—25 m arm bevölkert, und hier findet zugleich eine derartige Verarmung der tieferen Schichten statt, daß nur eine schmale Zone in 50 und 75 m dichter bevölkert bleibt. Diese Tiefenzone, die hier so auffällig bevorzugt erscheint, zeichnet sich nun auch bei den Maxima durch ihr Verhalten aus. Bei dem schwächsten Maximum (26. VI.—3. VII.) liegen die höchsten Volkszahlen am 28. VI. und 3. VII. (920 und 550) in 50 m Tiefe, während an der Oberfläche (26. VI.) nur 450 Individuen im Liter erreicht wurden. In den drei nächstfolgenden Maxima ferner (19.—24. VII.; 17.—25. VIII.; 23. V.—7. VI.) macht sich die Zunahme der Volkszahl zuerst in 50 m geltend (eine Station früher als an der Oberfläche) und zugleich sinkt die Volkszahl in dieser Tiefe am spätesten wieder auf die frühere Zahl hinab (ein bis zwei Stationen später als an der Oberfläche). Nur in den beiden äquatorfernsten Maxima tritt dieses Verhalten nicht hervor; hier sind die obersten Schichten, soweit sich das erkennen läßt (30. IX.), von Anfang an bevorzugt. Es fällt aber noch eine weitere Gesetzmäßigkeit in der Bewegung der Volksdichte auf, daß nämlich die höchste Volkszahl bei dem am schwächsten entwickelten Maximum in 50 m Tiefe liegt, aber bei allen anderen Maxima an der Oberfläche gefunden wurde (19.—24. VII.: 2200 gegenüber 1700; 17.—25. VIII.: 3800 gegenüber 3700; 23. V.—6. VI.: 5400 gegenüber 3000; 30. VIII. bis 4. IX.: 11500 gegenüber 4400; 14. V.: 6300 gegenüber 250). Es bestätigt dies also, daß die Zunahme der Bevölkerung in der Tiefe beginnt; hat sie aber eine gewisse Höhe erreicht, dann greift die Zunahme nach der Oberfläche hin weiter um sich und erreicht hier sehr bald weit höhere Werte als in der Tiefe, von der sie ausging. Zugleich breitet sie sich, wie die Tafel zeigt, auch nach der Tiefe hin aus, ohne jedoch hier die gleiche Zahl wie in 50 m Tiefe zu erreichen.

Das Optimum der Vermehrung liegt also für *Pontosphaera huxleyi*, jedenfalls in den wärmeren Teilen des Ozeans, in 50 m Tiefe; es ist das verständlich nach dem was uns von den Teilungsvorgängen bei Diatomeen und Peridineen bekannt ist, die entweder in der Nacht oder den frühen Morgenstunden am zahlreichsten er-



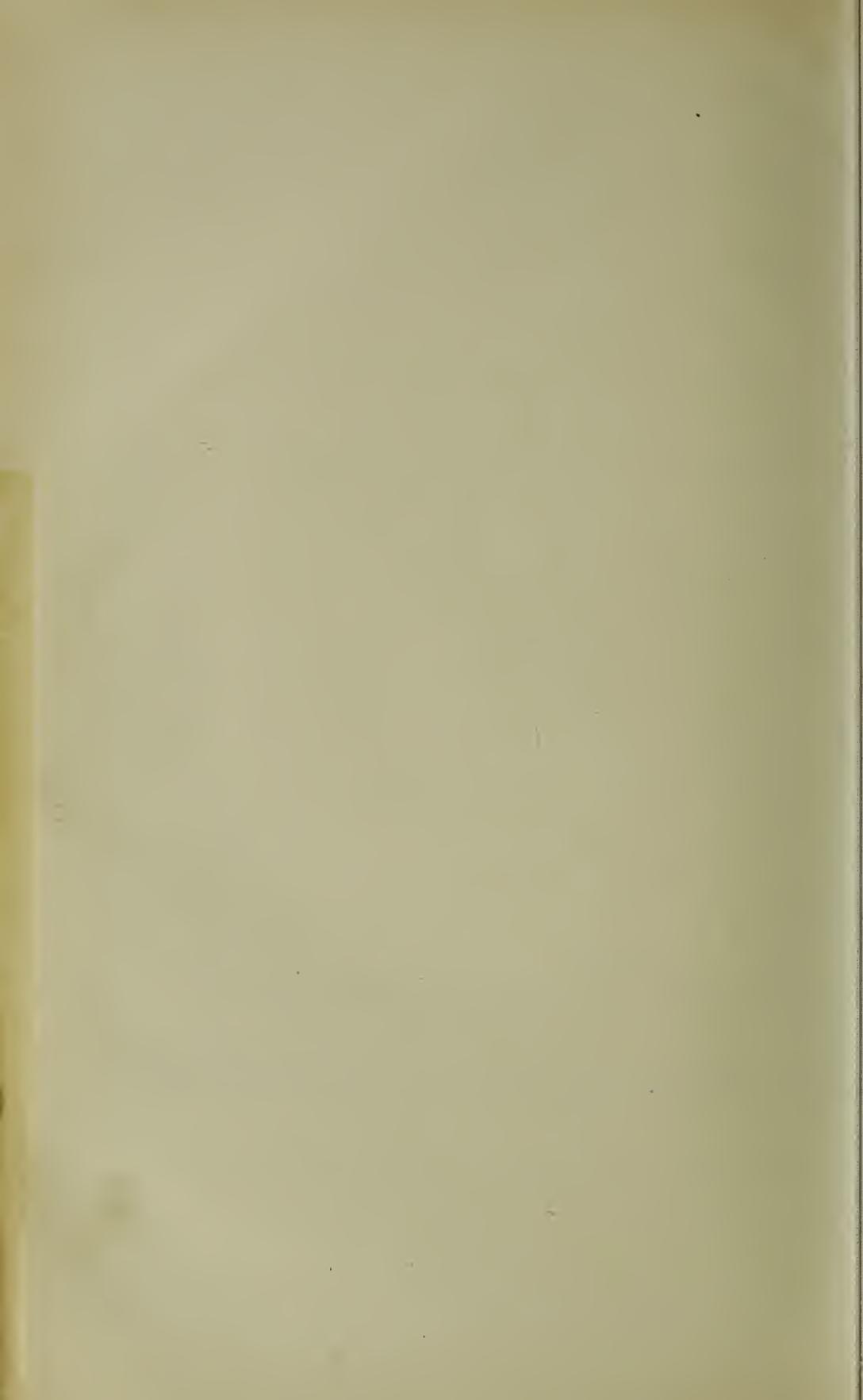
Kurve 1: Volkszahl und systematische Struktur des Planktons im Atlantischen Ozean während der Ausreise der Deutschland 1911.

Aus den Zentrifugenfängen sind für je 10 Breitengrade die Durchschnittswerte für 1 Liter Wasser aus 0-200 m Tiefe berechnet und auf den in der Mitte jedes Feldes gezogenen Ordinaten für jede einzelne Organismengruppe abgetragen. Es bezeichnet: a Diatomeen, b nackte Phytoflagellaten, c Phaeocystis, d Coccolithophoriden, e Peridineen, f Trichodesmium, g Protozoen. — Der Äquator ist durch eine Doppellinie gekennzeichnet.



Kurve 2: Vertikales Vorkommen von *Pontosphaera huxleyi* LOHM. (Bevölkerungsdichte).

Die horizontalen Linien geben die Tiefen von 0, 25, 50, 75, 100, 200, 400, 600, 800 m an; die vertikalen grenzen 41 Stationen ab, deren Datum in der Kopfleiste angegeben ist. Nach den an jeder Station in den einzelnen Tiefen durch Zentrifugierung nachgewiesenen Mengen von *P. huxleyi* sind dann die Wassermassen mit gleich dichter Bevölkerung abgegrenzt, indem „Linien gleicher Dichte“ gezogen wurden, und zwar für die Dichte von 10000, 5000, 1000, 500 und 100 Individuen in 1 Liter Wasser. Näheres siehe im Text Seite 85-87.



folgen und am Tage ganz aufhören oder sehr selten sind. Sonnenlicht, das für die Assimilation so notwendig ist, hemmt also die generativen Vorgänge, und so ist es erklärlich, daß die letzteren in einer relativ geringen Tiefe, wohin das Sonnenlicht überhaupt nur kurze Zeit und sehr abgeschwächt hingelangt, am besten ablaufen und sobald die übrigen Bedingungen gegeben sind, am ersten zu einer wahrnehmbaren Steigerung der Volkszahl führen, aber auch am längsten bei sonst abnehmender Gunst der Bedingungen wirksam bleiben. Erst wenn die übrigen Bedingungen weit günstiger geworden sind, beginnt die Vermehrung in den höheren und tieferen Schichten wirksam zu werden, wo sie deshalb auch schneller wieder zurückgeht. Daß aber trotzdem die Volksstärke an der Oberfläche schließlich ihr Maximum erreicht, kann nur dadurch erklärt werden, daß gleichzeitig eine Emporwanderung von Zellen aus 50 m Tiefe und den darunter liegenden Schichten zur Oberfläche erfolgt, die mit Forderungen des vegetativen Lebens verknüpft sein muß.

Die folgende, kleine Tabelle zeigt endlich, was auch bei *Pontosphaera huxleyi* schon hervortrat, daß die Menge der Pflanzenindividuen mit der Zunahme der geographischen Breite sich bis in größere Tiefen hinab hoch erhält und daher in den Tropen nicht nur die Oberfläche, sondern vor allem auch die Tiefe verarmt. Dies hängt wahrscheinlich mit der Vertikalzirkulation zusammen, die nach dem Äquator zu sehr schwach wird und hier in der Tiefe große Sauerstoffarmut bedingt.

Wechsel der Bevölkerungsdichte der Planktonpflanzen mit der geographischen Breite in den verschiedenen Tiefenzonen (Zahlen f. 1 Liter).

Geogr. Breite	Nördliche Breite					Südliche Breite			
	50-40°	40-30°	30-20°	20-10°	10-0°	0-10°	10-20°	20-30°	30-40°
1. 0 m	20000	7000	1800	2000	3000	2000	2000	4000	30000
2. 50 "	20000	5000	1600	1500	2000	3000	1000	8000	6000
3. 100 "	3000	2000	1000	700	400	800	950	2000	3000
4. 200 "	3000	200	200	80	100	200	200	200	300
5. 400 "	2500	100	30	5	60	90	3	40	100
0-400 m	6000	2000	600	500	600	600	500	2000	3000

Der zuerst von der Plankton-Expedition gebrachte Nachweis, daß die Tropengebiete des atlantischen Ozeans auffällig spärlich von Plankton bevölkert sind, während die Gebiete kühleren Wassers im allgemeinen eine erheblich dichtere Besiedelung

zeigen, hat eine Reihe sehr bemerkenswerter Erklärungsversuche hervorgerufen. Bisher hat sich allerdings die Richtigkeit keiner derselben beweisen lassen; sie sind aber als Arbeitshypothesen von großem Werte.

Zunächst ist HENSEN⁴¹ von der naheliegenden Voraussetzung ausgegangen, daß diese spärliche Bevölkerung warmen Wassers durch die Ungunst der Ernährungsverhältnisse bedingt sei, und zwar auf einer Armut an den für die Planktonpflanzen unentbehrlichen anorganischen N-Verbindungen im Wasser beruhe. Wie REINKE⁸⁷ dargelegt hat, erhält das Meer seine Stickstoffnahrung einmal von der Küste und dann aus der über ihm ruhenden Atmosphäre stetig zugeführt. Detritus toter Pflanzen und Tiere, Fäkalmassen und gelöste Stoffwechselprodukte werden von den Organismen des Meeresbodens direkt im Meere gebildet und von den Bewohnern des Landes und Süßwassers fortgesetzt durch die Ströme dem Ozean zugeführt. Der Stickstoff der Luft aber wird zum Teil auf physikalischem Wege (durch elektrische Vorgänge) in gebundene Form übergeführt und durch die atmosphärischen Niederschläge in das Meer geleitet, zum Teil aber vom Wasser absorbiert und durch Stickstoffbakterien direkt assimiliert. Die Ergiebigkeit dieser Quellen kennen wir nur sehr unvollkommen; nach BRANDT¹¹ hätte man für die Zufuhr seitens der Flüsse 0,03 mg pro 1 cbm im Jahr anzunehmen, nach REINKE⁸⁷ wäre der jährliche Betrag für die Zufuhr aus den atmosphärischen Niederschlägen auf nur 0,5 gr für 1 qm Ozeanfläche anzunehmen. Nur soviel ist ohne weiteres klar, daß die Küstengebiete jedenfalls bei weitem die reichste Zufuhr erhalten; ferner werden die atmosphärischen Niederschläge in den Tropen niedriger sein als in den kühlen und kalten Gebieten, und infolge des Mangels an Schnee, Hagel und Nebel, die weit reicher an Ammoniak und Salpetersäure sind als Regenwasser, die Wirkung derselben bedeutend hinter denen höherer Breiten zurückstehen. Ein besonderer Reichtum der Küstengebiete und eine Armut der Tropen wäre also schon aus der Zufuhr der Nährstoffe zu vermuten, worauf auch HENSEN schon 1890 hinwies.

BRANDT^{11, 12, 16} hat dann in einer Reihe gedankenreicher Arbeiten nicht nur diese Anschauung durch neues Material weiter zu stützen gesucht, sondern auch eine Hypothese aufgestellt, die die Armut des Tropenwassers an diesen Nährstoffen erklären würde. Sie geht davon aus, daß dem Meere fortwährend N-Verbindungen zugeführt werden und daher im Laufe der langen Zeiträume, während der dieser Import bereits währt, längst eine Verjauchung des Meeres

eingetreten sein müßte, wenn nicht eine fortgesetzte Zerstörung stattfände und dadurch die Möglichkeit der Herstellung eines konstanten Gehaltes gegeben sei, wie wir ihn im Meere gegenwärtig voraussetzen müssen. Diese Reduktion soll nun nach BRANDT durch denitrifizierende Bakterien ausgeführt werden, deren Verbreitung im Meer durch GRAN, BAUR, FEITEL¹⁾ u. a. nachgewiesen ist. „Bei etwa 25° C dauert der Vorgang (der Denitrifizierung einer Nährlösung) nur wenige Tage, er verlängert sich bedeutend mit fallender Temperatur und nimmt in der Nähe des Gefrierpunktes ungefähr eben soviel Monate in Anspruch wie Tage bei 20° C.“ In den tropischen Gewässern muß also, wenn der Gehalt des Wassers an anorganischen Stickstoffverbindungen tatsächlich von der Tätigkeit dieser Bakterien abhängt, dieser kleiner sein als in den kühlen und vor allem den kalten polaren Wassern. Ist ferner von diesen Nährstoffen die Entwicklung der Planktonpflanzen, wie HENSEN und BRANDT annehmen, bedingt, so werden wir die üppigste Planktonflora in den Polargebieten, die kärglichste Planktonvegetation in den Tropen finden müssen, und das gleiche Verhalten muß natürlich die von ihr abhängige Tierwelt zeigen.

Durch eine große Zahl sorgfältigster Untersuchungen des Gehaltes des Meereswassers an anorganischen N-Verbindungen, um deren exakten Nachweis sich RABEN²⁾ hervorragende Verdienste erworben hat, ist die Verbreitung derselben bekannt geworden. Sie bestätigt indessen keineswegs ohne weiteres BRANDTS Hypothese. Während der Gehalt an NH_3 überall annähernd konstant ist, schwankt der an HNO_2 und HNO_3 erheblich, und zwar sind die südlichen hohen Breiten sehr reich, von da nimmt der Gehalt nach dem Äquator zu konstant ab, steigt dann aber weiter nördlich nicht wieder in gleicher Weise an, sondern hält sich bis weit in das kühle Gebiet hinein auf etwa gleicher Höhe, während die Bevölkerungsdichte des Planktons im Meere auf beiden Hemisphären in gleicher Weise mit abnehmender Temperatur ansteigt³⁾. Neuerdings hat nun BRANDT¹⁴ in den Berichten der internationalen Meeresforschung eine kurze Mitteilung gegeben,

1) GRAN, Studien über Meeresbakterien, Bergens Museum. Aarvog 1901. — BAUER, Über zwei denitrifizierende Bakterien aus der Ostsee, Wissenschaftl. Meeresuntersuchung. N. F. Abt. Kiel, Bd. VI. — FEITEL, Beiträge zur Kenntnis denitrifizierender Meeresbakterien, eod. loco, Bd. VII, 1903.

2) RABEN. Über quantitative Bestimmung von Stickstoffverbindungen im Meerwasser, eod. loco, Bd. VIII, 1905 und 1910.

3) GEBBING, Über den Gehalt des Meeres an Stickstoffnährsalzen, Internat. Rev. Hydrob. Hydrogr. Bd. III, Heft 1—2. 1910.

nach der es ihm gelungen ist, eine Parallelität zwischen der Abnahme des N-Gehaltes und der Zunahme der Temperatur nachzuweisen. Aber es liegt das Beobachtungsmaterial noch nicht vor, und es sind bisher die widersprechenden Ergebnisse der Südpolar-Expedition nicht widerlegt.

Während BRANDT voraussetzt, daß ebenso wie bei den landwirtschaftlichen Betrieben des Menschen LIEBIG'S Gesetz vom Minimum auch in der Natur und im Meere Gültigkeit hat, verneint NATHANSOHN⁷³ dies energisch, indem er darauf hinweist, daß in der Kultur der Mensch den jedesmaligen Ertrag an neugebildeter Pflanzensubstanz in der Ernte dem Acker entführt und dieser Verlust sehr schnell zu einer Erschöpfung der Nährstoffe im Boden führen muß, wenn nicht durch die Düngung immer wieder neue Nährstoffe zugeführt werden. Diese Zufuhr aber muß natürlich gemäß dem Gesetze vom Minimum erfolgen, weil sie eben einem abnorm erschöpften Boden wieder aufhelfen soll. In der Natur aber und ganz besonders im Meere beim Plankton findet fortwährend Selbstdüngung durch die Exkreme der Tiere und die absterbenden Organismen statt, so daß normalerweise gar keine derartige Reduktion der Nährstoffe eintreten kann, daß das Gesetz vom Minimum in Kraft treten müßte. Die Besiedelungsdichte irgendeines Wassers wird vielmehr nach NATHANSOHN von den verschiedensten Faktoren bestimmt, deren wichtigste die von HENSEN bereits 1887³⁸ als ausschlaggebend erkannten Werte der Vermehrungs- und der Vernichtungsgröße sind. Jede Eigenschaft des Wassers, die einen dieser Faktoren beeinflußt, ändert auch die Volkszahl. So können neben den N-Verbindungen die verschiedensten Stoffe durch Steigerung des Stoffwechsels von großer Bedeutung werden und vor allem die Exkrete der Organismen zu einer Hemmung der Lebenstätigkeiten führen, wenn nicht für ihre stete Fortführung gesorgt ist. NATHANSOHN⁷³ stellt daher die Hypothese auf, daß Reichtum oder Armut eines Meeresteiles an Plankton nicht abhängig ist von den im Minimum vorhandenen Nährstoffen und der Menge und Tätigkeit denitrifizierender Bakterien, sondern lediglich davon, ob das betreffende Wasser einer regen Zirkulation unterworfen ist oder mehr oder weniger stagniert. Wechselreiche und wechselarme Meeresgebiete sind daher zu unterscheiden; erstere sind dicht, letztere spärlich bevölkert, einerlei, ob sie in den Tropen oder in den Polargebieten liegen. Dort sorgt die Zirkulation für stete Erneuerung aller Bestandteile und erhält das Wasser dauernd auf der Höhe seiner Zeugungskraft, hier werden die

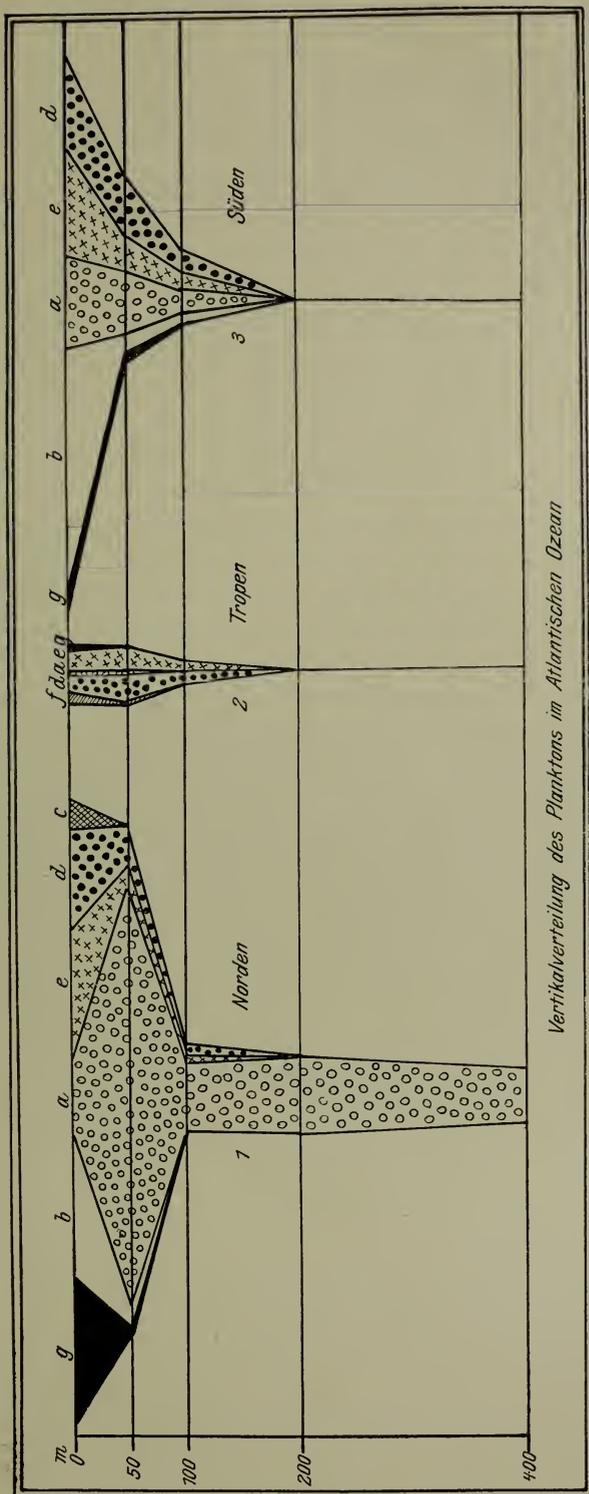
Nährstoffe allmählich reduziert, die schädlichen Stoffwechselprodukte angehäuft, die Zeugungskraft aber dadurch stetig herabgesetzt. Gebiete, in denen Küstenwasser und Wasser der Hochsee, Tiefenwasser und Oberflächenwasser, polares und tropisches Wasser sich mischen, sind daher planktonreich; Gebiete, in denen solcher Austausch fehlt, wie in den Halostasen und den küstenfernen Abschnitten der Zirkelströme sind dagegen planktonarm. Auch in den polaren Gebieten kommt ganz planktonarmes, in den Tropen auch sehr planktonreiches Wasser vor. Auch diese Hypothese ist nicht einwandfrei als richtig erwiesen; sie erklärt eine große Menge von Erscheinungen ungezwungen und zieht in ganz anderer Weise als BRANDT'S Hypothese alle hydrographischen und biologischen Faktoren heran. Es bleibt aber noch zu prüfen, ob nicht doch in den Tropen die Gebiete stärkster Besiedelung, wie z. B. die Mündungsgebiete großer Ströme, die Buchten, Gebiete mit aufsteigendem kühlen Tiefenwasser usw. stets erheblich hinter den gleichen Kulminationsgebieten der höheren Breiten zurückbleiben.

Nach BRANDT'S Hypothese müssen die warmen Meere, da sie infolge der vermehrten Tätigkeit der denitrifizierenden Bakterien eines Teiles ihrer wichtigsten Pflanzennährstoffe beraubt werden, an Produktion hinter den kühleren Meeresgebieten zurückstehen, d.h. im Laufe eines Jahres weniger Plankton hervorbringen als diese im gleichen Zeitraum. Daß das der Fall ist, kann aber bisher nicht als erwiesen gelten und es sind von verschiedenen Seiten erhebliche Bedenken dagegen geäußert. Volksbestand und Produktion brauchen keineswegs einander parallel zu gehen und müssen um so mehr divergieren, je verschiedener die Schnelligkeit der Entwicklung und die Lebensdauer der einzelnen Generationen sind. Dies muß am stärksten bei den Protisten sich geltend machen, die durch einfache Teilung sich fortpflanzen, da hier die Zahl der Generationen im Jahre und daher auch der Unterschied in der Zeugung am größten ist. In der Tat fand sich, daß die einzelligen Pflanzen im kühlen Gebiete fünfmal zahlreicher sind als in den Tropen, während die Gewebstiere dort nur zweimal so häufig auftreten. Außerdem sind wir über den Jahresverlauf der Planktonentwicklung in den Tropenmeeren noch so gut wie gar nicht unterrichtet, und vor allem fehlen uns vergleichbare Werte für die Jahresentwicklung in der Flachsee und in der Hochsee beider Gebiete. Ferner stammen fast alle bisher veröffentlichten Untersuchungen der kalten Meere, die uns Aufschluß geben könnten, aus Flachsee- und Küstengebieten, während es wichtig wäre

Zählungen gerade aus der polaren Hochsee mit solchen aus der tropischen Hochsee vergleichen zu können. Es käme da vor allem die Antarktis in Frage, denn in der Arktis ist der Einfluß der Küste schwer ganz auszuschließen. Von großer Bedeutung wäre endlich eine planmäßige Untersuchung des größten Ozeanbeckens, des Pazifischen Ozeans, der sehr planktonarm sein soll. Über den Planktongehalt des Indischen geben uns hoffentlich recht bald die quantitativen Untersuchungen Apsteins an Bord der *Valdivia* Anschluß. Es scheint nach den Appendicularien, als ob dieses kleinste Ozeanbecken trotz seiner hohen Wassertemperatur ganz besonders reich wäre.

HENSEN⁴³ hat auf Grund der Bevölkerungsdichte eine Bonitierung der verschiedenen, von der Planktonexpedition durchfahrenen Gebiete ausgeführt. Am einfachsten wäre es sicherlich, die Höhe der Gesamtbevölkerung, also z. B. die Individuenzahl pro Quadratmeter Meeresfläche oder pro Kubikmeter Wasser direkt als Maßstab zu nehmen. Andererseits könnte man auch das Volumen oder Gewicht des Planktons oder den aus der chemischen Zusammensetzung berechneten Brennwert der Bonitierung zugrunde legen. HENSEN hat einen andern Weg eingeschlagen. Er berechnet zunächst für eine möglichst große Zahl von Arten oder Gattungen derjenigen Gebiete, die gegen einander abgeschätzt werden sollen, die Bevölkerungsdichte in jedem einzelnen Gebiete und stellt den Prozentsatz fest, den die Individuenzahl jeder Form in dem einzelnen Gebiete von der Summe ausgemacht, die alle Gebiete zusammen für sie ergeben. Dadurch wird erreicht, daß das Gedeihen der verschiedenen Formen überhaupt miteinander vergleichbar wird. Dann werden für jedes Gebiet alle Prozentteile sämtlicher Formen addiert und aus dieser Summe die Durchschnittszahl pro Art berechnet. Diese Zahlen geben dann die Bonitierungswerte für die Gebiete an, indem sie zum Ausdruck bringen, in welchem Gebiete die relative Volkszahl der verschiedenen Formen, die sein Plankton zusammensetzen, durchschnittlich am höchsten ist. Zugleich bezeichnet HENSEN den Ort, an dem eine Form ihre höchste Volkszahl erreicht, als den ihrer Eutokie, und den Grad, um welchen sie in ihrer Eutokie die mittlere Volkszahl überschreitet, als ihre Pleonexie.

3. Die Struktur des Planktons und ihr Wechsel in Zeit und Raum gestattet uns, noch weiter in das Bevölkerungsproblem einzudringen, und schließlich wird eine Lösung nur durch das intensive Studium dieser Organisation der ganzen Lebensgemeinschaft zu erwarten



Figur 12.

Vertikale Verteilung des Planktons im Atlantischen Ozean nach Bevölkerungsdichte und systematischer Struktur.

Die horizontalen Linien geben die Tiefen von 0, 50, 100, 200, 400 m an, auf denen die Mengen der in 1 Liter Wasser der betreffenden Tiefe gefundenen Organismen abgetragen sind. Die Kurven zeigen also die Zu- und Abnahme jeder einzelnen Gruppe sowie der gesamten Volkszahl mit der Tiefe. Es bezeichnet: *a* Diatomeen, *b* nackte Phytoflagellaten, *c* Phaeocystis, *d* Coccolithophoriden, *e* Peridineen, *f* Trichodesmium, *g* Protozoen (wesentlich nackte Monadinen). Kurve 1 gibt die Durchschnittswerte aus dem Gebiete nördlich der Azoren (cfr. Fig. 10), wo die Diatomeen zur Zeit der Beobachtung in starker Dauer- sporenbildung begriffen waren. Kurve 2 gibt die Durchschnittswerte aus den Tropen. Kurve 3 gibt die Durchschnittswerte aus dem kühlen Gebiete des Südens, wo die Diatomeen erst im Beginne der Wüchering sich befanden.

sein. Wir können dieselbe von sehr verschiedenen Gesichtspunkten aus untersuchen. Das einfachste ist, die einzelnen systematischen Gruppen: Arten, Gattungen, Familien usw. als Bausteine zu betrachten und so die „systematische Struktur“ zu studieren. Sie bildet zugleich die notwendige Voraussetzung jeder weiteren Forschung und ist daher von ganz besonderer Bedeutung. Die Figuren 12 und die Kurve 1 auf Tafel I geben z. B. die systematische Struktur des Planktons im Atlantischen Ozean während der Fahrt der Deutschland. Eingetragen sind die Volkszahlen der Pflanzenfamilien und der Tiere. Die letzteren, von denen für die Raumeinheit von 1 Liter nur die Protozoen in Frage kommen, sind durch schwarze Flächen wiedergegeben; man sieht also sofort das enorme Übergewicht der Pflanzen gegenüber den Tieren. Auf Tafel I ist die durchschnittliche Zahl für jedes 10^0 -Feld berechnet, die Äquatorlinie ist durch eine doppelte Linie gekennzeichnet. Gleichmäßig im ganzen Gebiet häufig sind nur die Coccolithophoriden (d) und die Peridineen (e); alle anderen sind auf das kühle oder warme Gebiet vollständig oder nahezu vollständig beschränkt. *Trichodesmium* (f) kommt nur im tropischen Gebiete nördlich vom Äquator in solcher Menge vor, daß seine Menge hier zum Ausdruck kam; die Diatomeen (a), nackten Phytoflagellaten (b), *Phaeocystis* (c) und die Protozoen (nackten Monadinen) (g) erreichen nur in den beiden kühlen Gebieten irgendwelche Bedeutung, wobei im Norden die Diatomeen, im Süden die nackten Phytoflagellaten das Übergewicht haben. Fig. 12 zeigt die Struktur in vertikaler Ausdehnung und in Durchschnittswerten für jedes der drei Hauptgebiete. Sie ist ohne weiteres verständlich; im Norden tritt wiederum die Wirkung der in die Tiefe niedersinkenden Ruhesporen der Diatomeen hervor.

Nach der Feststellung dieser „systematischen Struktur“ kann man nun zur Untersuchung der biologischen Struktur gelangen, indem man diejenigen Verhältnisse feststellt, welche die Beziehungen der Organismen der Lebensgemeinschaft zueinander ausmachen.

Ein derartiges Verhältnis kommt bereits in der Individuenzahl unmittelbar zum Ausdruck, das ist: die Zahl der Werkstätten oder Betriebe, über die eine systematische Gruppe verfügt und von der ihre Vermehrungskraft und damit ihre Widerstandskraft gegen Feinde und Ungunst der Verhältnisse abhängt. Aber schon die Schnelligkeit der Vermehrung ist bei den verschiedenen Planktonen sehr verschieden und ebenso die Lebensdauer der einzelnen Generation. Einzellige und Gewebstiere gehen hierin weit auseinander. Will man

daher die jährliche Produktion des Planktons bestimmen, so muß man den durchschnittlichen Vermehrungsfuß, die durchschnittliche Zahl von Generationen im Jahr und die Vernichtungsgröße kennen, der die verschiedenen Organismengruppen ausgesetzt sind. Diese Faktoren sind sämtlich exakter Untersuchung zugänglich. Der Vermehrungsfuß kann vor allem bei den Pflanzen, auf die es hierbei überhaupt in erster Linie ankommt, durch Kulturen direkt festgestellt werden, ebenso die Lebensdauer des einzelnen Individuums. Ein Vergleich zwischen den wirklich beobachteten Individuenzahlen und denen, die durch den Vermehrungsfuß gefordert werden, ergibt die Höhe der Vernichtung, der die betreffende Organismengruppe ausgesetzt gewesen ist. Dadurch bekommen wir also die beiden wesentlichsten Faktoren des Kampfes um das Dasein: Vermehrungsfuß und Vernichtungsfuß in unsere Gewalt. Bisher sind aber unsere Kenntnisse in dieser Beziehung noch sehr gering. HENSEN⁴⁰ wies auf der Nordsee-Expedition 1895 nach, daß nach seinen Funden auf jede ausschlüpfende Dorschlarve 2,8 abgelegte Eier zu rechnen sind, also $\frac{1}{3}$ der Eier gar nicht zum Ausschlüpfen kommt. Ebenso berechnete er für Copepoden (*Oithona*) der westlichen Ostsee, daß die Nauplien einen täglichen Verlust von 6,4%, die reifen *Oithona* dagegen nur von 2% erleiden. Für *Scletonema* der Ostsee rechnet HENSEN einen Necrotokus oder Todesverlust von etwa 10%.

Man kann jedoch nicht bei der Individuenzahl stehen bleiben, wenn man die Bedeutung der verschiedenen Planktonten im Stoffwechsel feststellen will. Vielmehr wird man dann die Gruppierung nach systematischen Gruppen aufgeben müssen und an ihre Stelle biologische Gruppen setzen müssen. Zunächst käme da natürlich das Verhältnis von Produzenten zu Konsumenten in Betracht.

Es sind nicht alle Pflanzen als Produzenten zu rechnen, da viele derselben nicht assimilieren, weil sie kein Chromophyll besitzen. Von den atlantischen Gymnodinien erwiesen sich z. B. nicht weniger als 75% als farblos; bei der großen Individuenzahl kann das nicht vernachlässigt werden. Man kann aber ferner nicht Produzenten und Konsumenten nach ihrer Individuenzahl miteinander vergleichen, da das zum größten Teil, soweit dabei Gewebstiere und Protisten in Betracht kommen, ganz unvergleichbare Größen sein würden. Man hat also nach einer Methode zu suchen, durch die es gelingt, diese verschiedenen Einheiten vergleichbar zu machen. LOHMANN⁶¹ hat das Volumen der lebenden Masse der einzelnen Formen zugrunde gelegt, PÜTTER⁸³ hat die Oberfläche derselben als Einheit genommen, HENSEN³⁸ und nach ihm

BRANDT¹⁰ haben die chemische Zusammensetzung zum Ausgangspunkt gewählt. Es kann nicht zweifelhaft sein, daß allein die letztere Methode einen zuverlässigen Maßstab liefern wird. Es ist aber sehr schwer, über die chemische Zusammensetzung der wichtigeren Gruppen, zu denen außer den Diatomeen und Peridineen vor allem auch die Coccolithophoriden und nackten Phytoflagellaten gehören, sichere Auskunft ohne Kulturen zu erhalten, die bisher für diese Formen nicht gelungen sind. Die auf Veranlassung von BRANDT durch Chemiker ausgeführten Untersuchungen ergaben, daß 1 Copepod etwa 150 Ceratien oder 1500 Chaetoceras an Trockengewicht gleichzusetzen seien. Aus dem Durchschnittsgehalt dieser Organismen, die leicht mit Netzfängen in größerer Menge zu erhalten sind, an Eiweiß, Kohlehydraten, Fetten und Asche ließ sich dann auf Grund der systematischen Struktur der Fänge ihre chemische Struktur annähernd feststellen, so daß BRANDT imstande war, 1897¹⁾ unserer Gesellschaft die ersten graphischen Darstellungen davon vorzulegen. Da ihnen nur Netzfänge zugrunde lagen, konnten sie naturgemäß kein richtiges Bild der wirklichen Verhältnisse geben. PÜTTER⁸³ hat dann später eine Umrechnung auf die mit Zentrifuge, Filter und Netz ausgeführten Ergebnisse von LOHMANN'S Untersuchungen bei Laboe vorgenommen und das so gewonnene Material in der weitgehendsten Weise unter physiologischen Gesichtspunkten verarbeitet.

Das Ziel aller dieser Untersuchungen über die Struktur des Planktons ist natürlich, Einblick zu gewinnen in das Zusammenwirken der drei biologischen Komponenten jeder Lebensgemeinschaft: der Produzenten, Konsumenten und Reduzenten, oder, da das Plankton das Leben im Meere beherrscht, den Stoffwechsel des Meeres aufzuklären. Diese Aufgabe ist von HENSEN zuerst gestellt, der 1887 seine Arbeit über das Plankton mit folgenden Sätzen begann: „Das mit dem Namen „Auftrieb“ bezeichnete Material, welches von Zoologen und Botanikern, seit den bahnbrechenden Arbeiten von JOHANNES MÜLLER, so vielfach untersucht worden ist und mit feinen durchlässigen Netzen gefischt wird, hat, neben seinem Interesse für Systematik und Anatomie, ohne Zweifel für den ganzen Stoffwechsel des Meeres eine große Bedeutung. Diese Arbeit versucht es, dem bezüglichen Stoffwechsel näher zu treten.“ HENSEN hat zunächst mit wahrhaft genialem Blick

1) Die Fauna der Ostsee, insbesondere die der Kieler Bucht; diese Verhandlungen, 1897.

die Möglichkeit erkannt, die das Plankton als willenlos treibendes Material durch die Gesetzmäßigkeit und relative Gleichmäßigkeit seiner Verteilung im Wohngebiet gewährte, erfolgreich diesem großen Probleme näherzutreten. Er hat die notwendigen quantitativen Methoden des Fanges und der Fanganalyse geschaffen und gezeigt, wie man aus dem jeweiligen Volksbestande durch Untersuchung des Vermehrungsfußes und der Vernichtungsgröße zu einer Bestimmung der Produktion gelangen kann. Durch Einführung der Filter- und Zentrifugenfänge sind wir dann in den Stand gesetzt den Bestand und die Zusammensetzung, die das Plankton in der Natur besitzt, festzustellen, während die Netzfänge uns nur einen nicht näher bestimmten Bruchteil lieferten, dessen Zusammensetzung sehr wesentlich von der des im Wasser lebenden Planktons abwich. Mittelst der Zentrifuge wird es sogar möglich sein, unabhängig von Kulturen, die Menge der im Wasser enthaltenen Bakterien quantitativ festzustellen; nur müßten zu diesem Zwecke die Schöpfproben, wie GRAN³⁵ das jetzt für Diatomeen, Peridineen und Ciliaten empfiehlt, mit Konservierungsmitteln versetzt werden, damit eine nachträgliche Vermehrung der Bakterien ausgeschlossen wird. Hierzu könnte man wahrscheinlich am besten Formol nehmen und bei Salzwasserproben nach der ersten Zentrifugierung, um das Salz völlig zu entfernen, das abgegossene Meerwasser ein- oder mehrmals durch destilliertes Wasser ersetzen. Dann würde man das Sediment mit den Bakterien der üblichen Färbungsmethode unterwerfen und durch Auszählung auf der Zählplatte die Menge der Bakterien feststellen können. Bisher sind nur von LOHMANN⁶¹ und RUTNER⁹⁰ lebende Bakterien zentrifugiert. Die Abtötung und Konservierung ist aber bei diesen so außerordentlich schnell sich vermehrenden Organismen notwendig und bietet nicht nur den großen Vorteil, bei Meeresuntersuchungen das störende Salzwasser entfernen zu können, sondern gibt auch die Möglichkeit, eventuell das Übergewicht der Bakterien dadurch zu erhöhen, daß man das spezifische Gewicht des Mediums durch Zusatz leichterer Flüssigkeit herabsetzt und so die vollständige Sedimentierung erleichtert. In diesem Verfahren dürfte überhaupt noch eine gute Methode gegeben sein, bisherige Mängel der Planktonzentrifugierung zu ermitteln und zu beseitigen, und so eine wirkliche Erschöpfung des Planktongehaltes des Meeres durch unsere Fangmethoden zu erreichen. Denn der Vergleich der Fangerträge, welche die Planktonorganismen mit ihren kleinen Fangapparaten gewinnen,

nötigt fortgesetzt zu äußerster Vorsicht in der Bewertung unserer eigenen Methoden, die notwendigerweise gröber und weniger schonend arbeiten als jene.

Immerhin sind wir jetzt in der Lage, uns ein in den wesentlichen Zügen weit richtigeres Bild von der Menge und Zusammensetzung des im Wasser wirklich vorhandenen Planktons zu machen als mittelst der Netzfänge, und wahrscheinlich bedarf es nur einer weiteren Vervollkommnung der jetzt vorliegenden Methoden, um endlich wirklich zum Ziele zu gelangen. So war es denn natürlich, daß jetzt Versuche gemacht wurden, die biologische Struktur dieses Gesamtplanktons genauer zu untersuchen.

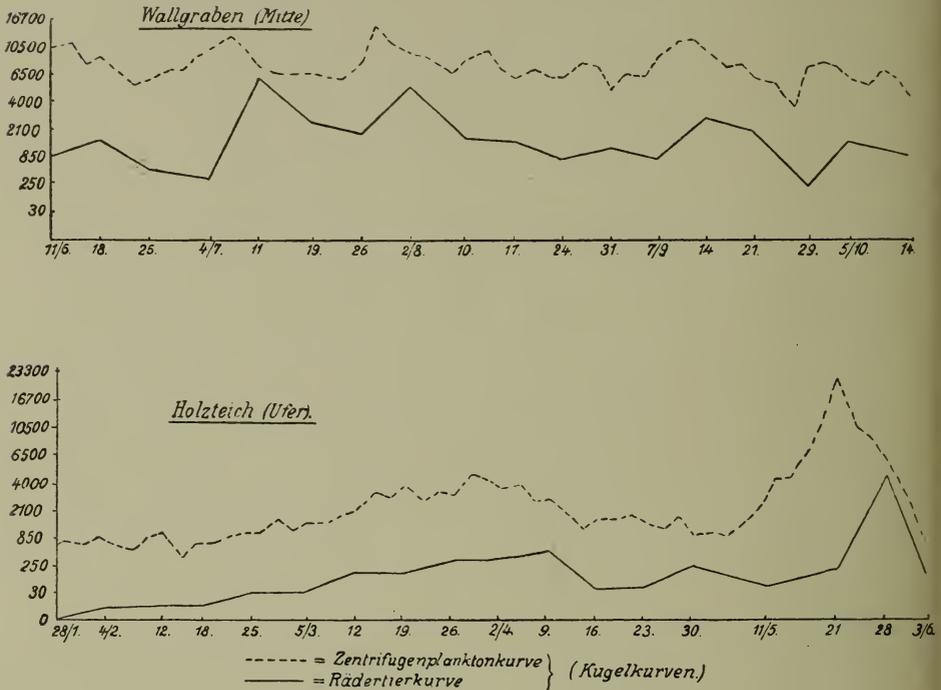
So stellte LOHMANN⁶¹ das Verhältnis fest, in dem bei Laboe zu den verschiedenen Monaten des Jahres die Masse der lebendigen¹⁾ Pflanzensubstanz zu der Gesamtmasse des Planktons stand und wies nach, daß die erstere vom XI.—III. unter 50% der Gesamtmasse herabsinkt (bis 18% im Februar!), während sie vom IV.—X. stets mehr ausmacht und bis auf 75% ansteigt. Es stellte sich ferner heraus, daß trotz der Annahme eines möglichst niedrigen Nahrungsbedarfs der Tiere die Menge der Pflanzen im Januar und Februar denselben nicht zu decken vermag und, da die Tiere trotzdem gut gedeihen, außer ihnen noch andere Nahrungsquellen denselben zur Verfügung stehen müssen. Als solche sieht er den Detritus an, der im Wasser der Flachsee in großer Menge vorhanden ist und von dem JOH. PETERSEN⁸⁰ 1911 nachgewiesen hat, welche große Bedeutung ihm für die Ernährung der Tierwelt flacher Gewässer zukommt. Im Durchschnitt des ganzen Jahres übertrafen bei Laboe die Produzenten die Konsumenten um 8—12%.

PÜTTER^{82, 83} ging dann weiter und suchte, indem er BRANDT'S¹⁰ Arbeiten über die chemische Zusammensetzung der Diatomeen, Peridineen und Copepoden benutzte, den Nährwert des Planktons genauer zu ermitteln. Zugleich bestimmte er den Nährbedarf einer Reihe von Planktonfressern aus ihrem Sauerstoffbedarf und kam dabei zu dem Ergebnis, daß eine Ernährung jeder dieser Arten durch die Planktonten völlig ausgeschlossen sei, weil deren Menge eine viel zu geringe sei. Nun sind im Wasser außer den in Organismen festgelegten organischen Verbindungen aber noch stets gelöste organische Kohlenstoffverbindungen und auch organische Stickstoffverbindungen vorhanden, wie schon NATTERER nachgewiesen hatte. Die Menge dieser Stoffe ist aber, wie PÜTTER zeigte, erheblich größer als die in

¹⁾ Skelette, Gallert usw. ebenso wie bei den Tieren nicht mitberechnet.

den Organismen enthaltenen Verbindungen (organ. gebund. C. in 1000 Litern: 12250 mg gelöst, 47,4 mg in Organismen; organ. gebund. N. in 1000 Litern: 126 mg gelöst, 5,5 mg in Organismen; C. also 260 mal, N. 23 mal reicher in gelöstem als in organismischem Zustande), und PÜTTER glaubt nun in diesen überall im Wasser verbreiteten, gelösten organischen Verbindungen die hauptsächlichste Nahrungsquelle der Meerestiere nachweisen zu können. Dem Detritus spricht er eine größere Bedeutung ab, was weder für das Plankton bei Syrakus, noch vor allem für dasjenige der westlichen Ostsee richtig sein wird. Selbst für die Hochsee läßt sich die Bedeutung des Detritus, unter dem hier selbstverständlich nur der nicht vom Plankton selbst stammende verstanden ist, keineswegs einfach leugnen, da sowohl von der Küste wie aus der Atmosphäre eine Zufuhr möglich ist. Diese gelösten organischen Verbindungen sollen nun Stoffwechselprodukte der Planktonpflanzen sein und von denselben fortwährend neu gebildet werden, da sie nicht imstande sind, diese Exkrete wie die Landpflanzen im Körper zurückzuhalten. Es behalten also nach PÜTTER die Planktonpflanzen durchaus ihre Bedeutung als Nahrungsquelle des Lebens im Meere bei, aber nicht ihre Körper, sondern ihre Exkretstoffe geben die eigentliche Nahrung für die Konsumenten ab. Aus dieser Hypothese folgt nun für PÜTTER, daß wir nicht die Massen (Trockensubstanz, Lebendgewicht oder Volumen der lebenden Substanz) der Konsumenten und Produzenten zu vergleichen haben, wenn wir untersuchen wollen, wie Produktion und Bedarf sich zueinander stellen, sondern daß es allein auf die Entwicklung der Oberflächen der Organismen ankommt. Denn davon hängt die Intensität des ganzen Stoffwechsels, bei den Konsumenten insbesondere also auch der Sauerstoffverbrauch, bei den Produzenten die Abgabe der Exkretstoffe ab. Führt man in dieser Weise den Vergleich für die verschiedenen Monate bei Laboe durch, so erhält man nun in der Tat einen stetigen Überschuß der Produzenten, indem ihre Fläche im Minimum (Februar) um $\frac{1}{6}$, im Maximum (Juni) um das 22fache die der Konsumenten übertrifft. Es läßt sich also PÜTTER'S Hypothese dahin zusammenfassen, daß „die Algen Stoffe produzieren, und zwar proportional der Größe ihrer Oberfläche, diese an das Meerwasser abgeben, und daß dann die Tiere diese gelösten Stoffe ausnutzen, wobei der Bedarf wiederum proportional der Konsumentenfläche ist“ (Ernährung der Wassertiere, 1909, p. 127). Er nimmt ferner an, „daß der bei weitem größte Teil der Tiere nicht die scheinbar so fette Weide benutzt, die die Leiber der Tiere und

Pflanzen bieten, sondern größtenteils, größtenteils, bei vielen Tieren werden wir sagen dürfen ausschließlich, seine Nahrung in gelösten organischen Verbindungen findet“ (eod. loc. p. 1—2). PUTTER hat zahlreiche Untersuchungen ausgeführt, um die Ernährung von Wassertieren der verschiedensten Klassen durch gelöste Nährstoffe zu beweisen. Bis jetzt stehen aber den Befunden, daß Fische,



Figur 13.

Vergleich der Kurven, welche die Volkszahl eines Planktontieres und der gleichzeitig im Wasser nachgewiesenen Nahrung desselben beschreiben. Die Rotatorienkurve gilt für 10 Liter filtriertes Wasser, die Kurve für die Nahrung (Zentrifugenplankton) für 15 ccm zentrifugiertes Wasser. Die Kurven sind „Kugelkurven“. Die Teiche liegen in der Nähe von Leipzig. (Nach H. Dieffenbach, Internat. Rev. Hydrobiol. u. Hydrogr., Biol. Suppl., III. ser., Heft 2, Taf. VIII, Fig. 3 u. 4, 1912.)

Krebse, Coelenteraten ohne geformte Nahrung sich nicht nur lange am Leben erhalten ohne ihrem Energieverbrauch entsprechende Verluste zu zeigen, oder selbst wachsen und sich vermehren, ebenso viele Untersuchungen gegenüber, die für dieselben Organismengruppen die Notwendigkeit geformter Nahrung und die zerstörende Wirkung ihrer Entziehung nachweisen. Ganz ausgeschlossen aber ist es, die ausschlaggebende Bedeutung der geformten Nahrung nicht nur für die Gestaltung der Planktontiere,

sondern auch für deren Verbreitung ignorieren zu wollen. Die schnelle Abnahme der Tiere mit der Tiefe unterhalb der eigentlichen Vegetationszone beweist dies am besten. Aber es läßt sich auch im einzelnen der Nachweis führen, daß das Auftreten der Tiere direkt dem der Pflanzen parallel geht, von denen sie sich nähren. Ich will hier nur ein Beispiel anführen, das einer trefflichen Arbeit DIEFFENBACH'S²⁶ über die Rotatorien einiger Gewässer bei Leipzig entnommen ist. Fig. 13 zeigt die Kurven des Zentrifugenplanktons, das fast ausschließlich aus Phytoflagellaten bestand, und die gleichzeitige Bewegung der Volkszahl der pelagischen Rädertiere, die sich, wie durch besondere Untersuchungen festgestellt wurde, von demselben nähren. Besonders beachtenswert erscheint noch, wie immer zuerst die Pflanzen kulminieren und erst dann die Fresser folgen.

PÜTTERS Arbeiten sind reich an interessanten und neuen Gesichtspunkten, die zahlreiche weitere Untersuchungen anregen, und wir können ihm dankbar sein, daß er vom physiologischen Standpunkte aus die biologische Struktur des Planktons durchdacht und analysiert hat. Dadurch sind die Probleme, welche die Beziehung von Konsumenten und Produzenten im Plankton noch für uns birgt, in ihrem ganzen Umfange hervorgetreten und es ist eine Hypothese geliefert, deren Grundlagen nun nach allen Seiten hin sorgfältig geprüft werden müssen. Daß sie so nicht haltbar ist, tritt schon jetzt hervor; es läßt sich aber noch nicht voraussehen, in welcher Weise die definitive Lösung sich gestalten wird.

Die Aufgaben, die das Bevölkerungsproblem stellt, und die Wege, auf denen dieselben zu lösen sind, haben die Forschungen der letzten 25 Jahre also klar herausgearbeitet, aber von der Lösung selbst sind wir noch weit entfernt, und vielfach sind kaum die fundamentalen Faktoren genauer erforscht. Das liegt zum großen Teil an der Neuheit der Untersuchungen, zum Teil aber auch an der eigenartigen Komplikation, die die Bevölkerungsverhältnisse des Planktons dadurch bekommen, daß die Wohngebiete zum weitaus größten Teil nicht ihren geographischen Ort bewahren, sondern fortgesetzt wandern. Wir haben hier also den sehr interessanten Fall, daß nicht einzelne Arten wie beim Benthos beider Biosphären und beim Necton der Hydrosphäre periodisch oder aperiodisch ihren Wohnsitz verlegen, sondern die ganzen Wohngebiete selbst mit ihrer gesamten Lebensgemeinschaft ändern ihre geographische Lage. Das erfolgt im Süßwasser bei allen Flüssen,

deren Gesamtplankton unweigerlich dem Meere zugeführt wird und dabei viele Breiten- und Längengrade zurücklegen kann; im Meere erfolgen die Wanderungen der Wohngebiete langsamer, aber ihre Ausdehnung ist eine ungleich gewaltigere, und der Umfang der wandernden Wassermassen ein ganz ungeheurer. Eine völlig ruhende Wohnstätte findet das Plankton wohl nur in kleinen Süßwasserbecken; aber relative Konstanz besitzt es in allen Teichen, Seen und Altwässern des Landes, in der Tiefsee des Meeres und in den von den Strömen umschlossenen Halostasen der Ozeanbecken. Während die Stromgebiete des Landes ausnahmslos aus Endströmen gebildet sind, die fast alle ihr Plankton der Vernichtung im Meere entgegenführen, sind im Meere die Mehrzahl aller Stromgebiete in sich zurückkehrende Zirkelströme. Das Plankton in ihnen gebraucht viele Monate und oft Jahre, um den Kreislauf einmal zu vollenden und passiert dabei Tropengebiete und kühle Gebiete und kann während seiner Reise an bestimmten Orten mit anderen Stromgebieten entstammendem Wasser zusammentreffen, so daß eine Mischung zweier Lebensgemeinschaften und eine teilweise Vernichtung der Planktonten erfolgt. Aber gerade der größte Zirkelstrom unserer Erde, die Westwindtrift des antarktischen Meeres, deren Kreislauf auf etwa 3 Jahre geschätzt werden muß, verläuft unter fast völlig gleichen klimatischen Verhältnissen. Daneben treten Endströme auf, die aus ihrem Ursprungsgebiet sich loslösen, wie der kalte Labradorstrom und der warme Golfstrom im Nordatlantischen Gebiet, und ihre Planktonwelt wie die Flüsse dem allmählichen Untergange weihen, indem sie sie unter immer ungünstigere Verhältnisse führen und schließlich sich selbst in fremde Stromgebiete auflösen. Solche Endströme sind in Nebenmeeren und in der Flachsee vielfach als ausgehende und eingehende Ströme ausgebildet. Lokale Küstenströme machen in diesen Gebieten die Verlagerungen des Planktons oft zu einem äußerst komplizierten. Gegenstand der Forschung ist nun unstreitig eigentlich die Untersuchung der wandernden Planktongemeinschaft, deren Artbestand, Bevölkerungsdichte und Struktur während ihrer Wanderung zu studieren wäre. Fast immer sind wir aber nur in der Lage, das Plankton eines bestimmten geographischen Ortes zu untersuchen und die verschiedene Zusammensetzung desselben während verschiedener Zeiten zu studieren. Wir haben dann im strömenden Wasser des Meeres und des Landes natürlich bei jeder Beobachtung ein anderes Plankton als Untersuchungsobjekt und in Küstengebieten können wir es sogar mit

verschiedenen von Tag zu Tag wechselnden Planktontieen¹⁾ zu tun haben. Es ist daher eine stete Beobachtung der hydrographischen Verhältnisse notwendig und die größte Vorsicht geboten, wenn es sich darum handelt, die zeitliche Entwicklung des Planktons nicht ruhender Wassergebiete festzustellen. Sehr wünschenswert wäre es deshalb, wenn auf Expeditionen, die in erster Linie der Forschung während der Fahrt und nicht der Sammlung von Material zu dienen hätten, dieses Verhalten der Planktontieen im Meere besonders studiert würde, indem im Zentrum eines der großen Zirkelströme längere Zeit gekreuzt, an bestimmten Punkten des umkreisenden Stromsystems Querschnitte durch den Strom gelegt würden und man schließlich einem Endstrom möglichst weit der Länge nach folgte. Der eingehenden Untersuchung des Gestaltungsproblemens durch das Studium der verschiedenen Planktonformen, die in den wertvollen Monographien der großen Expeditionen enthalten sind, muß auch eine ebenso gründliche Erforschung des Bevölkerungsproblems parallel gehen, die sich aber nicht, wie das bis jetzt meist der Fall ist, nur an die einzelne Art oder Organismengruppe anlehnen darf, sondern vor allem auch in zusammenfassender Weise die Lebensgemeinschaft des Planktons in ihren verschiedenen Typen selbständig behandeln muß.

Schluß.

Überblicken wir nun zum Schluß das Ergebnis des Referates, so sehen wir, wie sich immer mehr zwei Forderungen geltend machen, die uns eine gedeihliche und fruchtbringende Weiterentwicklung der Planktonforschung verbürgen.

Das ist erstens, daß als eigentlicher Gegenstand der Forschung nicht das konservierte, tote, sondern das lebende Plankton in seiner natürlichen Umgebung betrachtet werden muß. Wie der lebendige Planktonorganismus sich seiner Umgebung gegenüber durchsetzt, und aus dem Zusammenwirken der vielen lebendigen, schwebenden Werkstätten des Planktons diese Welt des Gesamtplanktons entsteht, die die gesamte Hydrosphäre mit ihrer rastlosen, stillen Arbeit erfüllt, ist das Problem, das die moderne Planktonforschung zu lösen erstrebt. Sie will den Nachweis erbringen, daß sowohl Gestaltung, Bau und Entwicklung des einzelnen Planktonten, wie die Verbreitung, Menge und wechselnde Zusammensetzung des Gesamtplanktons Lebensnotwendigkeiten sind, von denen der Bestand dieser größten Lebensgemeinschaft unserer Erde abhängig ist.

¹⁾ „Planktontie“ als zusammenfassender kurzer Ausdruck für die gesamte Plankton-Bevölkerung (Pflanzen, Tiere, Bakterien) eines Gebietes.

Zweitens aber müssen immer mehr an die Stelle bloßer Schätzungen und geistreicher Erklärungen exakte Forschungsmethoden treten, wie sie uns jetzt in den chemischen und physikalischen Methoden der Pflanzen- und Tierphysiologie und den statistischen Methoden der Variation und Population, im Experiment und in der Kultur zur Verfügung stehen. Ein bloße Schätzung der Häufigkeit oder der Variabilität oder der Leistung einer Gestaltung muß in der Planktonforschung ebenso eingeschätzt werden, wie es der Fall sein würde, wenn ein Hydrograph den Salzgehalt und die Temperatur eines Meeresgebietes nur nach Gefühl und Geschmack schätzen und daraufhin ein Bild von den Strömungsverhältnissen desselben entwerfen wollte. Zu wie irrigen Vorstellungen die primitiven, subjektiven Methoden in der Planktonforschung führen, und wie hemmend ihre anscheinend eindeutigen Resultate wirken können, haben die Untersuchungen über den Planktongehalt der warmen Meere und über die Gesetzmäßigkeit der horizontalen Verteilung des Auftriebs über alles Erwarten so deutlich gezeigt, daß ein Zweifel über die Berechtigung dieser Forderung gar nicht möglich ist. Will die Planktonforschung den Charakter einer modernen Wissenschaft bewahren, so muß sie auf diesem Wege weitergehen.

Übersicht der zitierten Literatur.

1. ALLEN, E. J. u. NELSON, E. W., On the Artificial Culture of Marine Plankton Organisms. *Journal Marin. Biolog. Associat.* Plymouth, vol. 8, 1910.
2. APSTEIN, C., Biologische Studie über *Ceratium tripos* var. *subsalsum* Ostf. *Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen.* Neue Folge, Abt. Kiel, Bd. XII. Kiel 1911.
3. — Das Süßwasserplankton. Kiel u. Leipzig 1896.
4. — Hat ein Organismus in der Tiefe gelebt, in der er gefischt ist? *Internat. Revue Hydrobiol. u. Hydrograph.*, Bd. III, Heft 1/2, 1910.
5. — Cladocera in: *Conseil permanent internat. p. l'explorat. d. l. mer*, Bull. trimestr., *Résumé observat. Plankton 1902—1908*, Partie I, 1910.
6. — Tunicata in: eod. loco, Partie II, 1911.
7. — Chaetognathen in: eod. loco, 1911.
8. BENECKE, W. u. KEUTNER, J., Über stickstoffbindende Bakterien aus der Ostsee. *Bericht der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, Bd. 21, 1903.
9. BIEDERMANN, W., Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung in: *Handbuch der vergleichenden Physiologie*, herausgegeben von H. WINTERSTEIN. Bd. II, Stoffwechsel. Jena 1911.
10. BRANDT, K., Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des Planktons. *Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen.* Neue Folge, Abt. Kiel, Bd. III, 1898.
11. — Über den Stoffwechsel im Meere, eod. loco, Bd. IV, 1899.
12. — Über den Stoffwechsel im Meere, 2. Abhandlung, Bd. VI, 1902.

13. BRANDT, K., Über Anpassungserscheinungen und Art der Verbreitung von Hochseetieren, in: Ergebnisse der Plankton-Expedition, Bd. I, A. Kiel u. Leipzig 1892.
14. — Die wichtigsten Ergebnisse der im Kieler Meereslaboratorium ausgeführten quantitativen Untersuchungen über die anorganischen Stickstoffverbindungen des Meerwassers. Mitteilung in: Conseil permanent international p. l'explorat. d. l. mer, Rapports et Procès Verbaux des Réunions, vol. 13. 1911 (pag. 78/79).
15. — Über die Ursache des geringen spezifischen Gewichtes der Vacuolenflüssigkeit bei Meerestieren. Biol. Centralbl., Bd. 15, 1895.
16. — Über die Produktion und die Produktionsbedingungen im Meere. Conseil permanent international p. l'explorat. d. l. mer, Rapports et Procès Verbaux d. Réun., vol. 3, 1905.
17. — Biolog. u. Faunist. Untersuchungen an Radiolarien u. anderen pelagischen Tieren. I. Untersuchungen üb. d. hydrostat. Apparat v. Thalassicol. u. koloniebildenden Radiolarien. Zool. Jahrb. (Systemat. Abt.) Bd. 9, 1895.
18. — Tintinnodeen in: Conseil permanent internat. p. l'explorat. d. l. mer, Bull. trimestr., Résumé observat. Plankton 1902—1908, Part. I, 1910.
19. CHUN, C., Die Ctenophoren d. Golfes von Neapel, Fauna u. Flora d. G. Neapel, Monographie I. Leipzig 1880.
20. — Die pelagische Tierwelt in größeren Meerestiefen u. ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna. Bibliotheca zoologica, Heft 1, 1887.
21. — Atlantis, Biologische Studien über pelagische Organismen, eod. loco, Heft 19, 1896.
22. — Bericht über eine nach den Canarischen Inseln im Winter 1887—88 ausgeführte Reise. I. u. II. Abteilg., Sitzungsber. K. Pr. Akad. Wissenschaft. Berlin, 1888 u. 1889.
23. — Die Beziehungen zwischen dem arktischen und antarktischen Plankton. Stuttgart 1897.
24. — Aus den Tiefen des Weltmeers. Jena 1900; 2. Auflage 1902.
25. DEMOLL, R. u. STROHL, J., Temperatur, Entwicklung u. Lebensdauer. Biolog. Centralblatt, Bd. 29, 1909.
26. DIEFFENBACH, H. u. R. SACHSE, Biologische Untersuchungen an Rädertieren in Teichgewässern. Internat. Revue Hydrob. Hydrog. Biol. Suppl. III. ser. 1912.
27. DREYER, FR., Über die Prinzipien der Gerüstbildung bei Rhizopoden. Jenaische Zeitschr. f. Medic. u. Nat., Bd. 26, 1892.
28. EHRENBERG, CHR., Bericht über die Verhandlungen der Kgl. Preußisch. Akademie d. Wissenschaft. zu Berlin, 1. Jahrg., 1836, p. 84 u. 85.
29. — Über das Verhalten des kleinsten Lebens in dem Weltmeere wie in dem Eise der Polarländer. Berichte der Akademie i. Berlin, 1844.
30. FARRAN, G., Copepoda in: Conseil permanent internat. p. l'explorat. d. l. mer, Bull. trimestr. Résumé observat. Plankton 1902—1908, Part. I 1910 u. Part. II 1911.
31. FISCHER, A., Vorlesungen über Bakterien, 1903.
32. FISCHER, B., Bakterien des Meeres in: Ergebnisse der Plankton-Expedition, Bd. IV, M. g. Kiel u. Leipzig 1894.

33. GRAN, H., Das Plankton des norwegischen Nordmeeres von biologischen und hydrographischen Gesichtspunkten aus behandelt. Report Norwegian Fishery- and Marine Investigations, vol. II, Nr. 5. Bergen 1902.
34. — Om Plankton algernes livsbetingelser. In Naturen. Februarheft 1908.
35. — Preservation of Samples and Quantitative Determinat. of the Plankton. Conseil permanent internat. p. l'explorat. d. l. mer, Publicat. Circumstance, Nr. 62. Copenhagen 1912.
36. HAECKEL, E., Plankton-Studien. Jena 1890.
37. HACKER, V., Tiefsee-Radiolarien in: Wissensch. Ergebnisse d. Deutschen Tiefsee-Expedition, Bd. XIV, 1908.
38. HENSEN, V., Über die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Tieren. V. Bericht, Kommiss. wissensch. Untersuch. deutsch. Meere. Kiel 1887.
39. — Das Plankton der östlichen Ostsee. Jahresbericht d. Kommiss. usw. 1887/91. Heft 2. Kiel 1890.
40. — u. APSTEIN, C., Die Nordsee-Expedition 1895 des Deutschen Seefischerei-Vereins. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. Neue Folge, Abt. Kiel, Bd. II, Heft 2, 1897.
41. — Einige Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung. Sitzungsberichte d. königl. preuß. Akademie d. Wissenschaft. Berlin, physical.-mathem. Classe, 17. III. 1890.
42. — Einige Ergebnisse der Expedition in: Ergebnisse der Plankton-Expedition, Bd. I, A. Kiel u. Leipzig 1892.
43. — Das Leben im Ozean nach Zählungen seiner Bewohner in: Ergebnisse der Plankton-Expedition, Bd. V, O. Kiel u. Leipzig 1911.
44. HERTWIG, R., Über die Bedeutung der Stationen für Süßwasserbiologie. Internat. Revue Hydrob. Hydrogr., Bd. I, Nr. 1/2, 1908.
45. HJORT, JOH., Die Tiefsee-Expedition des „Michael Sars“ nach dem Nord-Atlantik im Januar 1910. Internat. Rev. Hydrob. u. Hydrogr., Bd. IV, Heft 1/2 u. 3, 1911.
46. HOOKER, On the Diatomaceous Vegetation of the Antarctic Ocean, British Association, 30. VI. 1847, Bericht in: Gardener's Chronicle 1847.
47. HUMBOLDT, ALEX. v., Kosmos. 1845—1858.
48. JOHNSTONE, J., Conditions of Life in the Sea, Cambridge Biological Series, Cambridge 1908.
49. — Life in the Sea, Cambridge Manuals of Science and Literature, Cambridge 1911.
50. JØRGENSEN, E., Peridinales, Ceratium in: Conseil permanent internat. p. l'explorat. d. l. mer, Bull. trimestr., Résumé observat. Plankton 1902—1903, Part. II, 1911.
51. KARSTEN, G., Die Formveränderungen von *Skeletonema costatum* (Grev.) Grun. und ihre Abhängigkeit von äußeren Faktoren. Wissenschaftl. Meeresunters. Neue Folge, Abt. Kiel, Bd. III, 1898.
52. — Das Phytoplankton der Valdivia-Expedition in: Wissensch. Ergebnisse d. deutsch. Tiefsee-Expedition, Bd. II, 2. Teil, 1907.
53. KERB, H., Über den Nährwert der im Wasser gelösten Stoffe. Internat. Revue Hydrob. u. Hydrogr., Bd. III, Nr. 5/6, 1911.
54. KOFOID, CH., On some important sources of error in the plankton method.; Science, N. S. vol. 6, p. 829—831.

55. KOFOID, CH., The Plankton of the Illinois-River 1894—1899. part I, Quantitative investigations and general results. *Bullet. Illinois State Laborat. Natural Histor.*, vol. VI, 1903. — part II, Constituent organisms and their seasonal distribution, eod. loco, vol. VIII, 1908.
56. — Mutations in Ceratium. *Bullet. Mus. Comparat. Zoology, Harvard College*, Bd. 52, 1909.
57. KÜKENTHAL, W., Die marine Tierwelt des arktischen und antarktischen Gebietes. *Veröffentl. Instit. Meereskunde u. geogr. Instit. Univ. Berlin*, Heft 11, 1906.
58. LIPSCHÜTZ, AL., Zur Frage der Ernährung der Fische. *Zeitschr. allgem. Physiologie*, Bd. 12, Heft 1/2, 1910.
59. LOHMANN, H., Über das Fischen mit Netzen aus Müllergaze Nr. 20 zu dem Zwecke quantitativer Untersuchungen des Auftriebs. *Wissenschaftl. Meeresuntersuchung. Neue Folge, Abt. Kiel*, Bd. V, Heft 2, 1901.
60. — Neue Untersuchungen über den Reichtum des Meeres an Plankton und über die Brauchbarkeit der verschiedenen Fangmethoden. eod. loco. Bd. VII, 1903.
61. — Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. eod. loco, Bd. X, 1908.
62. — Die Appendicularien der Plankton-Expedition in: *Ergebnisse der Plankton-Expedit.*, Bd II E. c. Kiel u. Leipzig 1896.
63. — Das Gehäuse der Appendicularien, sein Bau, seine Funktion und seine Entstehung. *Schrift. Naturwissensch. Verein Schleswig-Holstein*, Bd. XI, Heft 2. Kiel 1899.
64. — Untersuchungen über das Pflanzen- und Tierleben der Hochsee im Atlantischen Ozean während der Ausreise der „Deutschland“. *Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin*, Jahrg. 1912.
65. — Untersuchungen über das Pflanzen- und Tierleben der Hochsee. *Veröffentl. Instit. Meereskunde. Neue Folge. Geograph.-naturw. Reihe*, Heft 1. Berlin 1912.
66. — Über das Nannoplankton und die Centrifugierung kleinster Wasserproben zur Gewinnung desselben in lebendem Zustande. *Internat. Rev. Hydrobiol. Hydrograph.*, Bd. IV, 1911.
67. — Die Gehäuse und Gallertblasen der Appendicularien und ihre Bedeutung für die Erforschung des Lebens im Meer. *Verhandlung. Deutsch. Zoolog. Gesellsch.*, 19. Jahresvers. Leipzig 1909.
68. MEISENHEIMER, JOH., Pteropoden in: *Wissenschaftl. Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition*, Bd. 9, 1905.
- 68 a. — Pteropoden in: *Deutsche Südpolar-Expedition*, Bd. IX, Zoologie, Bd. 1, 1908.
69. MÜLLER, JOH., Über die Larven und die Metamorphose der Echinodermen. *Abhandlg. Berliner Akad. d. Wissensch.* 1845—1855.
70. — Über die Thalassicollen, Polycystinen und Acanthometren des Mittelmeeres. eod. loco 1858.
71. MURRAY, JOHN, Narrative of the Cruise of H.M.S. „Challenger“ with a General Account of the Scientific Results of the Expedition (1873—1876), vol. I, II, 1885.

72. NATHANSOHN, A., Tier- und Pflanzenleben d. Meeres, in: Wissenschaft u. Bildung. Leipzig 1910.
73. — Über die allgemeinen Produktionsbedingungen im Meere. Internat. Revue Hydrob. u. Hydrogr., Bd. I, 1908.
74. — Über die Bedeutung vertikaler Wasserbewegungen für die Produktion des Planktons im Meere. Abhandlg. math.-phys. Klasse sächs. Gesellsch. Wissenschaft. Leipzig, Nr. 5, 1906.
75. ÖRSTEDT, A. S., Jagttagelser over en hidtil ukjendt almindelig Udbredning af microscopiske Planter i Verdenshavet. Videnskab. Meddelelser fra naturhist. Förening Kjöbenhavn, 1849.
76. ORTMANN, A., Grundzüge der marinen Tiergeographie. Jena 1896.
77. OSTENFELD, C. H., Halosphaera and Flagellata, in: Conseil permanent internat. p. l'explorat. d. l. mer. Bull. trimestr., Résumé observat. Plankton 1902—1908, Part. I, 1910.
78. OSTWALD, WOLFG., Zur Theorie des Planktons. Biolog. Centralblatt, Bd. 22, 1902.
79. — Theoretische Planktonstudien. Zoolog. Jahrbücher, Abt. Systemat. usw., Bd. 18, 1903.
80. PETERSEN, C. G. JOH., and P. BOYSEN-JENSEN, Valuation of the Sea. I. Animal Life of the Sea-Bottom, its food and quantity. Report Danish Biological Station, vol. XX. Copenhagen 1911.
81. PETTERSSON, O., Über die Wahrscheinlichkeit von periodischen und unperiodischen Schwankungen in dem Atlantischen Strome und ihren Beziehungen zu meteorologischen und biologischen Phaenomenen. Conseil permanent international p. l'explorat., d. l. mer. Rapports et Procès-Verbaux, vol. III. Copenhague 1905.
82. PÜTTER, AUG., Die Ernährung der Wassertiere. Zeitschrift f. allgemeine Physiolog., Bd. 7, 1907.
83. — Die Ernährung der Wassertiere u. d. Stoffhaushalt d. Gewässer. Jena 1909.
84. — Der Stoffwechsel der Aktinien. Zeitschr. f. allgem. Physiol., Bd. 12, 1911.
85. — Vergleichende Physiologie. Jena 1911.
86. REGNARD, P., La vie dans les eaux. Paris 1891.
87. REINKE, J., Die zur Ernährung der Meeres-Organismen disponiblen Quellen an Stickstoff. Bericht. Deutsch. Botan. Gesellsch., Jahrg. 1903, Bd. 21, Heft 7.
88. RHUMBLER, LUDW., Die Foraminiferen der Plankton-Expedition in: Ergebnisse d. Plankton-Expedit., Bd. III L. c. 1. Teil. Die allgemeinen Organisationsverhältnisse. Kiel u. Leipzig 1911.
89. RICHTER, OSW., Zur Physiologie der Diatomeen. Die Biologie der Nitschia putrida Ben. Denkschrift. kaiserl. Akad. Wissensch. Wien, math.-naturw. Klasse, 1909.
90. RUTTNER, FR., Über die Anwendung von Filtration und Zentrifugierung bei den planktologischen Arbeiten an den Lunzer Seen. Internat. Revue Hydrob. u. Hydrogr., Bd. II, Heft 1/2, 1909.
91. SCHÜTT, FR., Das Pflanzenleben der Hochsee, in: Ergebnisse der Plankton-Expedition, Bd. I, A. Kiel u. Leipzig 1892.
92. SCORESBY, Über die Farbe des Grönländischen Meeres. Neues Journal f. Chemie u. Physik v. Schweigger u. Meinecke, 1820. (Ausgezogen aus: Edinburgh philosophical Journal, 1820.)

93. SIMROTH, H., Die Gastropoden der Plankton-Expedition, in: Ergebnisse d. Plankton-Expedition, Bd. II, F. d. Kiel u. Leipzig 1895.
94. STEUER, AD., Planktonkunde. Leipzig u. Berlin 1910.
95. STUDER, TH., Die pelagische Fauna. Verhandlg. d. 2. deutsch. Geographentages Halle 1882 (auch in: Forschungsreise der „Gazelle“, 1889, Bd. 3).
96. VOLK, R., Hamburg. Elbuntersuchungen. Mitteilg. Naturhist. Museum Hamburg, Bd. 18, 1901.
97. WALLICH, G. C., Royal Microscopical Society 1865.
98. WEBER VAN BOSSE, The Cruise and Deep-Sea Explorat. Siboga, Nature, vol. 62, p. 327, u. Petermanns Mitteilungen, p. 188, 1900.
99. WESENBERG-LUND, Grundzüge der Biologie und Geographie des Süßwasserplanktons nebst Bemerkungen über Hauptprobleme zu künftigen limnologischen Forschungen. Internat. Revue Hydrob. u. Hydrogr., Biolog. Supplement, ser. 1, 1910.
100. — Von dem Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Bau der Planktonorganismen und dem spezifischen Gewicht des Süßwassers. Biolog. Centralblatt, Bd. 20, 1900.
101. WHIPPLE, G., Some observations to the growth of Diatoms. Journal of the New England Water Works Association, vol. 11, Nr. 1, 1896.
102. WOLTERECK, R., Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. Verhandlg. Deutsch. Zoolog. Gesellschaft, 19. Jahresvers., 1909.
103. WOODRUFF, L., Two thousand generations of Paramecium. Archiv f. Protistenkunde, Bd. 21, 1911.

Vorträge.

HERR DR. ERNST TEICHMANN (Frankfurt a. M.):

Zur Biologie der Trypanosomen.

I. Die Spezifität der Trypanosomen. Es ist bekannt, daß sich eine Anzahl von mit verschiedenen Namen belegten Trypanosomen morphologisch kaum mit Sicherheit unterscheiden lassen: *Tr. Brucei* (Nagana), *Tr. equiperdum* (Dourine), *Tr. equinum* (Mal de Caderas), *Tr. Evansi* (Surra), *Tr. Togolense* (Nagana?), *Tr. vivax* (= *Tr. Cazalboui*), *Tr. caprae* (Nagana?), *Tr. Gambiense* (Schlafkrankheit) und *Tr. Rhodesiense* (= *Tr. Gambiense*?) u. a. gehören hierher. Es ist deshalb von R. KOCH und anderen die Vermutung ausgesprochen worden, daß es sich bei den säugetierpathogenen Trypanosomenformen überhaupt nicht um fest fixierte, sondern um „werdende“ Arten handle. Ohne auf die Frage einzugehen, ob Anzeichen dafür vorhanden seien, daß sich die Trypanosomen in einem Prozeß befinden, der zur Ausbildung distinkter Arten führen müsse, möchte ich über die Ergebnisse von Versuchen berichten,

die zur Prüfung der Spezifität einiger Trypanosomen-„Arten“ an- gestellt wurden. Diese Experimente sind von Herrn Dr. H. BRAUN, dem Vorsteher der bakteriologischen Abteilung des Städtischen Hygienischen Institutes, und mir gemeinschaftlich ausgeführt worden.

Die Absicht, von der ich in Anschluß an die hier vor einem Jahre gemachten Mitteilungen über das Gift der Sarkosporidien sprach¹⁾, die dabei verwandte Methode zur Darstellung des Sarkosporidiotoxins auch bei anderen Protozoen, insbesondere bei Trypanosomen zu versuchen, haben wir inzwischen verwirklicht. Ich möchte mich wegen der Kürze der zur Verfügung stehenden Zeit nicht auf Einzelheiten einlassen und nur sagen, daß wir die Trypanosomen von allen Bestandteilen des Blutes der Tiere, in denen sie leben, befreien können, sie dann in einer bestimmten Art trocknen und zu einem Pulver zerreiben, das lediglich aus Trypanosomen- substanz besteht. Durch Injektion dieser Trypanosomen-Trocken- substanz, unseres Vakzins, die keinerlei toxische Eigenschaften besitzt, können wir Mäuse, Ratten, Meerschweinchen und Kaninchen gegen die nachfolgende Infektion mit der entsprechenden Trypanosomenart sicher schützen. Dieser Schutz beruht darauf, daß der mit der Substanz vorbehandelte Organismus Antistoffe produziert, die in seinem Blute kreisen, und sich mit deren Hilfe der eingedrungenen Parasiten erwehrt. Die Wirkung dieses Mittels ist also eine indirekte; es wirkt nicht heilend, sondern prophylaktisch.

Wir hatten im ganzen 8 Trypanosomenstämme zur Verfügung, nämlich 2 Dourine-, 2 Nagana-, 1 Mal de Caderas, 1 Congolense und 2 Gambiense-Stämme. Wenn wir nun Mäuse mit einem Vakzin behandelten, das von einem der beiden Dourine-Stämme gewonnen worden war, so erwiesen sich diese Tiere nicht nur gegen diesen und den zweiten Dourinestamm immun, sondern sie waren auch gegen Nagana und Mal de Caderas geschützt. Umgekehrt zeigten sich Mäuse, die mit einem Nagana-Vakzin vorbehandelt worden waren, sowohl gegen Nagana als auch gegen Dourine, als auch gegen Mal de Caderas geschützt.

Zu ganz analogen Ergebnissen gelangten wir, wenn wir Mäuse passiv immunisierten, indem wir ihnen Immunsera einverleibten. Solche Sera erzeugten wir dadurch, daß wir Kaninchen mit aus Trypanosomen gewonnenem Vakzin behandelten. Mäuse, denen z. B. ein Dourine-Immunserum eingespritzt wurde, waren nicht nur gegen

¹⁾ Über ein Protozoentoxin. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, 1911, S. 278 ff.

Dourine, sondern auch gegen Mal de Caderas und Nagana geschützt; ebenso waren Mäuse, denen ein Nagana-Immuserum einverleibt wurde, immun sowohl gegen Nagana, als auch gegen Mal de Caderas und Dourine.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß von den 3 genannten Trypanosomenarten die eine wie die andere Stoffe besitzt, die in das Blut des Versuchstieres eingeführt, dieses veranlassen, mit den gleichen Antikörpern zu reagieren. Da nun bekanntlich Immunitätsreaktionen zur Prüfung der Frage der Verwandtschaft mit Erfolg angewandt werden können, so muß der Ausfall der angeführten Versuche dahin gedeutet werden, daß die 3 genannten Trypanosomenarten in engen verwandtschaftlichen Verhältnissen zueinander stehen. Ob aber immunisatorisch überhaupt kein Unterschied zwischen den Trypanosomen der Nagana, der Dourine und des Mal de Caderas besteht, ist durch diese Versuche noch nicht entschieden. Es wäre ja möglich, daß sie neben den gemeinsamen Antigenen auch noch solche besitzen, die untereinander verschieden wären. Das könnte nur durch Versuche erwiesen werden, bei denen quantitativ genau gearbeitet würde. Das ist bei solcher Versuchsanordnung aber nicht möglich. Dagegen haben wir andere Versuche angestellt, aus deren Ergebnissen die immunisatorische Identität von Nagana und Dourine folgt.

Wir haben sogenannte Erschöpfungsversuche ausgeführt, die auf folgenden Tatsachen beruhen. Schwemmt man in einem Immuserum die Zellelemente auf, mit denen es erzeugt worden ist, so verbinden sich die Antikörper mit den Zellbestandteilen, durch die sie hervorgerufen worden sind (Antigene) und können mit diesen aus dem Serum entfernt werden. Diesen Vorgang bezeichnet man als Erschöpfung des Serums. Werden dagegen fremdartige Zellelemente in das Serum gebracht, so behält es seine volle Wirksamkeit. Es können aber Zellen neben den verschiedenen noch gemeinsame Antigene enthalten; so wirkt z. B. ein Antityphusserum nicht nur auf Typhusbazillen, sondern auch, in stärkerer Konzentration, auf die verwandten Paratyphusbazillen ein. Ein solches Typhus-Immuserum verliert seine Antikörper im Erschöpfungsversuch nur durch Behandlung mit Typhusbazillen; behandelt man es mit Paratyphusbazillen, so verliert es seine Wirksamkeit nur gegen diese, behält aber seine volle Wirkung auf Typhusbazillen. Daraus geht hervor, daß der Typhusbazillus zwar mit dem Paratyphusbazillus gemeinsame, aber außerdem noch differente Antigene besitzt. Wären die Antigene des Typhus- und des Paratyphusbazillus identisch, so

müßte man ein Typhus-Immuserum auch mit Paratyphusbazillen seiner Antikörper vollständig berauben können.

Wir haben nun folgende Versuchsanordnung getroffen:

Ein Quantum Dourine-Immuserum wurde in zwei gleiche Teile geteilt; dem einen Teil wurden Dourine-Trypanosomen, dem anderen Nagana-Trypanosomen in gleichen Mengen zugesetzt; dann wurden beide Gemische eine Stunde bei 37° gehalten und darauf durch Zentrifugieren von den Trypanosomen befreit. Dieselbe Prozedur wurde noch zweimal wiederholt. Schließlich wurden beide Sera auf 56° erhitzt, um etwa noch lebende Trypanosomen zu töten. Von den so behandelten beiden Sera wurden nun Mäusen gleiche Quanten eingespritzt und diese Mäuse wurden, mit Ausnahme von zwei, die als Kontrolle dafür dienten, daß mit dem Serum selbst keine lebenden Parasiten eingespritzt worden waren, mit Dourine infiziert. Sämtliche Mäuse, mit Ausnahme der beiden Kontrolltiere, erkrankten und gingen an Trypanosomen zugrunde. Beide Sera waren also völlig unwirksam geworden, während die Mäuse, denen gleichzeitig dieselben Mengen nicht erschöpften, aber sonst genau so behandelten Serums injiziert worden waren, geschützt waren. Nicht nur die Dourine-Trypanosomen vermögen also das Dourineserum seiner Antikörper zu berauben, sondern auch die Trypanosomen der Nagana nehmen aus dem Dourineserum die Antikörper vollständig heraus. Hieraus ist zu schließen, daß Trypanosoma Brucei und Trypanosoma equiperdum in bezug auf ihre Antigene identisch sind. Hält man hiermit die vorhin erwähnten Ergebnisse der Immunisierungsversuche zusammen, so kann die Folgerung nur dahin gehen, daß das Trypanosoma der Nagana und das der Dourine in immunisatorischer Hinsicht nicht voneinander zu unterscheiden ist, und ebenso wird es mit dem des Mal de Caderas stehen.

Ohne Zweifel deuten diese Tatsachen darauf hin, daß die genannten Formen der Trypanosomen einander sehr nahe stehen. Nimmt man hinzu, daß sie morphologisch so gut wie ununterscheidbar sind, so verstärkt sich der Eindruck, daß wir es tatsächlich mit ein und derselben Art von Organismen zu tun haben. Dazu kommt nun noch ein Moment, das ebenfalls für diese Auffassung in die Wagschale fällt. Wir haben Kaninchen mit Nagana, Dourine und Mal de Caderas infiziert und haben nicht nur gefunden, daß die Infektion bei sämtlichen Tieren anging, sondern auch, daß das Bild, unter dem die Krankheit verlief, in allen drei Fällen ganz dasselbe war. Es ist uns nicht möglich gewesen, irgendein Merkmal ausfindig zu machen, durch das sich die durch Naganatrypanosomen

hervorgerufene Erkrankung von denen hätte unterscheiden lassen, die durch *Trypanosoma equiperdum* oder *equinum* verursacht wurde. Stets zeigten sich Ödeme an den Ohrwurzeln, Schwellungen der Schleimhäute in der Schnauzengegend und an den Genitalien, Vereiterung der Augen, starke Abmagerung und Haarausfall mit Schorfbildung, bis die Tiere dann nach einigen Monaten eingingen. Wir meinen daher, auch dieser Befund müsse im Sinne einer Nichtspezifität der drei Trypanosomenformen gedeutet werden.

Wir haben nun auch *Trypanosoma Gambiense*, den Erreger der Schlafkrankheit, in den Bereich dieser Untersuchungen einbezogen. Es würde ja von besonderer Bedeutung sein, wenn es gelänge, mit Trypanosomen, die im allgemeinen als für den Menschen nicht pathogen gelten, gegen *Trypanosoma Gambiense* zu immunisieren. Es finden sich auch Angaben (UHLENHUTH, LANGE, KLEINE), die auf eine gewisse immunisatorische Verwandtschaft zwischen *Trypanosoma Gambiense* und anderen Trypanosomen hindeuten. Unsere Versuche fielen aber ganz negativ aus. Wir behandelten Mäuse mit Nagana-Vakzin und infizierten sie mit *Trypanosoma Gambiense*. Allein es zeigte sich nicht die Spur eines Geschütztseins. Dennoch darf aus diesem Ergebnis nicht der Schluß gezogen werden, daß eine solche Immunisierung überhaupt unmöglich sei.

II. Variabilität der Trypanosomen. Indem ich auf die Gründe, warum das nicht geschehen darf, kurz eingehe, komme ich auf eine zweite für die Biologie der Trypanosomen interessante Tatsache zu sprechen. Es ist bekannt (LAVERAN und MESNIL, MESNIL und BRIMONT), daß im Blute erkrankter Tiere Schutzstoffe entstehen, gegen die die im Blute solcher Tiere kreisenden Trypanosomen widerstandsfähig werden. Unsere Versuche bestätigten das. In allen Fällen sind die Trypanosomen infizierter und erkrankter Kaninchen, wie man sagt, serumfest geworden. Solche Trypanosomen verhalten sich antigen, wie EHRlich an Rezidivstämmen bei Mäusen feststellte, anders wie der ursprüngliche Stamm. Es ist nämlich nicht möglich, mit dem Ausgangsstamm gegen den serumfest gewordenen Stamm zu schützen. Ich gebe ein Beispiel: Von dem Dourinestamm I, der in Mäusen gehalten wird, stelle ich mir ein Vakzin her und behandle damit eine Anzahl von Mäusen. Diese Mäuse erweisen sich, wenn sie mit diesem Stamm infiziert werden, als geschützt. Infiziere ich aber von demselben Dourinestamm aus ein Kaninchen und benutze, nachdem es erkrankt ist, dessen Trypanosomen zur Infektion der vakzinierten Mäuse, so werden sie sämtlich krank. Die beiden Stämme, die noch vor kurzem identisch

waren, verhalten sich jetzt wie zwei ganz verschiedene Arten. Wenn man aber von diesem im Kaninchen serumfest gewordenen Stamm ein Vakzin herstellt und damit Mäuse vorbehandelt, so schützt es zwar gegen den serumfest gewordenen, nicht aber gegen den ursprünglichen Stamm. Dasselbe gilt, wenn es sich statt um aktive, um passive Immunität handelt. Sowohl von dem ursprünglichen als auch von dem serumfest gewordenen Stamm läßt sich Vakzin gewinnen, mit dessen Hilfe nun wiederum Immunserum erzeugt werden kann. Ein Immunserum vom Ausgangsstamm schützt nur gegen Ausgangsstamm, ein Immunserum vom serumfesten Stamm schützt nur gegen den serumfesten Stamm. Es gibt aber nicht nur eine Art von Serumfestigkeit, sondern eine ganze Reihe von solchen. Es ist möglich, Trypanosomen künstlich serumfest zu machen, indem man sie an ein Immunserum gewöhnt. Dabei haben wir feststellen können, daß selbst unter der Einwirkung desselben Immunserums mehrere Modifikationen von serumfesten Trypanosomen entstehen, die sich untereinander in Beziehung auf ihr antigenes Verhalten unterscheiden. Die Trypanosomen besitzen offenbar die Fähigkeit, den Antikörpern desselben Immunserums nach verschiedenen Richtungen hin auszuweichen, und es liegt hier eine Variabilität vor, wie sie in diesem Umfang bisher unter den Organismen wohl kaum beobachtet worden ist.

Kehren wir nun zu der Frage zurück, warum sich aus dem negativen Ausfall des Versuches, mit Nagana-Vakzin gegen *Trypanosoma Gambiense* zu immunisieren, nicht auf die Unmöglichkeit einer solchen Immunisierung überhaupt schließen läßt. Wie bereits gesagt wurde, werden Trypanosomen bei chronischem Verlauf der Krankheit stets serumfest, da sich in dem erkrankten Organismus von selbst Antikörper bilden. Die beiden Gambiensestämme, die uns zur Verfügung standen, werden in Ratten und Mäusen gehalten. Allein sie führen nicht, wie Dourine, Nagana und Mal de Caderas innerhalb drei bis vier Tagen, sondern erst nach Wochen und Monaten zum Tode der infizierten Tiere. Die Gambiensestämme sind also ohne Zweifel serumfest und es ist deshalb von vornherein aussichtslos, mit einem von einem Ausgangsstamm gewonnenen Vakzin gegen sie immunisieren zu wollen. Unter denselben Gesichtspunkten ist der Ausfall analoger Versuche mit *Trypanosoma Congolense* zu beurteilen, da auch dieses bei Mäusen und Ratten chronische Erkrankung bewirkt. Die Frage, ob *Trypanosoma Gambiense* und *Congolense* als besondere Spezies von *Trypanosoma Brucei*, *equiperdum* und *equinum* zu unterscheiden seien, bleibt also vorläufig

noch offen. Der chronische Verlauf der Erkrankung bei Gambiense und Congolense darf nicht als unterscheidendes Merkmal verwendet werden, da auch bei Nagana Schwankungen in der Virulenz vorkommen. Dagegen dürfen *Trypanosoma Brucei*, *Trypanosoma equiperdum* und *Trypanosoma equinum* als derselben Spezies angehörig betrachtet werden.

III. Nichtvererbbarkeit der Serumfestigkeit. Es erhebt sich nun die Frage, wie es kommt, daß trotz des meist chronischen Verlaufes der Nagana beim Rind, der Dourine und des Mal de Caderas beim Pferd die Stämme, wie sie bei uns in Mäusen gehalten werden, nicht serumfest sind. Es ist zunächst nicht zu bezweifeln, daß die Trypanosomen, die von chronisch erkrankten Rindern oder Pferden auf die Maus oder Ratte überimpft werden, serumfest sind. Allein sie verlieren diese Eigenschaft im Laufe der vielen Passagen, die sie durch die Maus oder Ratte durchmachen. Es ist zwar behauptet worden, daß das nicht der Fall sei und daß hier ein einwandfreies Beispiel für die Vererbung einer erworbenen Eigenschaft vorliege. Wir haben jedoch an zwei serumfesten Stämmen mit Sicherheit nachweisen können, daß sie im Laufe etwa eines halben Jahres, während welcher Zeit sie ohne Serum von Maus zu Maus verimpft wurden, ihre Serumfestigkeit vollständig einbüßten und wieder zum Ausgangsstamm zurückkehrten.

Die Serumfestigkeit geht verloren, sobald die Trypanosomen dem Einfluß der Antikörper entzogen werden, gegen die sie fest sind. Man kann also die Serumfestigkeit als einen Zwangszustand auffassen, dessen sich das *Trypanosoma* wieder zu entledigen strebt. Diese eingreifende physiologische Veränderung ist durch keine morphologischen Merkmale gekennzeichnet.

Der Inhalt dieser Mitteilung läßt sich in folgende Sätze zusammenzufassen:

1. Aus der Immunitätsreaktion ergibt sich die Identität von *Trypanosoma Brucei*, *equiperdum* und *equinum*.
2. Die Serumfestigkeit ist als eine physiologische Variabilität aufzufassen.
3. Die Serumfestigkeit ist keine dauernd vererbare erworbene Eigenschaft.

Herr Prof. H. SIMROTH (Leipzig):

Über die Entstehung der Tunikaten¹⁾.

Damit es nicht scheine, als ob die nachstehenden phylogenetischen Erörterungen so gut wie frühere über Schwämme, Echinodermen, Gastropoden, Cephalopoden, Wirbeltiere usw. nur Gelegenheitsarbeiten wären, die auf sprungweise und sporadisch gewonnenen Konzeptionen beruhen, erlaube ich mir einen kurzen Hinweis auf den inneren Zusammenhang der scheinbar heterogenen Themata. Das Programm ist gewissermaßen gegeben in dem 1891 erschienenen Buch: Die Entstehung der Landtiere, dessen wichtigstes Ergebnis vielleicht in der Behauptung gipfelt, daß die sämtlichen Arthropoden einschließlich der Crustaceen sowie die Vertebraten terrestrischen Ursprungs seien, ja daß der Ursprung des Lebens, sowie die wichtigsten Stufen seiner Vervollkommnung nicht nach der alten, noch immer herrschenden Chaostheorie im Meere, sondern auf der Grenze zwischen Wasser und Land, ja auf dem feuchten Lande gesucht werden müsse. Die erwähnten Einzelarbeiten bedeuten denn auch weiter nichts als die etwas eingehendere Beweisführung für die Herkunft einzelner Gruppen, soweit mir neue, von anderer Seite beigebrachte Tatsachen bestimmtere Argumente zu liefern schienen. Eine Skizze des ganzen Ganges, wie sich mir die wichtigsten Etappen darstellen, habe ich vor zwei Jahren in Graz zu geben versucht (1). Die Tunikaten haben dabei bis jetzt nur in dem allgemeinen Sinne gelegentliche Erwähnung gefunden, den ihnen die neuere Zoologie schlechthin zuerkennt, als ein alter Seitenstamm der Wirbeltiere nämlich, wobei die Theorie, welche von Archimeren oder Urformen mit drei Segmenten ausgeht, ganz beiseite gelassen wird. Es war wohl angezeigt, eine genauere Diskussion ihrer Abstammung aufzuschieben, bis die Frage der Vertebraten-Herkunft eine etwas befriedigendere Antwort gefunden hätte. Noch freilich hängt eine bestimmtere Fassung des Problems in der Schwebe. Die Diskussion der englischen Fachgenossen (2) hat mehr die Unsicherheit der bisherigen Theorien gezeigt als ein positives Resultat gefördert; und die Argumente, die ich für die Abstammung von Anneliden oder annelidenähnlichen Verfahren vorbringen konnte, waren auch nur ganz fragmentarischer Natur, allerdings so, daß sie die Wagschale sowohl für die Anneliden wie für die Vertebraten nach der Seite der Oligochäten

¹⁾ Die eingeklammerten Ziffern beziehen sich auf das Literaturverzeichnis am Ende.

neigten, d. h. bereits die Wurzeln beider Gruppen nach der Seite des Landes verschoben.

Hier setzt mit Schärfe das Buch von JAEKEL ein über die Vertebraten (3), nicht in dem Sinne ihrer phylogenetischen Ableitung von Wirbellosen, wohl aber in dem der biologischen und chorologischen Herleitung vom Lande. Die Tetrapoden des Landes sind die ursprünglichen, die Fische und die Jugendformen der Amphibien, wie die Kiemenmolche, beruhen auf sekundärer Rückwanderung ins Wasser und entsprechender Anpassung, genau in dem Sinne, wie ich's in den Landtieren (12) dargestellt habe. Leider hat er meiner Theorie mit keinem Worte gedacht; vielmehr leitet er seine einschlägigen Studien von 1896 her. Und doch ist seine Beeinflussung durch meine Arbeit ohne weiteres zu erweisen, denn er hat schon vorher gerade den Anfang meines Kapitels über die Wirbeltiere in der naturwissenschaftlichen Wochenschrift kritisiert, indem er meiner Interpretation der Placodermen die mißverständliche Deutung einer älteren grundlegenden Abhandlung unterschob, die ich, wie ich hier nebenbei gestehen will, gar nicht zu Rate gezogen hatte. Es sind nicht Gründe persönlicher Eitelkeit, die mich bewegen, mein Bedauern über JAEKELS Unterlassung auszusprechen, denn sein geistiges Eigentum, das sich in der phylogenetischen und systematischen Verwertung des umfangreichen rezenten und paläontologischen Materials kennzeichnet, ist ansehnlich genug, als daß es durch den Hinweis auf die Abstammung der Grundidee von mir wesentlich beeinträchtigt werden könnte. Zudem liegen ja manche Ideen gewissermaßen zeitweilig in der Luft, so daß sie von verschiedenen Geistern aufgefangen und ausgeführt werden können. Aber gerade der Hinweis auf die verschiedenen Gehirne, in denen sie Wurzel fassen, womöglich in chronologischer Ordnung, scheint besonders geeignet, das Zeitgemäße der betreffenden Ideen darzulegen und zu stützen. Und in diesem Sinne hielt ich die wenig erquickliche Auseinandersetzung mit JAEKEL, dessen Schriften ich manche neue Anregung verdanke, für angezeigt. Ich freue mich, daß meine Hypothese in einem Spezialwerke weiter verarbeitet und von einem Paläontologen, der den Zusammenhang seiner Wissenschaft mit der allgemeinen Zoologie und Morphologie besonders hoch hält, viel mehr im einzelnen durchgeführt ist, denn sie gewinnt dadurch so viel an Halt, daß die Angliederung der Tunikatenableitung um so berechtigter sein mag.

Da aber zeigt sich sofort, wie ich gleich anfangs betonen will, eine wesentliche Abweichung von JAEKEL'S Anschauung, und zwar,

wie ich hoffe, in einer Richtung, welche vom Gebiet absolut hypothetischer Rechnung mit rein spekulativen Faktoren in das der vollen Anschaulichkeit und der greifbaren Realitäten hinüberführt. JAEKEL nimmt bereits die Tunikaten in den Kreis der Wirbeltiere auf, leitet sie aber von einer unbekanntem ersten Stufe ab, wie er ebenso die Fische noch als Seitenzweig einer zweiten unbekanntem Stufe betrachtet. Seine Übersicht lautet:

„Vorstufe: *Episomatida*..

Vertebrata.

	Hauptrichtung	Nebenrichtungen	
I. Stufe	<i>Protetrapoda</i> :		
	fossil noch unbekannt.	<i>Tunicata</i> .	
II. Stufe	<i>Eotetrapoda</i> :		
	fossil noch unbekannte	<i>Malacostomata</i>	} <i>Pisces</i>
	Landwirbeltiere.	<i>Hyostomata</i>	
		<i>Teleostomata</i>	
III. Stufe	<i>Tetrapoda</i> :		
		<i>Hemispondyla</i>	
	<i>Microsauria</i>	<i>Amphibia</i>	
	<i>Paratheria</i>	<i>Reptilia</i>	
	<i>Mammalia</i>	<i>Aves</i> ..“	

Wie man sieht, wird für die hypothetische Vorstufe, von der die Tunikaten ausgehen sollen, noch offen gelassen, ob sie auf dem Lande oder im Wasser hauste. Erst Fische werden, wie die Amphibien, vom Lande hergeleitet. Meine Überlegungen führen auch die Tunikaten aufs Land zurück in Anlehnung an rezente Verhältnisse.

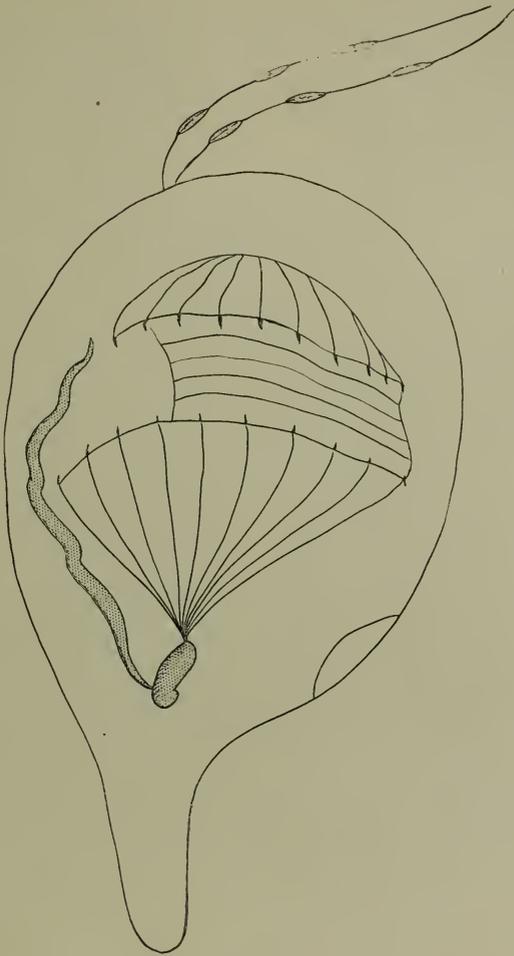
Die Appendicularien sind nach übereinstimmendem Urteile die einfachsten, mag man sie als Larvaceen bezeichnen oder nicht. Der zweite Name schließt wohl, bewußt oder unbewußt, eine nähere Beziehung zur Kaulquappe der Amphibien ein. Ihre Eigenart ist wohl in drei Merkmalen besonders ausgeprägt.

1. Wiewohl sie frei schwimmen, bewohnen sie ein weites Gehäuse, das sie abscheiden, bei Angriffen verlassen und erneuern können.

2. Sie sind so mit dem Gehäuse verbunden, daß ein verwickeltes inneres Fadenwerk von besonderen Öffnungen des Gerüsts aus das einströmende Nannoplankton, welches uns mit allen den übrigen Einrichtungen LOHMANN kennen lehrte, in den Mund leitet, mit dem das Tier, wiewohl nicht verwachsen, doch in konstanter Stellung gewissermaßen sessil befestigt ist.

3. Das einzige Bewegliche an den kaulquappenartigen Tieren ist der Schwanz, dessen fortwährende Wellenschläge einen Wasser-

strom erzeugen. Er bringt das Nannoplankton herein und bewirkt außerdem die langsame Fortbewegung des ganzen Gehäuses durch das Meer. Daß dabei eine besondere Ausströmungsöffnung im Gehäuse vorhanden sein muß, ist selbstverständlich. Doch mag auf



Figur 1.

Oikopleura. Frei nach Lohmann.

sie sowie auf die sogenannte Fluchtpforte hier weniger Wert gelegt werden. Höchst auffallend dagegen ist die asymmetrische Haltung des Tieres; denn trotzdem anscheinend im Gehäuse reichlich Raum bleibt, um dem Bewohner die normale gestreckte Haltung der Quappe zu gestatten, biegt sich der Schwanz von seiner Wurzel

an um fast 180° aus der normalen Lage und beschreibt einen spitzen Winkel mit dem Körper.

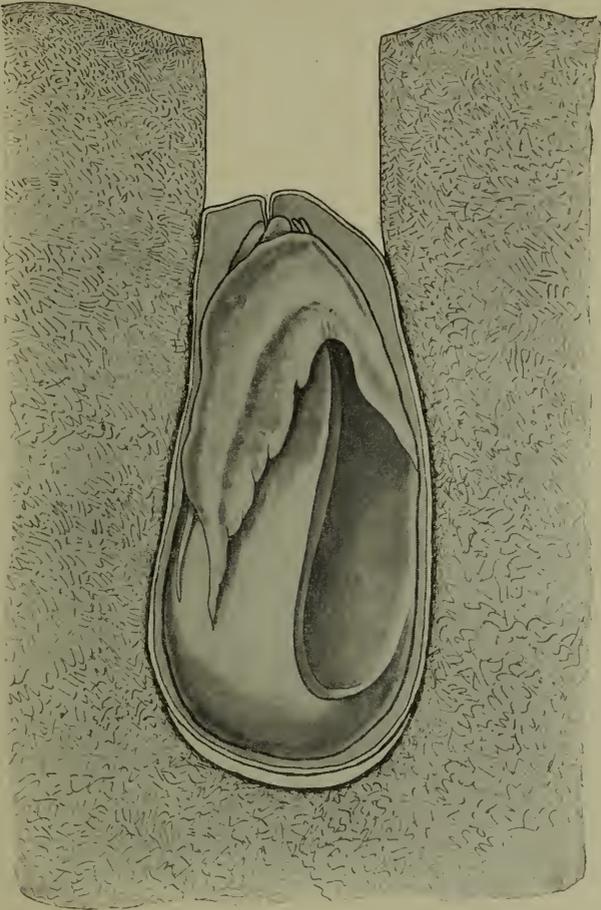
Wir sind gewohnt, stärkere Asymmetrien mit Selbsthaftigkeit in Verbindung zu bringen. Die Sessilität innerhalb des Gehäuses kann nicht in Frage kommen, wie wir eben sahen, sie würde zum mindesten nur gezwungen herangezogen werden können. Es erhebt sich vielmehr die Frage: Gibt es ein Wirbeltier, das in einer Cyste sitzt, so daß der Schwanz gegen den Körper zurückgeschlagen ist? Ich darf gleich hinzufügen: so daß die Cyste ein Rohr in den Mund des Tieres entsendet?

Die Antwort scheint mir ganz klar und eindeutig: Es ist der Protopterus, der im Schlamm die Trockenzeit übersteht. Die Lage von Körper und Schwanz ist die verlangte, und es gibt meines Wissens keine andere Cyste, so vielerlei im Tierreich existieren mögen, mit dem merkwürdigen Verbindungsrohr in den Mund hinein¹⁾. Hierbei nehme ich nicht das früher übliche und verbreitete Bild, das uns den Lurchfisch einfach im Erdenkloß zeigt, der nur durch das Atemrohr durchbrochen wird, vielmehr die Abbildung von NEWTON PARKER, die ich BRIDGE (4) entlehne. Sie macht es viel deutlicher, daß der Lurchfisch rings in einer Cyste sitzt, die nur an den Seiten die Verbindung mit den Erdteilen eingegangen ist.

Nun entsteht die weitere Frage: Soll Protopterus der Vorläufer der Tunikaten sein? Das wäre eine vermessene Behauptung. Die Größe allerdings würde der Schlußfolgerung kaum hindernd im Wege stehen, wofür uns Herr HARTMEIER ein drastisches Beispiel vorführen wollte. Aber die morphologische Deduktion kann schwerlich

¹⁾ Um möglichst gewissenhaft zu sein, möchte ich hier anführen, daß möglicherweise doch noch Fische existieren, die sich ähnlich gegen Trockenheit schützen. Wenn es in der Literatur von Indien z. B. gelegentlich heißt, daß beim Beginne der Regenzeit Tümpel, die vorher trockenen Boden bedecken, sogleich von Fischen wimmeln, so liegt die Annahme nahe, daß sie vorher encystiert in der Erde saßen. Panzerweise wandern, wie berichtet wird, bei Dürre über Land feuchten Stellen zu, wo sie sich schließlich eingraben, ähnlich wie manche Amphibien. Bestimmter lauten die Angaben schon von Galaxias, dessen Arten die Südspitze des Kontinents bevölkern; sie sollen sich außerhalb des Wassers in Erdlöchern halten. Über diese Höhlen und ihre Entstehung habe ich indes nichts genaueres finden können. Biologisch gehören ja hierher die Erdwohnungen, in denen die Säuger ihren Winterschlaf zu halten pflegen und Centetes den Sommerschlaf, ähnlich Krokodilen und Riesenschlangen. Früher habe ich bereits solche Dinge unter einen gemeinsamen Gesichtspunkt gebracht (12). Bei den höheren Formen ist es klar, daß die Wohnung nicht mit dem Körper zusammenhängt. Bei den Anamnioten scheint es ähnlich zu sein. Vorläufig steht die Protopterus-Cyste ganz isoliert, so lange wir nicht die Eischalen dazu rechnen.

mit einem bestimmten Dipnoer einsetzen. Fehlen doch den Appendicularien, von allem anderen abgesehen, die Extremitäten vollständig. Der Lurchfisch bedeutet vielmehr nichts anderes, als eine der bestimmtesten und am klarsten ausgesprochenen Rückwanderer-



Figur 2.

Protopterus annectens, encystiert. Nach N. Parker.

formen vom Land ins Wasser; denn bei diesem Fisch kann kaum ein Zweifel aufkommen, daß er viel mehr mit einer Lunge als mit einer Schwimmblase atmet, auch wenn man sonst in der Homologisierung dieser Organe mit mir u. a. nicht übereinstimmen sollte. Man wird vermutlich an Kaulquappen, noch ohne Lunge und Extremitäten. zu denken haben.

Nun erhebt sich die neue Frage: wie kam es, daß die encystierten Tiere nach Beendigung der Trockenzeit nicht in gewohnter Weise ihre Cyste verließen, sondern in der ursprünglichen Lage in ihr blieben und sie erweiterten? Da fällt zunächst auf, daß sämtliche Tunikaten strenge Meeresbewohner sind im Gegensatz zu jenen alten Rückwanderern, den Dipnoern und Amphibien, die ebenso streng an das Süßwasser gebunden sind. Hier ist mit geophysischen Verhältnissen zu rechnen, mit dem Untertauchen von Trockengebieten, welche die Cysten enthielten, unter den Meeresspiegel. Auf den Ort und den Vorgang im einzelnen kommen wir nachher zurück. Gesetzt den Fall, das Salzwasser wirke verändernd auf die Cyste und erschwere ihre Auflösung, so haben wir, den äußeren Umrissen nach, die Appendicularie in ihrem Gehäuse. Die große Mehrzahl mag bei der Katastrophe zugrunde gehen; die wenigen aber, welche die Änderung vertragen, werden Wasser in ihre Mund- und Rachenhöhle aufnehmen zur Atmung; und wenn dabei Micro- oder Nannoplankton mit einströmt, werden sie es zur Nahrung verwenden, ganz nach früherer Gewohnheit der Kaulquappen, in klaren Tümpeln ohne Pflanzenwuchs und größere animalische Bewohner von mikroskopischen Organismen, vorwiegend von Protisten, zu leben. Vermutlich liegt in dem Wechsel des Mediums auch schon der Anlaß für die allmähliche Erweiterung der Cyste. Das Wasser wird nicht mehr, wie es der Atmung zukommen würde, gewechselt durch In- und Expiration, sondern es wird, der Nahrung wegen, in den Darm geleitet in einseitiger Richtung. Das bedingt aber vermutlich eine starke Wasserabgabe durch die Haut, und diese dehnt die abgeschiedene Cyste, soweit es deren Zähigkeit zuläßt, bis schließlich das Appendiculariengehäuse herauskommt. Der Vorgang ist der gleiche, wie ich ihn für die Bildung der Schwimmschale oder Scaphoconcha der Echinospira- oder Lamellariidenlarve in Anspruch genommen habe (5). Mit dem Verlassen der Eischale tritt ein ähnlicher Wechsel des Mediums ein, das durch den Mund einströmende Wasser entweicht durch die Haut, am stärksten da, wo diese am dünnsten ist, in der Mantelfläche nämlich. Sie dehnt die noch zarte, nur aus Periostracum bestehende Schale zur Schwimmschale. Diese bleibt nachher konstant, während die Schneckenlarve darin wächst, ganz entsprechend der Appendicularie, nur daß bei der letzteren der Vorgang sich wiederholen kann. Versuche, in welchen Intervallen die Erneuerung statthaben kann, fehlen meines Wissens bei der Schwierigkeit, die Tiere länger im Aquarium zu beobachten. Eine Vermutung wird

gleich zur Hand sein. Hier nur noch der Hinweis, daß bereits bei den Fischen der Exspirationsstrom unterdrückt ist. Doch können sie deshalb nicht zum näheren Vergleich mit den Tunikaten herangezogen werden, weil bei diesen der Mundhöhlenboden, der bei den Vertebraten an und für sich für den Nahrungserwerb prädestiniert ist, sich in Anpassung an das Mikroplankton zur Flimmerrinne des Endostyls umgebildet hat.

Morphologische Bedeutung der Cyste.

Die Protopteruskapsel als eine reine Schleimcyste zu betrachten, die von der Haut abge sondert wird, hat entschieden die in den Mund führende Einbiegung gegen sich; typische Cysten laufen kontinuierlich ringsherum. Dazu kommt noch, daß der Raum zwischen der Cystenwand und der Haut des Fisches mit Schleim erfüllt ist, daß also ein fort dauernder Zusammenhang besteht. Der Form nach erinnert jene Kapsel vielmehr an einen Häutungsprozeß, bei welchem die Exuvien in gleicher Weise die Mundhöhle mit umfassen und hier ein Rohr bilden. Bei Molchen sieht man noch ähnliche Bildungen. Im Grunde genommen scheinen hier beide Prozesse, Häutung und Schleimabsonderung durch die Haut, zusammenzutreffen; während die Wirbeltiere des geraden Hauptstammes (s. o. 3. JAEKEL) ihre Schleimhäute auf die inneren Organe beschränken, neigt bei der Rückwanderung ins Wasser auch das äußere Integument zur Schleimbildung und wird oft zur Mucosa. Wir stehen hier an einem wichtigen Punkte der Colloidchemie. Das Wesen der festweichen organischen Stoffe beruht auf der dichten Annäherung unendlich kleiner fester Partikel, welche die sie verbindende Flüssigkeit als eine Art Mutterlauge mit ungeheurer Oberflächen- oder Kapillarattraktion zwischen sich festhalten und dadurch der Verdünnung durch eindringendes Wasser entgegenwirken. Diese Wirkung wird am ehesten durchbrochen beim Schleim, der durch Wasseraufnahme quillt. Es mag gleich hier bemerkt werden, daß der Schleim vielleicht diejenige Colloids substanz ist, die nächst dem Protoplasma Tieren und Pflanzen am meisten gemeinsam zukommt; und so wenig wir von der Natur des tierischen Schleims in seinen mancherlei Abstufungen wissen, so führt doch der Pflanzenschleim ohne weiteres in die Kohlehydrate über, und aus dieser chemischen Verwandtschaft erklärt sich wohl das merkwürdige Auftreten des kompliziertesten Kohlehydrates, der Cellulose, im Mantel der Tunikaten.

Die Neigung zum schleimigen Aufquellen beim Übergang ins Wasser ist ja bekannt genug. Sie tritt wohl am stärksten hervor in den Geschlechtswegen und Geschlechtsprodukten, im Laich der Basommatophoren und Opisthobranchien, der Frösche und selbst vereinzelter Phryganiden, in den Eileitern der Frösche und der Pulmonaten. Für das Integument mag man die Haut der Pulmonaten oder der Myxine als Muster nennen, in gewisser Weise bilden die Tritonen ein klassisches Beispiel mit ihrer Hautverschiedenheit in den verschiedenen Jahreszeiten. Während des Landaufenthaltes gleicht das Integument etwa dem eines Chamaeleons und wird von Wassertropfen nicht benetzt, das Hochzeitskleid für den Wasser-aufenthalt bedeutet nicht nur eine Umwandlung der Haut nach Farbe und Form, sondern auch nach dem Verhalten zum Wasser, von dem es nunmehr ohne weiteres benetzt wird.

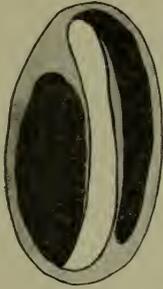
Die Gehäusebildung der Appendicularien scheint nach LOHMANN lediglich auf Schleimabsonderung besonders umgebildeter Zellen, der Oikoplasten, zu beruhen, so daß die Beziehung zur Häutung nicht mehr klar hervortritt. Anders bei den meisten übrigen Tunikaten, bei denen der Mantel von Zellen durchsetzt ist. Dabei fällt es auf, daß die Zellen der durch Trocknis erzwungenen Exuvie noch nicht abgestorben zu sein scheinen, sondern eben in und mit dem Schleim nach neuer Durchfeuchtung weiterleben können. Die Verbindung der Cyste mit der Haut durch die Fäden der Reuse deutet doch wohl auf einen festeren Zusammenhalt der ersteren, als es bei einer einfachen Abscheidung zu erwarten wäre, d. h. auf einen Häutungsvorgang. Doch braucht ein solcher ebensowenig mit Notwendigkeit vorhanden zu sein, als bei der Scaphoconcha der Echinospiren, die auch durch Conchinfäden mit dem Mantel verbunden ist. Eine nähere Untersuchung der Protopterus-Cyste, ob sie Zellen oder Zellreste enthält, wäre sehr erwünscht. Am klarsten dürfte die Sache liegen bei der Larve von

Doliolum.

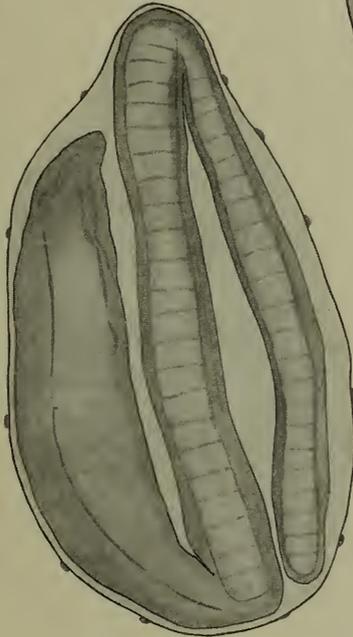
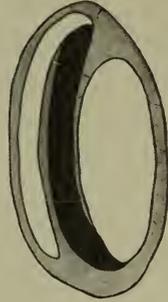
Hier ruht der Embryo am Grunde des Meeres in einer Eischale, die noch Follikelzellen enthält, nach ULJANIN (6) und HEIDER (7). Nichts aber in der Entwicklungsgeschichte der Tunikaten erscheint so unsicher, als die Deutung der Follikelzellen und der Eischale. Bald werden die mit ihr verbundenen Zellen von der Mutter abgeleitet, bald als Abscheidungsprodukte des Dotters hingestellt. HEIDER stellt (s. S. 1267 ff.) die sehr verschiedenen Ansichten über die Entstehung der Follikel- und namentlich der sogenannten Testa-

zellen von den Ascidien zusammen und bemerkt bei den übrigen, daß sich ihre Eibildung an jene anzuschließen scheine. Einige Sicherheit dürfte die Ansicht haben, daß die Eischale durch Zellen, die vom Ei ausgestoßen werden, verstärkt wird. Darf man es einen ersten Häutungsprozeß nennen? Das scheint mir die richtige

Figur 4.



Figur 5.



Figur 3.

Fig. 3. *Doliolum*-Embryo in der Eischale. Nach Uljanin.

Fig. 4 und 5. Derselbe, schematisiert, von rechts und von links. Die eine Körperseite ist schwarz, die andere weiß gehalten.

Deutung, und die Eischale von *Doliolum* entspricht in Wahrheit einer Cyste, die durch Abscheidung und Häutung vom Embryo aus gebildet wurde, allerdings ein Häutungsprozeß von stärkster Zurückdatierung.

In solcher Hülle liegt der Embryo, für dessen wesentliche Zustände zunächst HEIDER'S gedrängte Schilderung zitiert sein

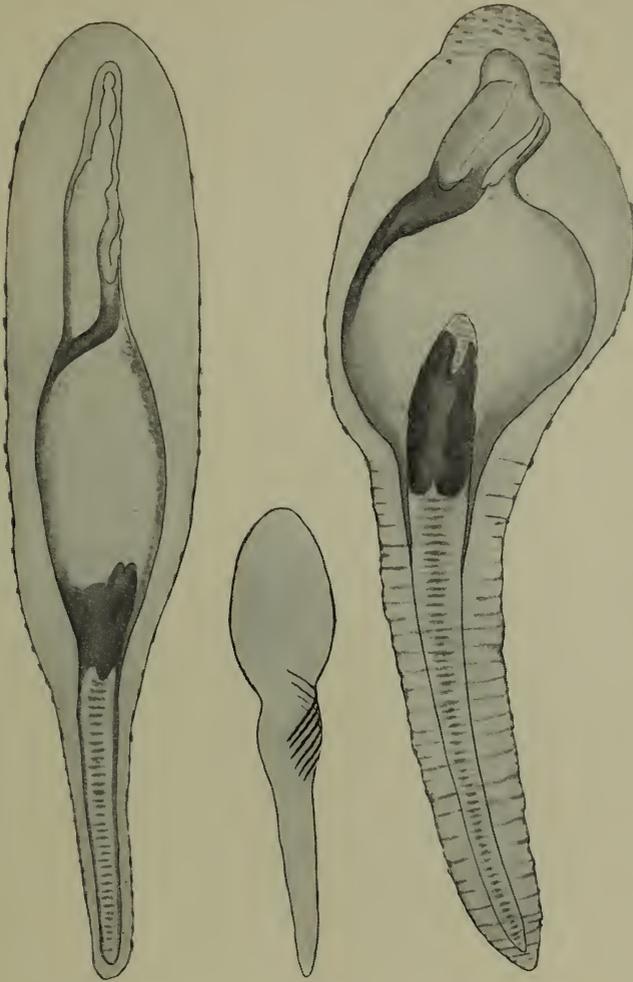
mag. „Im nächstfolgenden Stadium erscheint der Embryo mehrfach innerhalb der Eihaut geknickt. Wir können den erwähnten vorderen Körperabschnitt, dessen Hauptmasse durch die umfangreiche Ganglienanlage repräsentiert ist, von einem in zwei Winkel abgknickten Schwanzabschnitt unterscheiden, in welchem wir bereits die Chorda entwickelt sehen. Wie die ganze Länge beider Körperregionen, sind zwei seitliche Mesodermstreifen zur Entwicklung gekommen . . . (s. Fig. 3).

Da die sich nun anschließenden Stadien bereits instande sind, sich vom Grunde des Meeres, auf welchem das abgelegte Ei ruht, zu erheben, und vermittelt der Bewegungen ihres langgestreckten Schwanzabschnittes umherzuschwimmen, so werden sie gewöhnlich als Larven bezeichnet, obgleich sie noch von der stark ausgedehnten Eihaut umhüllt bleiben, an welcher noch Reste der Follikelzellen zu erkennen sind. Es ist nicht genau bekannt, wann diese Eihaut abgeworfen wird. Der Körper dieser den Ascidienlarven ähnlichen pelagischen Entwicklungsstadien ist langgestreckt und durch das Vorhandensein einer die Körpermitte einnehmenden, blasenförmigen Auftreibung des Ektoderms ausgezeichnet, welche durch Ansammlung einer klaren Flüssigkeit zustande kommt. Durch die Entwicklung dieser Blase wird der Körper in einen vorderen und hinteren Abschnitt vollständig getrennt. Aus dem vorderen Körperabschnitt bildet sich das junge Doliolum (ungeschlechtliche oder Ammenform), während die Ektodermblase und der Schwanzabschnitt als provisorische Larvenorgane zu betrachten sind und später rückgebildet werden. Der Bau des Schwanzabschnittes entspricht dem der Ascidienlarven. Derselbe enthält die Chorda und seitliche zu Muskelplatten umgebildete Mesodermstreifen. An dem vorderen Ende des Schwanzabschnittes erscheint ein Teil der Mesodermzellmasse nicht zu spindelförmigen Muskelfasern umgewandelt. Von diesem werden später zwei Zellhaufen in die Ektodermblase abgegeben, wo sie sich auflösen und in Blutkörperchen umwandeln (vgl. Fig. 6, 7, 8).

Der vordere Körperabschnitt enthält die sehr umfangreiche Anlage des Zentralnervensystems und den vorderen Abschnitt der seitlichen Mesodermstreifen, welche ebenfalls von ihrem hinteren Ende Elemente in die Ektodermblase abgeben, die sich zu Blutkörperchen umwandeln.“ Nachher erfolgt die Ausbildung des Pharynx, Darmkanals usw.

In dieser Umformung, die ich absichtlich in extenso wiedergegeben habe, vollzieht sich die wichtigste Verwandlung. Der Embryo, der in seiner Kapsel am Meeresboden ruht, entspricht mit

seinem eingeknickten Schwanz durchaus dem Protopterus in seiner Cyste, die nur insofern abweicht, als sie sich rings geschlossen hat, ohne den Zusammenhang am Munde zu wahren, also eine gewöhnliche Cyste geworden ist, wie man sie anfangs auch dem Protopterus



Figur 6.

Figur 8.

Figur 7.

Fig. 6 und 7. *Doliolum*-Embryo nach der Streckung. Nach Uljanin.

Fig. 8. Derselbe, schematisiert. Die Linien zeigen die Drehung der proximalen Schwanzhälfte an.

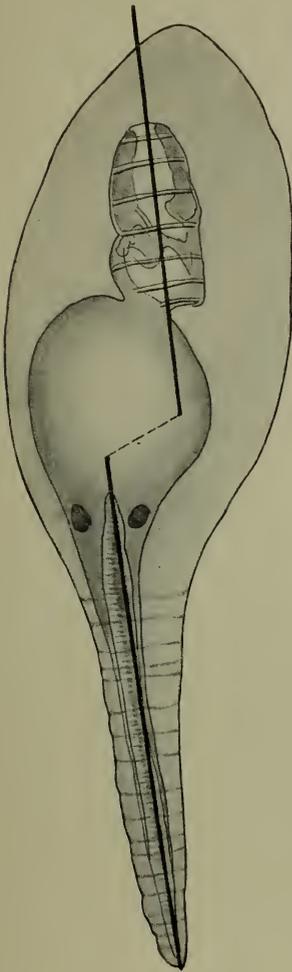
zuschrieb. Wir kommen nachher auf eine schärfere Beziehung zurück. Nun folgt der Übergang zur Schwimmform. Das Tier sucht sich zu strecken und aus der Cyste zu befreien. Sie gibt aber nicht nach und ist nicht dehnbar genug, daß der Schwanz

sich einfach aufrollen und strecken könnte. Die Streckung erfolgt in dem beengten Raume vielmehr so, daß die distale Endhälfte des Schwanzes gewaltsam sich nach hinten hinausschiebt und die Cyste vor sich hertreibt; das Vorderende drängt ebenso nach vorn; der Mittelkörper wird umso enger zusammengehalten. Wir befinden uns hier in Halle im Zentrum der Entwicklungsmechanik, und so mag der Genius loci uns zu einer einfachen mechanischen Ableitung verhelfen. Ein primitives Modell mag sie erläutern¹⁾. Bei dem geknickten Schwanz verläuft die proximale Vorderhälfte dem Körper entgegengesetzt, ihre linke Seite liegt rechts, ihre rechte links; die distale Hinterhälfte liegt normal zum Körper. Drängt der Körper nach vorn, die distale Schwanzhälfte nach hinten, so muß die proximale Schwanzhälfte, etwa einschließlich des Afterendes vom Körper, eine Schleife beschreiben, so daß ein ventraler Punkt der Medianebene bis auf den Rücken verlegt wird. Dabei wird der gedrehte Teil einer gewaltsamen Zerrung unterworfen, welche die Gewebe, namentlich das Mesoderm, zumal die eben erst differenzierten Muskelzellen, aus ihrer Form bringt und auf die Stufe des indifferentesten Gewebselementes, d. h. die der Blutzellen, zurückschraubt. Damit ist die vordere Schwanzhälfte zugleich ihres Tonus verlustig gegangen, daher sie zur Blase aufschwillt. Das ist die Entstehung der merkwürdigen Ektodermblase, die den Vorderkörper vom Schwanz trennt. Sie ist keine einfache Erweiterung, sondern ULJANIN'S Abbildungen zeigen aufs deutlichste die Schleifenbildung oder Torsion, die bisher unbeachtet blieb. Wir kommen gleich darauf zurück, nach Einschaltung einiger Bemerkungen. Mehr nebenher möchte ich darauf hinweisen, daß nicht nur der Schwanz nachträglich resorbiert wird, wie bei den Fröschen; vielmehr erscheint auch das Vorderende nach der Streckung in ULJANIN'S Figuren deformiert und gedehnt, so daß wohl auch hier noch einige Reduktionen nötig sein werden.

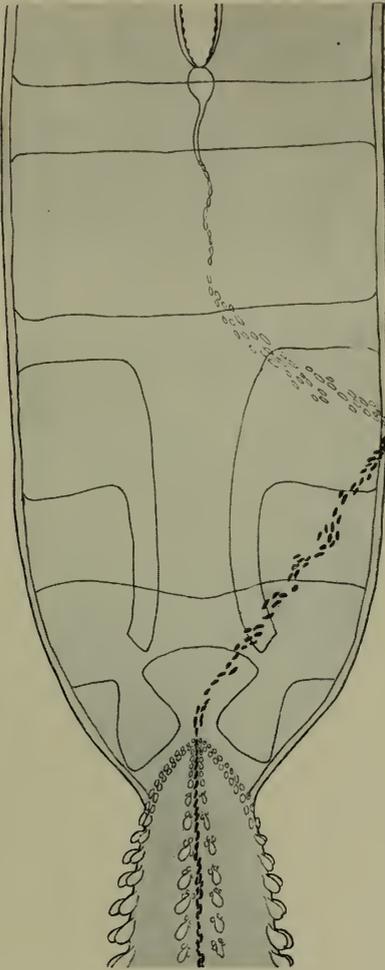
Sodann möchte die wunderliche verzerrte Figur des jungen *Doliolum* ins Auge zu fassen sein. Der Schwanz hinter der Blase liegt nicht in der geraden Verlängerung des Vorderkörpers, sondern, wiewohl mit paralleler Längsaxe, doch eigenartig verschoben, gerade so, wie es das plumpe Modell zeigt.

¹⁾ Als Modell dient eine aus zähem Papier geschnittene Kaulquappe, von der Seite gesehen. Der Schwanz wird doppelt zurückgeschlagen, wie in Fig. 4 und 5. Faßt man dann die Figur am Kopf- und Schwanzende und streckt sie in die Länge, so beschreibt die vordere Schwanzhälfte, indem sie nach hinten gezogen wird, die Schleife.

Von höchstem Interesse erscheint die rein mechanische, durch Druck und Zerrung bewirkte Umwandlung des bereits in histo-



Figur 9.



Figur 10.

Fig. 9. *Doliolum*-Embryo. Frei nach Uljanin. Die starke Linie ist die in der Mitte gebrochene Längsachse des Körpers.

Fig. 10. Dorsalansicht des hinteren Körperabschnittes einer *Doliolum*-Ammen. Von dem auf der Bauchseite vorn hinter dem Pericard gelegenen rosettenförmigen Organ wandern die Urknospen nach dem Stolo prolifer, wo sie sich zu Median- und Lateralknospen ordnen. Nach Barrois. Aus Korschelt und Heider.

logischer Differenzierung begriffenen Mesoderms in Blutzellen, d. h. da Erythrocyten nicht in Frage kommen, die Wiedererlangung embryonaler Plastizität. Denn die Leucocyten der niederen Tiere

scheinen in erster Linie berufen, bei der Reparatur aller möglichen Gewebe in Tätigkeit zu treten und in die verschiedensten Lücken einzuspringen, wovon ich vielleicht als erster vollen Gebrauch machte, als ich vor langen Jahren bei der Schizogonie der Echinodermen die ganze neugebildete Hälfte auf die Lymphzellen des Wassergefäßsystems glaubte zurückführen zu sollen (8) — wie zu erwarten, damals ohne Zustimmung.

Bei *Doliolum* aber führt die Sache viel weiter, zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung nämlich. Es sind dieselben abgequetschten Gewebselemente aus dem Anfang und Ende der sogenannten Ektodermblase, d. h. der proximalen Schwanzhälfte, aus denen sich die Knospen der Amme bilden; vorn an der Bauchseite liegt das rosettenförmige Organ, hinten oben, nach Resorption des Schwanzes, der *Stolo prolifer* (Fig. 10). Von ersterem wandern sie in einer Schleifenlinie zum letzteren hinauf, und zwar genau in der Schleifenlinie, die durch die Torsion bei der Streckung des Embryos und der Bildung der Ektodermblase vorgezeichnet wurde. Die Torsion mit allen ihren Folgen wird durch die Linie nur bestätigt; so viel ich sehe, ist die Körperhälfte, der die Linie folgt, die Außenseite der Wurzel des zurückgeschlagenen Schwanzes. Doch läßt ULJANIN'S Figur keine genaue Bestimmung zu, ob der Embryo den Schwanz nach rechts zurückschlug oder nach links wie die Hunde. Von hohem entwicklungsmechanischen Interesse ist die Gruppierung und Differenzierung der in drei Kolonnen angeordneten Knospen des *Stolo*, von denen bloß die der mittleren Kolonne bilateral symmetrisch bleiben und fortpflanzungsfähig werden, während die der seitlichen Kolonnen sich nur halbseitig ausbilden, wie zwei antimere Organe, keine Gonaden entwickeln und zu niederen Stufen herabsinken, wie etwa die einzelnen Glieder eines Siphonophorenstocks zu Organen geworden sind. Das Interesse muß sich bis zur höchsten Potenz steigern, wenn wir jetzt *Doliolum* in verhältnismäßig kurzer Linie von echten Vertebraten ableiten können. Die Umbildung ist allerdings erst noch in einzelnen Zügen zu verfolgen. Betonen möchte ich hier nur, daß bei der ungeschlechtlichen Vermehrung der Tunikaten, soweit sie nicht bis zum Embryo zurück verschoben ist wie bei *Pyrosoma* u. a., die Knospenbildung von einer Gruppe indifferenten Zellen an der Grenze von Körper und Schwanz ausgeht, dem Eläoblast nämlich. Sie dürfte überall mit der gleichen Torsion des encystierten Embryos zusammenhängen, wofür die Morphologie weiteren Anhalt liefert.

Einige weitere Bemerkungen zur Morphologie.

Es versteht sich von selbst, daß bei der Diskussion von Übergängen zwischen zwei stark getrennten und doch zusammengehörigen Tiergruppen, bei größeren Sprüngen also, mehr oder weniger phantastische Rekonstruktion an die Stelle demonstrativer Beweise zu treten hat, denn die Übergangsformen, durch einen schroffen Wechsel der Lebensbedingungen erzeugt und daher mehr lokalisiert und von kurzer Dauer, sind selten erhalten, wofür die Paläontologie genügend Beispiele liefert. Leider werden damit die Rechnungen unsicher genug. Das gilt zunächst von der

Kloake und dem Peribranchialraum.

Unter den Wirbeltieren ist die Kloake charakteristisch für sämtliche Gruppen von den Amphibien bis zu den Monotremen, nicht aber für die Fische und die übrigen Säuger, die Mammalia im Sinne JAEKEL'S, nachdem er die Monotremen zu den Paratherien verwiesen hat. Unter der Voraussetzung, daß wir uns an bekannte Formen zu halten haben, werden wir somit auf die Amphibien verwiesen als die einzigen, die beim Übergang ins Wasser zur Kiemenatmung gegriffen haben. Der Körpergestalt wegen bieten sich da natürlich die gedrungenen Kaulquappen der Anuren, die ja auch allein mit den Tunikaten die so sehr auffallende Resorption des Schwanzes gemein haben, eine jedenfalls tiefgreifende Erwerbung, die vielleicht gar nicht hoch genug angeschlagen werden kann. Die gedrungene Gestalt der Anurengruppe, noch dazu in der Lage, daß der Schwanz sich möglichst ventral zurückschlägt, wodurch die Bauchseite verkürzt wird, läßt wohl den Durchbruch der Kiemensäcke nach der Kloake zu verständlich erscheinen. Aber es sind einige Punkte mehr, die hier wohl herangezogen werden können. Zunächst mag man betonen, daß die Kloakenbildung bei keinem Wirbeltier stärker zu sein scheint als bei den altertümlichsten Anuren, d. h. den Aglossen. Bei Pipa wird die Kloake als Ovipositor weit ausgestülpt und schlägt sich auf den Rücken hinauf (9), wodurch die Übertragung der Eier in die Rückenrunzeln, die nachher die Waben ergeben, verständlich wird. Es versteht sich von selbst, daß die Kloake schon vorher gut entwickelt sein mußte, und ihre Dehn- und Schwellbarkeit kann wohl ebensogut für die Ausdehnung nach innen beansprucht werden, wie sie die Tunikaten kennzeichnet. Einige Frösche vom Ostpol, *Rana natatrix*, *cavitympanum*, *jerboa* u. a. haben die

Kiemenöffnung oder das Spiraculum weit links hinten liegen, der Schwanzwurzel näher als der Schnauze (9). Erscheint da eine Verbindung zwischen Kloake und Spiraculum ganz ausgeschlossen? Die asymmetrische Lage dieses Spiraculums, gewöhnlich weit weniger unter den Asymmetrien des Wirbeltierkörpers betont als die allen geläufige Verschiebung des Plattfischauges, erinnert an die Verhältnisse der Ascidien; das Spiraculum der Anuren liegt entweder median oder auf der linken Seite, nur der Enddarm der Ascidien verbindet sich ebenso mit dem linken Kloakenbläschen. Mir ist nicht bekannt, ob jemand die Asymmetrie mit gekrümmter Embryonallage in Zusammenhang gebracht hat. Der Gedanke scheint nahe zu liegen. Die Asymmetrie ist sekundär durch Schluß des rechten Spiraculums entstanden. Damit kämen wir wenigstens auf die beiden Kloakenbläschen der Tunikaten, von denen das linke den After aufnimmt. Die ontogenetischen Verhältnisse des Peribranchial- und Kloakenraums sind bei den Tunikaten noch wenig geklärt nach HEIDER'S Darstellung (7) — Größe der Kloakenbläschen, Beteiligung von Ekto- und Entoderm u. dgl. — Eine bestimmte Rechnung läßt sich daher kaum durchführen. Doch deutet wohl gerade der Widerspruch in den Beobachtungen der Forscher auf verschiedene Wege der Entwicklung. Vielleicht kann man wenigstens einige Fingerzeige herauslesen.

Die Appendicularien scheinen am wenigsten abgewichen, da sie die Embryonal- oder Larvenform am reinsten bewahrt haben. Der After trennt sich zwar von der Kloake, die in zwei symmetrische Einstülpungen zerfällt, aber er bleibt zentral in der Mediane, so wie die symmetrischen Spiracula in seiner Nähe.

Die Torsion bei *Doliolum* haben wir gesehen. Sie fällt in die Ebene der Kloake selbst; wenn sie bei den zumeist untersuchten Ascidien nicht zu einer Ektodermblase und gewissermaßen zur Zertrümmerung des Mesoderms in der Schwanzbasis geführt hat, so liegt das wohl in dem früheren Ausschlüpfen der Larve, durch Zerreißen der Eischale oder Cyste bedingt. Immerhin wird die Torsion angedeutet durch Verschiebung des Afters nach links und oben. Schließlich haben wir ja hier wie bei allen übrigen Formen wieder die einheitliche Kloake, wie bei den Amphibien, nur zum Peribranchialraum erweitert.

Die Kiemenspalten brechen wohl im allgemeinen in der Ordnung von vorn nach hinten durch, wie bei den Kaulquappen. Doch ist hier wieder noch manches unklar und als wesentlicher Faktor tritt nur die Abhängigkeit der Atmung von der weiten Mundhöhle

bei beiden Gruppen hervor. Man mag wohl selbst darauf hinweisen, daß bei keiner anderen Gruppe von Wirbeltieren die Rachenhöhle solcher Erweiterungen fähig ist und dabei so verschiedene Wege einschlägt als bei den Anuren in Schallblasen, Brutsäcken und Lunge.

Die Befestigung der Ascidien.

Ich habe kaum nötig, die Haftpapillen der Ascidienlarven zu erwähnen, mit denen sie sich festsetzen. Sie entsprechen ohne weiteres den gleichnamigen Organen der Anurenlarve, die wohl innerhalb der Wirbeltierreihe ohne Gegenstück dastehen.

Dabei mag daran erinnert sein, daß die Protopteruslarve einen ebensolchen Saugnapf besitzt, wie die Anurenquappe, wie sie überhaupt mit der Amphibienlarve viel größere Ähnlichkeit zeigt als mit Fischlarven (4).

Bewegung. Gehirn und Sinneswerkzeuge.

Daß mit der sessilen Lebensweise hochgradige Reduktionen einhergehen müssen, bedarf kaum der Erwähnung. Als sessil haben meiner Meinung nach nicht nur die Ascidien zu gelten, sondern ebenso die Appendicularien in ihrem Gehäuse in bezug auf den Körper; nur der Schwanz behält dabei seine Muskulatur. *Doliolum* soll sehr beweglich sein. Doch ist die Lokomotion wohl auf die Stufe niederer Planktonten zurückgesunken, wie etwa der Quallen; fällt doch bei ihm so gut, wie bei Salpen und Pyrosomen, mit dem Verzicht auf die Nahrungsaufnahme in Form von Bissen zugleich der Reiz zu individualisierten Bewegungen weg, so daß noch höhere Gleichförmigkeit erzielt wird als bei den Medusen, etwa mit den Schwimglocken der Siphonophoren zu vergleichen. In den offenen oder völlig geschlossenen Muskelreifen der Hemi- und Cyclomyarier unter den Thaliaceen ist eine deutliche Metamerie ausgeprägt oder vielmehr eine Pseudometamerie, wie ich sie für den Kopf annahm (1); denn es fehlt eine ausgesprochene Beziehung zu metameren Nervenanlagen oder anderen Organen, und die Entstehung geht von einer fortlaufenden Muskelschicht aus durch Zerteilung. Ob es einst gelingen wird, bestimmte Zahlenbeziehungen in der Segmentierung herauszufinden, muß wohl noch dahingestellt bleiben.

Mit der Sessilität und dem Verschwinden willkürlicher, individualisierter Bewegungen hängt die Reduktion der Sinneswerkzeuge und der Hirnblase zusammen. Die Schwimmformen bedürfen

wenigstens noch der Statocyste. Das verwunderlichste dabei ist wohl die asymmetrische Ausbildung sonst paariger Organe in der Einzahl. Die Statocyste zwar pflegt median zu liegen, es fehlt aber auch nicht an einer Angabe, wonach sie erst einseitig asymmetrisch angelegt wird und nachträglich in die Mittelebene rückt (7). Das könnte dann allgemein eingetreten sein, entsprechend der physiologischen Forderung, die für ein Gleichgewichtsorgan Symmetrielage verlangt. Woher aber stammt die asymmetrische, einseitige Anlage? Da liegt es wohl nahe genug, an die zusammengekrümmte Form des Protopterus zu denken, bei dem sich die Schwanzspitze über den Kopf schlägt. Das wahrscheinlichste dürfte sein, daß die am besten zugedeckte Seite Auge und Ohr zunächst eingebüßt hat. Die Salpen machen in gewisser Weise eine Ausnahme, indem die abgelenkte Entwicklung mit Viviparität und Placenta auch die übrigen Verhältnisse bald abändert und die Schwanzbildung unterdrückt, in mancher Hinsicht jedoch durch den Wegfall des mit freier Larvenbewegung verbundenen Anpassungszwanges bis zu gewissem Grade konservierend gewirkt hat. Wir finden daher bei manchen noch die beiden typischen invertierten Vertebratenaugen wenigstens ihrer Anlage nach neben dem Parietalauge vom Bau der Evertebratenaugen. Die ersten verschwinden zunächst als die phylogenetisch späteren Erwerbungen. Diese bessere Erhaltung des höchsten Sinnesorganes ist aber nicht ohne Einwirkung auf die Hirnblase geblieben, die hier noch in drei Abschnitte zerfällt. Wenn die neuere Anatomie beim Vertebratenhirn mit einer Folge von fünf Anschwellungen oder Blasen rechnet, so kann man darauf hinweisen, daß sie einander nicht gleichwertig sind, und daß die ältere Zoologie mit nur drei Blasen rechnete, wie es etwa noch LEUCKART im Kolleg vortrug. Der vollständige Schwund der Gliederung in der Hirnblase der übrigen Tunikaten hat die Ähnlichkeit mit dem Vertebratenhirn so weit verwischt, daß eine nähere Parallele zur Unmöglichkeit wird.

Weitere Ableitungen, wie die Hypophyse, die Deutung des Seitennerven als Vagus, können durch die vorgetragene Theorie nur gewinnen.

Bemerkungen über die Anuren.

JAEKEL stellt die Mikrosaurier, Paratherien und Säuger in die direkte Linie der Tetrapoden; Amphibien, Reptilien und Vögel aber sollen Nebenrichtungen bilden (s. o.). Zu einem anderen Resultat wird man kommen, wenn man die Schädelentwicklung nach

GAUPP verfolgt (10). Der Schädel ist im allgemeinen hervorgegangen „aus Konkreszenz von Wirbeln oder, allgemeiner gesprochen, von spinalen Skelettmetameren.“ Da zeigt sich, daß in die Schädelbildung der Sauropsiden und Säuger drei Wirbel mehr eingegangen sind, als in die der Amphibien. Das Ergebnis ist gewonnen durch die Analyse der Nerven: der Hypoglossus der Amphibien kommt nicht aus dem Bereiche des Schädels, sondern wird durch die vordersten freien Spinalnerven repräsentiert. Die Art des Beweises kann schwerlich auf dem Felde der Paläontologie Geltung erlangen. Aber es leuchtet doch ein, daß die ältesten bekannten Tetrapoden den Amphibien nähergestellt haben müssen, als die einfachsten Amnioten. Freilich, die durch Anpassung ans Wasser erworbene Metamorphose mit dem aquatilen Jugendstadium der Kaulquappe bedingt eine Nebenrichtung im JAEKEL'schen Sinne. Nur ist es merkwürdig genug, daß v. MEHELY nach JAEKEL's (3) Zitat einen Frosch entdeckte mit direkter Entwicklung ohne Larvenstadium, den *Phrynxalus Biroi* von Neuguinea, d. h. aus dem Ostpolgebiet, das so viele altertümliche Formen bewahrt hat. Man kann von länger bekannten Formen ihm schon solche an die Seite stellen, wo die Larvenentwicklung zur Embryonalentwicklung im Ei geworden ist, ohne Durchbruch von Kiemenspalten, wie *Hylodes martinicensis*. Wir haben aber damit die größte Amplitude in der Entwicklung, mit den verschiedensten Formen der Brutpflege und der Quappe, d. h. der Anpassung ans Wasser.

Dazu kommt die Paläontologie. Die Amphibien treten bekanntlich frühzeitig im Paläozoicum auf in großer Reichhaltigkeit. Dann tauchen sie erst wieder nach langer Pause beim Übergange zum Känozoicum auf. Man nimmt gewöhnlich an, daß der zeitliche Zusammenhang während des Mesozoicums durch die Apoda oder Coecilien hergestellt wurde, die als Humusbewohner sich sehr schlecht für die Fossilisation eignen. Ihr Hautskelett erinnert an die Stegocephalen, die JAEKEL nicht mehr bei den Amphibien belassen will, aus einem etwas auffälligen Grunde; der Besitz von Kiemen neben Lungen soll nicht mehr entscheidend sein, weil wir jetzt auch rezente Amphibien ohne Kiemen kennen. Ich bin in der Pendulationstheorie (11) zu dem Schlusse gekommen, daß die Flucht ins Wasser bei diesen amphibischen Tetrapoden jedesmal bei polarer Phase erfolgte, um den Temperatargegensätzen und der fortschreitenden Abkühlung des Landes zu entgehen, eine klare Parallelschöpfung nach Zeit und Ort, denn der Hergang vollzog sich jedesmal unter dem Schwingungskreis. Dabei möchte es gleich-

gültig sein, wo in der früheren oder späteren Epoche der Ausgangspunkt gesucht wird. Gerade GAUPP'S Untersuchungen des Schädels, auf den JAEKEL hier das Hauptgewicht legt, beweisen, daß auch die tertiäre Amphibienschöpfung von primitiven Tetrapoden ausging. In der Hautpanzerung waren die paläozoischen reptilienähnlich so gut wie die Coecilien. In bezug auf die alten Formen sagt JAEKEL: „Die historische Entwicklung dieser Formenkreise ist noch ganz dunkel,“ und in bezug auf das ganze System: „Die Formenkreise der Amphibien sind in phylogenetischer Hinsicht noch ganz ungeklärt.“ An den Anuren fallen die Reste von Hautskeletten auf, an den Zehen von *Xenopus*, auf der Oberseite von *Ceratophrys* und *Triprion*; sie übertreffen darin weit die Urodelen, bei denen *Onychodactylus* das einzige Beispiel ist, wenn wir von der einfach körnigen Hautbeschaffenheit der Tritonen auf dem Lande absehen. Nun ist ein echter Frosch aus dem spanischen Jura bekannt geworden (3 S. 126); man möchte daher annehmen, daß die Anuren den Zusammenhang vom Paläozoicum an gewahrt haben. Eins dürfte feststehen: sie sind die niedrigsten Tetrapoden, welche die wichtigste Errungenschaft der Wirbeltiere, auf denen ihr Übergewicht beruht, die beiden Extremitätenpaare und die damit verbundene Lokomotion auf dem Lande zur höchsten Steigerung gebracht haben; der Sprung des Frosches ist eine maximale Leistung, und selbst eine laufende Kröte läßt jeden Molch an Geschwindigkeit weit hinter sich.

Dieser hohen Ausprägung terrestrischer Lokomotion steht die ebenso energische Anpassung an das Wasserleben gegenüber; sie geht zwar nicht so weit als bei den Urodelen, insofern es keine perennibranchiaten Anuren gibt. Die Vielseitigkeit des Vorgangs aber und die histologisch-biologischen Konsequenzen dürften weit beträchtlicher sein. Der wechselnden Ausbildung des Peribranchialraumes wurde bereits gedacht, wie auch schon auf die Skala der Metamorphose hingewiesen wurde von der direkten Entwicklung bis zur vollkommenen Verwandlung, die in der Resorption des Ruderschwanzes noch weit über die der Urodelen hinausgreift. Hier gehen vermutlich Palingenie und Neogenie hochgradig durcheinander.

Als neogenetische Merkmale würde ich etwa ansprechen:

Erwerbung äußerer Kiemen,
 Durchbruch der Kiemenspalten und Peribranchialraum,
 Verlust der Extremitäten während der ganzen Larvenstadiums,
 Resorption des Schwanzes.

Palingenetisch dürfte sein:

Atmende Schlundtaschen und

der Schwanz der Quappe, wenn auch nicht gerade in der komprimierten Form des Ruderschwanzes.

Eine Besonderheit liegt wohl in dem starken Aufquellen der Eier, bzw. ihrer Hüllen. Daß sich darin vom Standpunkt der Kolloidchemie ein kräftiger Einbruch in die ursprüngliche Konstitution des Eies ausspricht, wurde ebenfalls erwähnt. Wir wissen aber, wie bereits die Eileiter quellen, wo noch die künftigen Eihüllen den Inhalt der Drüsenzellen bilden. Mit anderen Worten, der Einbruch, der mit der Anpassung an das Wasser zusammenhängt, betrifft nicht nur die Konstitution des abgelegten Eies, sondern die des Muttertieres selbst zum mindesten in seinen Genitalwegen. Hier liegt wohl der Schlüssel für die auffallende Abschwächung der spezifischen Konstitution, welche kein anderes Wirbeltier zu entwicklungsmechanischen Experimenten so geeignet macht, als die Anuren, man braucht nur an Transplantationen, an willkürliche Spaltung und Vermehrung der Extremitäten, an Verlöten zweier Quappen nicht nur von derselben Art oder derselben Gattung, sondern von verschiedenen Gattungen, ja verschiedenen Familien zu denken. Eine derartige Plastizität ist bei jedem anderen Wirbeltier unerhört, für die Erklärung der Tunikatenentstehung aber von höchster Bedeutung. Nehmen wir von den mannigfachen Ontogenien etwa die bekannte des *Hylodes martinicensis*. Sie verläuft ganz auf dem Lande und ganz innerhalb der Eischale. Es entsteht zwar die Quappe, aber ohne Kiemen und Kiemenspalten. Die Atmung erfolgt durch den reich vaskularisierten zurückgeschlagenen Schwanz, sie geschieht durch die Eischale hindurch. Wahrlich, mir scheint zwischen einer solchen Quappe im Ei und der Doliolumlarve ein recht geringer Unterschied zu bestehen; vielleicht liegt die Hauptdifferenz nicht im Embryo, sondern in der Hülle. Sie enthält, wie wir sahen, bei dem Tunikat Zellen, die sich aus der Verquickung von Häutung und Encystierung herzuleiten schienen, bei *Hylodes* ist sie nach der allgemeinen Annahme die einfache Eischale, an der schwerlich jemand nach Zellresten gesucht hat. Aber bedeutet die Eischale im Grunde genommen etwas anderes als die Cyste? Ich habe sie wenigstens vor langen Jahren bereits so deuten zu sollen geglaubt (12); und bei dem Frosch kann man ebensogut an eine Cyste denken, die im Larvenstadium gewonnen und dann bis auf das Eileiterteil zurückverlegt wurde, worauf wir zurückkommen. Ebenso können die Abweichungen, die den Doliolumembryo vom Frosch-

embryo trennen, Mangel einer gegliederten Skelettanlage, eines ausgebildeten Gefäßsystems u. dgl., aus nachträglichen Anpassungen der erwachsenen Form erklärt werden, die sich in gleicher Weise auf den Embryo übertragen. Auf einen Punkt möchte ich noch hinweisen, der für die veränderte Lebensweise des ins Seewasser übertragenen *Doliolum* nicht unwichtig sein dürfte. Die Änderung beruht namentlich, wie wir sahen, auf dem Übergange vom Bissen zur planktonischen Ernährung. Da ist aber die Froschquappe gewissermaßen prädestiniert; sie ist meines Wissens das einzige Wirbeltier, bei dem der Boden der Mundhöhle noch nicht von der Zunge im Interesse der Nahrungsaufnahme beansprucht wurde; denn die Froschzunge ist eine Bildung *sui generis* vorn an der Unterlippe und kommt erst beim Landleben zur Verwendung. So mochte der glatte Mundhöhlenboden am leichtesten zum Endostyl führen. Die Mundrachenhöhle der Anuren hat aber noch eine Beziehung zu den Tunikaten, einfach durch ihre gewaltige Größe, die wiederum für die Schöpfung des riesigen Kiemensacks der Manteltiere vorbildlich erscheint.

Aus allen diesen Tatsachen würde ich vielleicht bereits den Schluß zu ziehen wagen, daß die Tunikaten aus encystierten Kaulquappen hervorgegangen sind, die im encystierten Zustande unter den Meeresspiegel gerieten.

Ort und Hergang der Submersion.

Auf alle diese Dinge wäre ich schwerlich gekommen, wenn mir nicht von ganz anderer Seite meine Studien den Weg gezeigt hätten, und zwar ebenso vom Protopterus wie von Nacktschnecken aus.

Protopterus, dessen Abstammung von terrestrischen Vorfahren aus bei der Ähnlichkeit seines Respirationsorgans mit der Lunge auch bei den hartnäckigen Zweiflern an der Homologie von Schwimmblase und Lunge nur auf geringen Widerstand stoßen wird, bildet seine Schlammcyste keineswegs überall, sondern nur in Westafrika, namentlich Senegambien, nicht aber in Ostafrika, d. h. nur in der Nachbarschaft der Sahara. Das einzig dastehende Vorkommnis ist also an die stärkste Wüstenbildung der Erde gebunden, von der ich in der Pendulationstheorie folgerte, daß sie, als eine Konsequenz der Stellung der Erde zur Sonne, allzeit die gleiche Lage nördlich der Tropen unter dem Schwingungskreise eingenommen habe, gleichgültig, welche Länder unter diese Lage kamen, der Sudan oder Europas Südhälfte. Betreffend der Pendulationstheorie mag der kurze Hinweis gestattet sein, daß sie inzwischen wesentliche Stützen

erhalten hat. Die augenfälligste beruht wohl auf der Untersuchung YOKOYAMA'S (13) über das Klima Japans während der zweiten Hälfte der Tertiärzeit. Während wir damals aus wärmerem Klima der Eiszeit entgegengingen, kam Japan aus kühlem Klima in subtropisches, während wir Glazialzeit hatten, herrschte in Japan nach YOKOYAMA'S Ausdruck Korallinzeit, d. h. es bildeten sich tropische oder mindestens subtropische Korallenriffe aus, was YOKOYAMA allein nach der Pendulationstheorie erklären kann.

Sehen wir also, daß die durch die Einwanderung ins Wasser plastisch gewordene Konstitution niederer Wirbeltiere, zum mindesten des Lurchfisches, unter dem maximalen Einfluß des Saharaklimas zur Überwindung der Trockenzeit die wunderliche Cyste abscheidet, so fragt sich, ob die Cysten, in denen Anurenembryonen, wie der von Hylodes, ihre Entwicklung durchmachten, gleichfalls auf die Sahara zurückgeführt werden können. Die jetzige Verbreitung der so auffälligen Erscheinung kann keinen Schlüssel liefern, denn sie findet sich selbst im ozeanischen Klima von Inseln, wo gleichzeitig andere Batrachier der Regel gemäß ihre Metamorphose im Wasser durchlaufen in allen Übergängen zwischen den Extremen. Diese Reihe aber ist merkwürdig genug. Sie ist ja jedem Biologen bekannt als Beispiel einer Kette von Brutpflege, welche die aquatile Entwicklung aufs Land verlegt: Kaulquappen auf dem Rücken der Mutter angesaugt, in Waben der Rückenhaut, in einer Bruttasche, im Kehlsacke, oder der Laich ganz außerhalb des Wassers entwickelt. Was am meisten betont werden muß, das ist der völlige Mangel jener natürlichsten und verbreitetsten Brutpflege, bei der die Entwicklung in den Eileiter verlegt wird. Wahrlich eine Sonderstellung, wie sie kaum stärker gedacht werden kann¹⁾.

Die Pendulationstheorie dürfte auch hier Aufschluß geben. Ich habe zu zeigen versucht, daß die Anuren im ganzen und in den einzelnen Sektionen ihren Ursprung vom Schwingungskreis genommen haben. Wir wissen, daß sie sich im Gegensatz zu den örtlich weit beschränkteren Urodelen beinahe den ganzen Erdkreis eroberten. Da ist es denn sehr überraschend, daß alle

¹⁾ Hier mag es wohl auffallen, daß bei den von Anuren abgeleiteten Tunikaten wieder innere Brutpflege auftritt, bei den Salpen nämlich. Und doch klärt sich dieser scheinbare Einwand leicht auf, denn der Embryo sitzt nicht im Eileiter, sondern in der Kloake. Das entspricht aber der Verwendung der Kloake als Ovipositor bei *Pipa* (s. o.), und BOULENGER fand, daß die Eier vor der Ablage in der Kloake verweilen (9). Also auch diese Eigenheit spricht eher für als gegen Verwandtschaft.

die abnormen Fälle der Entwicklung, bei denen die Quappe nicht ins Wasser geht, sich auf die wärmeren Erdteile und die südliche Hälfte beschränken; ja die Nordgrenze der Erscheinung dürfte die Breitengrade von Senegambien nirgends überschreiten. Als altertümlichste Familie gelten die Aglossen mit den beiden Gattungen *Xenopus* s. *Dactylethra* und *Pipa*. *Xenopus*, der Krallenfrosch, mit dem deutlichsten Rest des auf dem Lande gewonnenen Hautskeletts also, verbringt sein Leben fast ganz im Wasser, ähnlich die „surinamsche Wabenkröte“, die, im nördlichen Südamerika verbreitet, die Eier in den Vertiefungen der Rückenhaut austrägt. Von jeher hat man diese Brutpflege als Landanpassung gedeutet; die hochgradige Flucht gerade dieser Tiere ins Wasser wird man nur durch exzessives Trockenklima erklären dürfen, d. h. durch die Sahara. *Xenopus* mit *Hymenochirus* blieb an ihrem Südrande, indem er ins Wasser auswich, *Pipa* ging durch die Wüste hindurch oder an ihrem Rande herum und auf den typischen Bogen nach Westen ausweichend über die Antillen und Trinidad nach Guyana, beides in der polaren Schwankung des Tertiärs, wie denn auch der *Palaeobatrachus* aus dem mittleren Tertiär Europas, das damals südlicher lag als heute, von den Kennern bestimmt zu den Aglossen gestellt wird (3). Hier haben wir ein neues Glied aller jener Formen, welche die alte, von HEER, NEUMAYR u. a. angegebene und scharf zur Pendulationstheorie passende Brücke benutzt haben, an Stelle der von IHERING angenommenen und von verschiedenen Autoren, u. a. SARASIN, zur Erklärung zoogeographischer Beziehungen noch immer bevorzugten, aber weitunsicherern Verbindung zwischen dem tropischen Afrika und Südbrasilien (14). In demselben Sinne ist die Verbreitung der Hyliden und Cystignathiden zu verstehen, bei welchen wir die verschiedenen Formen der Brutpflege zumeist finden. Beide großen Familien sind im Ost- und Westpolgebiet weithin verbreitet, unter dem Schwingungskreis aber fehlen sie südlich der Sahara, d. h. sie sind erst beim Durchgange durch die Wüste oder an deren Nordrande entstanden. Nach dieser Rechnung steht der Annahme, daß die rein terrestrische Entwicklung am Sahararande erworben sei, kaum ein Hindernis im Wege; alle die Tiere mit auffallender Brutpflege wichen bei der polaren Schwankung der Tertiärzeit, auf welche die heutige Anurenschöpfung im wesentlichen zurückzugehen scheint, nach Ost und West, Südost und Südwest aus¹⁾.

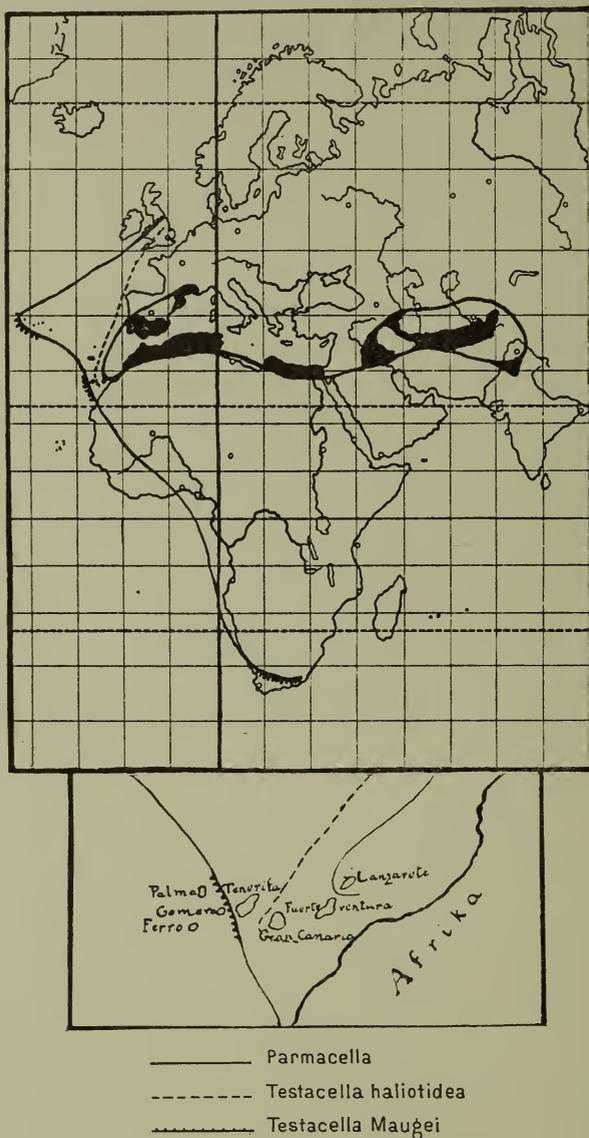
1) Zur Stütze solcher Abhängigkeit mag hier darauf hingewiesen werden, daß auch die höchste Form der Brutpflege bei den beiden anderen Ordnungen der Amphibien deutlich unter dem Schwingungskreis erworben wurde; sie ist be-

Nun müßten also die encystierten Quappen am Rande der Sahara unter den Meeresspiegel tauchen, um zu Tunikaten zu werden. Diese Vorstellung stößt zunächst auf gewaltige Schwierigkeiten. Denn wenn man auch die allmähliche Submersion bei äquatorialer Schwingungsphase zugibt, so muß doch diese Anregung viel zu langsam gewesen sein, als daß sie die Quappencysten unter Wasser gebracht hätte. Sie hätte nur die am unmittelbaren Ufersaum betreffen können, und den mieden die Amphibien vermutlich, wiewohl man aus der Paläontologie ebensogut den umgekehrten Schluß ziehen könnte. Man braucht nur an *Chirotherium* zu denken, dessen Fußspuren, auf einen Riesenfrosch deutend, doch nur an sandigem Meeresstrande erhalten sind. Immerhin hat dieser Hinweis wohl seine Bedenken gegenüber der Salzflucht der rezenten Amphibien. Vielmehr dürfte nicht das gleichmäßige langsame Untertauchen in Frage kommen, wie es etwa von der deutschen Nordseeküste angenommen wird, sondern die Zuschärfung dieses Prozesses in einzelnen Katastrophen, wie wir sie aus Erdbebengebieten kennen, man braucht sich nur an die Erschütterungen zu erinnern, die vor einigen Jahren Jamaika betrafen und ganze Küstenstrecken plötzlich unter den Meeresspiegel versenkten.

Den Beweis liefert wieder Afrika selbst am Sahararande, nämlich die Kanaren mit ihrer Nacktschneckenverbreitung (15). Längst schon gelten die Inseln den Geographen und Geologen als abgelöste Teile des benachbarten Kontinents, die Geschichte aber des Abbruchs läßt sich aus der Verbreitung der Nacktschnecken nicht weniger ablesen als aus ihrem geologischen Aufbau. Von Nacktschnecken sind hier zwei Gattungen maßgebend, *Testacella* und *Parmacella*, weil sie sich mit aller wünschenswerten Schärfe in ihren Einzelheiten beurteilen lassen. Beide tauchen im Tertiär bei uns unter dem Schwingungskreis auf, *Parmacella* in baltischem Bernstein, *Testacella* auf der Rheinlinie; sie sind wohl auch durch die Eiszeit aus unserem Vaterlande verdrängt. Die gegenwärtige Verbreitung ist noch ebenso maßgebend. *Parmacella* ist an kontinen-

kantlich als Viviparität ausgeprägt. Die viviparen Urodelen liegen scharf unter dem Schwingungskreis, nämlich *Salamandra maculosa*, *S. atra* und *Spelerpes fuscus*. Von den *Apoda* sind es zwei, *Dermophis thomensis* von Westafrika und *Typhlonectes compressicauda* von Guyana und Venezuela. Die erstere ist unter dem Schwingungskreis geblieben, die zweite, die von den Systematikern als ihre nächste Verwandte betrachtet wird, ist nach Westen ausgewichen und hat das amerikanische Festland auf der HEER-NEUMAYR'schen Brücke, die über Trinidad ging, betreten; eine andere, südlichere Straße über Brasilien erscheint völlig ausgeschlossen.

tales Klima gebunden, daher reicht sie jetzt von den Kanaren bis Nordwestindien; von den Kanaren bewohnt sie aber lediglich Lanza-



Figur 11.

Verbreitung von *Parmacella* und *Testacella* an der Westgrenze ihres Gebietes. Unten die Kanaren in geringerer Verkleinerung.

rote, die nächste am Festland, trocken und waldarm, wie die Gattung im Kaukasus den feuchten, waldreichen Westen meidet und erst

mit den Steppen auf der Ostseite einsetzt, um von hier bis Turkestan und Afghanistan vorzudringen. *Testacella* verhält sich umgekehrt, sie braucht das ozeanische Klima Westeuropas, und das Eindringen in den Boden ist ursächlich ebenso auf die Verfolgung der Regenwürmer zu setzen, als auf das Feuchtigkeitsbedürfnis. Die Verbreitung erstreckt sich demgemäß von Oberitalien bis England, Azoren, Madeira, Kanaren, Nordwestafrika und nach neuen Feststellungen bis zum Kapland. Nun hat PLATE mit Recht auf das phylogenetische Verhältnis der Arten hingewiesen, wie es sich ebenso aus der Anatomie wie äußerlich aus der Schalengröße ergibt. *T. Maugei* ist die ursprüngliche Form, sie hat die größte Schale, etwa von der halben Länge der kontrahierten Schnecke. Das Gegenstück ist *T. Gestroi* mit der kleinsten Schale, mithin die jüngste Spezies. Zwischen beide stellt sich von verbreiteteren Arten u. a. *T. haliotidea*. Und nun die Verbreitung! *T. Gestroi* lebt streng unter dem Schwingungskreis, wo die Umformung während der polaren Tertiärschwankung sich vollzog, auf Sardinien. *T. Maugei*, die älteste, ist umgekehrt am weitesten ausgewichen, sie reicht bis England, Azoren, Madeira, auf den Kanaren bis Teneriffa, südlich bis zum Kap. *T. haliotidea* nimmt die mittlere Lage ein, ihre Westgrenze reicht von England und Frankreich nach Südwesten bis Gran Canaria. Auf den Kanaren also schieben sich die Grenzen eng zusammen in ganz bestimmter Reihenfolge: *Parmacella* bis Lanzarote, *T. haliotidea* bis Gran Canaria, *T. Maugei* bis Teneriffa. Die gleiche Reihenfolge halten aber die Inseln ein in bezug auf ihre Höhe und ihr geologisches Alter, Teneriffa ist am höchsten und ältesten, Lanzarote am niedrigsten und jüngsten. Die Lostrennung der Uferstreifen erfolgte jedesmal, nachdem die Schnecken nacheinander die Küste erreicht hatten. Wir sehen mithin ganz deutlich, wie das Untertauchen, das zur Inselbildung führte, nicht gleichmäßig geschah, sondern ruckweise und katastrophal, jedesmal noch dazu von tiefen Brüchen begleitet, welche vulkanisches Magma emporquellen ließen, wie denn die Höhe der Inseln der Dauer der vulkanischen Erscheinungen proportional ist. Ein derartiges Abbrechen aber mußte jedesmal einen breiten Festlandsrand unter den Meeresspiegel bringen mit allem, was von Lebewesen darauf sich vorfand. Hier vollzog sich meiner Rechnung nach das Untertauchen der encystierten Anurenlarven und die Umwandlung zu Tunicaten. Die große Masse mochte umkommen, was aber die Katastrophe überstand, mochte zu Appendicularien oder Doliolen werden usw. Selbstverständlich hat man nicht auf drei große Katastrophen sich

zu beschränken, den drei Hauptinseln entsprechend, sondern auf zahllose kleinere, die nur in den drei Hauptbrüchen ihre maximale Steigerung fanden. Die Hauptbrüche entsprechen vermutlich den sekundären Polschwankungen, wie sie in den Alpen als drei Glazialperioden, an der Ostsee als Yoldia-, Ancylus- und Litorinastufe ihren Ausdruck erhielten.

Noch mag man hier einwerfen, daß die Tunikaten mit ihrer Beherrschung aller Meere nach horizontaler und vertikaler Verbreitung unmöglich erst im Tertiär am Sahararande entstanden sein können. Aber selbst dieser Einwand läßt sich durch Tatsachen zurückweisen. Wir wissen, daß die vulkanische Tätigkeit, zum mindesten in unserem Quadranten, im Paläozoicum und Tertiär sehr rege war, im Mesozoicum dagegen ebenso zurücktrat wie in der Gegenwart. Da ist es nun auffällig genug, daß die jungen Laven der Kanaren auf einer Basis von Diorit ruhen (16), d. h. auf einem vulkanischen Material, das man den paläozoischen Ausbrüchen zurechnet. Bei aller Unsicherheit im einzelnen wird man annehmen dürfen, daß sich in der paläozoischen Periode an der gleichen Stelle bereits ähnliche Vorgänge abspielten wie im Tertiär. Ob wir die Berechtigung haben, mit solchen ebenso bestimmt zu kalkulieren für den tierischen Stammbaum, bleibt natürlich ebenso unsicher, wie sich hier die Dokumente des Wirbeltierstammes allmählich verlieren und unleserlich werden. Das darf uns schwerlich abhalten, für die Spekulation an Tatsachen zusammenzubringen, so viel nur irgend möglich. Und so mag hier noch auf den Entstehungsort von *Protopterus* hingewiesen werden, wie er nachweislich unter den Schwingungskreis in Afrika fällt, so daß auch diese Schöpfung, die für meine Deduktionen so bedeutungsvoll ist, sich auf demselben Schauplatz abgespielt hat, wo die Steigerung zur Encystierung sich vollzog. STROMER weist (in der Festschrift für R. HERTWIG) im Unteroligocän von Ägypten Zähne von drei *Protopterus*-Arten nach, von denen eine dem rezenten *Pr. annectens* nahesteht, außerdem aber auch von einer Spezies von Lepidosiren, so daß auch die südamerikanische Form auf Afrika zurückgeht. Daß *Ceratodus* s. *Neoceratodus* von Australien seinen Namen nach einer paläozoischen Form von Europa erhielt, ist bekannt; kurz, die Dipnoer lassen sich nunmehr sämtlich auf den Schwingungskreis zurückführen in unserem Quadranten.

Übersicht.

Die Ableitung der Tunikaten von den Wirbeltieren braucht nicht mehr mit allgemeinen morphologischen Vergleichen und mit

unsicheren Vorfahren und Vorgängen zu rechnen, sondern es lassen sich bestimmte Anhaltspunkte für die Vertebratenstammformen sowohl als für Ursache und Hergang der Umgestaltung finden. Als älteste Tetrapoden haben die *Anamnia* zu gelten, und da können als terrestrische nur die Amphibien in Betracht kommen. Schon die um drei geringere Wirbelzahl, die den Amnioten gegenüber in den Schädel eingeht, bezeugt die primitivere Stufe. Unter den Amphibien machten frühzeitig die Anuren den energischsten Vorstoß, sich des Landes nach allen Richtungen zu bemächtigen durch Sprung, Klettern und Klettersprung. Anatomische Merkmale, welche durch die Umwandlung bedingt wurden, sind die Verkürzung des Rumpfes gegenüber dem großen Maul, und die Resorption der hinteren Stammhälfte oder des Schwanzes. Altertümliche Züge liegen im zungenlosen Mundboden und in der umfangreichen Kloake, die als Ovipositor aus- und entsprechend einstülpter ist.

Die ältesten Tetrapoden in dem breiten Sinne, den die Paläontologie den Amphibien zuerkennt, werden durch polare Schwankungen der Erde, vermutlich im Palaeozoicum, aus feuchtwarmen Tropen herausgehoben, am stärksten unter dem Schwingungskreis. Sie weichen nach allgemeinem Gesetz der Trocknis und den Temperaturschwankungen aus durch Flucht ins Wasser (oder z. T. in den Erdboden). Die Flucht betraf bald die Alten, zeitweilig oder schließlich während des ganzen Lebens, bald die zu energischer Lokomotion unfähigen Eier und Jungen. Zeitlebens ins Wasser wanderten die Dipnoer und die perennibranchiaten Urodelen; bei den letzteren vollzieht sich der Hergang noch fortdauernd in der Neotenie. Die Umwandlung spricht sich am stärksten aus in der Erwerbung von Kiemen, in dem Durchbruch der Kiemenspalten und in der Reduktion der Extremitäten, die etwa bei Proteus und Typhlotriton beginnt. Die Flucht der Jungen ins Wasser kann ersetzt werden durch Zurückbleiben der Eier in den Eileitern, durch Viviparität also. Sie beschränkt sich auf die geschwänzten Formen, welche mehr in der direkten aufsteigenden Linie der Vertebraten bleiben, auf die Urodelen und Coecilien; sie fällt aber durchweg aus bei den Anuren, die in ihrer energischen Umwandlung zu Beherrschern des Landes in horizontaler sowohl wie vertikaler Ausdehnung zuerst ihren eignen Weg gingen. Bei ihnen vollzog sich die Entwicklung zunächst direkt ohne Metamorphose, wie es noch jetzt im Ostpolgebiet mit seiner höchsten Konservierung altertümlicher Lebensformen vorkommt und wie wir's ebenfalls in Schwingpolnähe bei *Hylodes* finden. Der Embryo, auf dem Lande entwickelt,

unterscheidet sich vom fertigen Tier durch den Mangel der Extremitäten und durch den langen, gefäßreichen, über den Rumpf zurückgeschlagenen Schwanz, der zur Respiration dient, von der Quappe aber durch den Mangel von Kiemen und Kiemenspalten. Die Entscheidung, ob — der gewöhnlichen Anschauung gemäß — eine im Wasser lebende Kaulquappe vorhergegangen ist, deren spezifische, namentlich die Atmung betreffende Merkmale bereits wieder in Verlust gerieten, ist schwer. Das Einfachste und Nächstliegende ist jedenfalls, von direkter Entwicklung zu reden, mit einiger Verspätung der Extremitätenanlage, wenigstens den Embryonen der Amnioten gegenüber. Doch ist nicht einmal diese letztere Feststellung notwendig; vielmehr kann das längere Stadium der Fußlosigkeit wohl ebensogut auf die wurmartigen Vorfahren bezogen werden.

Geographisch hängt solche Fortpflanzung im Lichte der Pendulationstheorie mit dem Rande der Sahara zusammen, wie denn die Schöpfung im wesentlichen mit einem Stamm tropischer Vorfahren zu rechnen hat, die mechanisch aus den Tropen verschoben werden. Für die Amphibien ist es völlig bezeichnend, daß die älteste lebende Gruppe, die *Apoda*, auf die Tropen beschränkt bleibt. Alle die merkwürdigen Formen der Brutpflege, die sich biologisch an die Entwicklung von *Hylodes* angliedern, gehen nordwärts nirgends über die Breite der Sahara hinaus, und die scharfe Einstellung bei weitem der meisten Anuren, ja der Amphibien überhaupt, nach der Pendulation zwingt dazu, die Umwandlungen im einzelnen vom Schwingungskreis abzuleiten, so gut wie sich bei den Urodelen die Entstehung der Perennibranchiaten und der Viviparität mit rechnerischer Schärfe vom Schwingungskreis herleitet. Mit anderen Worten, die Einwanderung der Larven ins Wasser ist eine Folge des Trockenklimas. Aber bei den ins Wasser entwichenen und ganz im Wasser lebenden verwandten altertümlichen Formen, den Dipnoern, hat der Einfluß der Wüste, der die Gewässer nur in der Regenzeit bestehen läßt, noch eine zweite Wirkung, die Abscheidung einer Cyste, die wahrscheinlich mit einer Häutung verbunden ist. Denn die Cyste ist nicht kontinuierlich, sondern vertieft sich zu einem Rohr, das in den Mund führt, bei *Protopterus*.

Wir dürfen sonach mit zweierlei Cystenzuständen alter Amphibien rechnen, der eine ist die Cyste des *Protopterus*, der andere der Anurenembryo in der Eischale.

Diese Ruheformen werden nun am Wüstenrande unter den Meeresspiegel untergetaucht, ohne daß die Tiere sich vom Ufer

zurückziehen; denn bei entsprechenden Schwankungen der Erdachse kommt der Festlandssaum nicht allmählich und langsam unter das Meeresniveau, sondern der Hergang erfolgt mit fortdauernden Erschütterungen, die jeweilig breite Ränder abbrechen lassen, bis periodisch sich die Katastrophen steigern zu gewaltigen, mit vulkanischen Ausbrüchen verbundenen Brüchen. Die Kanaren liefern den Beweis für die Einzelheiten.

Das Erwachen im Meerwasser hat für die, welche den gewaltsamen Prozeß überstehen, die tiefgreifendsten morphologischen Umwandlungen zur Folge. Die Formen, welche nach Art des *Protopterus* encystiert sind, werden zu Appendicularien. Sie verlassen ihre Cyste nicht, lassen sie vielmehr allmählich zum Gehäuse aufquellen. Sie behalten ihre Lage, indem sie mit dem Maule an dem ausgezogenen Rohr festhaften. Der zurückgeschlagene Ruderschwanz behält als Lokomotionsorgan allein seine Muskulatur. Die in ihrer elastischen Eihülle eingeschlossenen Embryonen suchen sich zu befreien und strecken sich zunächst innerhalb der Hülle. Durch die gewaltsamen Anstrengungen wird die vordere, in der zusammengekrümmten Lage nach vorn gerichtete Schwanzhälfte gezwungen, eine Schleife zu bilden. Ihr Mesoderm wird durch den Druck von seiner histologischen Differenzierung auf die Stufe indifferenten Bildungsgewebes herabgedrückt und gewinnt damit die Plastizität, aus den einzelnen Zellen auf ungeschlechtlichem Wege neue Individuen zu erzeugen. Wir erhalten die *Doliolum* mit dem charakteristischen, eine Schleife beschreibenden Stolo prolifer. Die hintere Schwanzhälfte wird resorbiert, wie bei den Anurenvorfahren. Der Leib übernimmt die Lokomotion, indem sich eine Anzahl Muskelreifen ausbilden, die vermutlich noch die ursprüngliche Zahl der Metamere oder doch einen Teil davon wiederholen.

Für das übrige kommen etwa folgende Punkte zur Geltung:

Die Ernährung erfolgt durch Mikro- oder Nannoplankton, wie zum Teil bereits bei der Quappe. Der zungenlose Boden der Mundhöhle übernimmt die Zuleitung und wird zum Endostyl.

Der Mangel freier Lokomotion zur Erlangung von Beute führt zu Reduktion der Sinne und des Hirns. Am konstantesten bleibt die Statocyste erhalten. Sie wie das Auge sind vielfach einseitig asymmetrisch angelegt, als Folge des über den Kopf geschlagenen Schwanzes, der die Sinneswerkzeuge einseitig ganz oder doch einseitig stärker zudeckt.

Die schon bei den Anuren anfangs große Kloake wächst zum Peribranchialraum aus, in den die Aussackungen des Munddarms

durchbrechen. Die Verbindung des Enddarms mit dem linken Kloakenzipfel geht vielleicht auf die linksseitige Lage des Spiraculum vieler Anurenquappen zurück.

Zum mindesten ist die Tendenz zur Asymmetrie wohl die gleiche, ähnlich wie Rechtshändigkeit uralte und nicht erst vom Menschen erworben zu sein scheint. Mir ist keine Untersuchung bekannt, die sich mit der Frage beschäftigt hätte, ob die Schwanzkrümmung bei *Protopterus* und dem Amphibienembryo im gleichen Sinne erfolgt¹⁾. Auf die Frage, warum die Kiemenspalten nicht nach außen durchbrechen, kommen wir gleich zurück.

Am besten bleibt die Gliederung des Hirns und die Anlage der beiden typischen Wirbeltieraugen in der Entwicklung der Salpen erhalten, vermutlich weil hier der Embryo in der Mutter ausgetragen wird, bezeichnenderweise in einem Kloakenraum, wie schon bei *Pipa* die Eier zunächst in der Kloake verweilen.

Es ist wohl anzunehmen, daß auch die Salpen und die übrigen, hier nicht behandelten Formen von Anurenquappen sich herleiten. Ich bin mit dem Materiale nicht hinreichend vertraut, um darüber ein Urteil zu gewinnen, inwieweit die Tunikatengruppen auseinander oder einzeln von Amphibien aus abzuleiten sind. Die Vermutung liegt nahe, daß die verschiedene Art der Anurenbrutpflege auch zu verschiedenen marinen Stämmen Anlaß gab. Von Cysten kenne ich allerdings weiter keine, als die in der Ontogenie zurückdatierte Eischale und die, für welche *Protopterus* das Paradigma ist.

Wesentlich scheint, daß die Cyste nicht verloren geht, sondern, soweit sie noch Zellen enthält und auf Häutung zurückgeht, nachträglich im Seewasser wieder belebt wird und mit der Haut zum Mantel verschmilzt. Die Testazellen des Embryos bedeuten den ersten auf das Ei zurückdatierten Häutungsprozeß.

In der Erwerbung des Mantels scheint auch der Grund zu liegen, warum die Schlundtaschen nicht nach außen durchbrechen wie bei den Amphibienlarven und Fischen, sondern in die Kloake. Die anfangs aus- und einstülpbare Kloake füllt sich mit reinem Seewasser, während der Mantel nur das durch den Darm und Körper filtrierte, also abgeänderte und vermutlich seines Sauerstoffes beraubte Seewasser enthält. Hier macht sich also ein chemotaktisches Element geltend, welches die beiden Räume, die reines Seewasser enthalten, die Mundhöhle und die Kloake, in Verbindung

¹⁾ Wieweit Rechtshändigkeit im Tierreich zurückgeht, dafür mag die Auster ein Beispiel abgeben. Die noch symmetrische Velumlarve setzt sich der Regel nach mit der linken Schale fest und behält die rechte frei. Davon ein andermal.

setzt. Denn es muß festgehalten werden, daß die Tiere vom Lande stammen und noch, nach Art des *Hylodes*-Embryos, der äußeren Kiemen entbehren. *Protopterus* kann nur als Paradigma für die Cystenbildung gelten, nicht aber in seiner ausgebildeten Form als direkter Vorfahre, wofür er ja auch geologisch viel zu jung ist.

Noch mag betont werden, daß die eigentümlich scharfe Beschränkung der Tunikaten auf das Meer gegenüber dem binnenländischen, terrestrischen und potamophilen Charakter der Amphibien durch die vorgetragene Theorie ihre hinreichende Erklärung findet. Daß die Amphibien nicht so strenge Verächter des Salzwassers sind, wie man gemeinlich wohl annimmt, geht aus SEMPER's Feststellung hervor, wonach die Frösche an der Ostseeküste (nebenbei unter dem Schwingungskreis) noch in Wasser mit 1% Kochsalz laichen (17).

Schließlich möchte noch der Hinweis am Platze sein, daß die vorliegende Theorie eine Anzahl Probleme aufrollt, die wohl experimentell-biologischer Untersuchung zugänglich sind. Doch sind sie offenbar zu weitschichtig und verlangen ein viel zu weit über die Tropenwelt verstreutes Material, als daß der einzelne sich an ihre Lösung heranwagen könnte.

Zitierte Schriften.

1. SIMROTH, Über die Bedeutung des Kopfes für das System. Verhandlungen des VIII. internat. Zool. Kongr. Graz 1910. 1912.
2. Discussion of the origin of Vertebrates. Proc. Linn. Soc. London 122. 1909/10.
3. JAEKEL, Die Wirbeltiere. Eine Übersicht über die fossilen und lebenden Formen. 1911.
4. Cambridge Natural History VII. HERDMAN, Ascidians and Amphioxus. — Bridge. Fishes.
5. SIMROTH, Gastropodenlaiche und Gastropodenlarven der deutschen Tiefsee-Expedition. Ergebn. d. d. Tiefsee-Exped. IX, 1911.
6. ULJANIN, Die Arten der Gattung *Doliolum* im Golfe von Neapel und den angrenzenden Meeresabschnitten. Fauna und Flora Neapel. X, 1884.
7. KORSCHULT und HEIDER, Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen.
8. SIMROTH, Anatomie und Schizogonie der *Ophiactis virens* Sars. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXVIII.
9. Cambridge Natural History VIII. GADOW, Amphibians and Reptiles.
10. GAUPP, Die Verwandtschaftsbeziehungen der Säuger, vom Standpunkte der Schädelmorphologie aus erörtert. Verhandlungen des VIII. internat. Zool. Kongr. Graz 1910. 1912.
11. SIMROTH, Die Pendulationstheorie. 1907.
12. —, Die Entstehung der Landtiere. Ein biologischer Versuch. 1891.
13. YOKOYAMA, Climatic Changes in Japan since the Pliocene Epoch. Journ. of the Coll. of Sc. Imp. Univ. of Tokyo. XXII, 1911.
14. SARASIN, Fr., Über die Geschichte der Tierwelt von Ceylon. Zool. Jahrb. Suppl. 12. 1910.

15. SIMROTH, Über einige von Herrn Professor W. MAY auf der Kanareninsel Gomera gesammelte Nacktschnecken, ein Beitrag zur Geschichte der Kanaren. *Nachrichtsbl. d. d. mal. Ges.* 1912.
16. MAY, W., Gomera, die Waldinsel der Kanaren. *Reisetagebuch eines Zoologen. Verhandlungen naturw. Ver. Karlsruhe.* XXIV, 1912.
17. SEMPER, Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere.

Zweite Sitzung.

Dienstag, den 28. Mai, 3—5 Uhr.

Vorträge.

Herr Dr. JULIUS SCHAXEL (Jena):

Zur Analysis des Spiraltypus der Annelidenfurchung bei normalem und abnormem Verlauf.

Die klassischen Untersuchungen von WILSON über die Entwicklung von *Nereis* und von EISIG über die von *Capitella* haben gelehrt, daß die Furchung der polychäten Anneliden eine ausgesprochen determinative ist, d. h. daß die Teilungen des Eies in bestimmter Weise mit großer Präzision aufeinander folgen. Die Arbeiten von MEAD, CHILD, TREADWELL und anderen zeigen, daß unter den verschiedensten Formen eine weitgehende Übereinstimmung in der frühen Entwicklung hinsichtlich der Blastomerenfolge herrscht. Erst auf späteren Stadien treten Unterschiede zutage, die mit der Verkürzung von Larvenstadien im Zusammenhang stehen mögen.

Den Teilungsmodus der Annelidenfurchung pflegt man bekanntlich als Spiraltypus zu bezeichnen. Seine Eigentümlichkeiten treten äußerlich zum erstenmal beim Übergang des 4- in das 8-Stadium deutlich zutage. Es kommt dabei der obere Zellenkranz nicht senkrecht über den unteren zu liegen, sondern die schiefe Sonderungsrichtung bringt es mit sich, daß die oberen Zellen über die Grenzen der unteren abgelagert werden. Da die seitliche Verschiebung im Sinne des Uhrzeigers erfolgt, so spricht man von einem rechtswendigen oder dextiotropen Teilungsschritt. Der nächste Teilungsschritt geht in der entgegengesetzten Richtung vor sich. Er ist linkswendig oder laetotrop. Die sich anschließenden Teilungen zeigen, sofern noch eine zeitliche Übereinstimmung besteht, das weitere Abwechseln dextiotroper und laetotroper Zelltrennungen. Man beschreibt daher die Erscheinung durch die Alternanzregel, die das regelmäßige Abwechseln dextiotroper und laetotroper Teilungen zum